

文章编号: 1004-0374(2012)10-1133-08

# 植物MYB转录因子功能及调控机制研究进展

左然, 徐美玲, 柴国华, 周功克\*

(中国科学院青岛生物能源与过程研究所, 山东省能源生物遗传资源重点实验室, 青岛 266101)

**摘要:** MYB 转录因子是植物中数量最大、功能最多样化的转录因子之一, 在众多生命过程中扮演重要的角色, 已成为当前植物基因功能及表达网络调控研究的热点。结合最新研究进展, 综述了植物 MYB 转录因子家族的进化, 并着重阐述了生物学功能及表达调控, 为进一步分析功能未知的植物 MYB 转录因子提供参考。

**关键词:** MYB 转录因子; 生物学功能; 表达调控

中图分类号: Q945.4; Q74 文献标志码: A

## Function and regulation mechanism of plant MYB transcription factors

ZUO Ran, XU Mei-Ling, CHAI Guo-Hua, ZHOU Gong-Ke\*

(Shandong Provincial Key Laboratory of Energy Genetics, Qingdao Institute of BioEnergy  
and BioProcess Technology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266101, China)

**Abstract:** MYB transcription factors, as one of the largest gene families in plants, play important role in multiple biological processes. Many efforts have been devoted to the characterization and functional analysis of plant MYB transcription factors. This review summarizes recent progress of plant MYB transcription factors on evolution, biological functions and expression regulation, which lays a solid foundation for the further studies of unknown MYB transcription factors.

**Key words:** MYB transcription factors; biological function; regulatory network

MYB 转录因子, 作为植物中最大的一类转录因子, 参与了包括细胞周期、生理代谢平衡及环境应答等在内的许多生命活动。随着植物中发现 MYB 基因的数量迅速增加, MYB 转录因子的调控机制、基因表达谱和靶基因的确定等信息也在不断丰富。本文概述了 MYB 转录因子家族的进化, 并着重讨论了其功能及表达调控网络的最新进展。

## 1 植物MYB转录因子的进化

结构相似、进化关系相近的转录因子可能具有类似的生物学功能。因此, 广泛分析多种植物 MYB 蛋白进化关系, 有助于挖掘 MYB 转录因子的新功能。为了比较单子叶植物与双子叶植物 MYB 转录因子的进化关系, 我们构建了两种模式植物——拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 和水稻 (*Oryza sativa subsp. Indica*) MYB 转录因子的系统发生树(图

1)。根据该系统发生树, 可以将拟南芥和水稻的 MYB 转录因子分为 A 到 R 共 18 个亚族。其中, 亚族 B 和亚族 J 几乎完全由拟南芥的 MYB 转录因子构成, 分别只包含 2 个和 1 个水稻 MYB 转录因子; 与之相对, 亚族 A、F、L 和 M 中, 水稻的 MYB 转录因子占了绝大多数。另外, 亚族 C 中只包含拟南芥的 MYB 转录因子, 而在亚族 O 和亚族 R 中, 只包含水稻的 MYB 转录因子, 推断这些亚族在物

收稿日期: 2010-04-12; 修回日期: 2012-05-15

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(“973”项目)(2012CB114501); 国家自然科学基金项目(31070272, 30901157 和 31000311); 中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-EW-J-10); 中国科学院“百人计划”

