



植物遗传资源学报

Journal of Plant Genetic Resources

ISSN 1672-1810, CN 11-4996/S

## 《植物遗传资源学报》网络首发论文

题目: MYB 调控靶基因参与植物应答重金属胁迫的研究进展  
作者: 何锐, 兴旺, 刘大丽, 鲁振强  
DOI: 10.13430/j.cnki.jpgr.20240624001  
收稿日期: 2024-06-24  
网络首发日期: 2024-11-12  
引用格式: 何锐, 兴旺, 刘大丽, 鲁振强. MYB 调控靶基因参与植物应答重金属胁迫的研究进展[J/OL]. 植物遗传资源学报.  
<https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240624001>



**网络首发:** 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

**出版确认:** 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

# MYB 调控靶基因参与植物应答重金属胁迫的研究进展

何锐<sup>1,2</sup>, 兴旺<sup>2,3</sup>, 刘大丽<sup>2,3</sup>, 鲁振强<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>黑龙江大学生命科学学院/农业微生物技术教育部工程研究中心/黑龙江省寒区植物基因与生物发酵重点实验室/黑龙江省普通高校分子生物学重点实验室, 哈尔滨 150080; <sup>2</sup>黑龙江大学/国家甜菜种质中期库, 哈尔滨 150080; <sup>3</sup>黑龙江大学现代农业与生态环境学院/黑龙江省普通高等学校甜菜遗传育种重点实验室, 哈尔滨 150080)

**摘要:** 镉等重金属对土壤的污染越来越严重, 它们不仅会干扰植物的生命周期, 而且会降低作物产量, 甚至导致植物死亡。因此, 植物自身进化出一系列防御机制来抵抗重金属胁迫。植物的转录因子 MYB 是逆境胁迫的关键调控因子, 它可与下游靶基因共调控来应对重金属胁迫, 从而赋予植物对重金属的耐受性, 减少其对植物的危害。了解植物应对重金属胁迫(尤其是镉胁迫)的分子机制是植物生物技术研究 and 农业育种的首要目标。本文主要从 MYB 家族成员的鉴定和特征、MYB 的功能及调控靶基因的机制、MYB 如何通过光合、激素等调控靶基因参与重金属胁迫应答 5 个方面进行综述; 深入探讨在植物对重金属胁迫的适应机制中, MYB 转录因子通过信号通路(活性氧稳态、脱落酸、赤霉素信号转导、光合等)结合靶基因或启动子的元件, 参与植物对重金属的吸收调节、运输和整合的机理。本文为进一步开发和利用 MYB 转录因子提供了理论基础。

**关键词:** MYB; 转录因子; 靶基因; 调控; 重金属胁迫; 功能

## Research progress of MYB regulated target genes involved in response to heavy metal stress

HE Rui<sup>1,2</sup>, XING Wang<sup>2,3</sup>, LIU Dali<sup>2,3</sup>, LU Zhenqiang<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>School of Life Sciences, Heilongjiang University/Engineering Research Center of Agricultural Microbiology Technology, Ministry of Education/Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Plant Genetic Engineering and Biological Fermentation Engineering for Cold Region/Key Laboratory of Molecular Biology, College of Heilongjiang Province, Harbin 150080; <sup>2</sup>Heilongjiang University/National Beet Medium-Term Gene Bank, Harbin 150080; <sup>3</sup>College of Advanced Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University/Key Laboratory of Sugar Beet Genetics and Breeding, Heilongjiang Province Common College, Harbin 150080)

**Abstract:** Heavy metals, such as cadmium, are increasingly polluting soil, and they not only interfere with the life cycle of plants, but also reduce crop yields and even lead to plant death. Consequently, plants have evolved a series of defense mechanisms to resist heavy metal stress for themselves. Plant transcription factor MYB is a key regulator under stress, which can be co-regulated with downstream target genes in response to heavy metal stress, thus conferring tolerance to heavy metals and reducing their damage to plants. Understanding the molecular mechanisms by which plants cope with heavy metal stress (especially cadmium stress) is a primary goal of plant biotechnology research and agricultural breeding. In this paper, we mainly review five aspects, namely, identification and characteristics of MYB family members, functions and the mechanism of regulating target genes, how MYB regulates target genes to participate in heavy metal stress response through photosynthesis and hormones, etc. And we will deeply discuss that, in the adaptive mechanism of plants to heavy metal stress, MYB transcription factors combine with target genes or promoter elements through signaling pathways (reactive oxygen species homeostasis, abscisic acid signaling, gibberellins signaling, photosynthesis, etc.), which are involved in the regulation of uptake, transport and sequestration of heavy metals in plants. This paper provides a certain theoretical basis for further development and utilization of MYB transcription factors.

