

## 调控苯丙烷类生物合成的 MYB 类转录因子研究进展

王 玉<sup>1</sup>, 杨 雪<sup>2</sup>, 杨蕊菁<sup>1</sup>, 王玉霞<sup>1</sup>, 杨飞霞<sup>1</sup>, 夏鹏飞<sup>1</sup>, 赵 磊<sup>1\*</sup>

(1.甘肃中医药大学药学院, 甘肃省高校中藏药化学与质量研究省级重点实验室, 甘肃省道地药材质量标准化技术与推广工程实验室, 兰州 730000; 2.北京中医药大学药学院, 北京 102488)

**摘 要:** 大多数植物的次级代谢产物来源于苯丙烷代谢途径, 苯丙烷类化合物对植物的生长发育及应答逆境胁迫有重要作用, 同时与人们的生产生活密切相关。随着大量有生物活性苯丙烷类化合物的发现, 苯丙烷类生物合成及调控已成为研究热点。目前从植物中已分离出大量的调控木质素、类黄酮、花青素合成的转录因子基因, 并对它们的结构、功能及表达模式进行了分析研究; 同时发现一些转录因子结合相应顺式作用元件, 特异性调控苯丙烷代谢途径相关基因的表达, 从而增强植物对环境胁迫的抗性, 本文为研究 MYB 转录因子对苯丙烷类的调控规律提供理论参考。

**关键词:** 苯丙烷类; 生物合成; MYB 转录因子; 分子调控机制

中图分类号: Q946.8

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2019)05-0859-06

### Advances in research of MYB transcription factors in regulating phenylpropane biosynthesis

WANG Yu<sup>1</sup>, YANG Xue<sup>2</sup>, YANG Ruijing<sup>1</sup>, WANG Yuxia<sup>1</sup>, YANG Feixia<sup>1</sup>, XIA Pengfei<sup>1</sup>, ZHAO Lei<sup>1</sup>

(1. Gansu University of Chinese Medicine, Key Laboratory of Chemistry and Quality for Traditional Chinese Medicines of the College of Gansu Province, Gansu Province Engineering Laboratory for TCM Standardization Technology and Popularization, Lanzhou 730000; 2. Beijing University of Chinese Medicine, School of Chinese Pharmacy, Beijing 102488)

**Abstract:** Most secondary metabolites of plants come from phenylpropanoids metabolism pathway. Phenylpropanoids play important roles in growth and development of plants, response to adversity stress and are closely related to people's production and life. With the discovery of a large number of valuable phenylpropanoids, the biosynthesis and regulation of phenylpropanoids have become research hotspots. At present, a large number of transcription factor genes regulating lignin, flavonoids and anthocyanin synthesis have been isolated from plants and their structures, functions and expression patterns have been analyzed and studied. At the same time, it has been found that some transcription factors combined with cis-acting elements, and specifically regulated the expression of genes related to phenylpropanoids metabolism pathway, are enhancing plant resistance to environmental stress. These provide theoretical references for studying the regulation of phenylpropanoids by MYB transcription factors.

**Key words:** phenylpropanoids; biosynthesis; MYB transcription factors; molecular regulation mechanisms

苯丙烷类化合物在植物中普遍存在, 这类次级代谢产物以羟基芳香环为共同特征<sup>[1]</sup>, 在植物的生长发育过程及应答逆境胁迫中发挥重要作用, 如避免植物受逆境胁迫伤害、提高植株抗病能力、生成花和果实的颜色与气味、作为信号传导分子等<sup>[2-3]</sup>。苯丙烷类生物合成途径 (Phenylpropanoids biosynthetic pathway) 是植物 3 条主要次级代谢途径之一<sup>[4]</sup>, 它始于苯丙氨酸, 在苯丙氨酸脱氨酶 (Phenylalanin

ammonia-lyase, PAL) 的催化作用下生成肉桂酸, 经肉桂酸-4-羟基化酶 (Cinnamate-4-hydroxylase, C4H) 催化生成对羟基香豆酸, 再经 4-香豆酰-CoA 连接酶 (4-coumarate CoA ligase, 4CL) 催化生成 4-香豆酸辅酶 A。由此进入下游特异合成途径转化为不同的苯丙烷类代谢产物, 包括香豆素、类黄酮、萜类、木质素、花青素等。苯丙烷代谢主要受两类基因控制: 一类是结构基因, 直接编码与苯丙烷类生物合