\*通信作者: E-mail: zhougk@qibebt.ac.cn; Tel: 0532-80662732

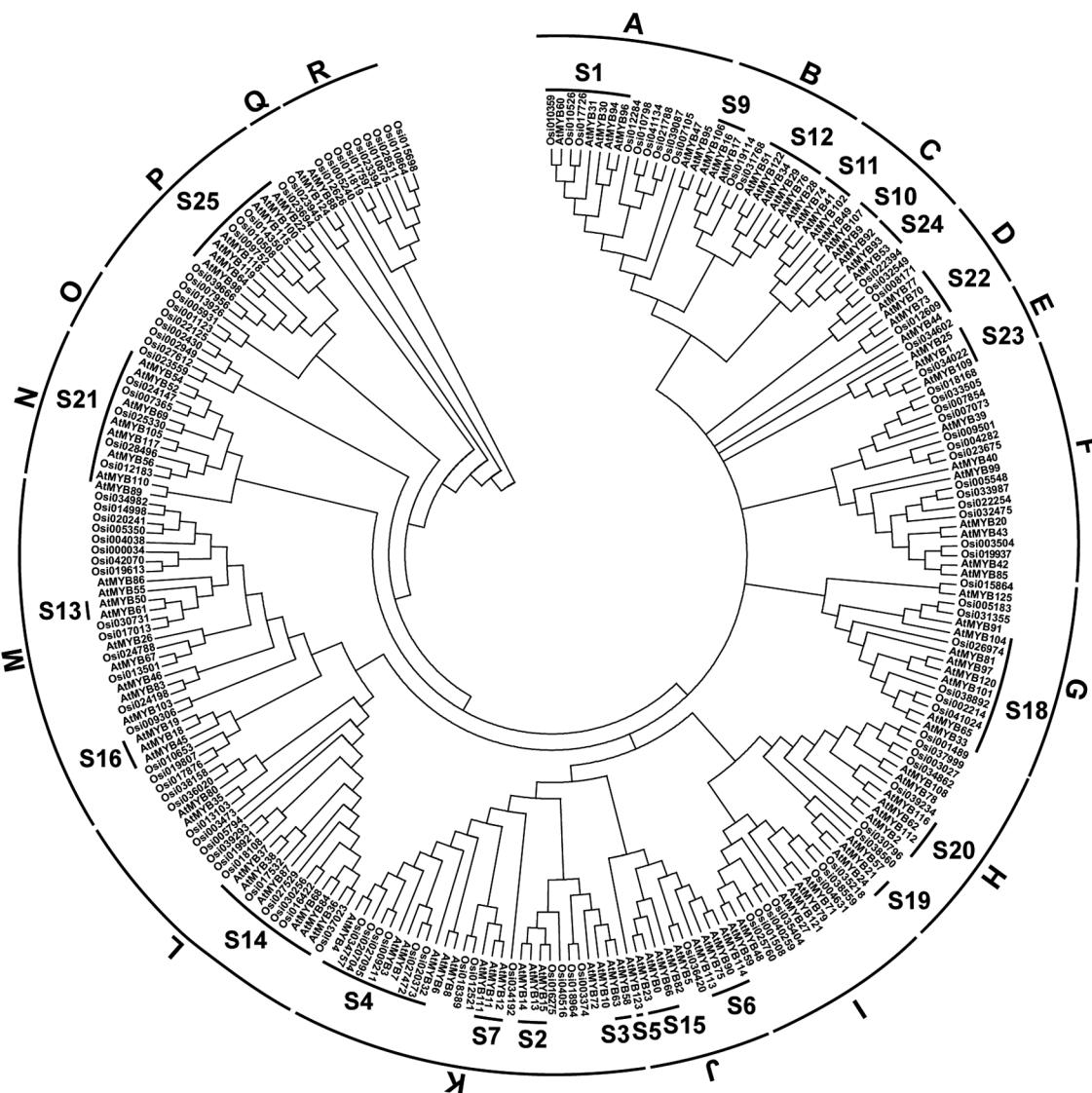


图1 拟南芥(双子叶植物)和水稻(单子叶植物)R2R3-MYB转录因子的聚类分析(S代表亚类)

种分离后出现两种命运：或者由拟南芥或水稻在各自的进化过程中单独形成，或者在相对物种的进化中完全丢失。根据以前文献资料，将拟南芥R2R3-MYB转录因子进一步分为23个亚类<sup>[1]</sup>，推测其亚类内基因的生物学功能可能相似，亚类间基因的生物学功能可能存在差别（图1）。

目前，在已研究的几个物种（拟南芥、水稻、玉米、杨树）中，MYB基因的数量均在100以上<sup>[2]</sup>，暗示着基因复制在进化过程中普遍存在，对植物MYB转录因子家族成员的丰富和功能的多样起了重要作用。植物MYB基因的复制主要通过三种方式进行：(1) 亚功能化(subfunctionalization)，即复制基因保留以前的功能，如拟南芥WER和GLI<sup>[3]</sup>；(2) 新功能化(neofunctionalization)，即复制基因获得新功能，如调控拟南芥表皮毛发生的MYB转录因子

可能源于花青素合成调控基因的重复和分化，产生了新的功能<sup>[3]</sup>；(3) 去功能化(nonfunctionalization)，复制基因原始的功能丢失，如调控玉米类黄酮代谢途径的R2R3-MYB转录因子的功能可能在进化中丢失<sup>[4]</sup>。

## 2 植物MYB转录因子的生物学功能

植物MYB转录因子参与众多生物学过程，主要包括：初生和次生代谢反应、细胞形态与模式建成、植物生长发育、对生物和非生物胁迫的应答等，在部分MYB转录因子亚类内部，其成员的生物学功能具有明显的相关性。

### 2.1 参与植物的初生和次生代谢反应

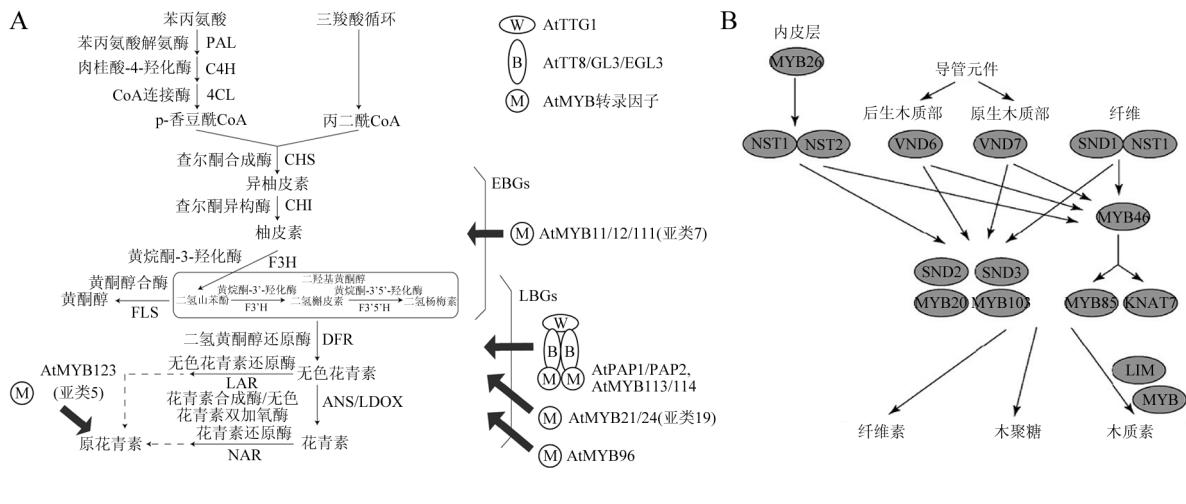
MYB转录因子参与类黄酮代谢途径、细胞壁组分合成及硫代葡萄糖苷的生物合成等多种初生和

