



## 评述与展望

### Reviews and Progress

## 植物 MYB 转录因子的研究进展

刘淑君<sup>1,2</sup>, 万红建<sup>1</sup>, 叶青静<sup>1</sup>, 王荣青<sup>1</sup>, 阮美颖<sup>1</sup>, 姚祝平<sup>1</sup>, 杨悦俭<sup>1</sup>

1 浙江省农业科学院蔬菜所, 杭州, 310021

2 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华, 321000

✉ 通讯作者: hzyyj@yahoo.com.cn; ✉ 作者

分子植物育种, 2011 年, 第 9 卷, 第 114 篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0114

收稿日期: 2011 年 09 月 05 日

接受日期: 2011 年 10 月 09 日

发表日期: 2011 年 10 月 28 日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放获取论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

刘淑君等, 2011, 植物 MYB 转录因子的研究进展, 分子植物育种(online) Vol.9 No.114 pp.1835-1842 (doi: 10.5376/mpb. cn.2011.09.0114)

引用格式(英文):

Liu et al., 2011, Progress of studies on MYB transcription factor family in plants, Fenzi Zhiwu Yuzhong (online) (Molecular Plant Breeding) Vol.9 No.114 pp.1835-1842 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0114)

**摘要** 近年来, 转录因子逐渐成为分子遗传学和细胞分子生物学研究领域的重要内容。MYB 基因家族作为植物中最大的一类转录因子, 越来越成为研究热点。MYB 转录因子也称反式作用因子, 它含有一段与 DNA 相结合的高度保守序列-MYB 基序, 且其普遍存在于植物中; 并广泛参与植物的生长发育和代谢调控, 如细胞形态与模式建成、次级代谢的调控以及生物和非生物胁迫的应答等; 此外, MYB 转录因子的调控具有多样性, 如蛋白质和蛋白质之间的相互作用、聚合酶的调控、氧化还原反应、磷酸化作用、泛素化作用等。本文对植物中 MYB 转录因子结构、分类、功能、调控及其进化模式进行了综述, 为进一步解析 MYB 转录因子的生物学功能和代谢调控机制奠定基础。

**关键词** MYB 转录因子; 结构; 功能; 进化

## Progress of Studies on MYB Transcription Factor Family in Plants

Liu Shujun<sup>1,2</sup>, Wan Hongjian<sup>1</sup>, Ye Qingjing<sup>1</sup>, Wang Rongqing<sup>1</sup>, Ruan Meiyong<sup>1</sup>, Yao Zhuping<sup>1</sup>, Yang Yuejian<sup>1</sup>

1 Institute of Vegetables, Zhejiang Academy of Agricultural, Hangzhou, 310021, P.R., China

2 Chemistry and Life Science College, Zhejiang Normal University, Jinhua, 321000, P.R., China

✉ Corresponding author, hzyyj@yahoo.com.cn; ✉ Authors

**Abstract** In recent years, studies on transcription factors have been paying a great deal of attention in the fields of plant molecular biology and molecular genetics. The MYB class of transcription factors, which was the largest family in plant, attracted more and more attention. The MYB transcription factors are also known as transacting factors, which are characterized by a highly conserved DNA-binding domain-MYB motif. MYB transcription factors generally existed in plants and involved in growth and metabolism regulation, such as cellular morphogenesis, secondary metabolism and response to biotic and abiotic stresses. In addition, multiple modes of regulation of MYB transcription factors present in plants, such as protein-protein interactions, polymerase, redox control, phosphorylation and protein ubiquitination. This article presented a review on structure, classification, function, regulation and evolution of MYB transcription factors in plants, which will lay a foundation for further research on biological function and regulatory mechanism of metabolism.

**Keywords** MYB transcription factor; structure; function; evolution

### 研究背景

转录因子(transcription factor)也称反式作用因子, 是指能够识别 DNA 顺式作用元件的一类蛋白, 具有激活或抑制基因转录效应的功能。其中能够识别 DNA 顺式作用元件的保守功能区域, 称为 DNA 结合域。依据 DNA 结合域的不同, 将转录因子划分为不同的种类, 如 bHLH 转录因子、bZIP 转录因

子、MADS 转录因子、MYC 转录因子、MYB 转录因子等。其中 MYB 转录因子为植物转录因子中最大的一类。在已经公布的拟南芥 1922 个转录因子中, 有近 200 个属于 MYB 转录因子, 占整个拟南芥转录因子总数的 10.4% (刘翔等, 2010)。

MYB 转录因子作为调节蛋白, 广泛参与植物的发育和代谢调控, 如细胞形态的建成和分化、植

物生长中的信号转导、次级代谢的调控、生物和非生物胁迫的应答以及细胞周期的调控等等。由此可见, MYB 转录因子在植物的生长发育中扮演了重要角色。

## 1 MYB 转录因子结构和分类

### 1.1 MYB 转录因子的结构特征

MYB 转录因子是指含有 MYB 基序的一类转录因子, MYB 基序约含 51 或 52 个氨基酸残基, 其中有三个保守的色氨酸残基, 它们被 18 或 19 个氨基酸残基序列所间隔。通常 MYB 基序形成三段螺旋结构, 且在第二段和第三段螺旋之间折转成一定的角度相连接, 形成了螺旋-转角-螺旋(helix-turn-helix, HTH)结构(Dubos et al., 2010), 构成了一个疏水核心, 色氨酸对这个 HTH 结构有着特别重要的意义。目前, 第一个螺旋还没有明确的结构意义, 而第二个螺旋同 DNA 的磷酸骨架相接触, 稳固了与 DNA 的结合, 第三个螺旋为识别螺旋, 通过氨基酸侧链以及 DNA 碱基之间的氢键同 DNA 序列相识别(Ogata et al., 1996; 王希庆等, 2003)。

