

网络出版时间: 2025-07-09

网络出版地址: <https://link.cnki.net/urlid/61.1359.s.20250709.0933.002>

小麦 MYB 转录因子挖掘及功能研究进展

高玉姣^{1,2}, 夏伟羿^{1,2}, 戴梦清^{1,2}, 王永刚^{1,2}, 马海港^{1,2}, 戴毅^{1,2}, 马鸿翔^{1,2}

(1. 江苏省作物基因组学和分子育种重点实验室/生物育种钟山实验室/植物功能基因组学教育部重点实验室, 扬州大学农学院, 江苏扬州 225009; 2. 江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/江苏省作物遗传生理重点实验室, 扬州大学, 江苏扬州 225009)

摘要: 小麦是重要的粮食作物之一, 重要基因挖掘和功能解析对小麦品种改良和分子育种具有重要意义。MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一, 在植物生长发育、代谢以及生物与非生物胁迫的抗性等方面具有重要调控作用。MYB 转录因子功能与作用研究是小麦基因功能研究热点之一, 但与拟南芥、水稻等植物相比, 小麦 MYB 研究仍较为有限。随着高通量测序技术的发展, 小麦基因组数据的完善, 目前已经在小麦基因组中鉴定出 719 个 MYB 转录因子, 其中 R2R3 型 MYB 占主导地位。MYB 转录因子家族成员在小麦生育期各个阶段发挥重要作用, 调控了干旱、盐碱、营养元素缺乏、病虫害等逆境胁迫抗性基因表达, 多数 MYB 基因对抗性表现为正向调控, 部分存在负向调控效应, 表明 MYB 家族成员在小麦的逆境适应机制中具有复杂的调控模式。本文综述了小麦 MYB 转录因子的发掘、分类和生物学功能最新进展, 同时提出了今后应进一步完善 MYB 家族进化分类、挖掘其调控的目的基因、明确其功能和作用机制, 为 MYB 转录因子在小麦分子育种中的应用提供帮助。

关键词: 小麦; 转录因子; MYB; 生长发育

中图分类号: S512.1; S330

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2026)02-0241-13

Progress on the Identification and Functional Analysis of Wheat MYB Transcription Factors

GAO Yujiao^{1,2}, XIA Weiyi^{1,2}, DAI Mengqing^{1,2}, WANG Yonggang^{1,2},

MA Haigang^{1,2}, DAI Yi^{1,2}, MA Hongxiang^{1,2}

(1. Jiangsu Key Laboratory of Crop Genomics and Molecular Breeding/Zhongshan Biological Breeding Laboratory/Key Laboratory of Plant Functional Genomics of the Ministry of Education, Agricultural College of Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 2. Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China)

Abstract: Wheat is one of the most critical food crops, and the identification and functional analysis of its key genes are crucial for wheat variety improvement and molecular breeding. The MYB transcription factor family represents one of the largest groups of transcription factor families in plants, playing a pivotal role in plant growth and development, metabolism, and response to both biotic and abiotic stresses. The study of MYB transcription factors has become a research hotspot in wheat functional genomics. However, compared to model plants such as Arabidopsis and rice, research on wheat MYB transcription factors remains relatively limited. With the advancement of high-throughput sequencing technology and improvement of wheat genome data, a total of 719 MYB transcription factors have been identified in the wheat genome, with the R2R3-type MYBs being the most predominant.

收稿日期: 2025-03-14

修回日期: 2025-04-21

基金项目: 江苏省种业振兴揭榜挂帅项目(JBGS2021006); 江苏省自然科学基金资助项目(BK20220568); 江苏省重点研发计划项目(BE2022346); 国家自然科学基金项目(32201772)

第一作者 E-mail: 007872@yzu.edu.cn(高玉姣)

通讯作者 E-mail: mahx@yzu.edu.cn(马鸿翔)

Previous studies have demonstrated that members of the MYB transcription factor family play significant roles throughout different stages of wheat growth and development, regulating the expression of stress-responsive genes under drought, salinity, nutrient deficiency, and pathogen or pest attacks. Most MYB genes act as positive regulators of stress resistance, while some display negative regulatory effects. These findings suggest that MYB family members contribute to complex regulatory patterns in wheat's stress adaptation mechanisms. This review summarizes recent progress in the identification, classification, and biological functions of wheat MYB transcription factors. Additionally, we suggested that it is necessary to improve the evolutionary classification of MYB family in wheat, explore the target genes regulated by MYB, and identify their function and mechanism in order to apply them in wheat molecular breeding.

Keywords: Wheat; Transcription factor; MYB; Growth and development

转录因子是植物生命过程中最重要的调控蛋白之一,在植物的生长发育、逆境胁迫应答、损伤防御等生理过程中发挥关键作用。主要的转录因子家族包括 MYB (myeloblastosis)、AP2 (AP-ETALA2)、bZIP (basic region-leucine zipper)、NAC (NAM-ATAF-CUC)、Zinc finger 等,这些转录因子与 DNA 上的顺式作用元件结合,并与其他蛋白互作,在转录水平上调控目标基因的时空表达,进而影响细胞内特定生理生化过程。完整的转录因子通常包含 DNA 结合结构域、转录调节结构域以及核定位信号,其中 DNA 结合结构域决定转录因子对顺式作用元件的特异性识别,而转录调节结构域则负责介导基因的激活或抑制作用^[1]。

MYB 转录因子是植物中成员最多的转录调节因子家族之一,第一个 MYB 基因是在禽成髓细胞瘤病毒 (AMV, avian myeloblastosis virus) 中发现的致癌基因 *v-MYB*^[2]。此后,大量 MYB 基因在动物、植物和微生物中被发现。植物中首个被发现的编码 MYB 转录因子基因 *COLORED1* (*C1*) 来自玉米,其编码的蛋白与动物原癌基因 MYB 有约 40% 序列相似性^[3],其 N 端 DNA 结合结构域与动物原癌基因 MYB 蛋白高度相似^[4]。*C1* 通过调控结构基因 *Bz1* 和 *A1* 参与玉米籽粒糊粉中花青素合成,揭示了 MYB 转录因子在植物次生代谢调控中的重要作用^[5]。随着基因组测序和功能基因组学的发展,大量编码 MYB 转录因子的基因在拟南芥、水稻等植物中被鉴定。功能研究证实 MYB 转录因子不仅调控花色素苷、木质素、黄酮类等次生代谢物的合成,还在细胞分裂、器官发育、植物的生物和非生物抗性的应答调控等方面发挥核心作用^[5-7]。

小麦是重要的粮食作物之一,其重要基因挖掘和功能解析对品种改良和分子育种具有重要意义,但其异源六倍体的特性和基因组中高重复序列的特点导致小麦功能基因研究远滞后于拟南芥、水稻等植物^[8],最早的小麦 MYB 基因是以 *ZmP* 基因作为参考序列,通过简并引物扩增小麦 cDNA 分离得到的^[9],随着高通量测序技术的发展和小麦基因组数据的完善,研究人员在小麦中鉴定出大量的 MYB 转录因子,对其功能与作用分析正成为小麦基因功能研究热点之一。回顾总结小麦中已有 MYB 基因的蛋白结构、家族分类及其生物学功能和调控机制对小麦分子育种和品种改良具有重要意义。

1 MYB 蛋白结构及进化

1.1 MYB 蛋白结构

MYB 转录因子在 N 端具有高度保守的 DNA 结合结构域,可以结合特定 DNA 序列 (如 C/TAACG/TG 和 ACCA/TAA/CT/C) 行使调控功能。这一保守结构域通常包含 52 个氨基酸,每个重复序列可以折叠成 3 个 α -螺旋,第 2 个和第 3 个 α -螺旋会形成螺旋-转角-螺旋 (HTH, helix-turn-helix) 结构域,与 3 个规则间隔的保守色氨酸残基组成一个疏水簇,使 MYB 转录因子可以稳定结合 DNA,第三个 α -螺旋绑定靶标 DNA 凹槽,决定其特异结合能力,在与 DNA 结合时,两个 MYB 重复紧密地排列在凹槽中,使两个识别螺旋与特定的 DNA 序列基序协同结合^[10-11]。相较于 N 端,C 端的保守性较低,通常具有不同的功能结构域,如转录激活域、转录抑制域或蛋白-蛋白相互作用域。这些结构域使 MYB 蛋白能够与其他转录因子、辅因子或染色质重塑复

合体相互作用,从而调节基因的表达水平。此外,MYB 蛋白还可通过磷酸化、泛素化等翻译后修饰调节其活性和稳定性,使其在信号转导过程中发挥关键作用^[12]。

根据 MYB 结构域所含 MYB 重复单元数,MYB 家族转录因子通常被分为 4 种类型:包含 4 个 MYB 重复单元的 4R-MYB、3 个 MYB 重复单元的 3R-MYB、2 个 MYB 重复单元的 R2R3-MYB 及仅含有 1 个 MYB 重复单元的 MYB-related 类型 MYB 转录因子家族。其中,R2R3-MYB 是植物种最广泛存在的 MYB 类型^[13]。