收稿日期: 2019-01-05

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(21505144)和中国科学院青年创新促进会(2016369)共同资助。

作者简介: 王 玉, 博士研究生。E-mail: 704338647@qq.com

\* 通信作者: 赵 磊, 博士, 教授。E-mail: zzyhx@gszy.edu.cn

成有关的酶类<sup>[4]</sup>；另一类是调节基因，控制结构基因表达的一类基因，其中转录因子是一类在转录水平上对代谢途径中多个基因协同调控的蛋白质分子<sup>[5]</sup>。苯丙烷类的生物合成途径非常复杂，涉及到的酶种类繁多，有时并不是一两个关键酶所能控制<sup>[4]</sup>，而转录因子通过对苯丙烷类的生物合成途径中多个基因的协同调控，从宏观上对苯丙烷类的代谢流量发挥调节作用。目前，借助 cDNA 文库筛选法、转座子标签、T-DNA 激活标签、同源克隆及酵母单杂交等分子生物学方法已经从植物中克隆了许多参与苯丙烷类生物合成的 MYB 转录因子基因，如王怀琴等<sup>[6]</sup>以 MYB 类转录因子丹参 SmPAP1 的基因序列为探针筛选丹参 cDNA 文库，并对所得基因进行功能注释，进一步通过酵母双杂交实验验证了 Sm PAPI 与 C4H、逆境胁迫相关蛋白及其他转录因子的相互作用。邱迎风等<sup>[7]</sup>将酵母单杂交方法应用于陆地棉 GhMYB9 与 DNA 顺式作用元件结合的分析与鉴定。还有研究通过搜寻 MYB 转录因子的同源序列，设计简并引物，运用 RT-PCR 从植物中克隆得到目的基因的同源片段或采取 RACE 扩增得到转录因子基因的全长 cDNA 序列，如黑果枸杞 *Lr MYB1R1* 基因、月季 *RhMYB61* 基因、红花 *CtFRMYB3*、灯盏花 *ebMYB06* 基因等<sup>[8-11]</sup>。本文对调控苯丙烷类生物合成的 MYB 类转录因子相关分子生物学研究进行总结，重点对 MYB 转录因子的结构特征、转录调节、逆境胁迫及激素应答等进行归纳，探索调控苯丙烷类合成的生物途径及靶标分子，为进一步研究 MYB 转录因子对苯丙烷代谢途径的调控提供理论参考。

## 1 MYB 类转录因子的结构特征

MYB (Myeloblastosis) 在转录因子是数量最多，功能最广泛的一类转录因子家族。最早的  $\nu$ -MYB 转录因子是从鸟类的白血病毒 AMV 和 E26 中发现的<sup>[12]</sup>。随后克隆得到 3 个  $\nu$ -MYB 相关的基因 *c-MYB*、*a-MYB* 及 *b-MYB*，这些转录因子与细胞核的核基质和染色质相结合，在脊椎动物细胞的增殖分化及细胞凋亡过程中发挥转录调节作用<sup>[13]</sup>。植物界首先在玉米中发现调控色素合成的 MYB 转录因子 ZmMYBC1<sup>[14]</sup>。此后有关植物 MYB 转录因子的研究日益增加。MYB 转录因子包含 DNA 结合区、转录调控区、寡聚化位点及核定位信号 4 个功能域<sup>[8]</sup>。每个 MYB 结构域约含有 50~53 个氨基酸残基，包括 3 个保守的色氨酸残基，间隔 18~19 个氨基酸规则排列<sup>[14]</sup>，这些色氨酸残基构成蛋白质空间结构中的疏水核心，进一步折叠成螺旋-转角-螺旋

