

MYB 转录因子在植物抗旱基因工程中的应用进展

李君霞¹, 代书桃¹, 陈宇翔¹, 朱灿灿¹, 秦娜¹, 宋迎辉¹, 王春义¹,
芮战许¹, 梁秋芳¹, 李符², 王生轩¹

(1. 河南省农业科学院 粮食作物研究所, 河南 郑州 450002;

2. 邓州市农业技术推广中心, 河南 邓州 474150)

摘要: 干旱严重影响植物的生长发育乃至产量、品质。抗旱育种是保障植物生产的重要措施, 利用基因工程技术提高植物抗旱性是优于传统育种的有效途径。MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一, 在植物抵御干旱胁迫反应中具有重要的调控作用。系统阐述了 MYB 转录因子的基本结构及其在拟南芥、烟草及水稻、玉米、大豆等作物抗旱基因工程中应用的研究进展, 为 MYB 转录因子的利用及植物抗旱遗传改良及育种提供参考。

关键词: MYB 转录因子; 抗旱; 基因工程; 遗传改良; 育种

中图分类号: S188 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2020)11-0001-09

Progress on Application of MYB Transcription Factor in Plant Drought Tolerance Genetic Engineering

LI Junxia¹, DAI Shutao¹, CHEN Yuxiang¹, ZHU Cancan¹, QIN Na¹, SONG Yinghui¹,
WANG Chunyi¹, RUI Zhanxu¹, LIANG Qiufang¹, LI Fu², WANG Shengxuan¹

(1. Cereal Crops Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China;

2. Dengzhou Agricultural Technology Extension Station, Dengzhou 474150, China)

Abstract: Drought seriously affects the growth, yield and quality of plant. Drought tolerance breeding is an important measure to ensure plant production. It is an effective way to improve plant drought tolerance through genetic engineering technology compared with the conventional breeding methods. MYB transcription factors are one of the largest transcription factor families in plant, which play an important role in regulation on plant tolerance to drought stress. This paper systematically and comprehensively elaborated the application of MYB transcription factors in plants (*Arabidopsis thaliana*, *Nicotiana tabacum*, *Oryza sativa*, *Zea mays* and *Glycine max*, etc) drought tolerance genetic engineering, so as to provide some references for the utilization of MYB transcription factors and drought tolerance genetic improvement and breeding.

Key words: MYB transcription factor; Drought tolerance; Genetic engineering; Genetic improvement; Breeding

干旱是主要的非生物胁迫之一, 严重影响植物的生长发育、产量、品质及种植范围, 进而影响农业生产。因此, 开展植物抗旱育种具有重要意义。植物的抗旱性大多属于受多基因控制的复杂数量性状, 抗旱机制复杂。利用传统育种方法改良植物的

抗旱性存在周期长、优异种质资源缺乏且容易受外界环境影响等问题。因此, 植物抗旱性改良进展缓慢。利用现代分子生物技术发掘利用优异的抗旱基因资源改良植物的抗旱性, 能克服传统育种的以上缺点, 是提高植物抗旱丰产能力的有效途径。抗旱

收稿日期: 2020-04-20

基金项目: 国家重点研发计划项目(2019YFD1001700); 农业农村部/财政部现代农业产业技术体系专项(nycyt-CARS-06)

作者简介: 李君霞(1973-), 女, 河南禹州人, 副研究员, 主要从事作物遗传育种及栽培研究。E-mail: lijunxia@126.com

通信作者: 李符(1964-), 男, 河南邓州人, 高级农艺师, 主要从事大田作物高效栽培研究。E-mail: lifu6425@163.com

王生轩(1963-), 男, 河南南阳人, 研究员, 主要从事作物遗传育种及栽培研究。E-mail: 372787185@qq.com

基因主要分为 2 种:功能基因和调节基因。转录因子属于调节基因,可以调控多个与抗旱等逆境相关的基因的表达,通过超表达一些关键抗旱转录因子可以使植物的抗旱性得到改善,这是提高植物抗旱性的最有效的方法和途径^[1-2]。目前,与植物抗旱性相关的转录因子家族主要有 bZIP (Basic leucine zipper)、NAC [NAM (No apical meristem)、ATAF1 (*Arabidopsis* transcription activation factor 1)、ATAF2、CUC2 (Cup-shaped cotyledon 2)]、AP2/ERF (AP-ETALA2/Ethylene response factor)、WRKY、MYB (v-myb avian myeloblastosis viral oncogene homolog) 家族等。其中,MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一^[3],目前已在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、水稻 (*Oryza sativa*)、棉花 (*Gossypium hirsutum*) 中分别鉴定了 198、183、200 个 MYB 基因^[3-5]。

MYB 转录因子家族成员众多,功能多样,参与信号转导^[6-7]、抵御病原菌^[8]、木质部发生和木质素合成^[9-11]等,在干旱胁迫等非生物胁迫调控中具有重要作用^[12-27]。目前,众多研究已经证实过表达 MYB 基因可以提高转基因植株的抗旱性^[20-27]。基于此,阐述了 MYB 转录因子的基本结构及其在拟南芥、烟草 (*Nicotiana tabacum*) 及水稻、玉米 (*Zea mays*)、大豆 (*Glycine max*) 等作物抗旱基因工程中的应用进展,以期 MYB 转录因子的利用及植物抗旱遗传改良和育种提供参考。

1 MYB 转录因子的基本结构特征

MYB 转录因子的 N 端均具有高度保守的 DNA 结合结构域 MYB 结构域^[28],该结构域通常包含 1~4 个不完全重复序列(R),每个 R 由大约 52 个氨基酸残基组成,序列中均匀分布的 3 个色氨酸残基形成 1 个疏水核心^[29],每个 R 可形成 3 个 α -螺旋结构,第 2 和第 3 个螺旋与 3 个均匀分布的色氨酸残基形成螺旋-转角-螺旋 (HTH) 结构^[30]。每个 R 的第 3 个螺旋是“识别螺旋”,能够直接与 DNA 接触并嵌入其大沟中^[31]。在与 DNA 接触的过程中,2 个 R 紧密结合于 DNA 大沟中,使 2 个“识别螺旋”协同作用,结合到特定的 DNA 序列上^[31]。