1.2 MYB 家族进化

MYB 家族经历了多次复制和丢失事件,形成了不同类型的 MYB 蛋白。MYB 家族不同类型的 MYB 结构域内部具有数目不等的 MYB 重复单元,这些结构域是由 MYB 蛋白的进化形成的。关于 MYB 的进化,Lipsick 等^[14]提出了“丢失模型”。Jin 和 Martin^[15]认为,最原始 MYB 蛋白可能只具 1 个单独的 MYB 重复单元(R1/2),大约 10 亿年前,MYB 结构域区的序列发生了复制,产生了包含 2 个重复单元的 R1/2R3-MYB 以及包含 3 个重复单元的 R1R2R3-MYB(即 3R-MYB)转录因子,其中 3R-MYB 在动物中被保留至今。然而在植物中,大部分 3R-MYB 经历了 R1 重复单元的丢失事件,产生了 R2R3-MYB 蛋白。随着植物体内部发生的全基因组复制和小规模复制事件,R2R3-MYB 家族转录因子的数量迅速扩增为植物中最大的一类转录因子基因家族。此外,植物中有些 MYB 没有发生 R1 的丢失,以 R1R2R3-MYB 的形式保留下来,这些 R1R2R3-MYB 与动物及真菌中 R1R2R3-MYB 在功能上高度保守,主要参与细胞周期和分化的调控。MYB-related 类型的蛋白是植物中所特有的,可能由最原始的 R1/2-MYB 进化而来,随后发生了数量扩增和功能分化。Feller 等^[16]提出了“获得模型”,认为 R2R3-MYB 是一种更古老的形式,R1R2R3-MYB 是在 R2R3-MYB 的基础上获得 1 个重复单元(R1)而来,但是这个模型无法解释 MYB-related 蛋白的起源^[17]。含有 4 个 MYB 重复单元的 4R-MYB 转录因子是最迟发现的,后来还发现了 5R-MYB 类型^[18],使得 MYB 蛋白进化研究变得更为复杂。

系统发育分析表明,植物 R2R3-MYB 转录因子可聚集成 10 个亚家族。Ⅷ 亚家族是陆生植物

R2R3-MYB 转录因子家族中最大的亚家族,可进一步分为 Ⅷ-A-1、Ⅷ-A-2、Ⅷ-b、Ⅷ-B、Ⅷ-C、Ⅷ-D 和 Ⅷ-E 进化分枝,其中 Ⅷ-A-1、Ⅷ-D 和 Ⅷ-E 表现出较高的多样性^[19]。对 74 种植物全基因组水平的 R2R3-MYB 家族系统分析表明,进化过程中全基因组复制及小规模复制使 R2R3-MYB 家族快速扩增,这些扩增事件使 MYB 家族分化成与其功能相一致的不同亚家族,小麦 R2R3-MYB 类型的转录因子与水稻、二穗短柄草、竹等植物聚在一类^[20]。

2 小麦 MYB 基因挖掘

最早的 MYB 基因通过同源克隆获得,Chen 等以最早克隆的玉米 *ZmP* 基因作为参考序列,利用简并引物从小麦根、叶和籽粒中的 cDNA 中扩增得到 23 个 MYB 基因片段和 6 个近全长开放阅读框的小麦 MYB 转录因子,这些小麦 MYB 转录因子具典型 R2R3MYB 结构,且主要位于细胞核内^[9]。

表达序列标签(EST)是一种短的 cDNA 序列,能够特异性标记某个基因的部分序列,可包含基因的结构信息区,能够将该类基因与其他基因相区分。Cai 等^[21]利用 EST 技术从小麦中鉴定了 218 条 MYB 蛋白序列,包括 1RMYB、R2R3 型 MYB、3RMYB 和 4RMYB,获得了 36 个具有完整开放阅读框的 R2R3 型 MYB 基因,组织特异性表达模式分析证实了这些基因的预测结果,同时根据水稻和拟南芥中的同源基因对小麦中基因的系统发育树进行了分析,初步划分了小麦 MYB 蛋白的亚家族。

随着基因表达谱研究的不断推进,在小麦中建立了多个 cDNA 文库,为大规模的基因克隆提供了重要基础。Zhang 等^[22]通过筛选小麦全长 cDNA 文库,获得了 60 条编码小麦 MYB 转录因子的全长 cDNA 序列,包括 1 个 R1R2R3-MYB、22 个 R2R3-MYB 和 37 个 MYB-Related 类型。结合水稻和拟南芥中 MYB 序列的系统发育分析表明,部分小麦 MYB 蛋白与拟南芥 MYB 聚在同一分支上,可能具有类似功能。组织特异性表达显示,大部分小麦 MYB 基因在所有组织中均有表达,表明其参与多种细胞过程,在非生物胁迫过程中有 12 个 MYB 基因响应一种胁迫,20 个基因响应多种胁迫。

通过基因差异表达分析可以鉴定在特定时间、空间和组织表达差异显著的基因,利用该技术挖掘

了多个具有潜在功能的 MYB 基因。Lee 等^[23]在研究小麦根系对低氧胁迫的基因表达响应时,发现其中 1 个与 MYB 同源的基因 *TaMYB1* 在低氧条件下表达量显著增加,利用中国春非整倍体定位于 3BL 上。Hao 等^[24]利用 RNA-seq 技术鉴定硅处理下小麦幼苗的差异表达基因,结果表明,在硅胁迫下,6.25% 差异表达基因是转录因子,转录因子中约有 14.67% 属于 MYB 转录因子家族。

近年来,小麦及其近缘种基因组的测序研究极大地促进了 MYB 基因的系统挖掘。中国科学家及国际同行先后发表了乌拉尔图小麦、粗山羊草和栽培六倍体小麦的基因组序列^[25-28],此后又陆续完成了长穗偃麦草^[29]、簇毛麦^[30]等近缘野生种的全基因组测序,这些基因组大数据为规模化基因挖掘提供了有益的条件。Zhang 等^[31]对 4 791 个 MYB 基因进行分析比较,挖掘到 608 个小麦 MYB 基因。利用国际小麦基因组测序联盟(international wheat genome sequencing consortium)组装的中国春小麦完整基因组数据,Sukumaran 等^[18]鉴定到了 719 个 MYB 蛋白,包括 290 个 1R-MYB、412 个 2R-MYB、14 个 3R-MYB 和 1 个 4R-MYB,还发现 2 个稀有的 5R-MYB。通过对 MYB 氨基酸序列进行分析,这些 MYB 基因被分为 28 个亚群,并由 16 个结构域构成。Wei 等^[32]进一步鉴定了 393 个 R2R3-MYB 基因,其中 A、B 和 D 基因组分别有 130、127 和 136 个基因,12 个 R1R2R3-MYB 基因的表达与生物胁迫或非生物胁迫密切相关。

3 MYB 转录因子在小麦器官发育中的作用

随着测序技术和组学分析方法的发展,小麦 MYB 基因的挖掘已取得重要进展。然而,尽管大量 MYB 基因已被鉴定,但其具体的生物学功能尚未完全解析。在小麦基因组中已经鉴定出 700 多个 MYB 基因,但只有约 30 个小麦 MYB 的功能被研究报道(表 1)。

植物根系的主要功能是固定植物、获取营养物质和水分并运输其到植株的各个器官和组织中。当植物处于环境胁迫时,MYB 转录因子可调节根系发育以适应胁迫环境。Lee 等^[23]研究发现,位于小麦 3BL 上 *TaMYB1* 基因表达量在根受到低氧胁迫时显著增加;光照会引起 *TaMYB1* 表达增强;在 NaCl 处理下,根中 *TaMYB1* 基因上调表达,以减少胁迫对根系生长的抑制效应。缺

水条件下 *TaMYB20* 通过调控根系构型来减少缺水胁迫的影响,与野生型相比,过表达 *TaMYB20* 的烟草株系的根长、侧根数、根表面积、根体积均有所提高,极大地改善了根系在土壤中的分布,增强水分和养分的吸收能力^[34]。此外,Zheng 等^[35]研究发现,在拟南芥中过表达小麦 *TaMYB-CC5A* 能够促进根系生长,导致胁迫条件下根系长度显著增加,从而增强了植株对磷肥饥饿和干旱胁迫的耐受性,而 *TaMYB-CC5A* 沉默的小麦株系在胁迫条件下根系长度减少,对缺磷和干旱胁迫的敏感性增加。小麦 MYB 转录因子 TaMPS 通过与 *TaEXPA2* 的启动子结合直接激活 *TaEXPA2* 的表达,提高植株侧根数量^[36]。