(Helix-turn-helix, HTH) 结构插入靶基因 DNA 分子大沟中与之结合<sup>[9]</sup>。按 MYB 结构域的数目分成 3R (R1R2R3)，2R (R2R3)，4R 和单一 MYB 结构域蛋白(R1/R2)<sup>[10]</sup>。植物体中大多数是 R2R3-MYB，根据 C 端保守氨基酸基序的不同分为 25 个亚群<sup>[15]</sup>，广泛参与植物生理生化的各个反应过程，包括次生代谢调控、细胞周期、细胞形态建成、逆境胁迫应答和激素信号传导等<sup>[16-17]</sup>。MYB 转录因子的转录调控区分为激活区和抑制区，大多数 MYB 转录因子具有转录激活域。转录激活区主要有 3 种类型，一类是酸性  $\alpha$ -螺旋，其中酸性氨基酸分布在  $\alpha$ -螺旋的同一面是转录激活的必要条件，这类转录因子主要存在于酵母和人体中<sup>[18]</sup>。另一类是富含谷氨酰胺的非酸性转录激活域，谷氨酰胺丰富区是激活靶基因转录的必要条件<sup>[19]</sup>。第三类富含脯氨酸的转录激活域，它位于转录因子的 C 端，含有大量的脯氨酸，是目前发现最多的转录激活域类型<sup>[20]</sup>。有些转录因子的激活域中富含丝氨酸、苏氨酸、异亮氨酸等，甚至由亲水性极强的碱性氨基酸组成<sup>[21]</sup>，如菘蓝 *liMYB* C 端的两个丝氨酸富集区与 *liMYB* 的转录激活功能有关<sup>[22]</sup>。而负调控 MYB 转录因子的转录抑制区的 C 端都由一段保守的基序或锌指结构域构成，如 PDLNLD/ELxIG/S 和 RGIDPxTHRPL/INE，这些基序也是转录抑制区必要的结构组成<sup>[23]</sup>。

## 2 MYB 类转录因子与 DNA 序列位点的结合

c-MYB 结合 DNA 位点的共同序列为(T/C)AAC (G/T) G (A/C/T) (A/C/T)，被称为 MYB 的 MBS I 结合位点，序列的前半部分 (T/C) ACC 是与 R3 结构域特异性结合位点，后半部分 (G/T) G (A/C/T) (A/C/T) 是与 R2 特异性结合位点<sup>[24]</sup>。参与类黄酮生物合成的 R2R3-MYB 类玉米 P 蛋白的 DNA 结合位点是 ACC (A/T) ACC (A/C/T)<sup>[25]</sup>，这一序列与动物的 MBS I 结合位点形成了鲜明对比。不同物种 R2R3-MYB 家族成员分为不同的进化分支，又根据基因序列的相似性分为组 A、B、C，对这些分支成员进行 DNA 结合特异性分析发现，组 A 成员结合 MBS I 的 DNA 序列 (A/C/G/T) GTT (A/G)，组 B 成员结合 MBS I 位点和 MBS II 位点 G(G/T)T(A/T) GTT (A/G)，大多数组 C 成员优先识别 MBS II G 结合位点 C (C/T) ACC (A/T) A (A/C) C，如植物中绝大多数 R2R3-MYB 蛋白与 TAACTAAC 序列结合<sup>[26]</sup>。很多相关研究表明大多数苯丙烷生物合成途径酶基因的启动子区富集 AC 元件，这些 AC 元件与 MYB 转录因子的 DNA 结合域结合后被调控，如

PAL、4CL、C4H、香豆酸-3-羟化酶 (Coumarate 3-Hydroxylase, C3H)、咖啡酰辅酶 A 甲基转移酶 (Caffeoyl-CoA 3-O-methyltransferase, CCoAOMT)、肉桂醇脱氢酶 (Cinnamyl alcohol dehydrogenase, CAD)、肉桂酰辅酶 A 还原酶 (Cinnamoyl-CoA reductase, CCR) 等的启动子区均含有一个或多个 AC 元件, 包括 AC-I (ACCTACC)、AC-II (ACCAACC) 或 ACIII (ACCTAAC) [27-29]。