**Key words:** MYB; Transcription factors; Target gene; Regulation; Heavy metal stress; Function

近年来, 由于过度开采矿石、使用化肥等因素, 重金属污染土壤越来越严重, 导致越来越多的有毒有

收稿日期: 2024-06-24

第一作者研究方向为植物分子生物学, E-mail: herui\_rui@163.com

通信作者: 鲁振强, 研究方向为植物分子生物学, E-mail: zhenqianglu@163.com

基金项目: 国家糖料产业技术体系项目(CARS-17); 甜菜种质资源精准鉴定项目(19240700); 内蒙古自治区“揭榜挂帅”项目“甜菜优异种质创制与适宜机械化作业品种选育”(2022JBGS0029); 黑龙江省自然科学基金(LH2023C090); 黑龙江省高校科研业务费项目(2022-KYYWF-1070)资助

**Foundation projects:** This research was supported by the earmarked fund (CARS-17); the Precision Identification Project of Germplasm Resources (19240700); the Inner Mongolia Autonomous Region “the open competition mechanism to select the best candidates” project entitled “Creation of Elite Beet Germplasm and Breeding of Varieties Suitable for Mechanized Operation” (2022JBGS0029); the Heilongjiang Provincial Natural Science Foundation of China (LH2023C090); and the Fundamental Research Funds for Heilongjiang Provincial Universities (2022-KYYWF-1070)

害物质进入植物中。遭受重金属毒害的植物通常表现出生长迟缓、叶面积减少、叶片黄化坏死<sup>[1,2]</sup>。同时，植物细胞叶绿体的结构变化也会导致光合作用降低<sup>[3,4]</sup>。根的生长对某些重金属的毒性也高度敏感，例如，Cd 对水稻侧根的发生和发育有很强的抑制作用<sup>[5]</sup>。除此之外，Cd 和 Pb 可能通过损害呼吸链、抑制抗氧化酶或刺激活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生并引发氧化应激<sup>[6,7]</sup>。

转录因子(transcription factors, TFs)是关键调控因子，在植物应答逆境胁迫方面尤为重要。转录因子可与下游胁迫相关的靶基因特定的转录调控区域结合，从而调节基因的表达。MYB 转录因子是植物中最大的转录因子家族之一，根据结构域可分为四类，其中大部分在调控植物逆境胁迫响应方面起着关键作用。MYB 通过与信号通路中的分子互作来积累大量的渗透调节物质，改变叶片细胞壁组成成分以及调节植物叶片气孔运动等多种途径来维持渗透压平衡，从而调控植物响应逆境胁迫<sup>[8-10]</sup>。重要的是，MYB 可结合靶基因启动子元件，通过控制活性氧物质(Reactive oxygen species, ROS)信号保护植物免受重金属的氧化应激<sup>[11,12]</sup>、激活激素信号<sup>[13,14]</sup>(生长素信号转导等)、影响光合作用<sup>[15]</sup>等参与植物应答逆境胁迫(重金属胁迫等)。

本文基于近年来的研究，主要介绍了 MYB 家族成员、结构特征以及 MYB 相关的生物学功能，总结并讨论了 MYB 调控靶基因应答重金属胁迫的过程和机制，最后提出重金属胁迫相关领域可能存在的问题和未来的研究方向。本文为进一步开发和利用重金属抗性基因，在分子水平上解析它们的重金属解毒机制，培育重金属耐受的植物，解决重金属污染带来的生态问题提供了重要途径。