原始的 MYB 基序通过自身的复制, 产生了含有 2 或 3 个 MYB 基序的 MYB 转录因子。为了更好的协调与 DNA 结合的准确性, 每个 MYB 基序折叠成 HTH 形式, 与 DNA 的大沟结合, 而多个重复的 MYB 基序会在与 DNA 结合处相互靠近, 紧密连接(Weaver, 1999)。

### 1.2 MYB 转录因子的分类

1987 年, Martin 等人在玉米的糊粉粒中发现第一个植物 MYB 转录因子—c-myb, 它参与花青素的合成(Marhamati et al., 1997)。而后研究表明, MYB 转录因子普遍存在于植物中, 且在转录调节中起着重要作用。以 c-MYB 为标准, 将 MYB 基序分为 R1、R2、R3 三类(Haga et al., 2007; Ogata et al., 1995; Jia et al., 2004); 另外, 依据 MYB 基序重复种类和数目的不同, 将整个 MYB 转录因子家族分为四类(Dubos et al., 2010)—4R-MYB、3R-MYB、1R-MYB/MYB-related、R2R3-MYB (如图 1)。

第一类是 4R-MYB, 由 4 个 R1/R2 重复组成, 它是植物 MYB 转录因子中最小的一类, 仅在拟南芥、杨树、葡萄(Ito, 2005; Wilkins et al., 2009; Matus et al., 2008)中有所发现, 且编码的蛋白质很少。

第二类是 3R-MYB (R1R2R3-MYB), 由 R1、R2、R3 组成, 普遍存在于大多数的真核生物中。

烟草中编码的 NtmybA1、NtmybA2、NtmybB、NtmybC1 和 NtmybC2 五个基因均属于此类转录因子(Jiang et al., 2004)。

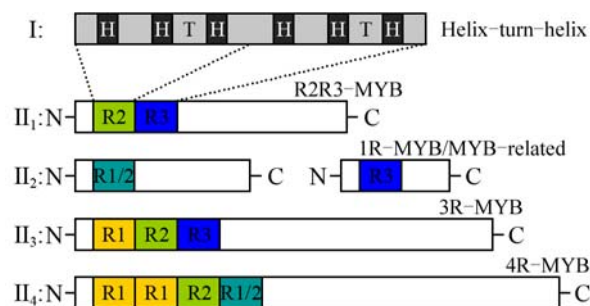


图 1 植物 MYB 转录因子的分类(Dubos et al., 2010)

注: I: MYB 基序的二级结构; 螺旋-转角-螺旋; 螺旋; 转角; II: 四类 MYB 转录因子: II1: R2R3-MYB; II2: 1R-MYB/MYB-related; II3: 3R-MYB, II4: 4R-MYB

Figure 1 Plant MYB transcription factor classes (Dubos et al., 2010)

Note: I: MYB secondary structure: helix-turn-helix; H: helix; T: turn; II: Four classes MYB transcription factor: II1: R2R3-MYB; II2: 1R-MYB/MYB-related; II3: 3R-MYB, II4: 4R-MYB

第三类是 1R-MYB/MYB-related, 指含有单个重复的或不完整的 MYB 基序, 此类又可以分为 R1/R2-MYB、R3-MYB、MYB-related 三类。拟南芥中 CCA1 和 LHY 属于 R1/R2-myb 类转录因子, 由两个基因编码, 参与生物钟的调节、光合作用基因的表达以及激素的积累(Carre et al., 2002); 而后鉴定的 CPC 属于 R3-MYB 类转录因子, 与根毛的形成有关(Ohl et al., 1998)。此外, 研究发现 R3-MYB 很有可能是由于 R2R3-MYB 类转录因子中 R2 的缺失而形成的(Lipsick, 1996), 此类转录因子大多数与细胞形态的建成以及次级代谢的调节有关。

第四类是 R2R3-MYB, 为植物 MYB 转录因子中最大的一类, 几乎存在于所有的植物中。在模式植物拟南芥中, R2R3-MYB 类转录因子数目约占整个 MYB 家族的 64.3% (刘翔等, 2010)。R2R3-MYB 类转录因子不仅数目众多, 而且功能具有多样化。目前, 在 R2R3-MYB 类转录因子中, N 末端为 DNA 结合区域, C 末端为转录调控区域(Dubos et al., 2010)。DNA 结合区域的氨基酸序列比较保守, 决定了转录因子与 DNA 结合的特异性; 转录调控区域包括转录激活区和转录抑制区, 而有的转录因子