### 3 MYB 类转录因子的活性

MYB 转录因子转译后进一步的基因修饰、蛋白磷酸化及与其他蛋白 (bHLH、WD40) 相互作用不仅调节其进入细胞核的过程, 也改变其与 DNA 分子的结合能力、结合方式以及在细胞中所处的位置 [30-31]。比如调控金荞麦花色素和类黄酮合成的 FcMYBP1 必须依赖与 bHLH 蛋白的结合 [32]。单红等 [33] 通过酵母单杂交实验证实菊花 CmMYB1 和 CmMYB2 本身没有转录激活活性, 需要与其他蛋白构成蛋白复合物才能调控下游基因的表达。赵佳等 [34] 通过分析月季花 MYB 转录因子的 R3 结构域发现, 其含有一段与 bHLH 蛋白发生特异结合的保守氨基酸残基 [D/E]Lx2[R/K]x3Lx6Lx3R。Gollop 等 [35] 研究表明能对  $Ca^{2+}$ 、光照、病菌等做出反应的结构基因的启动子区富含大量 R2R3-MYB 和 bHLH 的结合位点; 进一步研究发现马铃薯 StAN1 与 bHLH 转录因子协同调控花色素苷合成途径上多个关键酶: CHS (查耳酮合成酶, Chalcone synthase), CHI (查耳酮异构酶, Chalcone isomerase), F3H (查耳酮-3-羟化酶, Flavanone 3-hydroxylase), F3'H (查耳酮-3'-羟化酶, Flavonoid 3'-hydroxylase), DFR (二氢黄酮醇还原酶, Dihydroflavonol 4-reductase), ANS (花青素合成酶, Anthocyanidin synthase) 的表达 [36]。相关研究表明转录因子借助核定位信号区 (Nuclear localization signal, NLS) 与 NBP (NLS-binding protein) 蛋白和亲核蛋白结合并以主动运输的方式进入细胞核 [37], 而没有 NLS 的转录因子需与含有 NLS 的转录因子结合才能进入细胞核 [38]。此外, 转录因子的活性还受发育阶段、环境因子、细胞周期、信号转导等影响 [16, 39]。

## 4 MYB 类转录因子的功能

### 4.1 MYB 的表达模式

月季 MYB4-1 和 MYB6-1 均在月季“红胜利”的花瓣中高水平表达, 而叶片和花药中表达量较低; 且在不同颜色的月季花瓣中, 花青素苷含量与两转

录因子的表达量一致, 说明 MYB4-1 和 MYB6-1 是月季花青素苷合成和花瓣颜色的重要调控基因 [40]。白芨 *BsPAP1* 的表达在花中分布最多, 在假鳞茎和嫩蒴果中的表达较少, 这与它调控花青素的合成有关 [41]。扁桃 *AcMYB46* 转录因子参与调控扁桃内果皮木质素的代谢, 内果皮较厚品种的木质素含量越高, *MYB46* 基因表达越高且持续时间较长 [42]。菊花 *CmMYB1* 转基因拟南芥中木质素含量下降, 木质素合成途径的关键酶基因 *CAD* 和 *COMT* 表达量明显降低, 说明 *CmMYB1* 对木质素合成具有一定的抑制作用。*CmMYB1* 基因在菊花的不同器官和不同发育阶段表达量存在差异; *CmMYB1* 基因除在低温胁迫下表达量上升外, 干旱、高盐和脱落酸处理下表达量均降低 [33]。魏海蓉等 [43] 研究发现甜樱桃 *PaMYB10* 与果实中花青苷的积累有关, 荧光定量 PCR 分析表明, *PaMYB10* 在红色甜樱桃各组织中均有表达且具有组织特异性, 在成熟果实中表达量最高。马铃薯 *StR2R3-MYB* 转录因子对 *StCHS* 基因表达具有增强作用, 而马铃薯 *StTGA* 转录因子对 *StDFR* 表达具有抑制作用, 二者均与苯丙烷类代谢有关。Qin 等 [44] 进一步研究了马铃薯 *StR2R3-MYB* 和 *TGA* 基因的表达情况: *StPAL*、*StDFR* 和 *StR2R3-MYB* 基因的表达量与温度呈负相关, *StTGA* 表达与温度呈正相关; *StCHS*、*StDFR* 和 *StR2R3-MYB* 表达与光照强度呈正相关。郭亚飞等 [45] 研究发现 *CsMYB123* 与茶树花青素合成的调控相关。荧光定量 PCR 分析表明, *CsMYB123* 基因在茶树各组织的表达量依次为: 一芽一叶 > 第二叶 > 第三叶 > 第四叶 > 老茎 > 嫩茎, 其在茶树的新稍中高水平表达, 且与不同组织中的花青素含量呈正相关关系。