## 1. MYB 家族成员鉴定与结构特征

### 1.1 MYB 家族成员鉴定

植物中各种 MYB 转录因子的结构和功能已被广泛研究，作为植物转录调控中的 DNA 结合蛋白，MYB 结构域的 N 端可与目的基因特异性结合，C 端的 MYB 结构域来调控蛋白质的活性。目前，MYB 转录因子家族已经在很多植物种类中得到了广泛的鉴定，不同的植物，MYB 转录因子家族数量不同(表 1)。

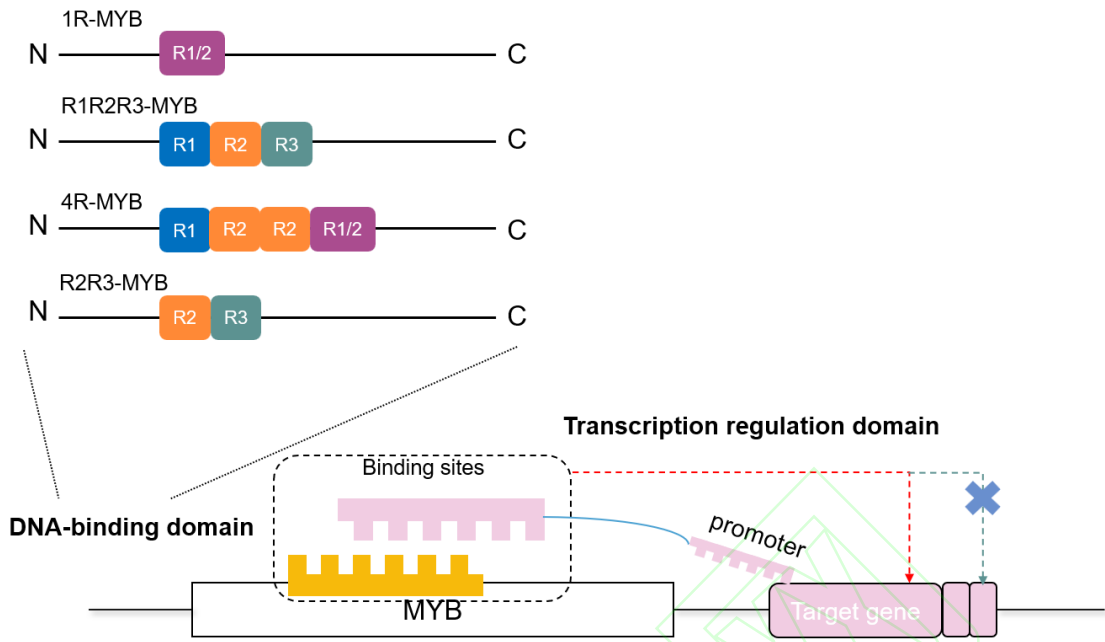
表 1 主要几种代表性植物 MYB 家族成员分布

Table 1 Distribution of MYB family members in major representative plant species

物种 Species	物种拉丁文 Species Latin	MYB 转录因子数量 Numbers of MYB TFs	参考文献 References
拟南芥	<i>Arabidopsis thaliana</i> L.	198	[16]
水稻	<i>Oryza sativa</i> L.	151	[17]
大豆	<i>Glycine max</i> L.	304	[18]
菠菜	<i>Spinacia oleracea</i> L.	76	[19]
辣椒	<i>Capsicum annuum</i> L.	172	[20]
番茄	<i>Solanum lycopersicum</i> L.	139	[21]
桑树	<i>Morus alba</i> L.	128	[22]
胡萝卜	<i>Daucus carota</i> var. <i>sativa</i> Hoffm.	146	[23]

### 1.2 MYB 的基本结构特征

植物 MYB 蛋白结构通常包括两个部分，分别是 DNA 结合区(DNA-binding domain)和转录调控区(transcription regulation domain)，转录调控区域由激活区(activation domain)和负调控区(repression domain)组成。MYB 转录因子在 N 末端含有高度保守的 MYB 结构域(图 1)，这个 MYB 结构域一般情况由 1-4 个不完全重复序列组成，每个重复序列一共有约 50 个氨基酸残基，每隔约 18 个氨基酸就会存在 1 个色氨酸残基，其色氨酸残基的作用是疏水，助于维持该结构的稳定<sup>[24]</sup>。