不止含有一个转录激活区。基于 DNA 结合区域和转录调控区域的特异性和多样性, 致使 R2R3-MYB 类转录因子的功能具有多样化。

## 2 MYB 转录因子的功能

### 2.1 参与细胞形态与模式建成的调控

近几年来, 在 MYB 转录因子对细胞形态与模式建成的调节作用方面的研究, 已取得了一定的进展, 其中最为突出的是对拟南芥的根毛和表皮毛的突变体研究。在拟南芥中, GL1、WER、TRY、ETC1、ETC2 基因参与根毛和表皮毛的形成(Guimil and Dunand, 2006; Koshino-Kimura et al., 2005)。GL1 编码 R2R3-MYB 类转录因子, 是拟南芥中最早被鉴定的调控表皮毛起始的基因, 该基因在早期表皮毛中特异表达, 其突变体表现为表皮毛缺失或减少。WER 编码一种 R2R3-MYB 类转录因子, 在根部位表达, 同根毛的形成有关, 能突变产生额外的根毛。TRY 编码 R3-MYB 类转录因子, 同根毛和表皮毛的形成都有关, 该基因的突变能增加表皮毛的分支, 形成簇生的表皮毛, 却抑制了根毛的产生。ETC1 和 ETC2 编码的 MYB 转录因子为 TRY 的同系物, 起 TRY 增强子的功能, 促进表皮毛的生成。

除此之外, MYB 类转录因子在气孔的形成和雌配子体的分化上都起到了一定的调节作用。如在拟南芥中, 两个紧密相关 R2R3-MYB 类转录因子 Atmyb88 和 Atmyb124 通过调节细胞分裂的相关基因, 来抑制气孔细胞的生理活动(Lai et al., 2005); 另外, 其中的 Atmyb98 与雌配子体中助细胞的形成和花粉管的伸长有关(Punwani et al., 2008)。由此可见, MYB 转录因子在细胞甚至植株生长发育中都扮演了重要的角色。

### 2.2 参与激素与环境的应答

#### 2.2.1 激素应答

激素作为植物生长发育所必要的元素, 不仅控制着植物生命活动的方方面面, 而且还是植物感受外部环境条件变化, 调节自身生长状态来抵御不良环境、维持生存必不可少的信号分子。MYB 转录因子也通过激素信号传导途径来实现其相应的表达, 以维持植物正常的生理活动。

例如, 拟南芥在干旱和高盐条件下, 通过调控脱落酸的含量, 可以诱导 Atmyb2 和 Atmyb15 的表达提高其耐逆性(Abe et al., 2003; Agarwal et al., 2006); 玉米在干旱条件下, ZmybC1 基因通过 ABA

信号传导途径实现其正常表达(Paz-Ares et al., 1987); 此外, 水杨酸和赤霉素含量的变化, 也会引起 MYB 转录因子相应的应答。如烟草中的 Ntmyb1 转录因子, 当外施有活性的水杨酸时, MYB1 的表达量会增加, 致使与抗病相关的蛋白含量也增加, 这样显著提高了其抗病性(Yang and Klessig, 1996)。而拟南芥中 Atmyb33 和 Atmyb65 是通过赤霉素信号影响开花的时间和花药的育性(Hussain et al., 2011), 水稻中的 GAMYB 也是赤霉素信号传导的重要调节基因(Woodger et al., 2003)。

#### 2.2.2 环境应答

实验表明, MYB 转录因子在非生物胁迫(如干旱、低温、高盐以及紫外辐射等)条件下, 表达会发生特异性变化。这说明它们在这些过程中具有重要的作用, 增强了植物适应复杂多变环境的能力。

拟南芥中的 Atmyb2 是 R2R3 类 MYB 转录因子, 它在高盐条件下, 表达量上升, 刺激了干旱基因 rd22 和 AtADH1 的表达, 增强了拟南芥对干旱的耐受性(Abe et al., 2003); 从复活草中分离的 Opm5、Opm7、Opm10 蛋白属于 R2R3 类 MYB 转录因子, 它们参与植物对干旱的响应(杨致荣等, 2005); 同时, 研究表明, 拟南芥中的 Atmyb4 的表达与紫外辐射相关(Jin et al., 2000)。植物中的芥子酸酯可以提高植物抗紫外辐射的能力, 而 Atmyb4 是芥子酸酯合成的关键酶的抑制因子, Jin 等人将其敲除, 解除了 Atmyb4 的抑制作用, 导致大量芥子酸酯的合成, 大大提高了植物抗紫外辐射的能力(Jin et al., 2000)。

### 2.3 参与植物苯丙烷类次生代谢途径的调节

植物苯丙烷类代谢途径是植物体内三条主要次级代谢途径之一, 它是由莽草酸途径产生苯丙氨酸, 苯丙氨酸在限速酶苯丙氨酸解氨酶(PAL)的作用下, 产生一系列的次级代谢产物(如图 2), 最终合成苯丙烷类化合物, 其中类黄酮和花青素类代谢物质, 是植物色素合成主要原料(高雪等, 2009)。