叶片是植物的光合作用、细胞呼吸和蒸腾作用主要器官,叶片生长发育和形态对提高植物光合捕获和气体交换能力具有重要意义。适度的卷叶可以保持叶片的直立性,减少叶片之间的遮挡,从而提高光合效率。Zhang 等^[37]将 1 455 个小麦转录因子基因转化至水稻中,发现小麦 5A、5B 和 5D 染色体上的 R2R3-MYB 基因 *TaMYB18* 在水稻中过表达后可诱导水稻卷叶,并呈现剂量效应,说明 *TaMYB18* 可能在调控叶片发育中发挥重要作用。此外,从小麦幼穗中克隆的 *WRS2* 基因(编码 MYB-related 转录因子)具有抑制 *KNOX* 基因表达的功能。缺失 MYB 结构域的 *WRS2* 可以与 NtPHAN 相互作用形成异质二聚体,缓解小麦 *KNOX* 基因过表达引起的烟草植株的叶片形态改变,说明 *WRS2-KNOX* 的互作在小麦侧向分生组织的分化和器官形成中起着重要的作用^[38]。小麦叶片表皮蜡质与水分利用和产量有关,也保护着植物组织免受非生物和生物胁迫。研究发现,TaMYB60-1 和 TaMYB60-2 是小麦表皮蜡质生物合成的正调控因子,敲除小麦 *TaMYB60-1* 和 *TaMYB60-2* 基因会减少蜡质积累,增加角质层通透性。进一步分析表明,TaMYB60-1 和 TaMYB60-2 可以调控蜡质合成相关基因 *TaFATB1*、*TaFATB2* 和 *TaCER1* 的表达^[39]。Bi 等^[40]研究认为,TaMYB74 特异性识别小麦角质层生物合成相关酶编码基因启动子,参与了角质层生物合成的调控。

MYB 转录因子对花调控作用的研究主要集中在雄蕊发育上,从热敏细胞质雄性不育系 KTM3315A 中克隆的 R2R3-MYB 基因 *TaMYB305* 主要在花药中表达,TaMYB305 可能通过调控 JA 合成相关基因

表 1 已报道的小麦 MYB 基因
Table 1 Reported MYB genes in wheat

基因名称 Gene name	类型 Type	功能 Feature	文献 Literature
<i>TaMYB1</i>	R2R3	调控根系发育和低氧低磷耐性 Regulating root development and hypoxic and phosphorus-deficient tolerance	[23,33]
<i>TaMYB20</i>	R2R3	调控根系构型 Regulating root configuration	[34]
<i>TaMYB-CC</i>	1R	调控低磷耐性和根长 Regulating low phosphorus tolerance and root length	[35]
<i>TaMPS</i>	R2R3	调控侧根数量 Regulating the number of ateral roots	[36]
<i>TaMYB18</i>	R2R3	诱导卷叶 Inducing leaf rolling	[37]
<i>TaWRS2</i>	MYB-related	调控小麦侧向分生组织的分化 Regulating the differentiation of wheat lateral meristem	[38]
<i>TaMYB60-1, 2</i>	R2R3	调控表皮蜡生物合成 Regulating epidermal wax biosynthesis	[39]
<i>TaMYB74</i>	R2R3	调控角质层生物合成 Regulating cuticle biosynthesis	[40]
<i>TaMYB305</i>	R2R3	调控雄蕊育性 Regulating stamen fertility	[41]
<i>TaMAP65</i>	R2R3	调控花药发育 Regulating anther development	[42]
<i>TaTDF1</i>	R2R3	调控花药发育 Regulating anther development	[42]
<i>TaMYB72</i>	R2R3	调控开花期 Regulating the flowering period	[43]
<i>TaMYB70</i>	R2R3	调控千粒重 Regulating thousand grain weight	[44]
<i>TaGAMyb</i>	R2R3	调控高分子量谷蛋白合成 Regulating high molecular weight glutenin synthesis	[45]
<i>TaMYB_7D</i>	R2R3	调控直链淀粉含量 Regulating amylose content	[46]
<i>TaODORANT1</i>	R2R3	调节干旱胁迫抗性、调控小麦籽粒储藏蛋白合成 Regulating drought stress resistance and wheat grain storage protein synthesis	[47-48]
<i>TaMYB13-1</i>	R2R3	调控果聚糖的合成 Regulating fructan synthesis	[49]
<i>TaMYB4</i>	R2R3	调控木质素生物合成、条锈病抗性 Regulating lignin biosynthesis and resistance to stripe rust	[49,50]
<i>TaMYB96</i>	R2R3	调控植物角质层蜡质生物合成 Regulating plant cuticle wax biosynthesis	[51]
<i>TaMPC1</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyanin synthesis	[52]
<i>TaPL1</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyanin synthesis	[53]
<i>TaRC1</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyanin synthesis	[54]
<i>TaRg-B1</i>	R2R3	调控红色颖片 Regulating red glume	[55]
<i>TaMYB10</i>	R2R3	调控类黄酮生物合成 Regulating flavonoid biosynthesis	[54]
<i>TaMYB3</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyanin synthesis	[56]
<i>TaTCL2</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyanin synthesis	[57]
<i>TaPPM1</i>	R2R3	调控花青素合成 Regulating anthocyaninsynthesis	[58]
<i>TaMYBsm1</i>	R2R3	调节干旱胁迫抗性 Regulating drought stress resistance	[59]
<i>TaSIM</i>	R2R3	调节干旱、盐胁迫抗性 Regulating drought and salt stress resistance	[60-61]
<i>TaMYBsm3</i>	R2R3	调节干旱胁迫抗性 Regulating drought stress resistance	[62]
<i>TaMYB344</i>	R2R3	调节气孔关闭、提高耐盐性 Adjusting stomatal closure and improving salt tolerance	[32]
<i>TaMYBL1</i>	R2R3	调控干旱胁迫抗性 Regulating drought stress resistance	[44]
<i>TaMYB33</i>	R2R3	调控干旱胁迫抗性 Regulating drought stress resistance	[63]
<i>TaMyb1D</i>	R2R3	调控干旱胁迫抗性 Regulating drought stress resistance	[64]
<i>TaMYB30-B</i>	R2R3	调控种子萌发与抗旱 Regulating seed germination and drought resistance	[65]
<i>TaMYB44-5A</i>	R2R3	调控抗旱性 Regulating drought resistance	[66]
<i>TaMpc1-D4</i>	R2R3	调控抗旱性 Regulating drought resistance	[67]
<i>TaMYBsdu1</i>	R2R3	调控耐盐性状 Regulating salt tolerance	[68]
<i>TaMYB32</i>	R2R3	提高耐盐性 Improving salt tolerance	[22]
<i>TaMYB86B</i>	R2R3	调控耐盐性 Regulating salt tolerance	[69]
<i>TaMYB73</i>	R2R3	调控氯离子耐性 Regulating chloride ion tolerance	[70]
<i>TaMYB3R1</i>	3R	调控盐、低温、干旱胁迫抗性 Regulating salt, low temperature and drought resistance	[71]
<i>TaMYB56</i>	R2R3	调控低温、盐胁迫抗性 Regulating low temperature and salt stress resistance	[72]
<i>TaMYB19</i>	R2R3	调控盐、干旱、低温、蚜虫抗性 Regulating salt, drought, low temperature, aphid resistance	[73-74]
<i>TaMYB80</i>	R2R3	调控高温、干旱胁迫抗性 Regulating high temperature and drought resistance	[75]
<i>TaMyb10-D</i>	R2R3	调控穗发芽抗性 Regulating ear germination resistance	[76]
<i>TaMYB4-7D</i>	R2R3	调控低磷耐性 Regulating low phosphorus tolerance	[77]
<i>TaMYB59</i>	R2R3	调控低钾耐性 Regulating hypokalemic tolerance	[78]
<i>TaPIMP1</i>	R2R3	提高根腐病抗性 Improving root rotresistance	[79]
<i>TaPIMP2</i>	R2R3	调控根腐病抗性 Regulating resistance to root rot disease	[80]
<i>TaRIM1</i>	R2R3	调节纹枯病抗性 Regulating sheath blight resistance	[81]
<i>TaLHY</i>	R2R3	影响抽穗和条锈病抗性 Regulating the heading trait and stripe rust resistance	[82]
<i>TaMYB29</i>	R2R3	调控条锈病和蚜虫抗性 Regulating stripe rust and aphid resistance	[74,83]
<i>TaMYB391</i>	R2R3	调控条锈病抗性 Regulating stripe rust resistance	[84]
<i>TaMYB44</i>	R2R3	调控蚜虫抗性 Regulating aphid resistance	[74]

的表达而调控雄蕊育性, *TaMYB305* 基因沉默引起 KAM3315A 植株花药不全和花粉败育, 导致雄蕊发育异常^[41]。另一个 R2R3-MYB 转录因子 TDF1(tapetal development and function 1)与绒毡层发育有关, 其表达受 *TaMAP65* 影响, 并与 *TaMAP65* 相互作用, 调控花药形态, 下调 *TaTDF1* 或 *TaMAP65* 的表达都导致花药发育异常^[42]。由此说明, MYB 转录参与小麦花期调控。在长日照条件下, 水稻中过表达 *TaMYB72* 缩短了约 12 d 的开花时间, *TaMYB72* 可能通过上调成花原基因 *Hd3a* 和 *RFT1* 发挥作用^[43]。