根据 R 数目的不同,MYB 转录因子可以分为 4 种类型:1R-MYB/MYB-related、R2R3-MYB、3R-MYB (R1R2R3-MYB)、4R-MYB^[32-33]。其中,1R-MYB/MYB-related 通常只包含 1 个 R,它们是重要的端粒结合蛋白,其主要作用是维持染色体结构的完整性,但在调节基因转录过程中也发挥一定的作用;R2R3-MYB 含有 2 个 R,该类成员较多,它们广

泛地参与细胞分化、激素应答、次生代谢、环境胁迫响应以及抵抗病虫害的侵害;3R-MYB (R1R2R3-MYB) 含有 3 个连续的 R,该类成员相对较少,主要在细胞周期和细胞分化过程中发挥作用,同时也调控植物对逆境的耐受性;4R-MYB 含有 4 个 R,该类成员较少,关于其与植物生理过程的相关性研究较少^[33]。目前,发现的与抗旱有关的 MYB 转录因子绝大部分都是 R2R3-MYB 转录因子^[20-27]。

2 MYB 转录因子在植物抗旱基因工程中的应用进展

目前,已经从不同植物中克隆了很多 MYB 基因,一部分 MYB 基因已经在拟南芥、烟草甚至粮食作物等中进行了遗传转化,且证实了超表达 MYB 基因可提高转基因植株的抗旱性^[20-27,34-60]。

2.1 拟南芥抗旱基因工程

对基因功能的研究大部分从模式植物拟南芥开始,因为拟南芥染色体少、基因组小,转化周期短,且其转化再生体系已经非常完善。目前,已经将拟南芥、小麦 (*Triticum aestivum*)、苦荞麦 (*Fagopyrum tataricum*)、水稻、大豆、棉花、扁豆 (*Lablab purpureus*) 等的 MYB 基因在拟南芥中进行了遗传转化,且已证实超表达 MYB 基因的拟南芥植株的抗旱性有不同程度的提高^[20-27,34-43],为植物抗旱育种奠定了基础。

2.1.1 拟南芥 MYB 基因 拟南芥 *AtMYB44* 基因受干旱、高盐、低温、ABA (Abscisic acid) 诱导表达,在维管结构和叶表皮的保卫细胞中表达;超表达 *AtMYB44* 基因的转基因拟南芥植株对 ABA 的敏感性增强,在 ABA 处理下,气孔开度变小,气孔关闭速度加快;组成型超表达 *AtMYB44* 基因使得转基因拟南芥植株生长缓慢、开花推迟、籽粒变小,但却使干旱胁迫条件下转基因植株叶片失水速率降低,存活率较野生型对照提高 4 倍;进一步分析发现,*AtMYB44* 基因通过下调 ABA 信号负调控子 *PP2C* (Serine/threonine protein phosphatases 2C) 基因的表达量来提高转基因植株的抗旱性^[20]。类似的,拟南芥 *AtMYB15* 基因在营养器官、生殖器官及气孔保卫细胞中表达,受 ABA、干旱、高盐诱导表达;在拟南芥中超表达 *AtMYB15* 基因,ABA 处理后,转基因植株气孔开度降低、气孔关闭速度加快,且转基因植株中 ABA 合成基因 (*ABA1*、*ABA2*)、ABA 信号基因 *ABI3* (Abscisic acid-insensitive 3)、ABA 依赖途径中的胁迫响应基因 [*ADH1* (Alcohol dehydrogenase 1)、*RD22* (Responsive to dehydration 22)、*RD29B*] 的表达量均上调;在拟南芥中超表达 *AtMYB15* 基因,干旱胁迫

条件下,转基因植株的存活率较野生型对照提高 2 倍,叶片失水速率降低^[21]。说明超表达 *AtMYB15* 基因植株抗旱性的提高主要得益于 ABA 合成、信号、响应基因表达量的提高。同样的,超表达 *AtMYB37* 基因也提高了转基因植株对 ABA 的敏感性,主要体现在抑制种子萌发、诱导气孔关闭及抑制气孔张开,也增加了 ABA 信号调控基因及 ABA 响应基因 [*ABF2* (ABA responsive element binding factors 2)、*ABF3*、*COR15A* (Cold regulated 15A)、*COR15B*、*COR47*、*DREB2A* (Dehydration responsive element binding factors 2A)、*MYC2* (v-myc avian myelocytomatosis viral oncogene homolog)、*RAB18* (Responsive to ABA 18)、*RD22*、*RD26*、*RD29A*、*RD29B*、*SnRK2.2* (Sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2.2)、*SnRK2.3*] 的表达量;另外,组成型超表达 *AtMYB37* 基因使拟南芥开花推迟,但提高了转基因拟南芥植株的抗旱性,干旱胁迫处理后,转基因植株存活率较野生型对照提高 1 倍,株高、生物量显著提高,更值得注意的是,荚果数量和籽粒产量显著提高 20% 以上^[22]。

2.1.2 粮食作物 MYB 基因 小麦、水稻等都是主要的粮食作物,对其 MYB 基因进行抗旱性研究,对于后期粮食作物抗旱遗传改良具有重要的直接借鉴作用。

前人从小麦中克隆 PEG (Polyethylene glycol) 胁迫诱导 MYB 基因 *TaMYB30-B*,在拟南芥中超表达该基因提高了转基因植株发芽期和幼苗期的抗旱性,幼苗干旱处理 30 d 复水后,所有转基因植株恢复正常生长,野生型对照全部死亡;干旱胁迫条件下,转基因植株叶片脯氨酸、可溶性糖含量均较野生型对照显著升高,MDA (Malondialdehyde) 含量显著降低;进一步分析发现,转基因植株中一些干旱胁迫相关基因 [*RD29A*、*ERD1* (Early responsive to dehydration 1)] 的表达量较野生型对照显著提高^[23]。说明 *TaMYB30-B* 基因通过上调干旱胁迫相关基因的表达量来提高转基因植株的抗旱性。小麦 *TaMYB33* 基因除了受干旱诱导表达外,还受高盐、ABA 诱导表达,在拟南芥中超表达该基因,培养基干旱胁迫条件下,转基因植株的根长显著增加;土培干旱后复水,转基因植株能够正常生长结实,野生型对照全部死亡;进一步分析发现,转基因植株中 *ICE1* [Inducer of CBF (C-repeat binding transcription factor 3) expression 1]、*AAO3* (Abscisic aldehyde oxidase 3)、*P5CS* (Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase) 基因及锌指蛋白基因 *AZF2*、*ZAT12* 表达量均显著提高^[24]。说明