MYB 类转录因子通过调节苯丙烷类代谢途径中相关酶的活性来控制整个苯丙烷类代谢途径。在金鱼草、番茄、草莓、苹果、葡萄等植物中都有相应的例子。金鱼草中 Ammyb305 和 Ammyb340 激活了苯丙烷类代谢途径中关键酶 PAL 的表达, 调控了类黄酮的合成, 同时金鱼草中 R2R3-MYB 类转录因子 Ros1、Ros2 和 Ve 也促进了花青素合成途径

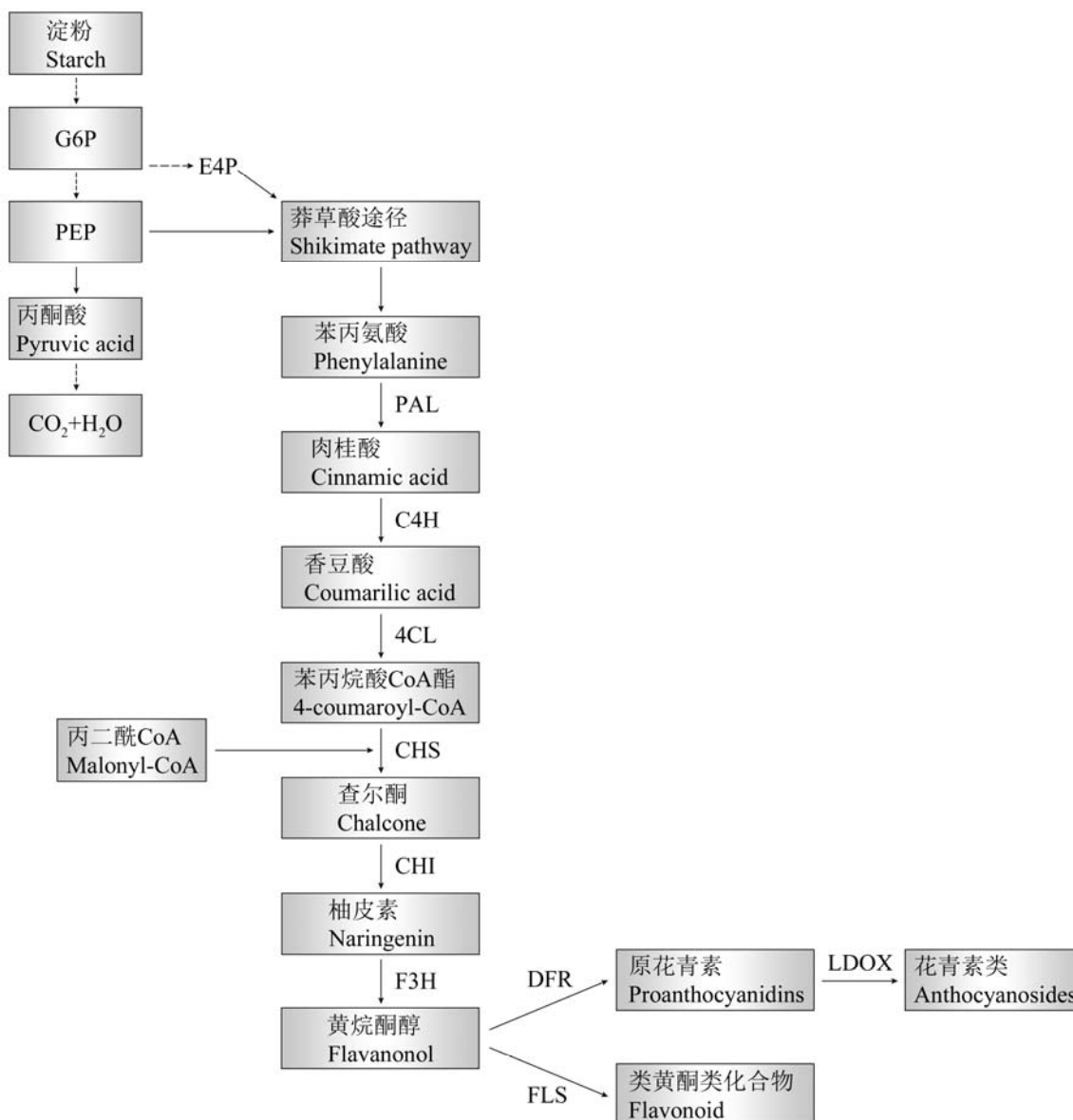


图 2 植物植物苯丙烷类代谢途径简图(高雪等, 2009)

Figure 2 Phenylpropanoid metabolic pathway in plant (Gao et al., 2009)

中不同催化酶的合成, 以调控金鱼草花中色素的种类和含量(Schwinn et al., 2006)。而番茄中转录因子 SIMYB12 抑制了 CHI 酶的活性, 使其下调, 导致果皮中类黄酮含量下降, 最终使番茄的颜色变为粉红色(Ban et al., 2007)。在苹果中, Mdmyb1、Mdmyb10 和 MdmybA 通过调节花青素的合成而控制着果皮和果肉的红色性状 (Espley et al., 2007; Takos et al., 2006)。葡萄中 VvmybA2 和 VvmybA1 与启动子相结合, 抑制了花青素的合成, 导致葡萄的颜色变为绿色(Kobayashi et al., 2004 ; Walker et al., 2007)。