次生代谢反应过程, 起到重要的调控作用。

类黄酮是植物体内的一类重要的水溶性次生代谢产物, 主要与植物色素合成相关。目前, 在拟南芥中其代谢途径主要由两类基因 (*EBGs* 和 *LBGs*) 合成, *EBGs* 为早期合成基因, 主要受 AtMYB11/PFG1、AtMYB12/PFG1 和 AtMYB111/PFG3( 亚类 7) 调控<sup>[5]</sup>; *LBGs* 为晚期合成基因, 主要受 AtMYB75/PAP1、AtMYB90/PAP2、AtMYB113 和 AtMYB114( 亚类 6) 调控<sup>[6]</sup>。

AtMYB3、AtMYB4、AtMYB7 和 AtMYB32( 亚类 4) 抑制原花青素的合成, 而 AtMYB123/TT2( 亚类 5) 对种皮中原花青素的生物合成起到调控作用<sup>[7]</sup>。AtMYB21 和 AtMYB24( 亚类 19) 通过参与植物激素茉莉酸的调控影响花青素的积累<sup>[8]</sup>( 图 2A)。

在许多物种中均鉴定到参与细胞壁形成的 MYB 转录因子, 如杨树的 PtrMYB3 和 PtrMYB20<sup>[9]</sup>, 小麦的 TaMYB4<sup>[10]</sup>, 水稻的 OsMYB46 和玉米的 ZmM-



A: MYB转录因子调控类黄酮代谢途径; B: MYB转录因子调控细胞壁组分合成

图2 MYB转录因子调控植物次生代谢反应<sup>[7]</sup>

YB31、ZmMYB46<sup>[11-12]</sup> 等。在拟南芥中, 一些 MYB 转录因子可以同时调控细胞壁三个组分 (木质素、木聚糖和纤维素) 的生物合成, 如 AtMYB52、AtMYB54 和 AtMYB69( 亚类 21); 一些 MYB 转录因子可以特异调控细胞壁某一组分 (如木质素) 的合成, 如 AtMYB58、AtMYB63( 亚类 3)、AtMYB68 和 AtMYB85<sup>[13-14]</sup>; 一些 MYB 转录因子不仅可以调控细胞壁的形成, 而且参与了其他生物学过程, 如 AtMYB61( 亚类 13) 能同时影响木质素沉积、种子黏液 (mucilage) 的产生和气孔的开闭<sup>[15]</sup>。大部分 MYB 转录因子是通过一个多级调控网络对细胞壁的形成进行调控的 (图 2B), 如 AtMYB46 在对下游 AtMYB85 和 KNAT7 进行调控的同时, 也受到 NST3 的调控, 参与细胞壁三个组分的形成<sup>[16]</sup>。

在拟南芥中, 硫代葡萄糖苷 (glucosinolates, GLSs) 的生物合成过程主要涉及 6 个 MYB 转录因子 (亚类 12)。其中, AtMYB28、AtMYB29 和 AtMYB76 参与了甲硫氨酸的诱导途径, 而 AtMYB28 在这一过程中占主导作用; AtMYB34、AtMYB51

和 AtMYB122 参与了色氨酸诱导途径, 主要在根和后期莲座叶中起作用<sup>[17-18]</sup>。

## 2.2 参与植物细胞形态和模式建成

细胞的命运和发育类型决定着细胞的形态和模式建成, 在植物的生长过程中占有极其关键的位置。目前普遍采用表皮组织 (毛状体和根毛) 和气孔这两个模式系统对其进行研究, 而 MYB 转录因子在这两个系统中均发挥重要的作用<sup>[19-20]</sup>。

目前, 对表皮组织的研究主要集中在棉花和拟南芥。棉花 GhMYB1 和 GhMYB25 参与了毛状体的发育与分化, 在棉纤维的早期发育中起重要的作用<sup>[21]</sup>, 而 GhMYB109 参与棉纤维的发育, 受 GhMYB25-like 的调控<sup>[22]</sup>。拟南芥表皮细胞 (叶和根) 的分化过程涉及三类 MYB 转录因子: 第一类为正调控因子, 主要有 AtMYB0/GL1 (控制嫩枝中毛状体的起始)、AtMYB66/WER (调控根毛的形态) 和 AtMYB23 (控制嫩枝中毛状体的起始、延伸及分支) (亚类 15)<sup>[23-25]</sup>; 第二类为负调控因子, 主要由 6 个 R1-MYB 转录因子组成, 即 CPC(CAPRICE)、TRY

(TRIPTYCHON)、TCL1(TRICHOMELESS1)、ETC1(ENHANCER OF TRY AND CPC 1)、ETC2 和 ETC3/CPL3<sup>[26]</sup>；第三类主要包括 AtMYB106/NOK、AtMYB16/MIXTA 和 AtMYB17，即亚类 9，它们分别参与了毛状体分支、花瓣表皮细胞形态建成和花序的早期发育的调控<sup>[27-29]</sup>。

在气孔的分化和形态方面，拟南芥两个 MYB 转录因子 AtMYB88 和 AtMYB124/FLP 起到了重要的作用，它们通过调控细胞周期相关的基因，诱导气孔后期的正常分化<sup>[30-31]</sup>。

### 2.3 参与植物多个生长发育过程

植物 MYB 转录因子参与植物生长发育过程的研究主要集中在拟南芥。在种子萌发阶段，一些 MYB 转录因子参与了种子胚的发育，如 AtMYB115 和 AtMYB118/PGA37( 亚类 25)<sup>[32]</sup>。一些 MYB 转录因子通过不同的调控机制参与了下胚轴的伸长，如 AtMYB38、AtMYB18/LAF1 和 AtMYB30<sup>[32-35]</sup>。

