

刘娇妍,朱嘉慧,肖浩扬,等. 水稻 *Os01g0853700* 基因对植物激素和非生物胁迫的响应分析[J]. 江苏农业科学,2023,51(23):28-34.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.23.005

# 水稻 *Os01g0853700* 基因对植物激素 和非生物胁迫的响应分析

刘娇妍,朱嘉慧,肖浩扬,麦淑桃,李琳,王丽敏,唐辉武

(仲恺农业工程学院农业与生物学院,广东广州 510225)

**摘要:**一个未知功能的水稻(*Oryza sativa* L.) MYB 转录因子 *Os01g0853700* 被克隆,并对其进行系统进化分析和表达分析。结果表明,*Os01g0853700* 与单子叶植物 *Os01g0853700* 同源蛋白具有更近的亲缘关系,与双子叶植物 *Os01g0853700* 同源蛋白具有相对较远的亲缘关系。组织表达分析结果表明,*Os01g0853700* 在水稻根、茎、叶和幼穗中均有表达,在叶片中表达水平最高。激素处理响应表达分析结果表明,*Os01g0853700* 对脱落酸(abscisic acid,ABA)、赤霉素(gibberellic acid,GA)、生长素(indoleacetic acid,IAA)、多效唑(paclobutrazol,PAC)等激素处理的响应表达均达到显著差异水平。胁迫处理响应表达分析结果表明,*Os01g0853700* 对低温(4℃)、高温(42℃)、盐胁迫及干旱处理的响应表达均达到显著差异水平。由此推测,*Os01g0853700* 可能参与水稻激素和逆境胁迫响应。本研究结果可为后续 *Os01g0853700* 转录因子的功能研究提供参考。

**关键词:**水稻;MYB 转录因子;表达分析;植物激素;非生物胁迫

**中图分类号:**S511.01;Q786 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)23-0028-07

MYB 转录因子在植物中普遍存在,并且在植物的生长发育和代谢调控中起着重要的作用,如细胞形态建成、次级代谢调控以及生物和非生物胁迫的应答等。MYB 转录因子的 N 端存在一类高度保守的结构域——R 结构域,它是一种由约 50 个氨基酸组成的折叠蛋白,其中包含了一系列高度保守的氨基酸残基和间隔序列。在与 DNA 的结合过程中,氨基酸残基以螺旋-转角-螺旋(HTH)的形式参与其中。间隔序列在每隔 18 个氨基酸的位置上形成 1 个疏水核心,对 HTH 构型的维持至关重要<sup>[1-2]</sup>。MYB 转录因子根据其所含的 R 结构域数量分为 4 个亚类。其一是含有单一 R 结构域的 MYB 蛋白,也称为 1R-MYB/MYB-related,属于端粒结合蛋白,对于维持染色体稳定性具有重要作用<sup>[2]</sup>。其二

是含有 2 个 R 结构域的 MYB 转录因子亚类,被称为 R2R3-MYB 蛋白。在植物中,这是最常见的一类蛋白,在细胞分化、激素应答、次生代谢等方面具有重要作用,此外还参与环境胁迫以及抵抗病虫害的响应<sup>[3]</sup>。其三是含有 3 个 R 结构域的 MYB 转录因子。研究表明,该转录因子与真菌中的 3R-MYB 蛋白存在较近的同源关系,同时调节细胞周期和细胞分化过程,参与植物对逆境的耐受性调节<sup>[4]</sup>。其四是含有 4 个 R 结构域的 MYB 转录因子,这些蛋白拥有 4 个与 R1/R2 结构相似的重复,因此被称为 4R-MYB 蛋白<sup>[5-6]</sup>。然而,这个亚类只在诸如拟南芥、葡萄和杨树等植物中发现了少数基因。目前对于这个结构的研究还很有限,其功能尚不十分清晰<sup>[7]</sup>。总之,MYB 转录因子是一类具有不同 R 结构域数量的蛋白,它们在调控基因转录、细胞分化、激素应答、次生代谢以及逆境响应等方面发挥着重要作用。每个亚类的蛋白在功能和调节机制上都有所不同,但它们共同构成了一个复杂而多样化的调控网络。MYB 转录因子参与植物的生长发育、代谢调控和调节植物对生物和非生物胁迫的应答<sup>[8-9]</sup>。目前对水稻 MYB 家族基因的功能有了一定的研究,MYB 转录因子 *OsPHR1*、*OsPHR2* 和 *OsPHR3* 调控水稻根的生长,任何一个功能缺失均会减弱主根根毛生长,而过表达任何一个则会导

收稿日期:2023-04-12

基金项目:广东省教育厅特色创新项目(编号:2021KTSCX048);广东省自然科学基金(编号:2021A1515010517、2022A1515010798);仲恺农业工程学院研究生科技创新基金(编号:KJCX2022028);仲恺基因产业学院项目(编号:KA2103139)。