DNA-binding domain: DNA 结合区域; Transcription regulation domain: 转录调控区域; Binding sites: 结合位点; Promoter: 靶基因的启动子;  
Target gene: 靶基因

DNA-binding domain: DNA-binding domain; Transcription regulation domain: Transcription regulation domain; Binding sites: Binding sites;

Promoter: Promoter; Target gene: Target gene

图 1 MYB 的基本结构与分类

Figure 1 Basic structure and classification of MYB

MYB 转录因子家族可根据 MYB 结构域的数量划分成四类(图 1)。分别为 1R-MYB、R2R3-MYB、R1R2R3-MYB 和 4R-MYB<sup>[25]</sup>。其中研究最广泛的是最大的一个亚家族 R2R3-MYB。例如,在甜菜基因组中有 70 个 R2R3-MYB<sup>[26]</sup>,在大豆已鉴定的 252 个 MYB 中有 244 个 R2R3-MYB<sup>[27]</sup>。R2R3-MYB 蛋白结构包含 N 端的 DNA 结合结构域和 C 端的保守结构域。R2R3-MYB 蛋白可调节代谢途径、参与生长发育、响应激素应答和参与逆境胁迫等,如 *MdMYB16* 在外源光下通过 *MdMYB1-miR7125-MdCCR* 代谢途径调节平衡苹果中花青素和木质素的生物合成<sup>[28]</sup>。Su 等<sup>[29]</sup>发现甘蓝 *BrMYB108* 能激活抗氧化系统并产生 ROS,赋予甘蓝对轮状病毒枯萎病的抗性。尽管 1R-MYB 只有一个或部分 MYB 结构域,但它在植物应答生物和非生物胁迫中仍扮演着重要角色。如 *OsMYB-R1*<sup>[30]</sup>在转基因株系中通过抗氧化系统调节关键基因的表达,激活了复杂的调控网络机制,同时赋予了拟南芥对 PEG/干旱和铬胁迫的耐受性。而 R1R2R3-MYB 和 4R-MYB 在植物中存在较少,有研究表明有的成员可应对逆境胁迫<sup>[31]</sup>。

## 2. MYB 的功能及调控靶基因的机制

MYB 转录因子通常和下游靶基因启动子或其顺式作用元件相结合,进而激活或抑制胁迫基因的表达,响应植物的防御分子机制,尤其是各种非生物胁迫<sup>[32]</sup>。其主要机制包括:(1)MYB 通过激活胁迫相关基因的表达来赋予植物对胁迫的抗性。(2)MYB 通过调节抗氧化酶的活性及抗氧化物的含量来减少氧化应激带来的损伤,从而帮助植物应对非生物胁迫。(3)MYB 通过激活 ABA 信号分子来维持渗透压平衡,调控植物响应逆境胁迫。(4)MYB 通过促进功能蛋白的合成来赋予植物对胁迫的抵抗能力。表 2 列举了植物中重要的 MYB 调控靶基因的功能。