### 3 MYB 类转录因子表达的调控

#### 3.1 蛋白质和蛋白质相互作用的调控

某些调节蛋白在与 MYB 转录因子结合后, 使其构象发生了变化, 影响了其表达, 同时, 由于调节蛋白自身的结构和功能的不同, 也使转录因子的表达受到调控。

典型的例子为参与花青素合成途径的 R2R3-MYB, 它与转录因子碱性螺旋-环-螺旋(basic Helix-Loop-Helix, bHLH)相互作用, 其中的 R3 与 bHLHs 的 N 末端紧密连接, 使构象发生变化, 影响其与 DNA 的结合, 最终导致功能的变化(Allan et al.,

2008)。如玉米中的 ZmC1myb 和 ZmB bHLHs (Shou et al., 2010), 矮牵牛花中 NA2 myb 和 JAF13 bHLHs (Winkel-Shirley, 2001), 金鱼草中 Ros1、Ros2、Vemyb 和 Del bHLHs (Goodrich et al., 1992), 均通过蛋白质之间的相互作用, 来调控花青素的合成。在拟南芥中, 14 个 R2R3-MYBs 和 6 个 R3-MYBs 也是以这种机制来调节毛状体的形成(Wester et al., 2009)和单宁酸的合成(Baudry et al., 2004)。

此外, 还有其它类型的蛋白质也会和 R2R3-MYB 相互作用。如拟南芥中 Atmyb30 与 BES1 (Goodrich et al., 1992), Atmyb77 与 ARF7 (Shin et al., 2007) Atmyb18 与 FHY1、FHL (Yang et al., 1996), 都是以这种方式, 在转录水平上来调节蛋白质的合成。

### 3.2 转录酶的调控

由 RNA 聚合酶 II (polyII) 转录的 MicroRNAs (miRNAs), 与 MYB 基因编码的 mRNA, 以碱基互补配对的方式相结合, 在蛋白质翻译水平上影响其表达。例如, 在拟南芥中, miR159 与 Atmyb33 和 Atmyb65 的不完全结合, 影响了其花粉的发育 (Allen et al., 2007), 研究表明: miR159 的缺失, 会使 AtMYB33 和 AtMYB65 的 mRNAs 的积累增加 (Lobbes et al., 2006), 但是 miR159 在生物体内的作用机理还不是很清楚。植物中的一种内源小 RNA (ta-siRNAs) 也参与了 MYB 基因的表达调控。在拟南芥中, ta-siRNA81 与 Atmyb75、Atmyb90 和 Atmyb113 编码的 mRNA 相结合, 调节了花青素的合成 (Rajagopalan et al., 2006)。

### 3.3 转录因子磷酸化调控

磷酸化是 MYB 转录因子翻译后的一种调控模式, 对翻译有抑制或激活作用。在烟草中, 细胞周期蛋白复合物将 Ntmyb2 磷酸化, 消除了 C 末端的抑制作用, 促进了 Ntmyb2 的表达 (Sugimoto et al., 2000); 在松树中, Ptmyb4 在细胞分裂蛋白激酶的作用下, 使其 C 末端的丝氨酸共价连接一个磷酸集团, 致使构象发生变化, 而积极参与细胞分裂活动 (Araki et al., 2004)。

### 3.4 氧化还原反应的调控

在 3R-MYB 和 R2R3-MYB 中的 R2 类基序中, 有一段含有 4 个半胱氨酸残基的保守序列, 在氧化的条件下, 2 个半胱氨酸在分子内部会形成二硫键, 二硫键的形成防止了 DNA 结合域被氧化, 保证了

其正常的生物活性 (Morse et al., 2009)。拟南芥中 Atmyb11、Atmyb12 和 Atmyb111, 都是通过这种方式来维持其正常生物活性的 (Liu and Shuai, 2008; Kodadek et al., 2006)。

此外, 一些不含有半胱氨酸残基的 MYB 转录因子, 通过蛋白质巯基亚硝化作用保证其正常的生理功能。如在拟南芥中, Atmyb2 就是以这种调控机制参与盐胁迫和干旱胁迫的生理调节 (Serpa et al., 2007)。

### 3.5 蛋白质泛素化作用

蛋白质泛素化作用是翻译后修饰的一种常见形式, 一些特殊的酶将细胞内的蛋白质分类, 从中选出靶蛋白分子, 然后泛素将其标记, 被标记的蛋白质通过泛素-蛋白酶体途径将其分解为较小的多肽、氨基酸以及可以重复使用的泛素。在拟南芥中, Atmyb18 被 COP 泛素化, 但是由于 Atmyb18 和蛋白因子 HFR 的相互作用, 而保证了自身的稳定性, 没有被降解 (Seo et al., 2003)。