作者简介:刘娇妍(1998—),女,山东泰安人,硕士研究生,主要从事水稻重要农艺性状分子机理研究。E-mail:zhongyang999@qq.com。

通信作者:唐辉武,博士,副研究员,主要从事水稻重要农艺性状分子机理研究。E-mail:huiwutang@zhku.edu.cn。

致茎部磷 (P) 积累<sup>[10]</sup>。*OsMYB36a*、*OsMYB36b* 和 *OsMYB36c* 协同调控水稻根内皮层木质素沉积、凯氏带的形成,并在根的营养选择性吸收中扮演着重要角色<sup>[11]</sup>。水稻 MYB 家族的 *CTMyb1* 能通过结合蛋白酶基因 (*Rep1*) 启动子的 CARE 元件,参与调控赤霉素诱导的 *Rep1* 的表达<sup>[12]</sup>。此外,MYB 转录因子在叶绿素降解调控和盐胁迫响应方面也有重要作用,*OsRL3* 在黑暗诱导衰老以及盐胁迫条件下显著表达。同时,*OsRL3* 的表达受脱落酸的诱导,且突变体 *osrl3* 对外源 ABA 的敏感性低于野生型。说明 MYB 转录因子 *OsRL3* 可通过 ABA 信号途径调控叶片衰老和盐胁迫响应<sup>[13]</sup>。*OsMYB30* 在水稻耐冷性方面有重要作用,敲除 *OsMYB30* 基因,突变体耐冷性增强;过表达 *OsMYB30* 基因,突变体耐冷性减弱<sup>[14]</sup>,同时还发现过表达 *OsMYB30* 增强了稻瘟病抗性,而敲减 *OsMYB30* 会降低稻瘟病抗性,表明 *OsMYB30* 正调控免疫反应<sup>[15]</sup>。*OsMYB30* 还能激活木质素和肉桂酸合成,增强水稻的免疫反应,包括对真菌和细菌的抗性<sup>[16]</sup>。*OsMYB22* 是茉莉酸信号通路的关键组成部分,能直接与几丁质结合蛋白基因 *OsCEBiP* 的启动子结合,并与 *OsMYC2* 互作,协同激活 *OsCEBiP* 的表达,参与调控水稻对稻瘟病菌的基础抗性<sup>[17]</sup>。

尽管水稻中已有若干 MYB 转录因子的功能被报道,但是该基因家族成员众多,还有很多基因的功能依然未知。本研究鉴定到一个新的编码 MYB 转录因子的基因 *Os01g0853700*。通过生物信息学技术,分析该基因的理化性质和结构,构建系统进化树,并利用 qRT-PCR 技术检测不同条件下 *Os01g0853700* 的表达模式,旨在探讨 *Os01g0853700* 的蛋白结构及进化关系、*Os01g0853700* 在正常条件以及激素和非生物胁迫条件下的表达模式,为进一步研究该基因的功能提供理论支持和研究方向。

## 1 材料与方法

### 1.1 水稻材料

本试验以粳稻 (*Oryza sativa* ssp. *japonica*) 中花 11 (Zhonghua 11, ZH11) 为供试材料。试验时间为 2022 年 3—5 月,试验地点为广东省广州市。

### 1.2 试验处理和取样

1.2.1 *Os01g0853700* 的表达模式分析取样 水稻幼苗在自然条件下使用木村 B 营养液<sup>[18]</sup> 进行培养,在水稻幼苗生长至 3~4 叶期时,收集水稻的根组织

样品,用于 *Os01g0853700* 基因的组织表达分析。孕穗期分别取大田自然生长条件下的茎、叶和幼穗 (2~3 cm) 组织样品,用于 *Os01g0853700* 基因的组织表达分析。每个试验设置 3 次生物学重复。

### 1.2.2 植物激素处理、非生物胁迫处理及取样

1.2.2.1 植物激素处理 将在光照培养箱中 (光照和黑暗时间均为 12 h,光照时温度 28 ℃,黑暗时温度 25 ℃) 培养至 3~4 叶期的水稻幼苗分别移至含有各种植物激素的木村 B 营养液中进行处理。PAC、GA、IAA 和 ABA 等激素的处理浓度为 0.01 mmol/L,除营养液中加入相应的激素外,处理时其他培养条件与之前的培养条件均一致,分别于处理后 0、1、2、8、24 h 收取水稻叶片。

1.2.2.2 非生物胁迫处理 将在光照培养箱中 (光照和黑暗时间均为 12 h,光照时温度 28 ℃,黑暗时温度 25 ℃) 培养至 3~4 叶期的水稻幼苗分别转移到含有 0.2 mol/L NaCl、20% PEG-6000 的水培营养液中,并在 42 ℃ 和 4 ℃ 的光照培养箱中进行处理,处理 0、1、2、8、24 h 时进行取样。处理时其他培养条件与之前的培养条件均一致。