在营养器官发育阶段，一些 MYB 转录因子以部分冗余的方式参与了腋芽分生组织形成的调控，如 AtMYB37/RAX1、AtMYB38/RAX2 和 AtMYB84/RAX3( 亚类 14)<sup>[36-37]</sup>。一些 MYB 转录因子参与了侧生器官 (lateral organ) 的发育，如 AtMYB117/LOF1 和 AtMYB105/LOF2 ( 亚类 21) 在腋生分生组织的发育中起重要的作用<sup>[15]</sup>。一些 MYB 转录因子参与了茎的形态建成和叶片形状的调控，如 AtMYB91/AS1<sup>[38]</sup>。另一些 MYB 转录因子通过激素调控网络参与了根系的发育，如 AtMYB59、AtMYB77 和 AtMYB68<sup>[13, 39-40]</sup>。

在生殖器官发育阶段，一些 MYB 转录因子主要参与了花药的形成，如 AtMYB21 和 AtMYB24( 亚类 19)、AtMYB57、AtMYB108/BOS1、AtMYB35/TDF1、AtMYB80、AtMYB125/DUO1、AtMYB99、AtMYB33、AtMYB65 和 AtMYB98<sup>[41]</sup>。其中，AtMYB80 参与花药外壁的形成<sup>[42]</sup>；AtMYB125 参与雄性生殖细胞的分裂和分化<sup>[43]</sup>；AtMYB98 则在雌配子体的发育、花粉管的诱导和丝状器的形成过程中调节助细胞的分化<sup>[44]</sup>。

### 2.4 参与植物逆境胁迫应答反应

目前已发现多个 MYB 转录因子参与植物对非生物胁迫的响应<sup>[45-46]</sup>。在干旱胁迫中，大部分 MYB 转录因子均与 ABA 相关，如大豆 156 个 MYB 转录因子中有 43 个基因受 ABA 诱导参与干旱胁迫应答<sup>[47]</sup>。MYB 转录因子对 ABA 的调控可以分为三种类型：第一种为诱导型，如小麦 TaMYB1、TaMYB2

和 TaMYB3R1<sup>[48-49]</sup>，以及拟南芥 AtMYB2( 亚类 20) 和 AtMYB41( 亚类 11)<sup>[50]</sup>；第二种为介导型，如葡萄 VvMYB60，拟南芥 AtMYB44/AtMYBR1( 亚类 22)、AtMYB60 和 AtMYB96( 亚类 1)、AtMYB13 和 AtMYB15( 亚类 2)、AtMYB33 和 AtMYB101( 亚类 18)，通过调控 ABA 介导气孔的大小以应对外界干旱胁迫<sup>[51-52]</sup>；第三种为依赖型，如拟南芥 AtMYB70、AtMYB73、AtMYB77/AtMYBR2( 亚类 22) 及 AtMYB52，通过调控 ABA 依赖途径参与拟南芥对胁迫的应激反应<sup>[53]</sup>。

除了干旱胁迫，一些 MYB 转录因子也参与植物的抗病虫过程。小麦的 TaPIMP1，拟南芥的 AtMYB46、AtMYB72、AtMYB73 分别能对斑病菌、灰霉病菌、根腐离蠕孢菌的入侵作出应答调节<sup>[54-56]</sup>；拟南芥 AtMYB102/AtM4 和 AtMYB41( 拟南芥)( 亚类 11) 能通过受虫伤后引起脱水反应抵御外界害虫的入侵<sup>[57-58]</sup>，而拟南芥 AtMYB96 通过调控水杨酸合成途径提高抗病能力<sup>[59]</sup>。另外，拟南芥 AtMYB30 通过极长链脂肪酸合成途径，在植物受病原菌侵害产生超敏性反应过程中起正调节作用<sup>[60]</sup>。

## 3 植物MYB转录因子的表达调控

植物 MYB 转录因子在行使功能的过程中，在转录水平或翻译水平上受到多种其他因子的调控 ( 图 3)。

### 3.1 植物MYB转录因子在转录水平受到调控

MYB 转录因子在转录水平上受到其他因子的调控 ( 图 3)。以拟南芥为例，TTG1(WD40 蛋白) 协同 TT8、EGL3 和 GL 等 bHLH 转录因子对 AtMYB75、AtMYB90、AtMYB113 和 AtMYB114 进行调控，参与了表皮细胞分化这一重要过程<sup>[61]</sup>。

植物 MYB 转录因子在转录后水平上受到两类小 RNA(miRNA 和 TA-siRNA) 的调控 ( 图 3)。对于 miRNA，拟南芥 AtMYB33、AtMYB35、AtMYB65 和 AtMYB101 作为 miR159 的靶标，AtMYB13、AtMYB20 和 AtMYB113 作为 miR858 的靶标，其 mRNA 在转录过程中受到切割，受这些 miRNA 的调控<sup>[62]</sup>。对于 TA-siRNA，AtMYB75、AtMYB90 和 AtMYB113 作为 TAS4-siR81(-) 的靶标，其 mRNA 受其调控降解<sup>[63]</sup>。

### 3.2 植物MYB转录因子在翻译水平受到调控

植物 MYB 转录因子通过蛋白质互作和基团修饰 ( 磷酸化、泛素化及 SUMO 化等 ) 影响 MYB 蛋白的空间构象、立体位阻及稳定性，进而对 MYB 蛋白的转录活性产生影响，引起蛋白质功能的改变