## 4 MYB 类转录因子的进化

1996 年, Lipsick 首次提出了 MYB 类转录因子的进化模式 (Lipsick, 1996)。他认为大约在 10 亿年前产生了原始的 MYB 基序, 然后通过自身的复制产生了含有 2 或 3 个重复 MYB 基序的 MYB 转录因子, 而后又由于全基因组的复制而大大扩增了整个 MYB 转录因子家族。但是这种全基因组的扩增在动物和细菌中却没有得到发展。同时, 他还认为 R2R3-MYB 类转录因子是由于 R1R2R3-MYB 类转录因子中 R1 的缺失而形成的。而 Jin 等人却提出另外一种进化模式, 认为 R1R2R3-MYB 类转录因子是由 R2R3-MYB 类转录因子通过全基因组的复制而获得 R1 形成的 (Jin et al., 1999)。这两种进化模式截然相反, 所以还有待于对其进行进一步的验证。

## 5 结论

MYB 转录因子作为植物中最大的转录因子家族之一, 具有多种生理生化功能, 广泛参与植物的发育和代谢调控。随着生物技术的发展, 我们利用基因敲除、插入突变、克隆等技术, 结合植物的表型分析, 对 MYB 转录因子功能的研究已经取得了一定的进展, 然而, 因为 MYB 转录因子家族数目庞大, 功能多样, 代谢复杂, 所以很多问题还有待于研究。如 MYB 转录因子家族成员之间的相互作用以及对自身作用的调控, 还有它们是如何参与到植物整个代谢网络的等等, 仍需要进一步的研究。

通过对 MYB 转录因子的研究, 丰富了人们对转录因子的认识, 有助于理解从信号传导到转录调节的复杂过程, 更好地完善 MYB 转录因子参与的调控网络; 同时, 借助于生物信息学和系统学的分析, 鉴定出更多的 MYB 转录因子, 为整个 MYB 转录因子家族结构与功能的研究提供更多的信息; 利用 MYB 转录因子在植物抗逆反应中的重要作用, 通过增强相关 MYB 转录因子的调控能力, 可以提高植物的抗逆性。

### 作者贡献

杨悦俭、万红健是本研究的实验设计和实验研究的执行人; 叶青静、王荣青、及阮美颖完成数据分析, 论文初稿的写作; 姚祝平参与实验设计, 试验结果分析; 万红健是项目的构思者及负责人, 指导实验设计, 数据分析, 论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

### 致谢

本研究由浙江省重大科技专项(优先主题)农业项目(2009C2006-1-13)和公益性行业(农业)科研专项(201003065)共同资助。


### 参考文献

- Abe H., Urao T., Ito T., Seki M., Shinozaki K., and Yamaguchi-Shinozaki K., 2003, Arabidopsis AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling, *Plant Cell*, 15(1): 63-78
- Agarwal M., Hao Y.J., Kapoor A., Dong C.H., Fujii H., Zheng X.W., and Zhu J.K., 2006, A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of CBF genes and in acquired freezing tolerance, *J. Biol. Chem.*, 281(49): 37636-37645
- Allan A.C., Hellens R.P., and Laing W.A., 2008, Laing MYB transcription factors that colour our fruit cell, *Trends Plant Sci.*, 13 (3): 99-102
- Allen R.S., Li J., Stahle M.I., Dubroué A., Gubler F., and Millar A.A., 2007, Genetic analysis reveals functional redundancy and the major target genes of the Arabidopsis miR159 family, *Pro. Natl. Acad. Sci., USA*, 104(41): 16371-16376
- Araki S., Ito M., Soyano T., Nishihama R., and Machida Y., 2004, Mitotic cyclins stimulate the activity of c-Myblike factors for transactivation of G2/M phase-specific genes in tobacco, *J. Biol. Chem.*, 279(31): 32979-32988
- Ban Y., Honda C., Yoshimichi H., Igarashi M., Bessho H., and Moriguchi T., 2007, Isolation and functional analysis of a MYB transcription factor gene that is a key regulator for

- the development of red coloration in apple skin, *Plant Cell Physiol.*, 48(7): 958-970
- Baudry A., Heim M.A., Dubreucq B., Caboche M., Weisshaar B., and Lepiniec L., 2004, TT2, TT8 and TTG1 synergistically specify the expression of BANYULS and proanthocyanidin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*, *Plant J.*, 39(3): 366-380
- Carré I.A., and Kim J.Y., 2002, MYB transcription factors in *Arabidopsis* circadian clock, *J. Exp. Bot.*, 53(374): 1551-1557
- Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., and Lepiniec L., 2010, MYB transcription factors in *Arabidopsis*, *Trends Plant Sci.*, 15(10): 573-581
- Espley R.V., Hellens R.P., Putteril J., Stevenson D.E., Kutty-Amma S., and Allan A.C., 2007, Red colouration in apple fruit is due to the activity of the MYB transcription factor MdMYB10, *Plant J.*, 49(3): 414-427
- Gao X., 2009, Progress of studies on phenylalanine ammonia-lyase in Plant, *Xiandai Nongye Keji (Modern Agricultural Sciences and Technology)*, (1): 30-33 (高雪, 2009, 植物苯丙氨酸解氨酶研究进展, *现代农业科技*, (1): 30-33)
- Goodrich J., Carpenter R., and Coen E.S., 1992, A common gene regulates pigmentation pattern in diverse plant species, *Cell*, 68(5): 955-964
- Guimil S., and Dunand C., 2006, Patterning of Arabidopsis epidermal cells: epigenetic factors regulate the complex epidermal cell fate pathway, *Trends Plant Sci.*, 11(12): 601-609
- Haga N., Kato K., Murase M., Araki S., Kubo M., Demura T., Suzuki K., Müller I., Voss U., Jürgens G., and Ito M., 2007, R1R2R3-Myb proteins positively regulate cytokinesis through activation of KNOLLE transcription in *Arabidopsis thaliana*, *Development*, 134(6): 1101-1110
- Hussain S.S., Kayan M.A., and Amjad M., 2011, Transcription factors as tools to engineer enhanced drought stress tolerance in plants, *Biotechnol Progr.*, 27(2): 297-306
- Ito M., 2005, Conservation and diversification of three-repeat Myb transcription factors in plants, *J. Plant Res.*, 118(1): 61-69
- Jia L., Clegg M.T., and Jiang T., 2004, Evolutionary dynamics of the DNA-binding domains in putative R2R3-MYB genes identified from rice subspecies indica and japonica genomes, *Plant Physiol.*, 134(2): 575-585
- Jiang C.Z., Gu J.Y., Chopra S., Gu X., and Peterson T., 2004, Ordered origin of the typical two- and three-repeat Myb genes, *Gene*, 326: 13-22