### 1.3 RNA 提取和 qRT-PCR 扩增

1.3.1 总 RNA 的提取和 cDNA 第一链合成 利用 TRIzol 试剂将细胞或组织破碎,并与 RNA 结合形成复合物,然后通过乙醇沉淀将 RNA 分离出来,再根据南京诺唯赞生物科技公司的反转录试剂盒 (Vazyme, R312-01) 说明书的操作步骤,进行反转录合成 cDNA 的第 1 链。

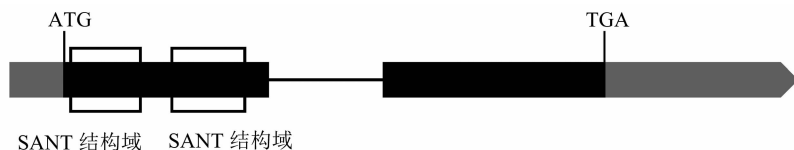
1.3.2 qRT-PCR 分析 根据 *Os01g0853700* 的 CDS 序列,设计 qRT-PCR 特异引物 MYB-F/MYB-R (表 1),以水稻 Actin1 作为内参基因。采用 ABI PRISM 7500HT 实时荧光定量 PCR 仪检测 *Os01g0853700* 的表达量,根据南京诺唯赞生物科技公司的 qRT-PCR 试剂盒 (Vazyme, Q711-02) 说明书配置反应体系。反应程序为:95 ℃ 3 min;95 ℃ 5 s,60 ℃ 30 s,40 个循环。每个样品均设置 3 个技术重复,采用  $2^{-\Delta\Delta C_T}$  计算 *Os01g0853700* 的相对表达量。

表 1 qRT-PCR 所用引物序列

引物名称	引物序列 (5' → 3')
MYB-F	GGTCAACCTGCCAGAAGAAGA
MYB-R	TTTCGTGTCCACGAGGGAGC
Actin1-F	GCATCTCTCAGCACATTCCA
Actin1-R	ACCACAGGTAGCAATAGCTA

#### 1.4 生物信息学分析

利用 NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 数据库获取 *Os01g0853700* 的编码区和氨基酸序列。利用 MEGA 7.0 的 ClustalW 软件进行氨基酸序列多重比对,再使用近邻法构建系统进化树。同时,利用 PlantCARE (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 在线分析工具对 *Os01g0853700* 的启动子序列(起始密码子 ATG 上游 2 000 bp 的基因组序列)进行顺式作用元件



黑色框为编码区,灰色框为 UTR 区,直线为内含子区

图1 *Os01g0853700* 基因的结构及蛋白结构域

#### 2.2 *Os01g0853700* 同源蛋白序列比对及进化分析

将 *Os01g0853700* 与其他植物的同源蛋白进行氨基酸序列比对,结果显示,*Os01g0853700* 与其他同源蛋白在 47 ~ 259 位之间的氨基酸高度相似(图 2)。构建的 *Os01g0853700* 及其同源蛋白的系统进化树表明,*Os01g0853700* 与沼生荻(*Zizania palustris*)的同源蛋白聚为一支,与小麦(*Triticum aestivum*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、玉米(*Zea mays*)、高粱(*Sorghum bicolor*)、谷子(*Setaria italica*)和稷(*Panicum miliaceum*)的同源蛋白的亲缘关系相对较近;与毛地黄(*Digitaria exilis*)、黄桐(*Endospermum chinense*)、大麦草(*Hordeum secalinum*)和二穗短柄草(*Brachypodium distachyon*)、拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的同源蛋白亲缘关系相对较远(图 3)。

#### 2.3 *Os01g0853700* 基因启动子区域的顺式作用元件分析

将 *Os01g0853700* 起始密码子 ATG 上游 2 000 bp 的基因组序列设置为该基因的启动子序列,然后利用 PlantCARE 在线分析软件对 *Os01g0853700* 的启动子序列进行顺式作用元件分析。结果表明,*Os01g0853700* 的启动子区域存在 23 个脱水响应元件、11 个光响应元件、3 个低温响应元件、1 个水杨酸响应元件、3 个热激响应元件、3 个 MYB 转录因子结合的相关元件和 1 个脱落酸响应元件(表 2)。

#### 2.4 *Os01g0853700* 的表达分析

2.4.1 *Os01g0853700* 表达模式分析 为了分析 *Os01g0853700* 的表达模式,本研究提取了 ZH11 苗

分析。

## 2 结果与分析

#### 2.1 *Os01g0853700* 基因及蛋白结构分析

通过 NCBI 网站比对分析显示,*Os01g0853700* 基因包含 2 个外显子、1 个内含子,编码区全长 900 bp,共编码 299 个氨基酸。*Os01g0853700* 包含 2 个高度保守的 SANT 结构域(图 1),属于含有 2 个 R 结构域的 MYB 转录因子亚类、R2R3 - MYB 蛋白。