同时, MYB 转录因子也参与小麦籽粒发育的调控。脱落酸 (ABA) 受体基因 *TaPYL1-1B* (InDel-442) 的等位变异与高千粒重关联, 且在中国现代栽培品种中频率不断增加, 该基因启动子中具有 MYB 识别插入位点, 小麦 *TaMYB70* 转录因子可增强 *TaPYL1-1B* 的表达^[44]。谷蛋白是影响小麦加工品质的重要因素, 主要分布在糊粉层中, 对 40 个现代小麦品种高分子量谷蛋白基因 *TaGlu-1* 启动子序列的分析发现, *TaGAMyb* 结合基序的数量与谷蛋白的丰度相关, *TaGAMyb* 在胚乳发育过程中可通过直接结合 *TaGLU* 启动子和招募 GCN5 调节组蛋白乙酰化来激活谷蛋白基因的表达^[45]。直链淀粉含量也是制约小麦籽粒品质的重要因素。对 44 个直链淀粉含量变异 EMS 诱变的小麦 *M₄* 代株系进行 TILLING 测序发现, MYB 转录因子 MYB_7B 和 MYB_7D 的错义突变影响了直链淀粉含量^[46]。MYB 转录因子 *TaODORANT1* 可抑制小麦籽粒储藏蛋白基因启动子转录, 进而影响储藏蛋白合成。 *TaODORANT1* 基因抑制转基因株系中籽粒储藏蛋白基因的表达水平上升, 蛋白含量增加, 进一步表明 *TaODORANT1* 为储藏蛋白合成的抑制子^[47-48]。

4 MYB 转录因子对初生和次生代谢的调控

果聚糖是作物灌浆时临时碳储备的主要成分, 果糖基转移酶直接参与小麦液泡中果聚糖的合成。 *TaMYB13-1* 能够激活蔗糖: 蔗糖 1-果糖基转移酶 (1-SST) 和蔗糖: 果糖 6-果糖基转移酶 (6-SFT) 基因启动子的活性, *TaMYB13-1* 过表达可提高果糖基转移酶三个家族基因的表达, 也促进糖基转移酶成熟过程的 γ -液泡加工酶 (γ -VPE1) 上调表达, 从而加速果聚糖的积累^[85]。

木质素在植物细胞壁加固及抗逆性中具有重要作用, 其合成受到 MYB 转录因子的精细调控。 *TaMYB4* 在小麦茎和根中高表达, 在烟草中过表达 *TaMYB4* 使参与木质素合成的肉桂醇脱氢酶和肉桂醇辅酶 A 还原酶基因的转录水平下降, 显著降低总木质素水平, 表明 *TaMYB4* 负向调控小麦木质素的生物合成^[49-50]。

角质层蜡质对植物的非生物胁迫 (如干旱和病害) 具有保护作用, 其主要成分之一是长链烷烃。小麦烷烃生物合成基因 *TaCER1-6A* 和 *TaCER1-1A* 参与了小麦叶片表面 C27、C29、C31、C33 等烷烃的生物合成。小麦 R2R3-MYB 转录因子 *TaMYB96-2D* 和 *TaMYB96-5D* 可以结合在 *TaCER1-6A* 和 *TaCER1-1A* 启动子上 CAACCA 基序, 调控 C27、C29、C31 和 C33 等烷烃的生物合成^[51]。

黄酮类化合物作为植物重要的次生代谢产物, 不仅对植物的器官有重要的作用, 而且对植物抵御各种生物和非生物胁迫具有保护作用。花青素是类黄酮的一种, 与胚芽鞘和种皮红色以及生物或非生物逆境抗性有关。MYB 在调控类黄酮生物合成中起重要作用。 *TaMpc1-A2* (5AL) 和 *TaMpc1-D4* (4DL) 是小麦中的 R2R3-MYB 转录因子基因, 与植物色素合成和胁迫响应有关。研究表明, *TaMpc1-A2* 在小麦胚芽鞘中表达, 其表达水平与胚芽鞘的颜色相关, 参与胚芽鞘中花青素的合成^[52]。 *TaMpc1-D4* 在胚芽鞘和种皮中均有较高的表达, 且不受这些组织颜色的影响。这说明 *TaMpc1-D4* 可能调控这些组织中无色类黄酮的生物合成。 *TaMpc1-D4* 在转基因拟南芥和小麦中负调控干旱耐受性, 表明其在植物对干旱胁迫的响应中发挥负调控作用^[52, 67]。 *TaPL1* 是小麦胚芽鞘花青素合成的一个正调控 MYB 转录因子, 在拟南芥中, 过表达 *TaPL1*, 参与花青素合成早期和晚期的结构基因显著上调, 从而促进花青素积累^[53]。小麦 R2R3-MYB 基因型转录因子 *Rc1* 位于 7A、7B、7DS 染色体, 与胚芽鞘花青素色素表型有关, 研究表明, 当 *Rc1* 三个部分同源基因发生突变时, 胚芽鞘不再呈现红色^[86]。在红色胚芽鞘小麦品种 Gy115 中, *TaMYB-D1* 和 *TaMYB-A1* 被证实花青素合成过程中发挥关键调控作用, 在花青素合成过程中具有正调控作用^[87-88]。他们在小麦近缘种乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 和一粒小麦 (*T. monococcum*) 的同源基因 *TuMYB1*

和 *TmMYB1* 也参与调控胚芽鞘花青素合成^[89-90]。来自野生二粒小麦 (*T. dicoccoides*) 的 MYB 转录因子基因 *TdRCA1* 调控小麦胚芽鞘花青素的合成。在小麦中过表达 *TdRCA1* 使 6 个花青素相关结构基因表达上调, 表现为愈伤组织、胚芽、叶耳和茎节均着色。此外, *TdRCA1* 受光诱导表达, 暗生长 48、60 h 的幼苗经 24 h 光照后胚芽颜色由绿色变为红色, *TdRCA1* 过表达还提高了根腐病的抗性^[91]。 *TaRg-B1* 是位于小麦 1BS 染色体上的 R2R3-MYB 型基因, 在小麦颖片颜色形成和花青素合成中起重要作用。沉默 *TaRg-B1* 可显著减少颖片中的花青素积累, 而过表达 *TaRg-B1* 可增强花青素的沉积, 使颖片呈现更深的红色^[55]。

紫粒小麦具有独特外观且富含丰富营养物质, 因其籽粒富含花青素、多酚类化合物和原花青素, 被称为健康食品。麦粒颜色来自种皮中的花青素积累, 与类黄酮生物合成途径的多酚类化合物、酚醛或原花青素等代谢产物有关。紫粒小麦籽粒中查尔酮合成酶 (CHS)、查尔酮异构酶 (CHI)、黄酮 3-羟化酶 (F3H) 和二氢黄酮醇 4-还原酶 (DFR) 等 4 个基因的表达量较高, 其表达受 3AL、3BL 和 3DL 染色体的 *TaMYB10-A1*, *TaMYB10-B1* 和 *TaMYB10-D1* 转录因子的正调控^[54]。Li 等^[56] 从紫粒小麦 4BL 染色体上克隆了另一重要 MYB 转录因子基因 *TaMYB3*, 该基因诱导了 Gy115 籽粒中的花青素合成, 从而使籽粒呈现紫色。 *TaTCL2* 基因在紫粒小麦的花青素合成过程中起着至关重要的作用, 它通过与 GL2、EGL3、TTG1 等转录因子的互作, 形成复杂的调控网络, 控制花青素的积累^[57]。光信号也是紫粒小麦花青素积累的重要影响因素。Jiang 等^[58] 通过对紫粒小麦品种 H76 进行转录组测序、差异基因表达分析及系统发育研究, 发现 *TaHY5-7A* 和 *TaBBX-3B* 是参与小麦光信号传导的两个关键基因。这两个基因通过协同激活花青素合成调控相关的 MYB 基因 *TaPpm1* 的表达, 促进紫粒小麦在光诱导条件下的花青素积累^[58]。