### 4.2 MYB 对苯丙烷类代谢的调节

MYB 转录因子的正调控作用基于激活或增强相关基因的表达, 从而促进特定代谢产物的生成与积累。研究表明拟南芥 *PAP1* 和丹参 *SmPAP1* 均可激活苯丙烷代谢途径的开端基因 *PAL* 及花青素合成相关基因 *C4H*、*CHS* 的表达, 正调控花青素的生成 [46-47]。龙胆 *GtMYBP3* 和 *GtMYBP4* 均可激活黄酮醇合成相关基因表达, 进而显著提高幼苗中黄酮醇含量 [48]。张尧等 [49] 将天山雪莲 MYB 转录因子 *sikP* 基因转入番茄中, 有效地提高了番茄类黄酮的含量。水稻 R2R3-MYB 类转录因子 *OsC1* 明显上调花青素合成相关基因 (*PAL*、*CHI*、*CHS*、*F3H*、*F3'H*、*DFR*、*ANS*) 的表达量, 增加花青素的合成, 进而增强抗旱能力 [50]。

R2R3-MYB 的第四亚族成员大多为转录抑制

子,其过量表达导致苯丙烷代谢途径中相关结构基因的表达受到抑制,进而阻碍类黄酮、木质素及花青素的合成。例如,银杏 GbMYBF2 抑制苯丙烷合成途径上 *CHS*、*F3H*、*FLS* (黄酮醇合成酶, Flavonol synthase) 和 *ANS* 基因的表达,从而减少黄酮和花青素的含量<sup>[51]</sup>。苦荞 FtMYB3 的过表达导致 *CHI*、*DFR* (二氢黄酮醇还原酶, Dihydroflavonol 4-reductase) 及 *ANS* 基因的表达量降低,花青素合成量减少<sup>[52]</sup>。荷花 NnMYB4 抑制木质素合成途径结构基因 *4CL*、*C3H*、*F5H* (阿魏酸-5-羟基化酶, Ferulate-5-hydroxylase)、*COMT* (咖啡酸-*O*-甲基转移酶, Caffeic acid-3-*O*-methyltransferase) 的表达,阻碍木质素的合成<sup>[53]</sup>。矮牵牛 PhMYB4 通过抑制 *PAL*、*CH4* 基因的表达,增加了挥发性苯丙烷类物质的积累,从而调节花香<sup>[3]</sup>。石榴 PgMYB 在石榴种皮木质素生物合成过程中起负调控作用<sup>[54]</sup>。枇杷 EjMYB 调控苯丙烷类合成相关酶基因的表达,参与木质素的合成与积累,其中 EjMYB1 激活木质素结构基因 Ej4CL 的效应可被 EjMYB2 减弱;进一步研究表明 EjMYB2 对 EjMYB1 的抑制作用可能是在转录水平与 EjMYB1 竞争靶基因启动子的 AC 元件实现的<sup>[2]</sup>。杨文杰<sup>[55]</sup>通过酵母系统及 RT-PCR 研究表明,大豆 GmMYBZ2 负调控黄酮类化合物的生物合成,这类抑制型 MYB 转录因子的 C 端有一段保守序列,通过与激活因子竞争靶基因启动子的识别位点而抑制基因的表达。灯盏花 ebMYB 能够抑制类黄酮生物合成途径中的关键基因 (*CHI*、*CHS*、*F3'H*、*F3H*、*FLS*) 的表达,从而负调控类黄酮生物合成<sup>[56]</sup>。

植物苯丙烷代谢网络庞大,部分 MYB 蛋白专一调控某一特定代谢分支,而一些 MYB 蛋白能够调控多个不同的代谢支路。例如桑树 MaMYB4 可显著提升黄酮醇合成基因 *FLS* 的表达水平,而抑制花青素代谢途径中 *ANR* (花青素还原酶, Anthocyanidin reductase) 基因的表达<sup>[44]</sup>。苦荞 FtMYB1 和 FtMYB2 基因过量表达可促进花青素合成路径上 *PAL*、*CHI* 和 *F3H* 基因的高效转录,增加花青苷支路流量,而抑制 *FLS* 基因的表达减少黄酮醇的生成,进而提高总黄酮积累<sup>[57]</sup>。紫草 LeMYB2 和 LeMYB3 通过与 MYC 蛋白相互作用共同调控类黄酮和紫草宁 2 条代谢途径中关键基因的表达<sup>[58]</sup>。丹参 SmMYB39 通过调控苯丙烷类代谢途径关键酶基因的表达进而影响迷迭香酸的合成<sup>[59]</sup>;丹参 SmMYB4 通过负调控苯丙烷类代谢途径 *C4H* 基因的表达参与迷迭香酸的合成<sup>[60]</sup>,二者的研究结论一致。