- Jin H., and Martin C., 1999, Multifunctionality and diversity within the plant MYB-gene family, *Plant Mol. Biol.*, 41(5): 577-585
- Jin H.L., Cominelli E., and Bailey P., Bailey P., Parr A., Mehrtens F., Jones J., Tonelli C., Weisshaar B., and Martin C., 2000, Transcriptional repression by AtMYB4 controls production of UV-protecting sunscreens in *Arabidopsis*, *EMBO J.*, 19(61): 6150-6161
- Kobayashi S., Goto-Yamamoto N., and Hirochika H., 2004, Retrotransposon-induced mutations in grape skin color, *Science*, 304(5673): 982
- Kodadek T., Sikder D., and Nalley K., 2006, Keeping transcriptional activators under control, *Cell*, 127(2): 261-264
- Koshino-Kimura Y., Wada T., Tachibana T., Tsugeki R., Ishiguro S., and Okada K., 2005, Regulation of CAPRICE transcription by MYB proteins for root epidermis differentiation in *Arabidopsis*, *Plant Cell Physiol.*, 46(6): 817-826
- Lai L.B., Nadeau J.A., Lucas J., Lee E.K., Nakagawa T., Zhao L.M., Geisler M., and Sack F.D., 2005, The *Arabidopsis* R2R3 MYB proteins FOUR LIPS and MYB88 restrict divisions late in the stomatal cell lineage, *Plant Cell*, 17(10): 2754-2767
- Lipsick J.S., 1996, One billion years of MYB, *Oncogene*, 13(2): 223-235
- Liu B., and Shuai K., 2008, Regulation of the sumoylation system in gene expression, *Curr. Opin. Cell Biol.*, 20(3): 288-293
- Liu X., Zuo K.J., Zhang F., Xu J.T., Li Y., Zhao L.X., and Tang K.X., 2010, Progress on the Roles of MYB Transcription Factors on Plant Trichome Development, *Shanghai Jiaotong Daxue Xuebao (Journal of Shanghai Jiaotong University (Agricultural Science))*, 82(2): 188-194 (刘翔, 左开井, 张飞, 徐洁婷, 黎颖, 赵凌侠, 唐克轩, 2010, MYB 类转录因子在植物腺毛发育中的作用研究进展, *上海交通大学学报(农业科学版)*, 82(2): 188-194)
- Lobbes D., Rallapalli G., Schmidt D.D., Martin C., and Clarke J., 2006, SERRATE: a new player on the plant microRNA scene, *EMBO Rep.*, 7(10): 1052-1058
- Marhamati D.J., Bellas R.E., Arsura M., Kypreos K.E., and Sonenshein G.E., 1997, A-Myb is expressed in bovine vascular smooth muscle cells during the late G1-to-S phase transition and cooperates with c-Myb to mediate progression to S phase, *Mol. Cell Biol.*, 17(5): 2448-2457
- Matus J.T., Aquea F., and Arce-Johnson P., 2008, Analysis of the grape MYB R2R3 subfamily reveals expanded wine quality-related clades and conserved gene structure organization across *Vitis* and *Arabidopsis* genomes, *BMC Plant Biol.*, 8: 83
- Morse A.M., Whetten R.W., Dubos C., and Campbell M.M., 2009, Post-translational modification of an R2R3-MYB transcription factor by a MAP Kinase during xylem development, *New phytol.*, 183(4): 1001-1013
- Ogata K., Morikawa S., Nakamura H., Hojo H., Yoshimura S., Zhang R., Aimolo S., Ametani Y., Hirata Z., Sarai A., Ishii S., and Nishimura Y., 1995, Comparison of the free and DNA complexed forms of the DNA-binding domain of c-MYB, *Nat. Struct. Biol.*, 2(4): 309-320
- Ogata K., Kanei-Ishii C., Sasaki M., Hatanaka H., Nagadoi A., Enari M., Nakamura H., Nishimura Y., Ishii S., and Sarai A., 1996, The cavity in the hydrophobic core of Myb DNA binding domain is reserved for DNA recognition and trans-activation, *Nat. Struct. Biol.*, 3(2): 178-187
- Ohi R., Feoktistova A., McCann S., Valentine V., Look A.T., Lipsick J.S., and Gould K.L., 1998, MYB-related *Schizosaccharomyces pombe* cdc5p is structurally and functionally conserved, *Mol. Cell Biol.*, 18(7): 4097-4108
- Paz-Ares J., Ghosal D., Wienand U., Peterson P.A., and saedler H., 1987, The regulatory C1 locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to myb oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators. *EMSO J.*, 6(12): 3553-3558.
- Punwani J.A., Rabiger D.S., Lloyd A., and Drews G.N., 2008, The MYB98 subcircuit of the synergid gene regulatory network includes genes directly and indirectly regulated by MYB98, *Plant J.*, 55(3): 406-414
- Rajagopalan R., Vaucheret H., Trejo J., and Bartel D.P., 2006, A diverse and evolutionarily fluid set of microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev.*, 20(24): 3407-3425
- Schwinn K., Venail J., Shang Y.J., Mackay S., Alm V., Butelli E., Oyama R., Bailey P., Davies K., and Martin C.A., 2006, Small family of MYB-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*, *Plant Cell*, 18(4): 831-851
- Seo H.S., Yang J.Y., Ishikawa M., Bolle C., Ballesteros M.L., and Chua N.H., 2003, LAF1 ubiquitination by COP1 controls photomorphogenesis and is stimulated by SPA1, *Nature*, 423(6943): 995-999
- Serpa V., Vernal J., Lamattina L., Grotewold E., Cassia R., and Terenzi H., 2007, Inhibition of AtMYB2 DNA-binding by nitric oxide involves cysteine S-nitrosylation, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 361(4): 1048-1053
- Shin R., Burch A.Y., Huppert K.A., Tiwari S.B., Murphy A.S., Guilfoyle T.J., and Schachtman D.P., 2007, The