TaMYB33 基因主要通过调节渗透平衡和 ROS (Reactive oxygen species) 清除来提高转基因植株的抗旱性。类似的,小麦 *TaMYB19* 基因受干旱、高盐、低温、ABA 诱导表达,在拟南芥中超表达该基因提高了转基因拟南芥植株的抗旱性,主要表现在干旱胁迫条件下转基因植株的叶片失水速率较野生型对照降低,叶片可溶性糖、脯氨酸含量显著增加,MDA 含量和电解质渗漏率显著降低,且干旱复水后野生型对照全部死亡,而转基因植株的存活率为 57.7% ~ 60.0%;进一步分析发现,干旱胁迫条件下,转基因植株中 *RD29A*、*RD22*、*MYB2* 等胁迫相关基因的表达量提高^[25]。同样的,在拟南芥中超表达小麦 *TaMYBsm1-D* 基因也能提高干旱条件下转基因后代的脯氨酸含量及发芽率,降低叶片失水速率和 MDA 含量,显著提高转基因植株的存活率,并上调一些干旱胁迫响应基因 (*DREB2A*、*P5CS1*、*RD29A*) 的表达量^[26]。

近期,ZHAO 等^[27]从小麦中分离出 6 个新的 MYB 基因,其在小麦的不同组织中均表达,且受高温、干旱、高盐、ABA 诱导表达。在拟南芥中超表达其中的一个 MYB 基因 *TaMYB80*,培养基条件下,转基因幼苗的抗旱性和耐热性提高;进一步进行土壤培养,干旱条件下,转基因植株存活率 (70%) 仍较野生型对照 (30%) 显著提高,叶片失水速率显著降低;另外,转基因植株细胞内 ABA 水平提高,ABA 正调控的胁迫相关基因 [*AtMYB15*、*AtHSFA6b* (Heat shock transcription factor A6b)、*AtDREB2A*、*AtRD22*、*AtRD29b*] 的表达量也提高。说明 *TaMYB80* 基因通过上调 ABA 正调控的胁迫相关基因的表达量来提高转基因植株的抗逆性。研究^[34]发现,小麦 *TaMYB31* 基因有 3 个同源基因 *TaMYB31-A*、*TaMYB31-B*、*TaMYB31-D*,其中 *TaMYB31-B* 在各组织中的表达量均较高,且受干旱、ABA 诱导表达。超表达 *TaMYB31-B* 基因的拟南芥植株较野生型对照矮小,对 ABA 的敏感性增强;干旱胁迫条件下,转基因植株根长增加,叶片失水速率降低,存活率显著提高。转录组分析发现,转基因植株中一些蜡质合成基因 [*WIN1* (Wax inducer 1)/*SHN1*、*CYP96A15* (Cytochrome P450 96A15)、*FAR3* (Fatty acyl-coa reductase 3)、*CER1-L1* (E ceriferum 1-L1)、*WSD1* (Wax ester synthase/diacylglycerol acyltransferase 1)]、干旱胁迫响应基因 [*LTP3* (Lipid-transfer protein 3)、*KIN1* (Kinase 1)、*LEA* (Late-embryogenesis-abundant protein)] 的表达量提高,参与 ABA 降解途径的 *CYP707A3* 基因表达量降低。说明超表达 *TaMYB31-D* 基因植

株抗旱性的提高主要得益于蜡质合成、干旱胁迫响应等基因表达量的提高。

除了小麦,前人^[35]从苦荞麦中研究发现,*Ft-MYB9* 基因受干旱、高盐、低温、ABA 诱导表达,超表达 *FtMYB9* 基因拟南芥植株对 ABA 的敏感性增强。土培干旱胁迫条件下,转基因植株的存活率(85%)显著高于野生型对照(10%);转基因植株叶片 MDA 含量降低,脯氨酸含量和保水能力提高,且一些胁迫相关基因(*P5CS1*、*DREB2A*、*RD29B*、*COR15A* 等)的表达量升高。同样的,苦荞麦 *FtMYB13* 基因也受干旱、高盐、ABA 诱导表达,超表达 *FtMYB13* 基因同样提高了转基因植株干旱胁迫条件下的存活率,降低了转基因植株 ROS 和 MDA 含量,提高了脯氨酸含量和光合效率,且一些胁迫相关基因(*CBF1*、*CBF2*、*CBF3*、*COR15A*、*DREB2A*、*ERD10*、*KIN1*、*P5CS1*、*RD17*、*RD22*、*RD29A*、*RD29B*)的表达量也提高;不同的是,超表达 *FtMYB13* 基因降低了转基因植株对 ABA 的敏感性^[36]。类似的结果在水稻中也有出现,水稻 *OsMYB3R-2* 基因受干旱、高盐、低温诱导表达,在拟南芥中超表达 *OsMYB3R-2* 基因,转基因植株生长稍微缓慢,但抗旱能力(存活率提高、叶片失水速率降低)、耐低温能力(存活率提高)均提高,且一些胁迫响应基因[*DREB2A*、*COR15A*、*RCI2A* (Rare-cold-inducible 2A)]的表达量提高^[37]。