## 5 展望

苯丙烷生物合成途径中诸多基因被克隆、鉴定及部分功能经过验证,然而由于该代谢网络复杂,有较多支路,MYB 转录因子在苯丙烷生物合成途径的调控网络尚较模糊。苯丙烷类化合物作为植物抗逆保护因子及特定环境(如光、温度、营养补给)下的次生代谢产物,MYB 转录因子在植物抗逆境胁迫应答方面的探索较少。多转录因子间蛋白互作及其对苯丙烷类合成相关结构基因的调控机制尚未挖掘清楚。另外有关 MYB 转录因子在药用植物优良性状形成及微量次生代谢物的合成中的调控研究还较少,而且具体调控的靶基因及有关转录因子的作用机制还不透彻,大部分的转录因子还处于认识和探索阶段。目前对 MYB 转录因子调控苯丙烷类生物合成的研究重点主要有以下几方面:(1)研究 MYB 类转录因子在不同植物、不同器官、不同时期的表达模式、调控机制及与其他基因或蛋白的相互作用。(2)利用诱导因子处理并结合转录组学、蛋白质组学和代谢组学技术揭示候选转录因子的表达与苯丙烷类代谢流的分配规律。

## 参考文献:

- [1] 胡文冉,范玲,孙涛,等.棉花纤维中苯丙烷类结构单体的检测方法[J].棉花学报,2016,28(4):407-412.
- [2] XU Q, YIN X R, ZENG J K, et al. Activator- and repressor-type MYB transcription factors are involved in chilling injury induced flesh lignification in loquat via their interactions with the phenylpropanoid pathway[J]. J Exp Bot, 2014, 65(15): 4349-4359.
- [3] COLQUHOUN T A, KIM J Y, WEDDE A E, et al. PhMYB4 fine-tunes the floral volatile signature of hybrid Petuniahybrida through PhC4H[J]. J Exp Bot, 2011, 62(3): 1133-1143.
- [4] 文欢,张大燕,彭成,等.天麻苯丙烷代谢途径的转录组学分析[J].中药材,2017,40(4):789-796.
- [5] 李菲,何小红,张习敏,等.蒺藜苜蓿和天蓝苜蓿 MYB 转录因子的筛选和特征分析[J].分子植物育种,2017,15(5):1630-1638.
- [6] 王怀琴,郭晓荣,杨新兵,等.利用酵母双杂交筛选与丹参 R2R3-MYB 类转录因子 SmPAP1 互作的蛋白[J].基因组学与应用生物学,2016,35(10):2819-2826.
- [7] 邱迎风,倪志勇,刘娜,等.陆地棉 GhMYB9 基因克隆及结合特性分析[J].核农学报,2017,31(3):440-446.
- [8] 王翠平,陈建伟,严莉,等.黑果枸杞 R1-MYB 转录因子基因的克隆及表达分析[J].中草药,2018,49(1):203-210.
- [9] 李绍翠,姜新强,丁爱琴,等.月季 RhMYB61 基因的克隆及表达特性分析[J].华北农学报,2017,32(5):61-68.
- [10] 陈江,唐小慧,任超翔,等.调控红花类黄酮合成 MYB