5 MYB 转录因子在小麦胁迫响应中的作用

5.1 MYB 参与非生物胁迫抗性

干旱是影响植物生长发育的主要环境胁迫因子, 植物对于干旱胁迫的反应涉及到生理、细胞和分子水平的变化, MYB 转录因子通过调节与干旱

胁迫相关基因的表达来调控小麦抗旱性。例如, 从抗旱小麦品种石麦 15 中分离得到的 *TaMYB-sm1* 基因在在聚乙二醇 (PEG) 和甘露醇处理后显著上调表达, 它通过调控 *DREB2A*、*P5CS1* 和 *RD29A* 提高抗旱性。 *TaMYBsm1* 过表达的拟南芥植株中, 脯氨酸含量提高, 丙二醛 (MDA) 含量下降, 失水率较低, 植株在干旱胁迫下的存活率显著提高^[59]。在干旱胁迫下过表达小麦 *TaSIM* 的拟南芥中 *RD29A* 和 *RD22* 的表达量提高, 植株可溶性糖和脯氨酸含量均高于野生型, 叶片失水率显著降低, 抗旱性提高^[60]。位于 6A、6B 和 6D 染色体上的 *TaMYBsm3* 基因通过上调 *P5CS1*、*DREB2A* 和 *RD29A* 基因表达量提高植株脯氨酸含量, 降低 MDA 含量, 从而提高了转基因拟南芥的耐旱性^[62]。过表达 *TaMYB344* 的烟草转基因系在干旱胁迫时通过气孔关闭提高抗旱性^[32]。与小麦耐旱性相关的 *TaNAC071-A* 基因启动子上包含两个 MYB 顺式调控元件, 可以直接与 MYB 转录因子 *TaMYBL1* 结合, 从而增强耐旱性^[92]。拟南芥中 *TaMYB33* 基因过表达诱导与脯氨酸和抗坏血酸过氧化物酶合成活性相关基因 *AtP5CS* 和 *AtZAT12* 的表达, 通过渗透平衡重建和活性氧 (ROS) 解毒来增强耐旱能力^[63]。过表达 *TaMyb1D* 基因的烟草植株中, ROS 和胁迫相关基因的表达水平上调, 在干旱胁迫下植株相对含水量较高, 失水率较低^[64]。在干旱胁迫下, 过表达 *TaODORANT1* 的烟草株系中超氧化物歧化酶 (SOD) 活性和过氧化氢酶 (CAT) 活性提高, H_2O_2 和 MDA 含量降低, 相对含水量升高, 失水速率降低, 从而提高了抗旱性^[47]。拟南芥中过表达 *TaMYB30-B* 可以提高种子萌发期和幼苗期的抗旱能力^[65]。研究还发现, 部分 MYB 转录因子通过负向调控抗旱相关基因表达, 进而降低了植物的抗旱能力。遗传调控和转录调控分析表明, *TaMYB44-5A* 通过结合 *TaRD22-3A* 启动子抑制该基因表达, 负向调控 ABA 信号, 过表达 *TaMYB44-5A* 降低了拟南芥对 ABA 的敏感性和抗旱能力^[66]。此外, *TaMpc1-D4* 过表达小麦株系中, 抗旱相关基因 *P5CS1*、*RD29A*、*RD29B*、*DREB2A*、*ABF3*、*CBF1*、*CBF2*、*CBF3*、*ERF1*、*PODI*、*SOD (Cu/Zn)* 和 *CAT1* 显著下调, 降低了转基因拟南芥的耐旱性, 表现为种子萌发率降低、根长缩短^[67]。

土壤盐碱化是中国沿海滩涂及北方盐碱化地

区制约作物产量和品质的主要非生物胁迫之一,不合理的灌溉措施导致土壤盐渍化的问题越来越突出^[93]。盐胁迫会引发离子毒性、渗透胁迫和氧化胁迫,可以造成植株出现脱水和一系列不良反应。植物进化出几种应对盐胁迫的策略,如通过信号转导途径激活胁迫应答基因、改变植物代谢或增强离子通道通透性等方式增强植物耐盐性^[94]。Rahaie等^[68]通过分析10个小麦MYB转录因子在盐胁迫下的表达水平认为,盐胁迫下,*TaMYBsdu1*在耐盐基因型中的表达量高于感盐基因型。Zhang等^[22]发现来了16个MYB基因响应盐胁迫,其中*TaMYB32*的过表达增强了转基因拟南芥对盐胁迫的耐受性。*TaMYB344*过表达烟草株系通过调节叶片气孔关闭提高了烟草对盐胁迫耐性^[32]。小麦R2R3-MYB转录因子TaSIM受干旱、高盐、低温和ABA诱导,过表达*TaSIM*株系与野生型相比,*RD22*和*RD29A*转录水平上调,从而提高了转基因植物的耐盐性^[61]。*TaMYB86B*在小麦根茎叶中高表达,在盐胁迫下,过表达转基因植株的生物量和 K^+ 含量与野生型相比提高,而MDA、 H_2O_2 、 O_2^- 和 Na^+ 含量较低,*TaMYB86B*通过调节离子平衡来维持适当的渗透压和降低ROS水平从而提高小麦的耐盐性^[69]。*TaMYB73*在盐诱导时高表达,在拟南芥过表达的株系中*AtCBF3*、*AtABF3*等多种应激信号基因以及下游应答基因*AtRD29A*和*AtRD29B*的表达均提高,从而增强了对NaCl、LiCl和KCl的耐受性^[70]。

MYB转录因子可同时参与小麦对干旱、盐和寒冷胁迫的反应。*TaMYB3R1*具有MSA顺式元件结合活性,受ABA和茉莉酸甲酯(MeJA)诱导表达,同样受盐、低温和干旱处理上调表达^[71]。低温胁迫对*TaMYB56-B*和*TaMYB56-D*的表达有较强的诱导作用,过表达*TaMYB56-B*拟南芥转基因株系中*DREB1A/CBF3*、*COR15A*等胁迫应答基因的表达量明显升高,说明其参与了植物对低温和盐胁迫的响应^[72]。过表达*TaMYB19-B*的拟南芥转基因植株在胁迫的条件下植株可溶性糖和脯氨酸含量升高,提高了苗期对盐、干旱、低温冻害等多种胁迫的耐受性^[73]。*TaMYB80*过表达拟南芥转基因植株通过提高ABA水平,增强了其对高温和干旱胁迫的耐受性^[75]。

小麦收获前受雨水高湿影响容易出现穗发芽,严重影响小麦产量和品质。通过整合组学和

功能分析,发现含有*Myb10-D*的小麦品系发芽率比其他品系约低40%。*Myb10-D*激活9-顺-环氧类胡萝卜素双加氧酶,促进小麦种子发育早期ABA的生物合成,从而延缓小麦萌发,增强了小麦对穗发芽的抗性^[76]。

磷、钾、氮等大量元素是影响植物生长发育重要因素,MYB转录因子在调控植物对磷、钾、氮等矿质元素的响应中起着重要作用。小麦MYB-CC转录因子在缺磷胁迫条件下显著上调表达;*TaMYB-CC5*基因在缺磷胁迫下在根中特异表达,缺磷胁迫条件下,*TaMYB-CC5A*过表达株系中*TaZIFL1*、*TaZIFL2*和*TaZIFL5*基因上调表达,根系长度显著增加,进而对磷饥饿的耐受性增强;*TaMYBCC5*基因沉默的小麦株系根系长度在胁迫条件下减少,对缺磷和干旱胁迫的敏感性增加^[35]。在缺磷条件下,过表达*TaMYB1*的转基因植株干重和磷积累均高于野生型,说明*TaMYB1*在介导小麦对缺磷胁迫的耐受性中起着关键作用^[33]。对磷高效和低效品种在低磷胁迫下转录组分析发现,关键的差异表达基因包括编码酸性磷酸酶(PAPs)、磷酸盐转运蛋白(PHT1和PHO1)、SPX以及MYB、bHLH和WRKY转录因子的基因^[95]。TaPHT1;9-4B属于磷转运蛋白(PHT1)家族,该家族在植物无机磷(Pi)吸收、转运和再分配过程中发挥重要作用。TaMYB4-7D通过直接结合*TaPHT1;9-4B*启动子区域,间接调控磷吸收相关信号通路,参与低磷胁迫应答^[77]。植物能够感知土壤中的钾离子(K^+ / NO_3^-)水平,并相应地调节根-茎的 K^+ / NO_3^- 转运,以平衡这些离子在地下部和地上部之间的分布。TaMYB59通过调控拟南芥硝酸盐转运蛋白NRT1.5和肽转运蛋白NPF7.3的转录来维持这种平衡,以应对低 K^+ 胁迫^[78]。

5.2 MYB参与生物胁迫抗性

在小麦生长和发育过程易受到各种生物胁迫,昆虫、真菌、病毒等胁迫严重影响产量和品质。当植物遭受生物胁迫时,它们会迅速启动早期信号,如活性氧(ROS)的爆发和细胞质 Ca^{2+} 浓度的增加,然后这些信号激活植物激素调节网络,进而产生与防御相关的化合物,如类黄酮、木质素等,使植株表现出抗病性^[96]。MYB转录因子在小麦的生物胁迫防御中也发挥着重要作用。*TaMYB4*受水杨酸(SA)、乙烯(ET)、ABA、MeJA等激素,在条锈病菌侵染后表达显著上调,