- Arabidopsis transcription factor MYB77 modulates auxin signal transduction, *Plant Cell*, 19(8): 2440-2453
- Shou Q.F., Wang Y.L., Yang S., Xu Y.T., and Chen X.S., 2010, Anthocyanin biosynthesis in pears is regulated by a R2R3-MYB transcription factor PyMYB10, *Planta*, 232(1): 245-255
- Sugimoto K., Takeda S., Hirochika H., 2000, MYB-related transcription factor NtMYB2 induced by wounding and elicitors is a regulator of the tobacco retrotransposon *Tto1* and defense-related genes, *Plant Cell.*, 12(12): 2511-2528
- Takos A.M., Jaffé F.W., Jacob S.R., Bogs J., Robinson S.P., and Walker A.R., 2006, Light-induced expression of a MYB gene regulates anthocyanin biosynthesis in red apples, *Plant Physiol.*, 142(3): 1216-1232
- Walker A.R., Lee E., Bogs J., McDavid D.A., Thomas M.R., and Robinson S.P., 2007, White grapes arose through the mutation of two similar and adjacent regulatory genes, *Plant J.*, 49(5): 772-785
- Wang X.Q., Chen B.J., and Yin L.P., 2003, The Plant MYB Transcription Factors, *Shengwu Jishu Tongbao (Biotechnology Bulletin)*, 2: 22-25 (王希庆, 陈柏君, 印莉萍, 2003, 植物中的 MYB 转录因子, *生物技术通报*, 2: 22-25)
- Weaver R.F., 1999, *Molecular Biology*, McGraw-Hill, 351-353
- Wester K., Digiuni S., Geier F., Timmer J., Fleck C., and Hülskamp M., 2009, Functional diversity of R3 single-repeat genes in trichome development, *Development*, 136(9): 1487-1496
- Wilkins O., Nahal H., Foong J., Provart N.J., and Campbell M.M., 2009, Expansion and diversification of the Populus R2R3-MYB family of transcription factors, *Plant Physiol.*, 149(2): 981-993
- Winkel-Shirley B., 2001, Flavonoid biosynthesis a colorful model for genetics, biochemistry, cell biology and biotechnology, *Plant Physiol.*, 126(2): 485-493
- Woodger F.J., Millar A., and Murry F., Jacobsen J.V., and Gubler F., 2003, The role of GAMYB transcription factors in GA-regulated gene expression, *J. Plant Growth Regul.*, 22(2): 176-184
- Yang Y., and Klessing D.F., 1996, Isolation and characterization of a tobacco mosaic virus-inducible myb oncogene homolog from tobacco, *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 93(25): 14972-14977
- Yang Z.R., Mao X., and Li R.Z., 2005, Research progress in genetic engineering of plant secondary metabolism, *Zhiwu Shengli Yu Fenzi Zhiwu Xuebao (Journal Of Plant Physiology and Molecular Biology)*, 31(1): 11-18 (杨致荣, 毛雪, 李润植, 2005, 植物次生代谢基因工程研究进展, *植物生理与分子生物学学报*, 31(1): 11-18)



**5<sup>th</sup>Publisher**是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5<sup>th</sup>Publisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>