- 转录因子基因克隆及表达分析[J]. 中草药, 2017, 48(21):4523-4529.
- [11] 应宇翔, 何凤明, 张云峰, 等. 灯盏花 MYB 基因克隆及其荧光表达载体的构建[J]. 中草药, 2017, 48(20): 4306-4315.
- [12] KLEMPNAUER K, GONDA T J, MICHAEL BISHOP J. 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.
- [13] PELICCI P, LANFRANCONE L, BRATHWAITE M, et al. Amplification of the c-myb oncogene in a case of human acute myelogenous leukemia[J]. Science, 1984, 224(4653): 1117-1121.
- [14] 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]. EMBO J, 1987, 6(12): 3553-3558.
- [15] STRACKE R, WERBER M, WEISSHAAR B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Curr Opin Plant Biol, 2001, 4(5): 447-456.
- [16] 黄云吉, 邓仁榆, 高飞, 等. 苦荞转录因子基因 *FtMYB21* 的克隆及其非生物胁迫下的表达分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2015, 34(9):1939-1945.
- [17] 张顺仓, 冯思念, 顾雯, 等. 丹参中转录因子 *SmMYB87* 基因的克隆、亚细胞定位和表达分析[J]. 中草药, 2017, 48(17):3597-3604.
- [18] 韩聚东, 张桦, 倪志勇, 等. 梭梭 NAC 转录因子家族基因的克隆和转录激活分析[J]. 基因组学与应用生物学, 2016, 35(11):3163-3171.
- [19] 赵洁茹, 郝春秋, 贾战生. 与滤泡辅助性 T(Tfh)细胞分化发育相关的主要转录因子[J]. 细胞与分子免疫学杂志, 2017, 33(2): 261-265.
- [20] 王健, 张惠, 周建光. P53 参与抑制 PC-1 基因转录的结构域分析[J]. 生物技术通讯, 2007, 18(3):371-373.
- [21] 茹京娜, 于太飞, 陈隽, 等. 小麦锌指转录因子 TaDi19A 对低温的响应及其互作蛋白的筛选[J]. 中国农业科学, 2017, 50(13):2411-2422.
- [22] 陆倍倍. 四倍体苜蓿中优良品质相关基因的克隆及研究[D]. 上海: 第二军医大学, 2006.
- [23] XIE X L, SHEN S L, YIN X R, et al. Isolation, classification and transcription profiles of the AP2/ERF transcription factor superfamily in *Citrus*[J]. Mol Biol Rep, 2014, 41(7): 4261-4271.
- [24] LI S F, PARISH R W. Isolation of two novel myb-like genes from *Arabidopsis* and studies on the DNA-binding properties of their products [J]. Plant J, 2010, 8(6): 963-972.
- [25] Grotewold E, Athma P, Peterson T. Alternatively spliced products of the maize P gene encode proteins with homology to the DNA-binding domain of myb-like transcription factors [J]. Proc Natl Acad Sci, 1991, 88(11): 4587-4591.
- [26] 方志红. 白羊草 NAC 转录因子基因的克隆、表达分析及遗传转化[D]. 太谷: 山西农业大学, 2013.
- [27] HUANG W J, KHALDUN A B M, CHEN J J, et al. A R2R3-MYB transcription factor regulates the flavonol biosynthetic pathway in a traditional Chinese medicinal plant, *Epimedium sagittatum*[J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1089.
- [28] WANG N, XU H F, JIANG S H, et al. MYB12 and MYB22 play essential roles in proanthocyanidin and flavonol synthesis in red-fleshed apple (*Malus sieversii* f. *niedzwetzkyana*)[J]. Plant J, 2017, 90(2): 276-292.
- [29] LIU C Y, LONG J M, ZHU K J, et al. Characterization of a *Citrus* R2R3-MYB transcription factor that regulates the flavonol and hydroxycinnamic acid biosynthesis[J]. Sci Rep, 2016, 6: 25352.
- [30] LI S. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis: fine-tuning of the MYB-bHLH-WD40 (MBW) complex [J]. Plant Signal Behav, 2014, 9(1):e27522.
- [31] XIE Y, TAN H J, MA Z X, et al. DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYB12 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana*[J]. Mol Plant, 2016, 9(5): 711-721.
- [32] 刘光德. 野生金荞麦黄酮类化合物次生代谢分子调控研究[D]. 重庆: 西南大学, 2007.
- [33] 单红. 菊花 CmMYB1 和 CmMYB2 转录因子基因的克隆及功能鉴定[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
- [34] 赵佳, 刘荣, 杨帆, 等. 月季花青素苷相关 R2R3-MYB 蛋白基因的克隆和表达分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(7): 1392-1404.
- [35] GOLLOP R, EVEN S, COLOVA-TSOLOVA V, et al. Expression of the grape dihydroflavonol reductase gene and analysis of its promoter region 1[J]. J Exp Bot, 2002, 53(373): 1397-1409.
- [36] 谈欢, 刘玉汇, 李丽霞, 等. 马铃薯块茎花色素苷合成相关 R2R3 MYB 蛋白基因的克隆和功能分析[J]. 作物学报, 2018, 44(7): 1021-1031.
- [37] 李靖. OsddWRKY 基因克隆及水稻基因组 WRKY 家族分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2002.
- [38] 陈学梅. miRNA 及其靶标和转录因子的染色体定位及表达分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [39] LIU X F, YIN X R, ALLAN A C, et al. The role of MrbHLH1 and MrMYB1 in regulating anthocyanin biosynthetic genes in tobacco and Chinese bayberry (*Myrica rubra*) during anthocyanin biosynthesis[J]. Plant Cell Tiss Organ Cult, 2013, 115(3): 285-298.
- [40] 严倩, 赵佳, 刘荣, 等. 月季花青素苷相关 R2R3-MYB 蛋白基因的克隆和表达分析[J]. 中国农业科学, 2015, 48(7):1392-1404.
- [41] 田爱梅, 张恩慧, 许忠民, 等. 白芨 MYB 类转录因子 *PAP1* 基因的克隆与表达分析[J]. 西北农业学报, 2014, 23(3):123-127.
- [42] 朱秋萍, 郭春苗, 王娟, 等. 扁桃 MYB46 转录因子基因的克隆及其表达模式分析[J]. 植物生理学报, 2018, 54(4): 669-676
- [43] 魏海蓉, 宗晓娟, 朱东姿, 等. 甜樱桃 MYB 转录因子基因的克隆与表达分析[J]. 山东农业科学, 2018, 50(3): 6-11.
- [44] QIN Y Z, TAI GEORGE, XIE K Y, et al. Ambient light alters gene expression pattern of enzymes and transcription factors involved in phenylpropanoid metabolic path-