TaMYB4 沉默株系对小麦锈病的敏感性增加^[50]。*TaPIMP1* 在小麦根腐病菌的接种后转录水平显著上调。过表达*TaPIMP1* 的烟草转基因株系中, 苯丙氨酸解氨酶和 SOD 活性较野生型显著提高, 显著增强对茄科青枯病的抗性^[97]。过表达*TaPIMP1* 的小麦转基因中,*RD22*、*TLP4* 和*PR1a* 等防御和胁迫相关基因上调表达, 对根腐病的抗性显著增强^[79]。*TaPIMP2* 正向调节*PR1a*、*PR2*、*PR5*、*PR10* 等防御基因的表达。*TaPIMP2* 的沉默抑制了小麦品种扬麦 6 号对小麦根腐病的抗性, 但未改变小麦品种 CI12633 对小麦纹枯病的抗性。过表达*TaPIMP2* 显著提高了转基因小麦根腐病的抗性^[80]。禾谷丝核菌接种后,*TaRIM1* 沉默降低了小麦抗病品种 CI12633 对纹枯病的抗性, 在感病品种中过表达该基因则可提高纹枯病抗性^[81]。条锈菌 CYR32 小种侵染可导致川农 19 的*TaLHY* 表达上调, 利用病毒诱导基因沉默 VIGS 技术使*TaLHY* 沉默植株无法完成抽穗阶段。川农 19 通过与条锈病生理小种 CYR32 的亲性和互作, 失去了对条锈病病原的免疫能力, 说明*TaLHY* 可能调控小麦的抽穗以及对条锈病的防御反应^[82]。*TaMYB29* 以及*TaMYB391* 转录水平受到 SA、ABA 和小麦条锈病菌等的诱导,*TaMYB29* 基因过表达会导致了 ROS 积累和不依赖病原体的细胞死亡。*TaMYB29* 基因沉默的突变体中, *PR* 表达显著下调, 从而降低小麦对条锈病的抗性。过表达*TaMYB391* 小麦转基因株系通过诱导 *PR* 相关基因表达、ROS 积累和超敏细胞死亡, 增强小麦对条锈病的抗性,*TaMYB391* 沉默则降低了小麦对条锈病的抗性^[83-84]。

小麦蚜虫是小麦生产中的重要害虫, 既能直接影响植株生长, 又能传播病毒病, 严重时可能造成大幅度减产。小麦 MYB 转录因子广泛参与小麦蚜虫抗性调控,*TaMYB19*、*TaMYB29* 和*TaMYB44* 在玉米蚜虫侵染下被高度激活, 表明它们可能在小麦抗蚜虫防御(phloem-based defense, PBD)中发挥重要作用。沉默这些基因有助于蚜虫取食小麦韧皮部, 抑制小麦对 PBD 的反应, 导致蚜虫数量显著增加。单基因沉默实验表明,*TaMYB19*、*TaMYB29* 和*TaMYB44* 贡献了 55%~82% 的 PBD 应答, 其中*TaMYB29* 可能是最主要的调控因子。*TaMYB* 基因对 PBD 的贡献可被 ET 信号抑制剂消除, 而同时沉默 3 个*TaMYB* 基因时, 其对 PBD 的贡献完全消失, 表明,*TaMYB19*、*TaMYB29* 和

TaMYB44 是小麦 PBD 的共同调控因子, 并通过影响 ET 信号通路来实现这一功能^[74]。

6 展望

小麦基因组测序及转录组学研究为大规模小麦 MYB 基因挖掘和功能解析提供了基础, 通过对 MYB 保守结构域序列比对分析, 研究者已经在小麦基因组中鉴定出 719 个 MYB 转录因子, 其中 R2R3 型 MYB 占主导地位。作为植物体内较大的转录因子家族, 其家族成员在小麦全生育期各个器官发育阶段、初生和次生代谢以及生物与非生物逆境胁迫中发挥重要的调控作用, 而器官发育、代谢调控与胁迫抗性之间也互关联(图 1)。在胁迫应答方面, 多数 MYB 基因表现为正向调控, 但也有部分基因起负向调控作用, 表明 MYB 家族成员在小麦的逆境适应机制中具有复杂的调控模式。

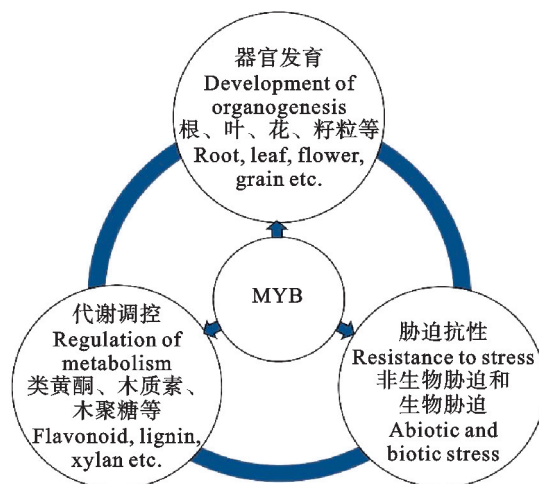


图 1 MYB 转录因子功能模式图

Fig. 1 Functional model of MYBs

由于小麦基因组庞大, 基因组及转录组研究较拟南芥、水稻和玉米相比较晚, 因此小麦中 MYB 基因的挖掘仍然滞后。目前挖掘的多数 MYB 转录因子是通过基因组数据结合同源序列扩增获得的, 通过与性状相关的 QTL 定位克隆的 MYB 基因较少, 已经发掘的 MYB 基因是否位于已报道的 QTL 区域内或者是其候选基因仍然有待验证。MYB 基因功能研究中, 多数 MYB 仅通过拟南芥和烟草遗传转化试验进行功能研究, 未能在小麦遗传转化中得到验证。已经明确功能的 MYB 基因在不同小麦品种中的单倍型分化尚未被系统解析, 明确这些基因的单倍型功能分化

可为小麦分子育种提供重要的参考依据。此外,转录因子是通过与目标基因顺式作用元件作用对目的基因起调控作用的,而目前对于小麦 MYB 转录因子的调控通路研究仍然较少,小麦中 MYB 基因上下游调控网络研究鲜有报道。

MYB 家族转录因子在小麦生长发育及逆境胁迫过程中起到重要作用。挖掘小麦 MYB 基因并明确其功能及作用机制将有利于小麦目的性状的遗传改良。而目前对小麦 MYB 转录因子的研究,无论是基因功能和作用机制,还是基因调控网络的解析取得的进展,都难以在小麦分子育种中被有效利用。因此,首先应根据对已经发现的 MYB 转录因子从结构特征上进行精确家族分类,了解不同家族基因的功能分化,在此基础上,更快了解和预测已发现的 MYB 基因功能;其次,利用组学大数据挖掘 MYB 基因调控的上下游网络和与其他转录因子或基因的相互作用,利用遗传转化和基因编辑技术进一步探究 MYB 基因参与小麦生长发育及胁迫调控的生理与分子机制。此外,应将在小麦生长发育与胁迫调控中起关键作用的 MYB 基因应用于育种实践,创制突破性的育种材料并逐步应用于生产。

参考文献:

- [1]ZHANG C Y, LONG Y, FENG J, *et al.* Transcriptional regulation of plant genes and its significance in biology [J]. *Hereditas*, 2007, 29(7): 793.
- [2]ROUSSEL M, SAULE S, LAGROU C, *et al.* Three new types of viral oncogene of cellular origin specific for haematopoietic cell transformation [J]. *Nature*, 1979, 281(5731): 452.
- [3]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.
- [4]MAROCCO A, WISSENBAACH M, BECKER D, *et al.* Multiple genes are transcribed in *Hordeum vulgare* and *Zea mays* that carry the DNA binding domain of the MYB oncoproteins [J]. *Molecular and General Genetics MGG*, 1989, 216(2): 183.
- [5]CONE K C, BURR F A, BURR B. Molecular analysis of the maize anthocyanin regulatory locus *C1* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1986, 83(24): 9631.
- [6]WU X Y, XIA M, SU P, *et al.* MYB transcription factors in plants: A comprehensive review of their discovery, structure, classification, functional diversity and regulatory mechanism [J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2024, 282: 136652.
- [7]WANG W, CAO J F, HUANG S F, *et al.* Integrated transcriptomics and metabolomics analyses provide insights into salt-stress response in germination and seedling stage of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Current Plant Biology*, 2023, 33: 100274.
- [8]代君丽, 李振岐. 小麦的比较基因组学和功能基因组学[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 949.
- DAI J L, LI Z Q. Comparative and functional genomics of wheat [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2004, 24(5): 949.
- [9]CHEN R M, NI Z F, NIE X L, *et al.* Isolation and characterization of genes encoding MYB transcription factor in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Science*, 2005, 169(6): 1146.
- [10]OGATA K, KANEHISHII C, SASAKI M, *et al.* The cavity in the hydrophobic core of MYB DNA-binding domain is reserved for DNA recognition and trans-activation [J]. *Nature Structural Biology*, 1996, 3(2): 178.
- [11]JIA L, CLEGG M T, JIANG T. Evolutionary dynamics of the DNA-binding domains in putative R2R3-MYB genes identified from rice subspecies indica and Japonica genomes [J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(2): 575.
- [12]ANTON I A, FRAMPTON J. Tryptophans in MYB proteins [J]. *Nature*, 1988, 336(6201): 719.
- [13]ROSINSKI J A, ATCHLEY W R. Molecular evolution of the MYB family of transcription factors: Evidence for polyphyletic origin [J]. *Journal of Molecular Evolution*, 1998, 46(1): 74.
- [14]LIPSICK J S. One billion years of MYB [J]. *Oncogene*, 1996, 13(2): 223.
- [15]JIN H L, MARTIN C. Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family [J]. *Plant Molecular Biology*, 1999, 41(5): 577.
- [16]FELLER A, MACHEMERK, BRAUN E L, *et al.* Evolutionary and comparative analysis of MYB and bHLH plant transcription factors [J]. *The Plant Journal*, 2011, 66(1): 94.
- [17]JIANG CZ, GU J Y, CHOPRA S, *et al.* Ordered origin of the typical two- and three-repeat MYB genes [J]. *Gene*, 2004, 326: 13.
- [18]SUKUMARAN S, LETHIN J, LIU X, *et al.* Genome-wide analysis of MYB transcription factors in the wheat genome and their roles in salt stress response [J]. *Cells*, 2023, 12(10): 1431.
- [19]JIANG C K, RAO G Y. Insights into the diversification and evolution of R2R3-MYB transcription factors in plants [J]. *Plant Physiology*, 2020, 183(2): 637.
- [20]WU Y, WEN J, XIA Y P, *et al.* Evolution and functional diversification of R2R3-MYB transcription factors in plants [J]. *Horticulture Research*, 2022, 9: 58.
- [21]CAI H S, TIAN S, DONG H S. Large-scale in silico identification of MYB family genes from wheat expressed sequence tags [J]. *Molecular Biotechnology*, 2012, 52(2): 184.