期的根以及孕穗期的茎、叶和幼穗的总 RNA,并利用 qRT - PCR 进行检测。结果(图 4)显示,*Os01g0853700* 在水稻根、茎、叶和幼穗中均有表达,但在叶片中的表达水平相对较高。

2.4.2 外源激素处理对 *Os01g0853700* 的表达影响分析 为了研究 *Os01g0853700* 对激素的响应特征,本试验分别检测不同激素处理下水稻叶片中 *Os01g0853700* 的表达水平。结果表明,脱落酸(ABA)处理后,*Os01g0853700* 的表达水平呈现持续下降的趋势;处理 24 h 时,*Os01g0853700* 的表达水平达到最低(图 5 - A)。赤霉素(GA)处理 2 h 时,*Os01g0853700* 的表达水平呈现最高状态,随后有所下降(图 5 - B)。生长素(IAA)处理后,*Os01g0853700* 的表达水平呈现先上升后下降的趋势;处理 2 h 时,*Os01g0853700* 的表达水平达到峰值(图 5 - C)。多效唑(PAC)处理后,*Os01g0853700* 的表达量总体呈现上升的趋势;在处理 24 h 时表达水平相对最高(图 5 - D)。说明 *Os01g0853700* 受以上 4 种激素诱导表达。

2.4.3 逆境胁迫处理对 *Os01g0853700* 基因的表达影响分析 启动子顺式作用元件分析表明,*Os01g0853700* 启动子区域存在多个与逆境胁迫响应相关的元件,推测 *Os01g0853700* 基因可能参与水稻逆境胁迫响应。因此,对水稻幼苗进行低温、干旱、盐害和高温胁迫处理,并检测 *Os01g0853700* 的表达变化。结果表明,低温处理后,水稻叶片中 *Os01g0853700* 的表达水平呈现先升后降再升的趋势,处理 24 h 时的表达水平达到最高(图 6 - A)。