2.1.3 其他植物 MYB 基因 研究发现,大豆 *Gm-MYB1* 基因受干旱、高盐、低温诱导表达,在拟南芥中超表达该基因提高了转基因植株的抗旱性和耐冷性,干旱胁迫条件下,转基因植株的存活率(75%~80%)显著高于野生型对照(40%),叶片失水速率及 MDA 含量降低,且一些胁迫相关基因(*AtRD29B*、*AtCOR47*、*AtCOR78*、*AtCOR15A*)的表达量提高^[38]。说明 MYB 基因主要通过上调胁迫相关基因的表达量来提高转基因植株的抗旱性,不同 MYB 基因调控的胁迫相关基因不大相同。另外,超表达棉花 *GaMYB85* 基因可以使转基因拟南芥植株对 ABA 的敏感性增强,气孔变大,气孔开放率降低,抗旱、耐盐、耐冷性提高;在干旱胁迫条件下,超表达 *GaMYB85* 基因拟南芥植株脯氨酸、叶绿素含量均增加,叶片失水速率降低,叶片相对含水量提高,且一些胁迫相关基因(*RD22*、*ADH1*、*RD29A*、*P5CS*、*ABI5*)的表达量提高^[39]。同样的,超表达扁豆 *LpMYB1*^[40] 基因及 *CpMYB10*^[41] (*Craterostigma plantagineum MYB10*) 基因也提高了转基因拟南芥植株的抗旱性和耐盐性,且超表达 *CpMYB10* 基因使转基因拟南芥植株根系变庞大。

研究发现,菊花 (*Chrysanthemum morifolium*) *CmMYB2* 基因受干旱、高盐、低温及 ABA 诱导表达,在拟南芥中超表达该基因,推迟了转基因植株开花时间,增强了对 ABA 的敏感性,降低了气孔开度,提高了干旱胁迫条件下的发芽率和存活率(78.6%~86.5%,野生型对照为 17.3%~19.8%);表达分析发现,转基因植株中一些胁迫相关基因(*RD22*、*RD29A*、*RAB18*、*COR47*、*ABA1*、*ABA2*)的表达量提高,一些开花相关基因[*CO* (*CONSTANS*)、*FT* (*Flowering locus T*)、*SOC1* (*Suppressor of overexpression of constans 1*)、*LFY* (*LEAFY*)、*API*]的表达量降低^[42]。近期发现,白杨 (*Populus tomentosa*) *PtoMYB170* 基因在幼嫩叶片和木质部表达,超表达 *PtoMYB170* 基因在白杨植株生长缓慢、叶片小、叶片卷曲下垂,经分析发现,转基因白杨木质化程度较野生型对照增加,木质部次生细胞壁加厚;进一步分析发现,*PtoMYB170* 基因主要激活了木质素合成基因[*PAL4* (*Phenylalanine ammonia-lyase 4*)、*CCOAMT1* (*Caffeoyl-CoA O-methyltransferase 1*)、*CCR2* (*Cinnamoyl-CoA reductase 2*)、*COMT2* (*Catechol O-methyltransferase 2*)、*CAD1* (*Cinnamyl alcohol dehydrogenase 1*)]的表达,且其主要在保卫细胞中表达^[43]。在拟南芥中超表达 *PtoMYB170* 基因,促进了拟南芥植株气孔关闭,降低了叶片失水速率,增加了抗旱性^[43]。说明 *PtoMYB170* 基因可以促进木质素积累,且可通过调节气孔关闭来提高转基因植株的抗旱性。

2.2 烟草抗旱基因工程

除了拟南芥外,烟草也是遗传转化的模式植物,它具有操作容易、组织培养周期短、转化效率高等优点,可以大大缩短转化再生周期,是基因功能验证的良好受体材料。目前,已经在烟草中证实,超表达小麦、棉花、甘蔗 (*Saccharum officinarum*) 等的 MYB 基因可以提高转基因烟草植株的抗旱性^[44-53]。

2.2.1 粮食作物 MYB 基因 研究发现,小麦 MYB 基因 *TaPIMP1* 受干旱和 *Bipolaris sorokiniana* 诱导表达,超表达 *TaPIMP1* 基因提高了转基因烟草的抗旱性及抗青枯病能力,胁迫条件下,转基因植株的 PAL (*Phenylalanine ammonia-lyase*) 活性和 SOD (*Superoxide dismutase*) 活性分别较野生型对照提高 75.0%~87.5% 和 6.8%~30.8%^[44]。*TaMyb1D* 基因受干旱、 H_2O_2 诱导表达,在烟草中超表达该基因增加了转基因植株的叶肉细胞密度;干旱胁迫条件下,转基因植株叶片相对含水量、CAT (*Catalase*) 活性提高,叶片失水速率、MDA 含量及 H_2O_2 水平降低,根长增加,转基因植株存活率显著提高;进一步

分析发现,转基因植株中一些 ROS 清除基因[*CAT*、*SOD*、*POD* (Peroxidase)] 和干旱胁迫相关基因[*NtP5CS1*、*NtSUS1* (Sucrose synthase gene)、*NtLEA5*、*NtLTP1*、*NtSAMDC* (S-adenosyl-L-methionine decarboxylase gene)] 的表达量均上调^[45]。说明 *TaMyb1D* 基因通过上调干旱胁迫相关基因的表达量及 ROS 清除酶活性来提高转基因植株的抗旱性。类似的,WEI 等^[46] 也发现,小麦 MYB 基因 *TaODORANT1* 受干旱、高盐、ABA、 H_2O_2 诱导表达,在烟草中超表达该基因,转基因植株对 ABA 的敏感性增强;干旱胁迫条件下,转基因植株叶片含水量、*CAT*、*SOD* 活性均较野生型对照增加,叶片失水速率、离子渗漏率、MDA 含量及 H_2O_2 水平均降低,气孔开度变小,根系增长,存活率显著提高;表达分析发现,干旱胁迫条件下,转基因植株中一些胁迫相关基因[*CAT*、*NtNCED3* (Nine-cis epoxycarotenoid dioxygenase 3)、*NtERD10C*、*NtERD10D*、*NtLEA5*、*NtABF2*、*NtP5CS1*、*NtSAMDC*、*NtADC* (Arginine decarboxylase)] 的表达量提高。说明 *TaODORANT1* 基因也通过上调干旱胁迫相关基因的表达量及 ROS 清除酶活性来提高转基因植株的抗旱性。