表 2 植物中重要的 MYB 调控靶基因的功能

Table 2 Functions of important MYB-regulated target genes in plants

物种	MYB	靶基因	调控机制	功能
Species	MYB	Target gene	Regulatory mechanism	Function
水稻	<i>SiMYB30</i> <sup>[33]</sup>	<i>OsGOGAT2</i>	激活氮吸收、氮同化相关基因	通过调节氮吸收、氮同化相关基因的表达正调控植株对低氮胁迫的耐受性
水稻	<i>OsMYB84</i> <sup>[34]</sup>	<i>OsCOPT2</i> , <i>OsHMA5</i>	激活重金属相关基因	促进铜的吸收和转运, 提高水稻产量
小麦	<i>TaMpc1-D4</i> <sup>[35]</sup>	<i>DREBI</i> , <i>DREB3</i> , <i>ERF3</i> , <i>ERF4b</i> 等	调节抗氧化酶系统	通过调控胁迫和抗氧化相关基因的表达来降低转基因植株对干旱的耐受性
玉米	<i>ZmMYB-CC10</i> <sup>[36]</sup>	<i>ZmAPX4</i>	调节抗氧化酶的活性	减少氧化损伤, H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 含量降低, 增强过表达植株对干旱胁迫的耐受性
水稻	<i>OsMYB102</i> <sup>[37]</sup>	<i>AtCYP707A3</i>	ABA 信号反应	通过调节 ABA 信号反应延缓拟南芥叶片衰老并降低耐盐性和耐旱性
水稻	<i>SiMYB56</i> <sup>[38]</sup>	<i>NCED5</i> , <i>ABIL2</i> , <i>P5CS1</i> 等	木质素生物合成和 ABA 信号通路	通过调控木质素生物合成和 ABA 信号通路增强了转基因水稻的抗旱性
拟南芥	<i>MYB43</i> <sup>[39]</sup>	<i>HMA2</i> , <i>HMA3</i> , <i>HMA4</i>	CULLIN-RING E3 连接酶调控系统	通过转录抑制 <i>HMA</i> s 负调控拟南芥对镉的耐受性
水稻	<i>GmMYB81</i> <sup>[40]</sup>	<i>GmSGF141</i>	生长素信号途径	在种子萌发过程中通过生长素信号途径正向响应盐分和干旱胁迫
大豆	<i>GmMYB183</i> <sup>[41]</sup>	<i>GmMATE75</i>	激活编码柠檬酸转运蛋白	通过促进柠檬酸盐的分泌赋予了对 Al 的耐受性
大豆	<i>GmMYB14</i> <sup>[42]</sup>	<i>GmBEN1</i>	芸苔素类固醇途径	调控大豆植株结构、高密度产量和耐旱性

MYB 转录因子可通过激活胁迫相关的基因并促进其表达, 来增强植物对胁迫的耐受性。Zhang 等人<sup>[33]</sup>研究发现, 过表达 *SiMYB30* 可有效提高转基因水稻品系幼苗在室内和田间试验低氮处理下的干重、株高、根面积、茎氮含量、单株产量和茎重等。而且, *SiMYB30* 不仅可直接与 *OsGOGAT2* 的启动子结合, 还可以间接激活与氮吸收相关基因 *OsNRT1*、*OsNRT1.1B* 和 *OsNPF2.4* 的表达以及与氮同化相关基因 *OsGOGAT1*、*OsGOGAT2* 和 *OsNIA2* 的表达, 从而增强了转基因植株对低氮胁迫的抵御能力。类似地, *OsMYB84* 是 *OsCOPT2* 和 *OsHMA5* 的转录调节因子。在 0.15 $\mu$ M 和 4.5 $\mu$ M 铜浓度处理下, *OsMYB84* 的过表达促进了水稻对铜的吸收和转运, 提高了水稻产量。相反, *OsMYB84* 突变体降低了木质部中的铜浓度<sup>[34]</sup>。

许多研究表明, MYB 可通过调节抗氧化酶系统, 改变抗氧化酶活性来帮助植物应对非生物胁迫。*TaMpc1-D4* 的过表达转基因拟南芥株系的叶片严重卷曲, 表现出更高的失水率, 与野生型相比丙二醛含量提高了约 40%。在小麦中, *TaMpc1-D4* 的沉默显著增强了小麦的相对含水量(RWC)、脯氨酸含量和抗氧化酶活性, 并通过激活胁迫相关和抗氧化相关基因(*DREBI*、*DREB3*、*ERF3*、*ERF4b* 等)来增强突变体小麦对干旱的抗性<sup>[35]</sup>。*ZmAPX4* 属于抗坏血酸过氧化物酶, *ZmMYB-CC10* 是 *ZmAPX4* 的正调控因子并可上调 *ZmAPX4* 表达。在干旱胁迫条件下, 过表达 *ZmMYB-CC10* 可显著增加转基因玉米的 *ZmAPX4* 表达。同时, 转基因玉米品系中的 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 含量下降了 30% 左右, 因此可以推断 *ZmMYB-CC10* 可能通过减少玉米的氧化损伤来增强对干旱胁迫的耐受性<sup>[36]</sup>。