- [22]ZHANG L C,ZHAO G Y,JIA J Z,*et al.* Molecular characterization of 60 isolated wheat MYB genes and analysis of their expression during abiotic stress [J]. *Journal of Experimental Botany*,2012,63(1):203.
- [23]LEE T G,JANG C S,KIM J Y,*et al.* A MYB transcription factor(TaMyb1) from wheat roots is expressed during hypoxia:Roles in response to the oxygen concentration in root environment and abiotic stresses [J]. *Physiologia Plantarum*,2007,129(2):375.
- [24]HAO L D,SHI S B,GUO H B,*et al.* Transcriptome analysis reveals differentially expressed MYB transcription factors associated with silicon response in wheat [J]. *Scientific Reports*,2021,11:4330.
- [25]JIA J Z,ZHAO S C,KONG X Y,*et al.* *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation [J]. *Nature*,2013,496(7443):91.
- [26]LUO M C,GU Y Q,PUIU D,*et al.* Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii* [J]. *Nature*,2017,551(7681):498.
- [27]LING H Q,MA B,SHI X L,*et al.* Genome sequence of the progenitor of wheat A subgenome *Triticum urartu* [J]. *Nature*,2018,557(7705):424.
- [28]International Wheat Genome Sequencing Consortium. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome [J]. *Science*,2018,361(6403):7191.
- [29]WANG H W,SUN S L,GE W Y,*et al.* Horizontal gene transfer of *Fhb7* from fungus underlies *Fusarium* head blight resistance in wheat [J]. *Science*,2020,368(6493):5435.
- [30]ZHANG X,WANG H Y,SUN H J,*et al.* A chromosome-scale genome assembly of *Dasyphyrum villosum* provides insights into its application as a broad-spectrum disease resistance resource for wheat improvement [J]. *Molecular Plant*,2023,16(2):432.
- [31]ZHANG F,MA J,LIU Y,*et al.* A multi-omics analysis revealed the diversity of the MYB transcription factor family's evolution and drought resistance pathways [J]. *Life*,2024,14(1):141.
- [32]WEI Q H,CHEN R,WEI X,*et al.* Genome-wide identification of R2R3-MYB family in wheat and functional characteristics of the abiotic stress responsive gene *TaMYB344* [J]. *BMC Genomics*,2020,21(1):792.
- [33]FANG W B,DING W W,ZHAO X L,*et al.* Expression profile and function characterization of the MYB type transcription factor genes in wheat (*Triticum aestivum* L.) under phosphorus deprivation [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*,2015,38(1):5.
- [34]AZAB O,BEN ROMDHANE W,EL-HENDAWY S,*et al.* Ectopic expression of a wheat R2R3-type MYB gene in transgenic tobacco enhances osmotic stress tolerance *via* maintaining ROS balance and improving root system architecture [J]. *Biology*,2024,13(2):128.
- [35]ZHENG L,KONG Y N,YAN X C,*et al.* TaMYB-CC5 gene specifically expressed in root improve tolerance of phosphorus deficiency and drought stress in wheat [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*,2024,215:109011.
- [36]YANG J J,ZHANG G Q,AN J,*et al.* Expansin gene *TaEX-PA2* positively regulates drought tolerance in transgenic wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Plant Science*,2020,298:110596.
- [37]ZHANG L C,DONG C H,ZHANG Q,*et al.* The wheat MYB transcription factor TaMYB18 regulates leaf rolling in rice [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*,2016,481(1-2):77.
- [38]MORIMOTO R,NISHIOKA E,MURAI K,*et al.* Functional conservation of wheat orthologs of maize rough sheath1 and rough sheath2 genes [J]. *Plant Molecular Biology*,2009,69(3):273.
- [39]WANG X Y,CHEN W Z,ZHI P F,*et al.* Wheat transcription factor TaMYB60 modulates cuticular wax biosynthesis by activating *TaFATB* and *TaCER1* expression [J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2024,25(19):10335.
- [40]BI H H,LUANG S,LI Y,*et al.* Identification and characterization of wheat drought-responsive MYB transcription factors involved in the regulation of cuticle biosynthesis [J]. *Journal of Experimental Botany*,2016,67(18):5363.
- [41]WANG X X,WANG J C,LIU Z Y,*et al.* The R2R3 MYB gene *TaMYB305* positively regulates anther and pollen development in thermo-sensitive male-sterility wheat with *Aegilops kotschyi* cytoplasm [J]. *Planta*,2024,259(3):64.
- [42]SHAN S C,TANG P,WANG R,*et al.* The characteristic analysis of TaTDF1 reveals its function related to male sterility in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *BMC Plant Biology*,2024,24(1):746.
- [43]ZHANG L C,LIU G X,JIA J Z,*et al.* The wheat MYB-related transcription factor TaMYB72 promotes flowering in rice [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*,2016,58(8):701.
- [44]MAO H D,JIAN C,CHENG X X,*et al.* The wheat ABA receptor gene *TaPYL1-1B* contributes to drought tolerance and grain yield by increasing water-use efficiency [J]. *Plant Biotechnology Journal*,2022,20(5):846.
- [45]GUO W W,YANG H,LIU Y Q,*et al.* The wheat transcription factor TaGAMyb recruits histone acetyltransferase and activates the expression of a high-molecular-weight glutenin subunit gene [J]. *The Plant Journal*,2015,84(2):347.
- [46]SHARMA D L,BHOITE R,REEVES K,*et al.* Genome-wide superior alleles,haplotypes and candidate genes associated with tolerance on sodic-dispersive soils in wheat(*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*,2022,135(3):1113.
- [47]WEI Q H,LUO Q C,WANG R B,*et al.* A wheat R2R3-type MYB transcription factor TaODORANT1 positively regu-