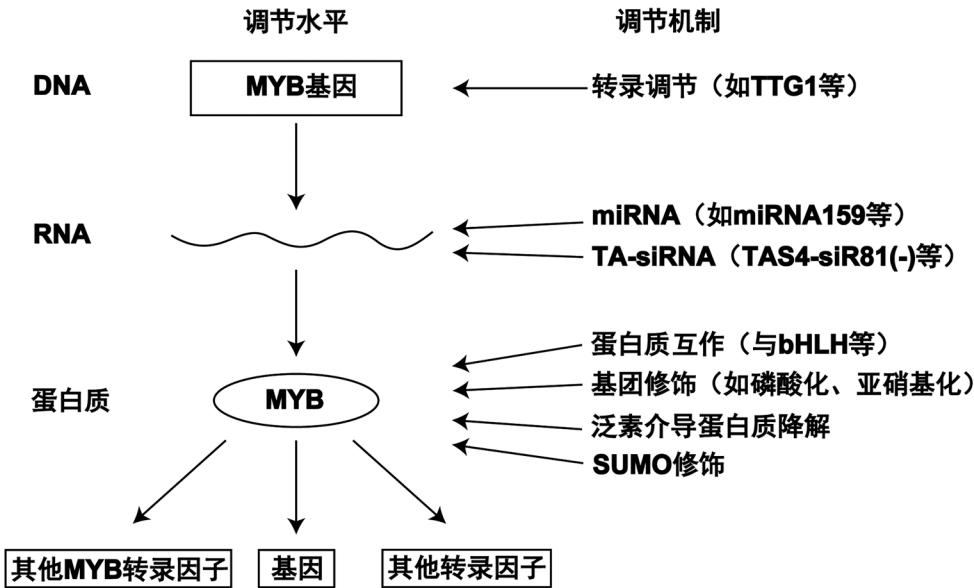


图3 MYB蛋白调控机制

(图3)。

MYB转录因子与DNA结合时,是以R重复子为单体组成类似“共价连接”的二聚体形式进行的。对于只有一个R重复的MYB蛋白,如CCA1和LHY,会形成同(异)源二聚体与DNA结合,促进这些蛋白具有高亲和力,能特异性地识别靶DNA<sup>[64]</sup>。MYB转录因子与其他蛋白也发生互作,如MYB转录因子可以通过其R3的一个特征域——(D/E)L<sub>2</sub>(R/K)x<sub>3</sub>Lx<sub>6</sub>Lx<sub>3</sub>R与bHLH蛋白的N端特异性结合<sup>[65]</sup>。在拟南芥中,参与调控根毛形态或类黄酮类合成的14个R2R3-MYB蛋白和6个R3-MYB蛋白都存在该特征域。

MYB蛋白活性受磷酸化方式的调节,能够促进其转录激活和(或)与其他基因DNA结合的能力。如烟草NtMYB2、火炬松PtMYB4均能通过激酶对其C端磷酸化而激活转录活性<sup>[66-67]</sup>。此外,MYB蛋白C端磷酸化也能促进其与其他基因DNA结合的能力,如拟南芥CCA1蛋白经酪蛋白激酶2磷酸化后,可大大提高与结合DNA的活性<sup>[68]</sup>。大多数MYB蛋白的R2重复子结构域上存在一对保守的Cys残基,MYB蛋白结合DNA活性受到Cys残基氧化还原反应的影响<sup>[69]</sup>,如AtMYB11、AtMYB12、AtMYB111及玉米P1蛋白(R2R3-MYB转录因子),它们的两个Cys残基能在氧化条件下形成S-S键,进而显著改变MYB蛋白的结构,阻止其与DNA的结合<sup>[70]</sup>。与之对应的,拟南芥AtMYB2缺乏第一个半胱氨酸残基,分子内不能形成S-S键,则通

过Cys中S的亚硝基化阻止与DNA的结合<sup>[71]</sup>。

MYB蛋白在植物的多种生命过程中受到泛素及类泛素蛋白SUMO的修饰<sup>[72]</sup>,如拟南芥AtMYB18受到泛素酶COP1的调节,参与光形态建成过程<sup>[73]</sup>。MYB转录因子的SUMO修饰化可以发生在植物的多种生物活动过程中,如拟南芥在响应磷饥饿的过程中PHR1可以发生SUMO化反应<sup>[74]</sup>。

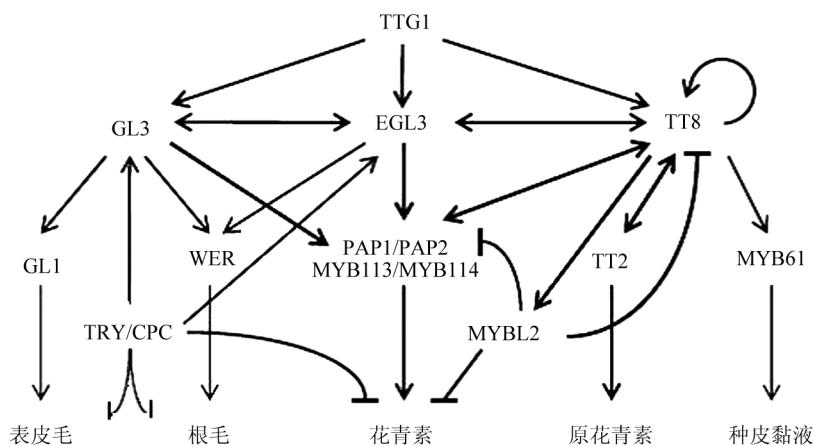
### 3.3 MYB处于一个方面多层次的调控网络中

基因表达的调控不是单一,孤立的,而是彼此联系,相互制约,构成复杂的基因表达调控网络。MYB调控下游基因的表达,其表达也受到上游基因的调控,如WD40蛋白TTG1作为MYB转录因子重要的上游调控因子,在MYB众多调控途径中控制其表达<sup>[61]</sup>(图4)。