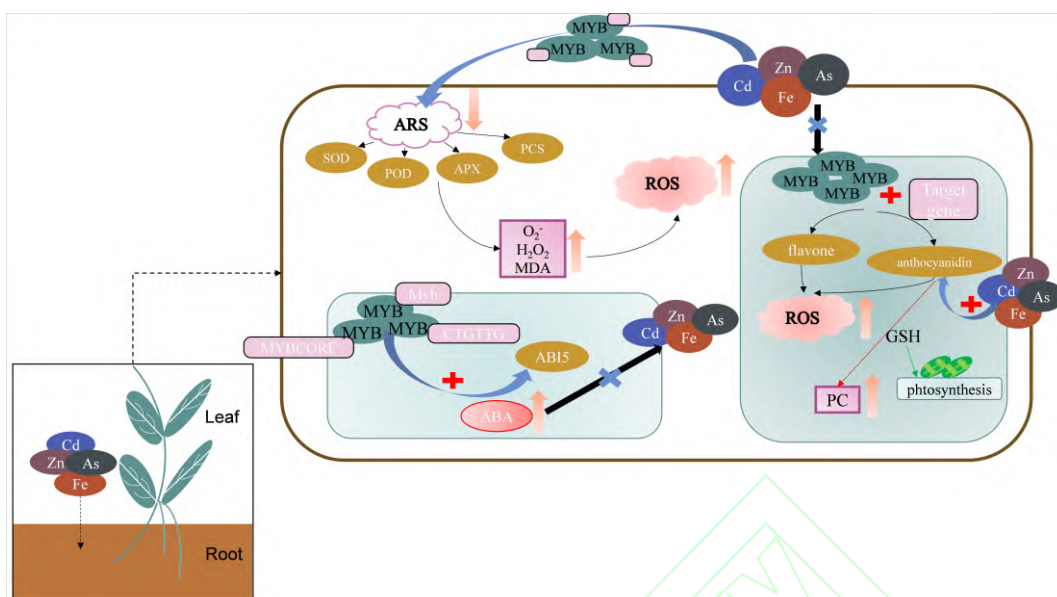
MYB 通过调节 ABA 信号通路, 响应相关基因的表达来调控植物对胁迫的耐受性。*AtCYP707A3* 和

*AtCYP707A4* 与脱落酸(ABA)生物合成相关, 水稻 *MYB102(OsMYB102)* 可激活 ABA 信号反应, 下调二者的表达来调节叶片衰老和降低植物耐盐、耐旱性<sup>[37]</sup>。同样, 干旱胁迫下, 过表达 *SiMYB56* 的转基因水稻体内 MDA 含量较低, 木质素含量较高。在 2.5 $\mu$ M 和 5 $\mu$ M ABA 处理下, 转基因水稻的发芽种子中内源 ABA 含量高于野生型。这可能是由于 *SiMYB56* 上调 ABA 合成和响应相关基因的表达, 从而赋予转基因水稻的抗性<sup>[38]</sup>。CULLIN-RING E3 连接酶调控系统(CRL)是蛋白质稳定性的关键调控系统, HMAs 是重要的 Cd 转运蛋白之一。Zheng 等人<sup>[39]</sup>发现 *MYB43* 通过转录抑制 *HMA2*、*HMA3* 和 *HMA4* 来降低拟南芥对 Cd 的耐受性。其中, PRL1 和 CUL4 正向调节拟南芥对 Cd 的抗性, PRL1 可以依赖 CRL4<sup>PRL1</sup> E3 连接酶与 MYB43 相互作用并靶向降解, 从而增加 *HMA2*、*HMA3* 和 *HMA4* 的表达。*HMA2* 和 *HMA4* 通过木质部将镉离子(Cd<sup>2+</sup>)从植物的根部运输到地上部, 最终提高植物对 Cd 胁迫的耐受性。此外, Bian 等<sup>[40]</sup>发现 *GmMYB81* 是在种子萌发过程中通过生长素信号途径响应盐分和干旱胁迫的正向调节因子。实验表明 *GmMYB81* 在幼苗、根和萌发种子中都具有较高的活性。在拟南芥中, 它的过表达会导致生长素相关的表型变化, 还可显著提高种子在盐和干旱胁迫下的萌发率, 萌发率可达 90%; 同时, 通过 BiFC(双分子荧光互补)实验, *GmMYB81* 与胁迫调节因子 *GmSGF141* 相互作用, 并可能协同影响植物对胁迫的耐受性。