- lates drought and salt stress responses in transgenic tobacco plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1374.
- [48] LUO G B, SHEN L S, SONG Y H, *et al.* The MYB family transcription factor TuODORANT1 from *Triticum urartu* and the homolog TaODORANT1 from *Triticum aestivum* inhibit seed storage protein synthesis in wheat [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(9):1863.
- [49] MA Q H, WANG C, ZHU H H. *TaMYB4* cloned from wheat regulates lignin biosynthesis through negatively controlling the transcripts of both cinnamyl alcohol dehydrogenase and cinnamoyl-CoA reductase genes [J]. *Biochimie*, 2011, 93(7):1179.
- [50] AL-ATTALA M N, WANG X J, ABOU-ATTIA M A, *et al.* A novel TaMYB4 transcription factor involved in the defence response against *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and abiotic stresses [J]. *Plant Molecular Biology*, 2014, 84(4):589.
- [51] HE J J, LI C Z, HU N, *et al.* ECERIFERUM1-6A is required for the synthesis of cuticular wax alkanes and promotes drought tolerance in wheat [J]. *Plant Physiology*, 2022, 190(3):1640.
- [52] SHOEVA O Y, STRYGINA K V, KHELESTKINA E K. Genes determining the synthesis of flavonoid and melanin pigments in barley [J]. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2018, 22(3):333.
- [53] SHIN D H, CHOI M G, KANG C S, *et al.* A wheat R2R3-MYB protein PURPLE PLANT1 (TaPL1) functions as a positive regulator of anthocyanin biosynthesis [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2016, 469(3):686.
- [54] HIMI E, NODA K. Red grain colour gene(R) of wheat is a MYB-type transcription factor [J]. *Euphytica*, 2005, 143(3):239.
- [55] ABROUK M, ATHIYANNAN N, MÜLLER T, *et al.* Population genomics and haplotype analysis in spelt and bread wheat identifies a gene regulating glume color [J]. *Communications Biology*, 2021, 4:375.
- [56] LI N, ZONG Y, LIU B L, *et al.* *TaMYB3*, encoding a functional MYB transcription factor, isolated from the purple pericarp of *Triticum aestivum* [J]. *Cereal Research Communications*, 2017, 45(3):369.
- [57] FLORES P C, YOON J S, KIM D Y, *et al.* Transcriptome analysis of MYB genes and patterns of anthocyanin accumulation during seed development in wheat [J]. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2022, 18:11769343221093341.
- [58] JIANG Q Q, JIANG W H, HU N, *et al.* Light-induced TaHY5-7A and TaBBX-3B physically interact to promote PURPLE PERICARP-MYB1 expression in purple-grained wheat [J]. *Plants*, 2023, 12(16):2996.
- [59] LI M J, QIAO Y, LI Y Q, *et al.* A R2R3-MYB transcription factor gene in common wheat (namely *TaMYBsm1*) involved in enhancement of drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(6):1097.
- [60] YU Y H, BI C X, WANG Q, *et al.* Overexpression of *TaSIM* provides increased drought stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2019, 512(1):66.
- [61] YU Y H, NI Z Y, CHEN Q J, *et al.* The wheat salinity-induced R2R3-MYB transcription factor TaSIM confers salt stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 491(3):642.
- [62] LI Y Q, ZHANG S C, ZHANG N, *et al.* MYB-CC transcription factor, TaMYBsm3, cloned from wheat is involved in drought tolerance [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1):143.
- [63] QIN Y X, WANG M C, TIAN Y C, *et al.* Over-expression of TaMYB33 encoding a novel wheat MYB transcription factor increases salt and drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Biology Reports*, 2012, 39(6):7183.
- [64] WEI Q H, ZHANG F, SUN F S, *et al.* A wheat MYB transcriptional repressor TaMyb1D regulates phenylpropanoid metabolism and enhances tolerance to drought and oxidative stresses in transgenic tobacco plants [J]. *Plant Science*, 2017, 265:112.
- [65] ZHANG L C, ZHAO G Y, XIA C, *et al.* A wheat R2R3-MYB gene, *TaMYB30-B*, improves drought stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(16):5873.
- [66] PENG D, LI L Q, WEI A S, *et al.* *TaMYB44-5A* reduces drought tolerance by repressing transcription of *TaRD22-3A* in the abscisic acid signaling pathway [J]. *Planta*, 2024, 260(2):52.
- [67] LI X R, TANG Y, LI H L, *et al.* A wheat R2R3 MYB gene *TaMpc1-D4* negatively regulates drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* and wheat [J]. *Plant Science*, 2020, 299:110613.
- [68] RAHAIE M, XUE G P, NAGHAVI M R, *et al.* A MYB gene from wheat (*Triticum aestivum* L.) is up-regulated during salt and drought stresses and differentially regulated between salt-tolerant and sensitive genotypes [J]. *Plant Cell Reports*, 2010, 29(8):835.
- [69] SONG Y S, YANG W J, FAN H, *et al.* *TaMYB86B* encodes a R2R3-type MYB transcription factor and enhances salt tolerance in wheat [J]. *Plant Science*, 2020, 300:110624.
- [70] HE Y N, LI W, LV J, *et al.* Ectopic expression of a wheat MYB transcription factor gene, *TaMYB73*, improves salinity stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(3):1511.
- [71] CAI H S, TIAN S, LIU C L, *et al.* Identification of a MYB3R gene involved in drought, salt and cold stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Gene*, 2011, 485(2):146.
- [72] ZHANG L C, ZHAO G Y, XIA C, *et al.* Overexpression of a

- wheat MYB transcription factor gene, *TaMYB56-B*, enhances tolerances to freezing and salt stresses in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Gene*, 2012, 505(1):100.
- [73] ZHANG L C, LIU G X, ZHAO G Y, *et al.* Characterization of a wheat R2R3-MYB transcription factor gene, *TaMYB19*, involved in enhanced abiotic stresses in *Arabidopsis* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2014, 55(10):1802.
- [74] ZHAI Y, LI P, MEI Y, *et al.* Three MYB genes co-regulate the phloem-based defence against English grain aphid in wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(15):4153.
- [75] ZHAO Y, TIAN X J, WANG F, *et al.* Characterization of wheat MYB genes responsive to high temperatures [J]. *BMC Plant Biology*, 2017, 17(1):208.
- [76] LANG J, FU Y X, ZHOU Y, *et al.* Myb10-D confers PHS-3D resistance to pre-harvest sprouting by regulating NCED in ABA biosynthesis pathway of wheat [J]. *New Phytologist*, 2021, 230(5):1940.
- [77] WANG P F, LI G Z, LI G W, *et al.* TaPHT1;9-4B and its transcriptional regulator TaMYB4-7D contribute to phosphate uptake and plant growth in bread wheat [J]. *New Phytologist*, 2021, 231(5):1968.
- [78] DU X Q, WANG F L, LI H, *et al.* The transcription factor MYB59 regulates K^+ /NO₃⁻ translocation in the *Arabidopsis* response to low K^+ stress [J]. *The Plant Cell*, 2019, 31(3):699.
- [79] ZHANG Z Y, LIU X, WANG X D, *et al.* An R2R3 MYB transcription factor in wheat, TaPIMP1, mediates host resistance to *Bipolaris sorokiniana* and drought stresses through regulation of defense- and stress-related genes [J]. *New Phytologist*, 2012, 196(4):1155.
- [80] WEI X N, SHAN T L, HONG Y T, *et al.* TaPIMP2, a pathogen-induced MYB protein in wheat, contributes to host resistance to common root rot caused by *Bipolaris sorokiniana* [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7:1754.
- [81] SHAN T L, RONG W, XU H J, *et al.* The wheat R2R3-MYB transcription factor TaRIM1 participates in resistance response against the pathogen *Rhizoctonia cerealis* infection through regulating defense genes [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6:28777.
- [82] ZHANG Z J, CHEN J M, SU Y Y, *et al.* TaLHY, a 1R-MYB transcription factor, plays an important role in disease resistance against stripe rust fungus and ear heading in wheat [J]. *PLoS One*, 2015, 10(5):e0127723.
- [83] 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.
- [84] HAWKU M D, HE F X, BAI X X, *et al.* A R2R3 MYB transcription factor, TaMYB391, is positively involved in wheat resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(22):14070.
- [85] KOOIKER M, DRENTH J, GLASSOP D, *et al.* TaMYB13-1, a R2R3 MYB transcription factor, regulates the fructan synthetic pathway and contributes to enhanced fructan accumulation in bread wheat [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(12):3681.
- [86] HIMI E, TAKETA S. Isolation of candidate genes for the barley *Ant1* and wheat *Rc* genes controlling anthocyanin pigmentation in different vegetative tissues [J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2015, 290(4):1287.
- [87] WANG Y Q, HOU X J, ZHANG B, *et al.* Identification of a candidate gene for rc-D1, a locus controlling red coleoptile colour in wheat [J]. *Cereal Research Communications*, 2016, 44(1):35.
- [88] YE G J, WEI L, CHEN W J, *et al.* Frame-shift mutation causes the function loss of *TaMYB-A1* regulating anthocyanin biosynthesis in *Triticum aestivum* [J]. *Cereal Research Communications*, 2017, 45(1):35.
- [89] CAO D, YE G J, ZONG Y, *et al.* Diversity and distribution of Rcl1 alleles in *Triticum urartu* from the middle east [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2018, 65(2):637.
- [90] CAO D, FAN J Q, XI X Y, *et al.* Transcriptome analysis identifies key genes responsible for red coleoptiles in *Triticum monococcum* [J]. *Molecules*, 2019, 24(5):932.
- [91] LI J L, ZHANG C Z, XU X R, *et al.* A MYB family transcription factor TdRCA1 from wild emmer wheat regulates anthocyanin biosynthesis in coleoptile [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2024, 137(9):208.
- [92] MAO H D, LI S M, CHEN B, *et al.* Variation in *Cis*-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat [J]. *Molecular Plant*, 2022, 15(2):276.
- [93] MA Y X, TASHPOLAT N. Current status and development trend of soil salinity monitoring research in China [J]. *Sustainability*, 2023, 15(7):5874.
- [94] ZHOU Y X, FENG C, WANG Y N, *et al.* Understanding of plant salt tolerance mechanisms and application to molecular breeding [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(20):10940.
- [95] LUO D Z, USMAN M, PANG F, *et al.* Comparative transcriptomic and physiological analyses unravel wheat source root adaptation to phosphorous deficiency [J]. *Scientific Reports*, 2024, 14:11050.
- [96] RAVI B, FOYER C H, PANDEY G K. The integration of reactive oxygen species (ROS) and calcium signalling in abiotic stress responses [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(7):1985.
- [97] LIU H X, ZHOU X Y, DONG N, *et al.* Expression of a wheat MYB gene in transgenic tobacco enhances resistance to *Ralstonia solanacearum*, and to drought and salt stresses [J]. *Functional & Integrative Genomics*, 2011, 11(3):431.