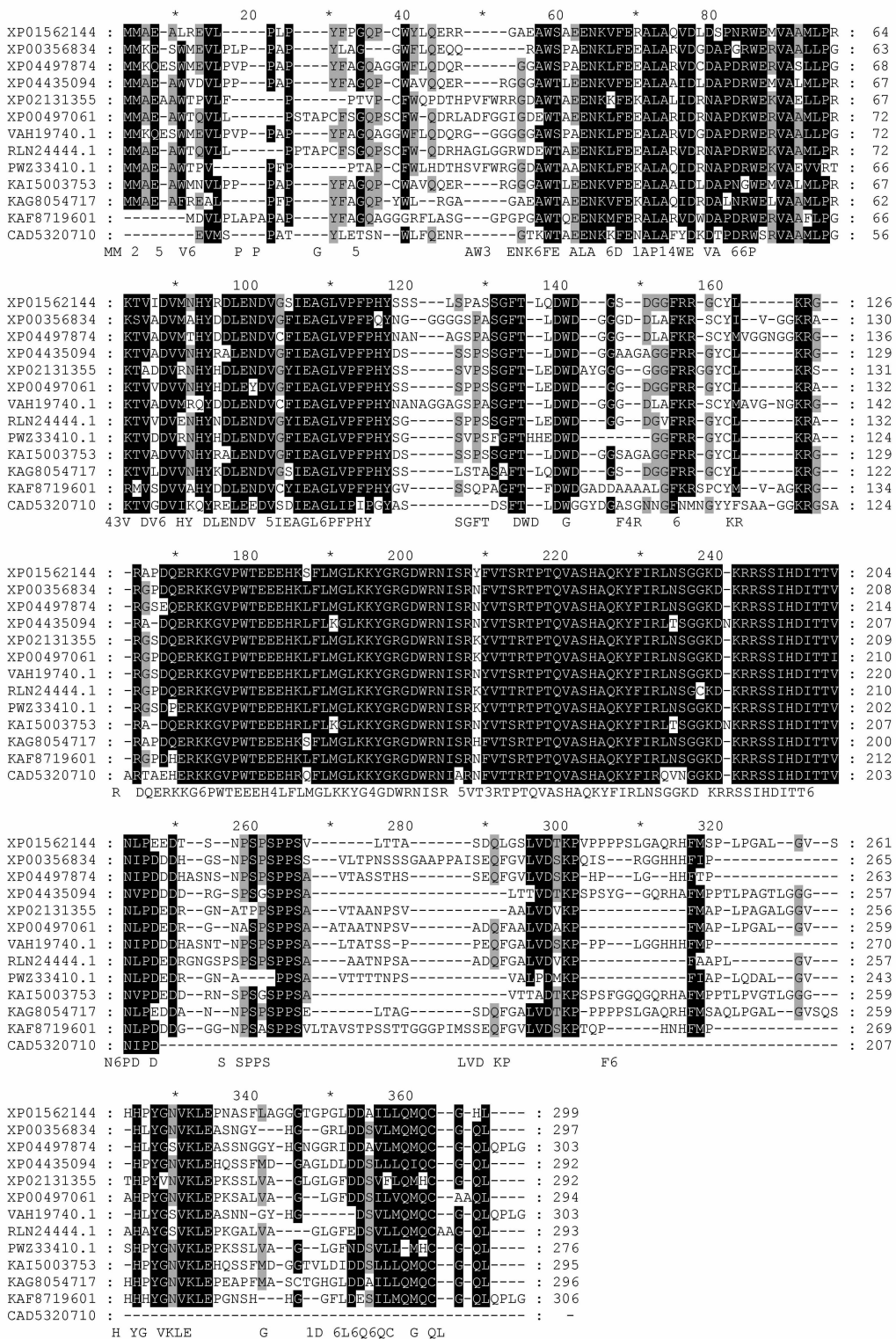


图2 Os01g0853700 及其同源蛋白的氨基酸序列比对

PEG-6000 处理 24 h 时,水稻叶片中 *Os01g0853700* 的表达量达到最大值(图 6-B)。NaCl 处理后, *Os01g0853700* 的表达水平呈现先降后升再降的趋势,处理 8 h 时, *Os01g0853700* 的表达量达到最高

(图 6-C)。高温处理后, *Os01g0853700* 的表达量呈现先上升后下降再上升的趋势,在处理 24 h 时表达水平最高(图 6-D)。说明 *Os01g0853700* 的表达受低温、高温、干旱和盐胁迫诱导。