MYB转录因子不仅调控功能基因,也调控转录因子,如拟南芥NAC转录因子NST1/2/3和VND6/7在细胞次生壁合成时受到MYB转录因子的调控<sup>[75]</sup>(图2B)。最近,对于MYB蛋白直接调控的转录因子也已发现,如AtMYB66可以对GL2和CPC进行直接调控<sup>[76]</sup>。另外,其他转录因子可以直接以MYB基因为靶基因,如拟南芥AGL15(AGAMOUS-Like15)可以与大约29个MYB基因结合,激活其转录表达<sup>[77]</sup>。

## 4 展望

MYB转录因子亚类内部成员在结构和功能上具有一定的相关性,通过分析其蛋白结构特征和表

图4 拟南芥中TTG1调控MYB网络<sup>[61]</sup>

达模式，有助于预测未知 MYB 转录因子的生物学功能；但是，孤立地研究单个基因及其表达不能完全确切地反映其内在规律。而且，大部分植物 MYB 转录因子的功能存在冗余，使通过传统的分子生物学手段难以揭示其功能及调控机制，因而，通过生物信息学和系统生物学手段研究 MYB 基因转录调控网络，必将会成为今后该领域的研究热点。

另外，植物 MYB 基因不仅在阐明分子机制方面有重要的理论价值，而且展现出了良好的应用前景，如在苹果中，分离、鉴定出直接控制花色素苷的 MYB 基因，为应用生物技术手段解决果树、蔬菜及花卉等植物育种问题开辟了崭新的思路<sup>[78]</sup>；而基于 MYB 转录因子在植物细胞壁中的重要调控作用，利用基因工程对能源植物芒草、甜高粱、杨树等进行改造，为创制优良的生物燃料新品种提供了有效的途径。

### 参 考 文 献

- [1] Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4(5): 447-56
- [2] Wilkins O, Nahal H, Foong J, et al. Expansion and diversification of the *Populus* R2R3-MYB family of transcription factors. *Plant Physiol*, 2009, 149(2): 981-93
- [3] Lee MM, Schiefelbein J. Developmentally distinct MYB genes encode functionally equivalent proteins in *Arabidopsis*. *Development*, 2001, 128(9): 1539-46
- [4] He XL, Zhang JZ. Rapid subfunctionalization accompanied by prolonged and substantial neofunctionalization in duplicate gene evolution. *Genetics*, 2005, 169(2): 1157-64
- [5] Stracke R, Ishihara H, Huep G, et al. Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling. *Plant J*, 2007, 50(4): 660-77
- [6] Gonzalez A, Zhao M, Leavitt JM, et al. Regulation of the anthocyanin biosynthetic pathway by the TTG1/bHLH/Myb transcriptional complex in *Arabidopsis* seedlings. *Plant J*, 2008, 53(5): 814-27
- [7] Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul JM, et al. Genetics and biochemistry of seed flavonoids. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 405-30
- [8] Song S, Qi T, Huang H, et al. The Jasmonate-ZIM domain proteins interact with the R2R3-MYB transcription factors MYB21 and MYB24 to affect Jasmonate-regulated stamen development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2011, 23(3): 1000-13
- [9] McCarthy RL, Zhong RQ, Fowler S, et al. The poplar MYB transcription factors, PtrMYB3 and PtrMYB20, are involved in the regulation of secondary wall biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(6): 1084-90
- [10] Ma QH, Wang C, Zhu HH. *TaMYB4* cloned from wheat regulates lignin biosynthesis through negatively controlling the transcripts of both cinnamyl alcohol dehydrogenase and cinnamoyl-CoA reductase genes. *Biochimie*, 2011, 93(7): 1179-86
- [11] Fornale S, Shi X, Chai C, et al. ZmMYB31 directly represses maize lignin genes and redirects the phenylpropanoid metabolic flux. *Plant J*, 2010, 64(4): 633-44
- [12] Zhong RQ, Lee C, McCarthy RL, et al. Transcriptional activation of secondary wall biosynthesis by rice and maize NAC and MYB transcription factors. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(10): 1856-71
- [13] Feng CP, Andreasson E, Maslak A, et al. *Arabidopsis* MYB68 in development and responses to environmental cues. *Plant Sci*, 2004, 167(5): 1099-107
- [14] Zhou J, Lee C, Zhong R, et al. MYB58 and MYB63 are transcriptional activators of the lignin biosynthetic pathway during secondary cell wall formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 248-66
- [15] Lee DK, Geisler M, Springer PS. LATERAL ORGAN FUSION1 and LATERAL ORGAN FUSION2 function in lateral organ separation and axillary meristem formation in *Arabidopsis*. *Development*, 2009, 136(14): 2423-32