2.2.2 经济作物 MYB 基因 棉花 *GbMYB5* 基因沉默植株在干旱胁迫条件下的存活率(50%)较野生型对照(90%)显著降低,脯氨酸含量、抗氧化酶[*SOD*、*POD*、*CAT*、*GST* (Glutathione-S-transferase)] 活性降低,MDA 含量增加。为进一步验证 *GbMYB5* 基因的抗旱性,在烟草中超表达该基因,提了转基因植株对 ABA 的敏感性;干旱胁迫条件下,转基因烟草的存活率(70%~80%)较野生型对照(30%)提高,叶片失水速率降低,相对含水量增加,气孔开度及气孔开放率明显降低,脯氨酸含量和抗氧化酶活性提高,MDA 含量降低;进一步分析发现,抗氧化酶基因(*SOD*、*CAT*、*GST*)、多胺合成基因(*ADC1*、*SAMDC*)及干旱响应基因(*NCED3*、*RD26*、*ERD10D*)的表达量均提高^[47]。类似的,在烟草中超表达甘蔗 *SoMYB18* 基因也提高了转基因植株的抗旱性^[48]。

2.2.3 果树 MYB 基因 枸桔(*Poncirus trifoliata*) *PtsrMYB* 基因受干旱、高盐、低温、ABA 诱导表达,在烟草中超表达该基因,干旱胁迫条件下,转基因植株叶片失水速率、MDA 及 ROS 含量均降低。进一步分析发现,转基因植株中 2 个 *ADC* 基因的表达量提高,且多胺含量提高;*ADC* 基因启动子区域存在很多 MYB 识别顺式作用元件,且酵母单杂交试验证实,*PtsrMYB* 可与 *ADC* 基因启动子中的 2 个区域结合^[49]。推测在一定程度上 *PtsrMYB* 基因通过调控

ADC 基因来调控多胺含量进而调控转基因植株的抗旱性。杜梨(*Pyrus betulaefolia*) MYB 基因 *PbrMYB21* 也有同样的功能^[50]。*PbrMYB21* 基因受干旱、高盐诱导表达,在烟草中超表达 *PbrMYB21* 基因,干旱胁迫条件下,转基因植株叶片失水速率降低,气孔开度减小,电解质渗漏率、MDA 含量及 ROS 含量均显著降低;而 *PbrMYB21* 基因沉默杜梨对干旱的敏感性增强,抗旱性降低。进一步分析发现,与野生型对照相比,超表达 *PbrMYB21* 基因烟草中 *ADC* 基因的表达量增加,多胺含量提高,而 *PbrMYB21* 基因沉默植株正好相反;*ADC* 基因启动子区存在 MYB 识别顺式作用元件,说明 *ADC* 基因可能是 *PbrMYB21* 基因的靶标基因,超表达 *PbrMYB21* 基因烟草植株抗旱性的提高可能一部分归因于 *PbrMYB21* 基因上调 *ADC* 基因表达量进而提高多胺含量。苹果(*Malus domestica*) *MdSIMYB1* 基因受干旱、高盐、低温及 IAA (Indoleacetic acid)、ABA 诱导表达,超表达 *MdSIMYB1* 基因烟草种子萌发对 ABA 不敏感。在干旱、高盐、低温胁迫条件下,转基因烟草植株的抗性水平提高,这主要得益于一些胁迫响应基因(*NtDREB1A*、*NtERD10B*、*NtERD10C*)表达量的提高;另外,超表达 *MdSIMYB1* 基因促进了转基因烟草植株根系的生长,转基因植株根系强壮,从而有利于提高转基因植株的抗逆性;进一步分析发现,根系强壮主要归因于转基因植株中生长素响应基因(*NtIAA4.2*、*NtIAA4.1*、*NtIAA2.5*)表达量的提高^[51]。

2.2.4 其他植物 MYB 基因 *SbMYB15* (*Salicornia brachiata MYB15*) 基因也受干旱、高盐、低温、高温及 SA (Salicylic acid) 诱导表达,但不受 ABA 诱导表达。在烟草中超表达 *SbMYB15* 基因提高了转基因植株的耐盐性和抗旱性,这主要得益于胁迫条件下转基因植株叶绿素、脯氨酸、可溶性糖、总氨基酸含量及膜稳定性增加,电解质渗透率、MDA 和 ROS 含量降低及一些胁迫相关基因(*LEA5*、*ERD10D*、*LTP1*、*HSF2*、*ADC*、*P5CS*、*SOD*、*CAT*) 表达量提高^[52]。另外,超表达甜根子草(*Saccharum spontaneum*) *SsMYB18* 基因可以提高转基因烟草植株的抗旱性、耐冷性、耐盐性;与非转基因植株相比,在干旱、高盐、低温胁迫条件下,转基因植株抗氧化酶(*SOD*、*POD*、*CAT*) 活性增加,MDA 含量降低,脯氨酸含量增加^[53]。

2.3 粮食及经济作物抗旱基因工程

在拟南芥、烟草中进行 MYB 基因的遗传转化,最终是为了在农作物尤其是粮食作物、经济作物上应用,提高其抗旱性。目前,已经在水稻、玉米、大豆

等中进行了 MYB 基因的遗传转化,并证实超表达 MYB 基因可提高粮食作物的抗旱性^[54-60],这为今后粮食作物的抗旱育种奠定了良好的基础,储备了重要的基因资源。