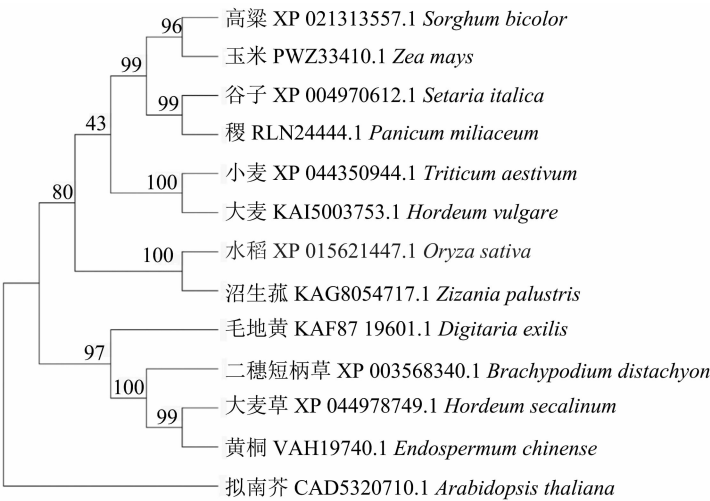


图3 Os01g0853700 及其同源蛋白的进化关系

表 2 Os01g0853700 启动子的顺式作用元件

顺式作用元件	数量 (个)
脱水响应	23
低温响应	3
水杨酸响应	1
热激响应	3
光响应	11
MYB 转录因子结合	3
脱落酸响应	1

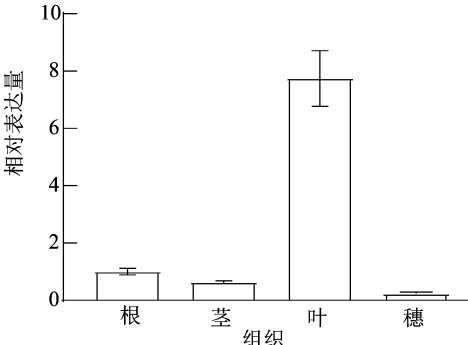
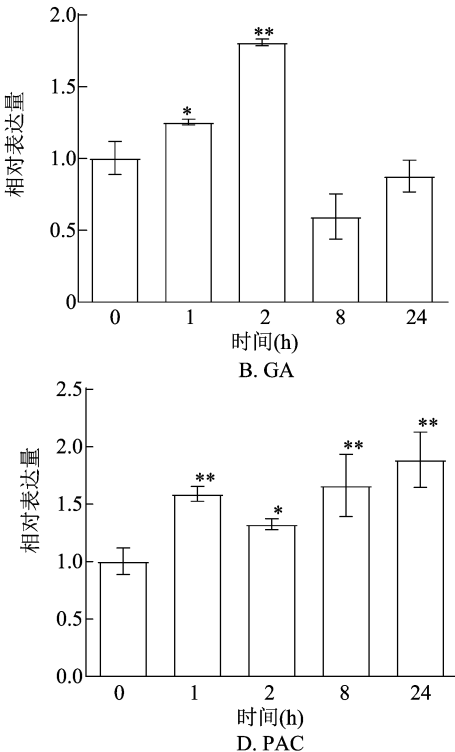
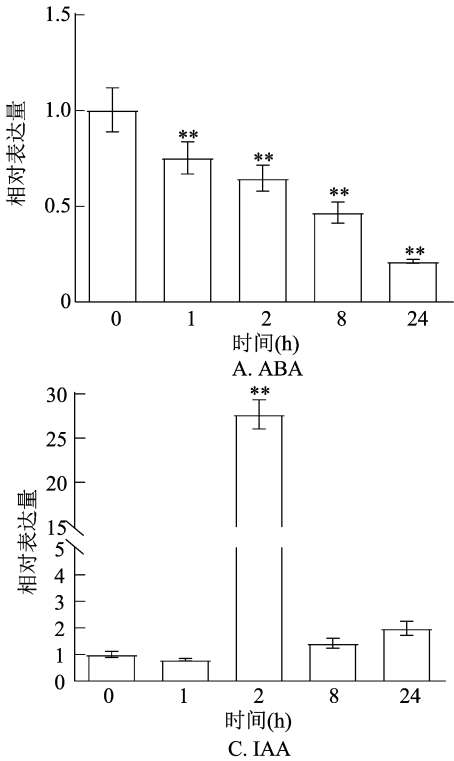


图4 Os01g0853700 在水稻不同组织中的表达水平



所有数据由 3 次重复的“平均值±标准差”表示；\*、\*\* 表示在 0.05、0.01 水平差异显著。图 6 同

图5 不同激素处理后 Os01g0853700 的表达

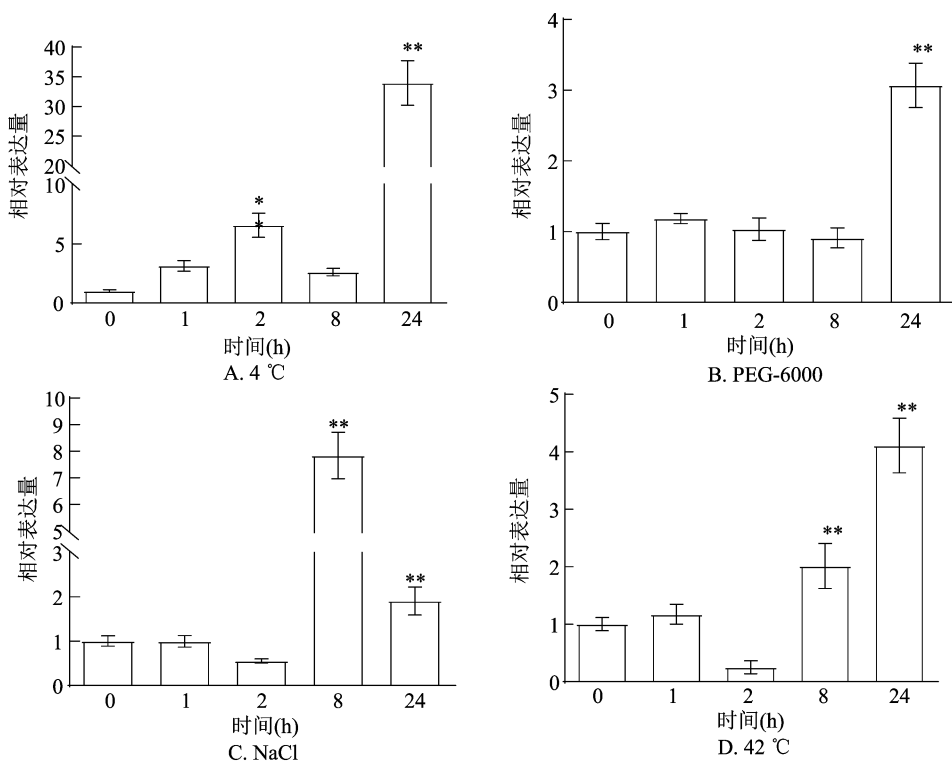


图6 不同胁迫处理后 *Os01g0853700* 在水稻叶片中的表达水平

### 3 结论与讨论

MYB 蛋白在多种生物中呈现出多种多样的细胞功能<sup>[19-20]</sup>。本研究克隆了 1 个新的水稻 MYB 基因家族成员 *Os01g0853700*, 其编码的氨基酸序列包含 2 个 MYB 蛋白家族典型的结构域(图 1), 具有 MYB 蛋白家族成员的典型基序。系统进化分析表明, *Os01g0853700* 转录因子与单子叶植物物种中 MYB102 同源蛋白具有更近的亲缘进化关系, 与双子叶物种中 MYB102 同源蛋白具有相对较远的进化关系(图 3), 形成了有明显差异的亚类分枝, 推测 MYB102 蛋白在物种进化过程中被选择。*Os01g0853700* 启动子区域存在多个与水稻生长发育和逆境胁迫相关的顺式作用元件(表 2), 说明 *Os01g0853700* 可能参与水稻相关细胞活动的调控。