- [16] Zhong R, Richardson EA, Ye ZH. The MYB46 transcription factor is a direct target of SND1 and regulates secondary wall biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2007, 19(9): 2776-92
- [17] Gigolashvili T, Berger B, Mock HP, et al. The transcription factor HIG1/MYB51 regulates indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2007, 50(5): 886-901
- [18] Gigolashvili T, Yatusevich R, Berger B, et al. The R2R3-MYB transcription factor HAG1/MYB28 is a regulator of methionine-derived glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 2007, 51(2): 247-61
- [19] Ishida T, Kurata T, Okada K, et al. A genetic regulatory network in the development of trichomes and root hairs. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59: 365-86
- [20] Nadeau JA. Stomatal development: new signals and fate determinants. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(1): 29-35
- [21] Machado A, Wu YR, Yang YM, et al. The MYB transcription factor GhMYB25 regulates early fibre and trichome development. *Plant J*, 2009, 59(1): 52-62
- [22] Walford S-A, Wu Y, Llewellyn DJ, et al. GhMYB25-like: a key factor in early cotton fibre development. *Plant J*, 2011, 65(5): 785-97
- [23] Kang YH, Kirik V, Hulskamp M, et al. The *MYB23* gene provides a positive feedback loop for cell fate specification in the *Arabidopsis* root epidermis. *Plant Cell*, 2009, 21(4): 1080-94
- [24] Li SF, Milliken ON, Pham H, et al. The *Arabidopsis* MYB5 transcription factor regulates mucilage synthesis, seed coat development, and trichome morphogenesis. *Plant Cell*, 2009, 21(1): 72-89
- [25] Song SK, Ryu KH, Kang YH, et al. Cell fate in the *Arabidopsis* root epidermis is determined by competition between WEREWOLF and CAPRICE. *Plant Physiol*, 2011, 157(3): 1196-208
- [26] Pesch M, Hulskamp M. One, two, three ... models for trichome patterning in *Arabidopsis*? *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12(5): 587-92
- [27] Baumann K, Perez-Rodriguez M, Bradley D, et al. Control of cell and petal morphogenesis by R2R3 MYB transcription factors. *Development*, 2007, 134(9): 1691-701
- [28] Jakoby MJ, Falkenhan D, Mader MT, et al. Transcriptional profiling of mature *Arabidopsis* trichomes reveals that NOECK encodes the MIXTA-like transcriptional regulator MYB106. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1583-602
- [29] Zhang Y, Cao G, Qu LJ, et al. Characterization of *Arabidopsis* MYB transcription factor gene *AtMYB17* and its possible regulation by LEAFY and AGL15. *J Genet Genomics*, 2009, 36(2): 99-107
- [30] Lai LB, Nadeau JA, Lucas J, et al. The *Arabidopsis* R2R3 MYB proteins FOUR LIPS and MYB88 restrict divisions late in the stomatal cell lineage. *Plant Cell*, 2005, 17(10): 2754-67
- [31] Xie Z, Lee E, Lucas JR, et al. Regulation of cell proliferation in the stomatal lineage by the *Arabidopsis* MYB FOUR LIPS via direct targeting of core cell cycle genes. *Plant Cell*, 2010, 22(7): 2306-21
- [32] Wang X, Niu QW, Teng C, et al. Overexpression of *PGA37/MYB118* and *MYB115* promotes vegetative-to-embryonic transition in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 2009, 19(2): 224-35
- [33] Froidure S, Roby D, Rivas S. Expression of the *Arabidopsis* transcription factor *AtMYB30* is post-transcriptionally regulated. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48(8): 735-9
- [34] Hong SH, Kim HJ, Ryu JS, et al. CRY1 inhibits COP1-mediated degradation of BIT1, a MYB transcription factor, to activate blue light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J*, 2008, 55(3): 361-71
- [35] Yang SW, Jang IC, Henriques R, et al. FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 and FHY1-LIKE associate with the *Arabidopsis* transcription factors LAF1 and HFR1 to transmit phytochrome A signals for inhibition of hypocotyl elongation. *Plant Cell*, 2009, 21(5): 1341-59
- [36] Keller T, Abbott J, Moritz T, et al. *Arabidopsis* REGULATOR OF AXILLARY MERISTEMS1 controls a leaf axil stem cell niche and modulates vegetative development. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 598-611
- [37] Muller D, Schmitz G, Theres K. Blind homologous R2R3 Myb genes control the pattern of lateral meristem initiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2006, 18(3): 586-97
- [38] Byrne ME, Barley R, Curtis M, et al. Asymmetric leaves1 mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*, 2000, 408(6815): 967-71
- [39] Mu RL, Cao YR, Liu YF, et al. An R2R3-type transcription factor gene *AtMYB59* regulates root growth and cell cycle progression in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 2009, 19(11): 1291-304
- [40] Shin R, Burch AY, Huppert KA, et al. The *Arabidopsis* transcription factor MYB77 modulates auxin signal transduction. *Plant Cell*, 2007, 19(8): 2440-53
- [41] Cheng H, Song SS, Xiao LT, et al. Gibberellin acts through jasmonate to control the expression of *MYB21*, *MYB24*, and *MYB57* to promote stamen filament growth in *Arabidopsis*. *PloS Genet*, 2009, 5(3): e1000440
- [42] Phan HA, Iacuone S, Li SF, et al. The MYB80 transcription factor is required for pollen development and the regulation of tapetal programmed cell death in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2011, 23(6): 2209-24
- [43] Brownfield L, Hafidh S, Borg M, et al. A plant germline-specific integrator of sperm specification and cell cycle progression. *PLoS Genet*, 2009, 5(3): e1000430
- [44] Punwani JA, Rabiger DS, Lloyd A, et al. The MYB98 subcircuit of the synergid gene regulatory network includes genes directly and indirectly regulated by MYB98. *Plant J*, 2008, 55(3): 406-14
- [45] 刘蕾, 杜海, 唐晓凤. MYB转录因子在植物抗逆胁迫中的作用及其分子机理. 遗传, 2008, 30(10): 1265-71
- [46] 乔孟, 于延冲, 向凤宁. 拟南芥 R2R3-MYB 类转录因子在环境胁迫中的作用. 生命科学, 2009, 21(01): 145-50
- [47] Liao Y, Zou HF, Wang HW, et al. Soybean *GmMYB76*, *GmMYB92*, and *GmMYB177* genes confer stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* plants. *Cell Res*, 2008, 18(10): 1047-60
- [48] Cai HS, Tian S, Liu CL, et al. Identification of a *MYB3R* gene involved in drought, salt and cold stress in wheat