- way in potato under chilling stress[J]. *Agric Sci Technol*, 2014, 15(11): 1899-1904.
- [45] 郭亚飞, 马煜明, 水刘媛, 等. 茶树 CsMYB123 转录因子的克隆及表达特性研究[J]. *西北植物学报*. 2018(1): 9-16.
- [46] 李晶. 丹参转录因子基因 SmPAP1 的转录自激活及其调控丹参次生代谢途径的研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2016.
- [47] 樊锦涛, 蒋琛茜, 邢继红, 等. 拟南芥 R2R3-MYB 家族第 22 亚族的结构与功能[J]. *遗传*, 2014, 36(10): 985-994.
- [48] NAKATSUKA T, SAITO M, YAMADA E, et al. Isolation and characterization of GtMYBP3 and GtMYBP4, orthologues of R2R3-MYB transcription factors that regulate early flavonoid biosynthesis, in gentian flowers[J]. *J Exp Bot*, 2012, 63(18): 6505-6517.
- [49] 张尧, 李忠晴, 张丽, 等. 天山雪莲 *sikP* 基因提高番茄类黄酮含量的研究[J]. *西南农业学报*, 2018, 31(6): 1143-1147.
- [50] 何亚飞, 许梦洁, 李霞. 干旱条件下 DCMU 对高表达转 C4-pepc 水稻的花青素合成基因及其相关信号的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2018, 26(3): 409-421.
- [51] XU F, NING Y J, ZHANG W W, et al. An R2R3-MYB transcription factor as a negative regulator of the flavonoid biosynthesis pathway in *Ginkgo biloba*[J]. *Funct Integr Genomics*, 2014, 14(1): 177-189.
- [52] 白悦辰. 苦荞(*F.tataricum*)转录因子 FtMYB3 对花青素合成抑制的分子机制[D]. 雅安: 四川农业大学, 2013.
- [53] 李针针, 刘兆磊, 陈发棣, 等. 荷花 R2R3-MYB 转录因子 NnMYB4 对拟南芥木质素合成的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2016, 39(6): 932-938.
- [54] 曹丹琴, 杨健, 关晓弯, 等. 石榴种皮木质素合成相关转录因子基因 PgMYB 的克隆与表达[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(1): 23-29.
- [55] 杨文杰. 大豆 MYB 转录因子基因的克隆及其表达研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2007.
- [56] 木佳. 灯笼花查尔酮异构酶基因的克隆、转化及 MYB 调控基因的克隆[D]. 昆明: 云南师范大学, 2016.
- [57] 虎萌. 苦荞转录因子 FtMYB1 和 FtMYB2 对烟草黄酮合成关键酶基因表达和黄酮积累的影响[D]. 四川农业大学, 2012.
- [58] 赵胡. 硬紫草 MYB、MYC 类基因的克隆、表达分析及转基因功能初步研究[D]. 南京: 南京大学, 2013.
- [59] ZHANG S C, MA P D, YANG D F, et al. Cloning and characterization of a putative R2R3 MYB transcriptional repressor of the rosmarinic acid biosynthetic pathway from *Salvia miltiorrhiza*[J]. *Plos One*, 2013, 8(9): e73259.
- [60] 宋婕. 丹参迷迭香酸合成途径相关基因的功能研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2010.