研究表明, 植物的激素和非生物胁迫对 MYB 基因家族的调控起着重要作用<sup>[21]</sup>。以盐胁迫为例, 研究发现, *OsMYB2* 基因的表达在盐胁迫下上调, 这表明 *OsMYB2* 转录因子对盐胁迫具有响应能力。此外, 研究还发现高表达 *OsMYB2* 基因的水稻品种种子在 ABA 的诱导下表现出更高的萌发敏感性, 这进一步说明 ABA 参与了水稻 *OsMYB2* 基因对盐胁迫

的响应机制<sup>[22]</sup>。有研究表明, 编码水稻 MYB 家族转录因子的基因 *OsMPS* 也受到盐胁迫和 ABA 的诱导, 但其表达受到赤霉素和生长素的抑制<sup>[23]</sup>。本研究中的植物激素响应表达分析结果显示, 在不同激素处理 (ABA、GA<sub>3</sub>、IAA、PAC) 下, 叶片中 *Os01g0853700* 的表达量均与对照达到显著差异水平, 这说明 *Os01g0853700* 可能参与多种激素调控响应(图 5)。同时, *Os01g0853700* 的表达受盐胁迫诱导(图 6 - C), 说明 *Os01g0853700* 可能通过上述激素信号转导途径参与盐胁迫响应。MYB 转录因子中 *OsMYB4*、*OsMYB3R-2*、*OsMYBS3* 参与水稻冷胁迫响应<sup>[24-26]</sup>。*OsMYBR1*、*OsMYB6* 参与水稻干旱胁迫响应<sup>[27-28]</sup>。*Os01g0853700* 的表达在低温、高温和干旱胁迫中出现显著变化, 推测 *Os01g0853700* 可能参与水稻逆境胁迫响应(图 6)。

MYB 转录因子在各物种细胞活动中必不可少, 本研究克隆了水稻 MYB 转录因子家族基因 *Os01g0853700*, 并了解其蛋白的演化关系、蛋白结构域和保守基序、基因启动子顺式作用元件等, 鉴定了 *Os01g0853700* 的组织表达模式、激素和胁迫处理的响应表达模式, 为后续通过其他方式验证 *Os01g0853700* 及其同源基因的功能提供了研究方向和科学依据。