- (*Triticum aestivum* L.). *Gene*, 2011, 485(2): 146-52
- [49] Lee TG, Jang CS, Kim JY, 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. *Physiol Plantarum*, 2007, 129(2): 375-85
- [50] Lippold F, Sanchez DH, Musialak M, et al. AtMyb41 regulates transcriptional and metabolic responses to osmotic stress in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2009, 149(4): 1761-72
- [51] Cominelli E, Galbiati M, Vavasseur A, et al. A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance. *Curr Biol*, 2005, 15(13): 1196-200
- [52] Jung C, Seo JS, Han SW, et al. Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2008, 146(2): 623-35
- [53] Park MY, Kang JY, Kim SY. Overexpression of *AtMYB52* confers ABA hypersensitivity and drought tolerance. *Mol Cells*, 2011, 31(5): 447-54
- [54] Jia J, Xing JH, Dong JG, et al. Functional analysis of *MYB73* of *Arabidopsis thaliana* against *Bipolaris oryzae*. *Agric Sci Chn*, 2011, 10(5): 721-7
- [55] Ramirez V, Agorio A, Coego A, et al. *MYB46* modulates disease susceptibility to *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1920-35
- [56] Van der Ent S, Verhagen BWM, Van Doorn R, et al. *MYB72* is required in early signaling steps of rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2008, 146(3): 1293-304
- [57] Cominelli E, Sala T, Calvi D, et al. Over-expression of the *Arabidopsis AtMYB41* gene alters cell expansion and leaf surface permeability. *Plant J*, 2008, 53(1): 53-64
- [58] De Vos M, Denekamp M, Dicke M, et al. The *Arabidopsis thaliana* transcription factor *AtMYB102* functions in defense against the insect herbivore *Pieris rapae*. *Plant Signal Behav*, 2006, 1(6): 305-11
- [59] Seo PJ, Park CM. MYB96-mediated abscisic acid signals induce pathogen resistance response by promoting salicylic acid biosynthesis in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 2010, 186(2): 471-83
- [60] Raffaele S, Rivas S, Roby D. An essential role for salicylic acid in AtMYB30-mediated control of the hypersensitive cell death program in *Arabidopsis*. *FEBS Lett*, 2006, 580(14): 3498-504
- [61] Petroni K, Tonelli C. Recent advances on the regulation of anthocyanin synthesis in reproductive organs. *Plant Sci*, 2011, 181(3): 219-29
- [62] Allen RS, Li JY, Stahle MI, et al. Genetic analysis reveals functional redundancy and the major target genes of the *Arabidopsis* miR159 family. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(41): 16371-6
- [63] Rajagopalan R, Vaucheret H, Trejo J, et al. A diverse and evolutionarily fluid set of microRNAs in *Arabidopsis thaliana*. *Genes Dev*, 2006, 20(24): 3407-25
- [64] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(10): 573-81
- [65] Zimmermann IM, Heim MA, Weisshaar B, et al. Comprehensive identification of *Arabidopsis thaliana* MYB transcription factors interacting with R/B-like BHLH proteins. *Plant J*, 2004, 40(1): 22-34
- [66] Araki S, Ito M, Soyano T, et al. Mitotic cyclins stimulate the activity of c-Myb-like factors for transactivation of G(2)/M phase-specific genes in tobacco. *J Biol Chem*, 2004, 279(31): 32979-88
- [67] Morse AM, Whetten RW, Dubos C, et al. Post-translational modification of an R2R3-MYB transcription factor by a MAP kinase during xylem development. *New Phytol*, 2009, 183(4): 1001-13
- [68] Daniel X, Sugano S, Tobin EM. CK2 phosphorylation of CCA1 is necessary for its circadian oscillator function in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101(9): 3292-7
- [69] Myrset AH, Bostad A, Jamin N, et al. DNA and redox state induced conformational changes in the DNA-binding domain of the Myb oncoprotein. *EMBO J*, 1993, 12(12): 4625-33
- [70] Heine GF, Hernandez JM, Grotewold E. Two cysteines in plant R2R3 MYB domains participate in REDOX-dependent DNA binding. *J Biol Chem*, 2004, 279(36): 37878-85
- [71] Serpa V, Vernal J, Lamattina L, et al. Inhibition of AtMYB2 DNA-binding by nitric oxide involves cysteine S-nitrosylation. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 361(4): 1048-53
- [72] Kodadek T, Sikder D, Nalley K. Keeping transcriptional activators under control. *Cell*, 2006, 127(2): 261-4
- [73] Seo HS, Yang JY, Ishikawa M, et al. LAF1 ubiquitination by COP1 controls photomorphogenesis and is stimulated by SPA1. *Nature*, 2003, 423(6943): 995-9
- [74] Miura K, Rus A, Sharkhuu A, et al. The *Arabidopsis* SUMO E3 ligase SIZ1 controls phosphate deficiency responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(21): 7760-5
- [75] Zhong R, Ye ZH. Regulation of cell wall biosynthesis. *Curr Opin Plant Biol*, 2007, 10(6): 564-72
- [76] Koshino-Kimura Y, Wada T, Tachibana T, et al. Regulation of CAPRICE transcription by MYB proteins for root epidermis differentiation in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(6): 817-26
- [77] Zheng YM, Ren N, Wang H, et al. Global identification of targets of the *Arabidopsis* MADS domain protein AGAMOUS-Like15. *Plant Cell*, 2009, 21(9): 2563-77
- [78] Gao JJ, Shen XF, Zhang Z, et al. The myb transcription factor MdMYB6 suppresses anthocyanin biosynthesis in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Cell Tiss Org*, 2011, 106(2): 235-42