2.3.1 粮食作物 MYB 基因 水稻是主要的粮食作物之一,其染色体较少,基因组较小,遗传转化体系已经非常成熟,已成为遗传转化的模式植物。水稻 *OsMYB48-1* 基因受 PEG、ABA、H₂O₂、脱水诱导表达,在水稻中超表达该基因,转基因植株对 ABA 的敏感性增强,且体内 ABA 积累量增加;干旱胁迫条件下,转基因水稻植株存活率较野生型对照显著提高,叶片失水速率和 MDA 含量显著降低,脯氨酸含量显著增加;进一步分析发现,转基因植株体内 ABA 合成基因 (*OsNCED4*、*OsNCED5*)、早期信号基因 (*OsPP2C68*)、后期响应基因 (*RAB21*、*OsLEA3*、*RAB16C*、*RAB16D*) 的表达量均较野生型对照提高^[54]。说明 *OsMYB48-1* 基因通过调控 ABA 合成来提高转基因植株的抗旱性。类似的, *OsMYBR1* 基因在不同组织、不同生育时期均受干旱、冷诱导表达,在水稻中超表达 *OsMYBR1* 基因,转基因植株对 ABA 的敏感性增强;干旱胁迫条件下,转基因植株脯氨酸和可溶性糖含量均较野生型对照显著增加,存活率显著提高 127.5%~148.8%;进一步分析发现,干旱和 ABA 处理条件下,转基因水稻植株体内 4 个胁迫相关基因 [*OsP5CS1*、*OsProt* (Proline transporter ptotein)、*OsLEA3*、*OsRAB16*] 的表达量明显提高^[55]。*OsMYB6* 基因同样受干旱诱导表达,在水稻中超表达该基因,干旱胁迫条件下,转基因植株的存活率 (62.2%~64.9%) 较野生型对照 (11.3%) 显著提高,脯氨酸含量和 CAT、POD 活性同样增加,电解质渗漏率和 MDA 含量降低,一些非生物胁迫相关基因 [*OsLEA3*、*OsDREB2A*、*OsDREB1A*、*OsP5CS*、*SNAC1* (Stress-responsive NAC)、*OsCATA*] 的表达量提高^[56]。另外,在水稻中超表达甘蔗 *ScMYBAS1-3* 基因也提高了转基因植株的抗旱性^[57]。

玉米是主要的粮食作物之一,提高玉米的抗旱性对于国家粮食安全具有重要的现实意义。在玉米中超表达 *OsMYB55* 基因,干旱和高温条件下,转基因植株的株高、茎粗、生物量及叶绿素含量均较野生型对照提高,且一些胁迫相关基因 [*WRKY120* 基因, *AP2/EREBP* 家族基因, DNA 复制许可因子基因 *MCM3* (Minichromosome maintenance protein 3)、*MCM4*、*MCM6* 等] 的表达量提高^[58]。

2.3.2 经济作物 MYB 基因 大豆 *GmMYB84* 基因受干旱、高盐、H₂O₂、ABA 诱导表达,在大豆中超表

达该基因,干旱胁迫条件下,转基因植株存活率较野生型对照显著提高 3.25 倍,主根长增加 (正常条件下无差异),脯氨酸、可溶性糖含量和抗氧化酶 (POD、CAT、SOD) 活性显著升高,MDA 含量和失水速率降低。同时发现, *GmMYB84* 基因通过调控 ROS 含量来调控主根伸长。进一步分析发现, H₂O₂ 处理条件下转 *GmMYB84* 基因大豆植株中 ROS 清除相关基因 [*CAT1/2/3*、*FeSOD1/2/3*、*Cu/ZnSOD1/2/3*、*POD* 家族基因 (*At5g24070*、*At4g25980*、*At5g19890*)] 的表达量提高;干旱条件下,转 *GmMYB84* 基因大豆植株中干旱胁迫相关基因 (*GmRD22*、*GmP5CS*、*GmR-BOHBs*) 的表达量升高^[59]。另外,大豆 *GmMYB118* 基因受干旱、高盐及低温胁迫诱导表达,超表达该基因也可以提高转基因植株 (拟南芥、大豆) 在干旱胁迫条件下的存活率,转基因植株中脯氨酸、叶绿素含量均较野生型对照提高,ROS 和 MDA 含量均较野生型对照降低^[60]。

3 问题与展望

干旱是主要的非生物胁迫逆境之一,严重影响植物生长发育及产量、品质。因此,提高植物抗旱性对农业生产具有重要作用。基因工程育种有其独特的优势,不仅基因来源广泛而且能够实现对特定性状精确高效的改良,有着广阔的应用前景。MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一,在植物抵御干旱胁迫反应中具有重要的调控作用。目前,MYB 转录因子在拟南芥、烟草及水稻、玉米、大豆等粮食作物抗旱基因工程中的应用方面取得了一定的进展,成功获得一些转基因抗旱材料,为植物尤其是作物抗旱遗传改良及育种奠定了坚实的基础。但该领域还存在一些亟待解决的问题。首先,目前获得的转基因植物的抗旱性鉴定大多仅仅局限于苗期,但是苗期抗旱生殖生长期不一定抗旱,而生殖生长期是否抗旱直接关系到产量是否受损,故在苗期抗旱性鉴定的基础上应进行生殖生长期抗旱性鉴定;大多数抗旱性鉴定是在室内进行的,但室内模拟环境与真正的大田环境不同,大田环境影响因素较多,故应在室内抗旱性鉴定的基础上进行田间抗旱性鉴定。其次,抗旱性属于复杂的多基因控制的数量性状,一般获得的转单个抗旱基因植株的抗旱性提高幅度有限,故今后应该加强多基因共同导入植物的系统研究,以提高转基因植物的抗旱性。另外,大多数 MYB 基因是采用组成型强启动子驱动的,虽然能够提高转基因植株的抗旱性,但有时会影响转基因植株的生长发育,例如生长缓慢、开花推迟、籽

粒变小等,甚至会降低产量,故在今后的研究及实际应用中建议使用干旱诱导型启动子驱动 MYB 基因的表达,以提高转基因植株的抗旱性且不影响转基因植株的生长发育。最后,是转基因生物安全问题,即非目的基因的外源基因或序列的引入,今后应该深入研究、优化无标记选择技术,并开发新的无标记选择技术,以实现除目的基因外的任何其他基因或序列的零转入。

参考文献:

- [1] 刘强,赵南明,YAMAGUCH-SHINOZAKI K,等. DREB 转录因子在提高植物抗逆性中的作用[J]. 科学通报, 2001,45(1):11-15.
LIU Q,ZHAO N M,YAMAGUCH-SHINOZAKI K,et al. Role of DREB transcription factor in improving plant stress resistance[J]. Chinese Science Bulletin, 2001,45(1):11-15.
- [2] GUTTERSON N,LYNNE REUBER T. Regulation of disease resistance pathways by AP2/ERF transcription factors[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004,7(4):465-471.
- [3] RIECHMANN J L,HEARD J,MARTIN G,et al. *Arabidopsis* transcription factors: Genome-wide comparative analysis among eukaryotes [J]. Science, 2000,290:2105-2110.
- [4] CHEN Y,YANG X,HE K,et al. The MYB transcription factor superfamily of *Arabidopsis*: Expression analysis and phylogenetic comparison with the rice MYB family[J]. Plant Mol Biol, 2006,60:107-124.
- [5] CEDRONI M L,CRONN R C,ADAMS K L,et al. Evolution and expression of MYB genes in diploid and polyploidy cotton [J]. Plant Mol Biol, 2003,51(3):313-325.
- [6] GUBLER F,KALLA R,ROBERTS J K,et al. Gibberellin-regulated expression of a MYB gene in barley aleurone cells: Evidence for MYB transactivation of a high-pI alpha-amylase gene promoter[J]. The Plant Cell, 1995,7:1879-1891.
- [7] ITURRIAGA G,LEYNS L,VILLEGAS A,et al. A family of novel MYB-related genes from the resurrection plant *Craterostigma plantagineum* are specifically expressed in callus and roots in response to ABA or desiccation[J]. Plant Molecular Biology, 1996,32:707-716.
- [8] YANG Y,KLESSIG D F. Isolation and characterization of a tobacco mosaic virus-inducible MYB oncogene homolog from tobacco[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997,93:14972-14977.
- [9] LAUVERGEAT V,RECH P,JAUNEAU A,et al. The vascular expression pattern directed by the *Eucalyptus gunnii* cinnamyl alcohol dehydrogenase *EgCAD2* promoter is conserved among woody and herbaceous plant species[J]. Plant Molecular Biology, 2002,50:497-509.
- [10] NEWMAN L J,PERAZZA D E,LUSA J,et al. Involvement of the R2R3-MYB, AtMYB61, in the ectopic lignification and dark-photomorphogenic components of the *det3* mutant phenotype[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2004,37:239-250.
- [11] OH S,HAN K H. Transcriptional regulation of secondary growth in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Experimental Botany, 2003,54:2709-2722.
- [12] MA Q B,DAI X Y,XU Y Y,et al. 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 Physiol, 2009,150(1):244-256.
- [13] ZHANG X,CHEN L,SHI Q,et al. *SlMYB102*, an R2R3-type MYB gene, confers salt tolerance in transgenic tomato[J]. Plant Sci, 2020,291:110356.
- [14] EL-KEREAMY A,BI Y M,RANATHUNGE K,et al. 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.
- [15] ZHAO Y,YANG Z,DING Y,et al. Over-expression of an R2R3-MYB gene, *GhMYB73*, increases tolerance to salt stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Sci, 2019,286:28-36.
- [16] LI X W,WANG Y,YAN Y,et al. Overexpression of soybean R2R3-MYB transcription factor, *GmMYB12B2*, and tolerance to UV radiation and salt stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Genetics and Molecular Research, 2016,15(2):15026573.
- [17] LI X,GUO C,AHMAD S,et al. Systematic analysis of MYB family genes in potato and their multiple roles in development and stress responses [J]. Biomolecules, 2019,9(8):E317.
- [18] WANG Y M,WANG C,GUO H Y,et al. BpMYB46 from *Betula platyphylla* can form homodimers and heterodimers and is involved in salt and osmotic stresses [J]. Int J Mol Sci, 2019,20(5):E1171.
- [19] XING C,LIU Y,ZHAO L,et al. A novel MYB transcription factor regulates ascorbic acid synthesis and affects cold tolerance [J]. Plant Cell Environ, 2019,42(3):832-845.
- [20] JUNG C,SEO J S,HAN S W,et al. Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant

- Physiol, 2008, 146(2):623-635.
- [21] DING Z H, LI S M, AN X L, *et al.* Transgenic expression of *MYB15* confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Genet Genomics, 2009, 36:17-29.
- [22] YU Y T, WU Z, LU K, *et al.* Overexpression of the MYB37 transcription factor enhances abscisic acid sensitivity, and improves both drought tolerance and seed productivity in *Arabidopsis thaliana* [J]. Plant Mol Biol, 2016, 90:267-279.
- [23] ZHANG L, ZHAO G, XIA C, *et al.* A wheat R2R3-MYB gene, *TaMYB30-B*, improves drought stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. J Exp Bot, 2012, 63(16):5873-5885.
- [24] QIN Y, WANG M, TIAN Y, *et al.* Over-expression of *TaMYB33* encoding a novel wheat MYB transcription factor increases salt and drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. Mol Biol Rep, 2012, 39(6):7183-7192.
- [25] ZHANG L, LIU G, ZHAO G, *et al.* Characterization of a wheat R2R3-MYB transcription factor gene, *TaMYB19*, involved in enhanced abiotic stresses in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell Physiol, 2014, 55(10):1802-1812.
- [26] 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]. J Plant Res, 2016, 129(6):1097-1107.
- [27] ZHAO Y, TIAN X, WANG F, *et al.* Characterization of wheat MYB genes responsive to high temperatures [J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1):208.
- [28] STRACKE R, WERBER M, WEISSHAAR B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana* [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4:447-456.
- [29] KANEI-ISHII C, SARAI A, SAWAZAKI T, *et al.* The tryptophan cluster: A hypothetical structure of the DNA-binding domain of the myb protooncogene product [J]. J Biol Chem, 1990, 265:19990-19995.
- [30] DUBOS C, STRACKE R, GROTEWOLD E, *et al.* MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. Trends in Plant Science, 2010, 15:573-581.
- [31] 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 Physiol, 2004, 134:575-585.
- [32] BALDONI E, GENGA A, COMINELLI E. Plant MYB transcription factors: Their role in drought response mechanisms [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2015, 16:15811-15851.
- [33] DU H, ZHANG L, LIU L, *et al.* Biochemical and molecular characterization of plant MYB transcription factor family [J]. Biochemistry Biokhimiia, 2009, 74:1-11.
- [34] ZHAO Y, CHENG X, LIU X, *et al.* The wheat MYB transcription factor TaMYB31 is involved in drought stress responses in *Arabidopsis* [J]. Front Plant Sci, 2018, 9:1426.
- [35] GAO F, ZHOU J, DENG R Y, *et al.* Overexpression of a tartary buckwheat R2R3-MYB transcription factor gene, *FtMYB9*, enhances tolerance to drought and salt stresses in transgenic *Arabidopsis* [J]. J Plant Physiol, 2017, 214:81-90.
- [36] HUANG Y J, ZHAO H X, GAO F, *et al.* A R2R3-MYB transcription factor gene, *FtMYB13*, from tartary buckwheat improves salt/drought tolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 132:238-248.
- [37] DAI X Y, XU Y Y, MA Q B, *et al.* Overexpression of an R1R2R3 MYB gene, *OsMYB3R-2*, increases tolerance to freezing, drought, and salt stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 143:1739-1751.
- [38] SU L T, LI J W, LIU D Q, *et al.* A novel MYB transcription factor, GmMYBJ1, from soybean confers drought and cold tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Gene, 2014, 538:46-55.
- [39] BUTT H I, YANG Z, GONG Q, *et al.* *GaMYB85*, an R2R3 MYB gene, in transgenic *Arabidopsis* plays an important role in drought tolerance [J]. BMC Plant Biol, 2017, 17(1):142.
- [40] YAO L M, JIANG Y N, LU X X, *et al.* A R2R3-MYB transcription factor from *Lablab purpureus* induced by drought increases tolerance to abiotic stress in *Arabidopsis* [J]. Mol Biol Rep, 2016, 43:1089-1100.
- [41] VILLALOBOS M A, BARTELS D, ITURRIAGA G. Stress tolerance and glucose insensitive phenotypes in *Arabidopsis* overexpressing the *CpMYB10* transcription factor gene [J]. Plant Physiology, 2004, 135:309-324.
- [42] SHAN H, CHEN S, JIANG J, *et al.* Heterologous expression of the chrysanthemum R2R3-MYB transcription factor CmMYB2 enhances drought and salinity tolerance, increases hypersensitivity to ABA and delays flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. Mol Biotechnol, 2012, 51(2):160-173.
- [43] XU C Z, FU X K, LIU R, *et al.* PtoMYB170 positively regulates lignin deposition during wood formation in poplar and confers drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Tree Physiology, 2017, 37(12):1713-1726.
- [44] LIU H, ZHOU X, 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]. *Funct Integr Genomics*, 2011, 11(3):431-443.
- [45] WEI Q, ZHANG F, SUN F, *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 Sci*, 2017, 265:112-123.
- [46] WEI Q, LUO Q, WANG R, *et al.* A wheat R2R3-type MYB transcription factor TaODORANT1 positively regulates drought and salt stress responses in transgenic tobacco plants[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8:1374.
- [47] CHEN T Z, LI W J, HU X H, *et al.* A cotton MYB transcription factor, GbMYB5, is positively involved in plant adaptive response to drought stress[J]. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(5):917-929.
- [48] SHINGOTE P R, KAWAR P G, PAGARIYA M C, *et al.* SoMYB18, a sugarcane MYB transcription factor improves salt and dehydration tolerance in tobacco[J]. *Acta Physiol Plant*, 2015, 37:217.
- [49] SUN P P, ZHU X F, HUANG X F, *et al.* Overexpression of a stress-responsive MYB transcription factor of *Poncirus trifoliata* confers enhanced dehydration tolerance and increases polyamine biosynthesis[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 78:71-79.
- [50] LI K Q, XING C H, YAO Z Z, *et al.* PbrMYB21, a novel MYB protein of *Pyrus betulaefolia*, functions in drought tolerance and modulates polyamine levels by regulating arginine decarboxylase gene[J]. *Plant Biotechnol J*, 2017, 15(9):1186-1203.
- [51] WANG R K, CAO Z H, HAO Y J. Overexpression of a R2R3 MYB gene *MdSIMYB1* increases tolerance to multiple stresses in transgenic tobacco and apples[J]. *Physiologia Plantarum*, 2014, 150:76-87.
- [52] SHUKLA P S, GUPTA K, AGARWAL P, *et al.* Overexpression of a novel *SbMYB15* from *Salicornia brachiata* confers salinity and dehydration tolerance by reduced oxidative damage and improved photosynthesis in transgenic tobacco[J]. *Planta*, 2015, 242(6):1291-1308.
- [53] SHINGOTE P R, KAWAR P G, PAGARIYA M C, *et al.* Ectopic expression of *SsMYB18*, a novel MYB transcription factor from *Saccharum spontaneum* augments salt and cold tolerance in tobacco[J]. *Sugar Tech*, 2017, 19(3):270-282.
- [54] XIONG H, LI J, LIU P, DUAN J, *et al.* Overexpression of OsMYB48-1, a novel MYB-related transcription factor, enhances drought and salinity tolerance in rice[J]. *PLoS One*, 2014, 9(3):e92913.
- [55] YIN X, CUI Y, WANG M, *et al.* Overexpression of a novel MYB-related transcription factor, OsMYBR1, confers improved drought tolerance and decreased ABA sensitivity in rice[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2017, 490:1355-1361.
- [56] TANG Y, BAO X, ZHI Y, *et al.* Overexpression of a MYB family gene, *OsMYB6*, increases drought and salinity stress tolerance in transgenic rice[J]. *Front Plant Sci*, 2019, 10:168.
- [57] FÁVERO PEIXOTO-JUNIOR R, MARA DE ANDRADE L, DOS SANTOS BRITO M, *et al.* Overexpression of *ScMYBAS1* alternative splicing transcripts differentially impacts biomass accumulation and drought tolerance in rice transgenic plants[J]. *PLoS One*, 2018, 13(12):e0207534.
- [58] CASARETTO J A, EL-KEREAMY A, ZENG B, *et al.* Expression of *OsMYB55* in maize activates stress-responsive genes and enhances heat and drought tolerance[J]. *BMC Genomics*, 2016, 17:312.
- [59] WANG N, ZHANG W, QIN M, *et al.* Drought tolerance conferred in soybean (*Glycine max.* L.) by GmMYB84, a novel R2R3-MYB transcription factor[J]. *Plant Cell Physiol*, 2017, 58(10):1764-1776.
- [60] DU Y T, ZHAO M J, WANG C T, *et al.* Identification and characterization of *GmMYB118* responses to drought and salt stress[J]. *BMC Plant Biology*, 2018, 18:320.