## 参考文献:

- [1] 牛义岭,姜秀明,许向阳. 植物转录因子 MYB 基因家族的研究进展[J]. 分子植物育种,2016,14(8):2050–2059.
- [2] 霍庆迪. 紫花地丁两型花相关基因的 RNA-Seq 转录组分析[D]. 兰州:西北师范大学,2018.
- [3] 饶席兵,钱祺锋,张蓉琼,等. 蔗茅 *EfMYB1* 基因的克隆与表达分析[J]. 西北植物学报,2022,42(9):1487–1494.
- [4] 兰孟焦,后 猛,肖满秋,等. AP2/ERF 转录因子参与植物次生代谢和逆境胁迫响应的研究进展[J]. 植物遗传资源学报,2023,24(5):1223–1235.
- [5] 崔 祺,黄子洋,刘 洁,等. 彩叶桂 [*Osmanthus fragrans* (Thunb.) Loureiro] *OjMYB3* 基因克隆与表达分析[J/OL]. 分子植物育种. (2022–09–16)[2023–04–01]. [https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=UQzSFoOd3ScFGBsiecEC7DC6-mzhY5h3x3ru0q7GufatBfEDE-1hxXWqOx1gkeyK\\_JnJY7LpgNNXVhrMpQM2NtVL2bhpOGI4nDKPiUuhLOaZpBs5ht7nMnCeivxfZGgpyJaHUODJtco=&uniplatform=NZKPT&language=CHS](https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=UQzSFoOd3ScFGBsiecEC7DC6-mzhY5h3x3ru0q7GufatBfEDE-1hxXWqOx1gkeyK_JnJY7LpgNNXVhrMpQM2NtVL2bhpOGI4nDKPiUuhLOaZpBs5ht7nMnCeivxfZGgpyJaHUODJtco=&uniplatform=NZKPT&language=CHS).
- [6] Zhang T, Zhang Y X, Sun Y M, et al. Isolation and functional analysis of *SrMYB1*, a direct transcriptional repressor of *SrUGT76G1* in *Stevia rebaudiana* [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(4): 1058–1067.
- [7] 张 耐,冉 娟,包松明,等. 甘草 MYB 转录因子基因家族的鉴定及表达分析[J/OL]. 分子植物育种. (2022–03–04)[2023–05–10]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220304.1712.010.html>.
- [8] 朱守晶,史文娟. 苎麻转录因子基因 *BnMYB3* 的克隆及表达分析[J]. 西北植物学报,2019,39(3):422–429.
- [9] 孙 爽,胡 颖,陆晶宇,等. 马尾松 R2R3–MYB 基因特征及进化及表达分析[J]. 广西植物,2022,42(4):580–594.
- [10] Guo M N, Ruan W Y, Li C Y, et al. Integrative comparison of the role of the PHOSPHATE RESPONSE1 subfamily in phosphate signaling and homeostasis in rice [J]. Plant Physiology, 2015, 168(4):1762–1776.
- [11] Wang Z G, Zhang B L, Chen Z W, et al. Three *OsMYB36* members redundantly regulate Casparian strip formation at the root endodermis [J]. The Plant Cell, 2022, 34(8):2948–2968.
- [12] Sutoh K, Washio K, Imai R, et al. An N–terminal region of a Myb–like protein is involved in its intracellular localization and activation of a gibberellin–inducible proteinase gene in germinated rice seeds [J]. Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry, 2015, 79(5):747–759.
- [13] Park D Y, Shim Y, Gi E, et al. The MYB–related transcription factor *RADIALIS–LIKE3* (*OsRL3*) functions in ABA–induced leaf senescence and salt sensitivity in rice [J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 156:86–95.
- [14] Li W T, Wang K, Chern M, et al. Sclerenchyma cell thickening through enhanced lignification induced by *OsMYB30* prevents fungal penetration of rice leaves [J]. The New Phytologist, 2020, 226(6):1850–1863.
- [15] Kishi – Kaboshi M, Seo S, Takahashi A, et al. The MAMP – responsive MYB transcription factors *MYB30*, *MYB55* and *MYB110* activate the HCAA synthesis pathway and enhance immunity in rice [J]. Plant and Cell Physiology, 2018, 59(5):903–915.
- [16] Lyu Y, Yang M, Hu D, et al. The *OsMYB30* transcription factor suppresses cold tolerance by interacting with a JAZ protein and suppressing  $\beta$ –amylase expression [J]. Plant Physiology, 2017, 173(2):1475–1491.
- [17] Qiu J H, Xie J H, Chen Y, et al. Warm temperature compromises JA – regulated basal resistance to enhance *Magnaporthe oryzae* infection in rice [J]. Molecular Plant, 2022, 15(4):723–739.
- [18] 姜晓婷,黄高翔,熊小英,等. 秧苗富锌对不同水稻品种镉积累及相关转运基因的影响 [J]. 中国农业科学, 2022, 55(17):3267–3277.
- [19] 陆燕茜,张 冬,王立丰,等. 巴西橡胶树 *HbMYB62* 转录因子基因的克隆和表达分析 [J]. 植物研究, 2017, 37(6):953–960,969.
- [20] 董勤勇,张圆圆,魏景芳,等. MYB 转录因子在水稻抗逆基因工程中的研究进展 [J]. 江苏农业学报, 2021, 37(2):525–530.
- [21] 李竹韵,焦子迅,陈 阳,等. 黄芪 *AmMYB44* 基因的克隆与表达模式分析 [J]. 基因组学与应用生物学, 2019, 38(8):3605–3613.
- [22] Yang A, Dai X Y, Zhang W H. A R2R3 – type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(7):2541–2556.
- [23] Schmidt R, Schippers J H M, Mieulet D, et al. *MULTIPASS*, a rice R2R3 – type MYB transcription factor, regulates adaptive growth by integrating multiple hormonal pathways [J]. The Plant Journal, 2013, 76(2):258–273.
- [24] Vannini C, Locatelli F, Bracale M, et al. Overexpression of the rice *Osmyb4* gene increases chilling and freezing tolerance of *Arabidopsis thaliana* plants [J]. The Plant Journal, 2004, 37(1):115–127.
- [25] 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(4):1739–1751.
- [26] Su C F, Wang Y C, Hsieh T H, et al. A novel MYBS3 – dependent pathway confers cold tolerance in rice [J]. Plant Physiology, 2010, 153(1):145–158.
- [27] Tang Y H, Bao X X, Zhi Y L, et al. Overexpression of a MYB family gene, *OsMYB6*, increases drought and salinity stress tolerance in transgenic rice [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10:168.
- [28] Yin X M, Cui Y C, Wang M L, et al. Overexpression of a novel MYB – related transcription factor, *OsMYBRI*, confers improved drought tolerance and decreased ABA sensitivity in rice [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2017, 490(4):1355–1361.