MYB 除了激活激素信号、平衡抗氧化系统、直接调控胁迫基因外, 还可以促进功能蛋白合成来赋予植物对胁迫的抵抗能力。*GmMATE75* 是一种编码柠檬酸的转运蛋白。在拟南芥和大豆毛根中, *GmMYB183* 可直接结合 *GmMATE75* 启动子中的 P3 片段区域, 而该蛋白的表达取决于 *GmMYB183* 中 Ser36 残基的磷酸化和 *GmMATE75* 启动子 P3 片段中的两个 MYB 位点。过表达 *GmMYB183* 可促进转基因拟南芥中柠檬酸的分泌, 减少 AI 的积累, 增强植物对 AI 的耐受性<sup>[41]</sup>。Chen 等<sup>[42]</sup>发现, 施加外源干旱条件下 *GmMYB14* 可直接与 *GmBEN1* 结合。*GmMYB14-OX* 叶片中 *GmBEN1* 表达上调, 导致植株中芸苔素类固醇含量降低。此外, *GmMYB14-OX* 植株表现出半矮化植株结构, 植株高度、叶面积、叶柄长度和叶角都有一定程度的减小, 在田间试验下也表现出更好的耐旱性。

### 3. MYB 调控靶基因参与重金属胁迫应答

为了应对重金属胁迫, 植物进化产生了各种重金属适应机制, 如重金属的吸收、调节、运输和螯合, 以降低重金属的毒性<sup>[43]</sup>。MYB 在调控植物逆境胁迫响应中扮演着重要角色, 尤其是在应答重金属胁迫中的作用机制引起广泛关注。因此, 了解这些适应机制以及它们如何在重金属胁迫下进行调节非常重要(图 2)。其中 ROS 信号传导是近几年研究热点之一。当植物感知到重金属胁迫时, ROS 就会产生和积累, 从而导致氧化应激<sup>[44]</sup>。然而, 为了抵消这种氧化应激, 植物激活了与应激相关的蛋白质和激素, 以及抗氧化剂和信号分子<sup>[45]</sup>。同时, 激素信号传导是植物响应重金属胁迫以及其他环境胁迫明发挥作用的信号网络之一<sup>[46]</sup>。除此之外, 当植物在金属污染的环境中生长时, 它们的根系结构同样至关重要。比如侧根发育会受生长素, 乙烯和细胞分裂素的调节<sup>[47]</sup>。



MYB: MYB 类转录因子; ROS: 活性氧; ARS: 抗氧化系统; SOD: 超氧化物歧化酶; POD: 过氧化物酶; APX: 抗坏血酸还原酶;

Target gene: 靶基因; ABA: 脱落酸; GSH: 谷胱甘肽; PC: 植物螯合素; Flavone: 类黄酮; Anthocyanidin: 花青素;

Myb、MYBCORE、CTGTTG: MYB 的结合元件及基序; 蓝色箭头表示直接的相互作用或激活作用, 黑色箭头表示抑制作用, 橘色箭头表示上调或下调作用

MYB: MYB-like transcription factors; ROS: Reactive oxygen species; ARS: Antioxidant system; SOD: Superoxide dismutase; POD: Peroxidase; APX: Ascorbate peroxidase; Target gene: Target gene; ABA: Abscisic acid; GSH: Glutathione; PC: Phytochelatin; Flavone: Flavonoids; Anthocyanidin: Anthocyanins; Myb, MYBCORE, CTGTTG: Binding elements and motifs of MYB; Blue arrows indicate direct interactions or activations, black arrows indicate inhibiting effect, orange arrows indicate up-regulation and down-regulation respectively.

图 2 MYB 调控靶基因应答重金属胁迫的相关分子机制

Figure 2 Molecular mechanisms associated with MYB regulation of target genes in response to heavy metal stress

### 3.1 MYB 调控靶基因通过抗氧化系统应答重金属胁迫

众所周知, 当植物遭受重金属胁迫时, 会诱导活性氧的产生, 会破坏细胞的氧化还原稳态, 从而导致细胞死亡<sup>[48, 49]</sup>。尽管植物能对胁迫做出反应, 但当暴露于重金属下, 植物体内的 ROS 含量会增加, 从而破坏正常的代谢平衡。因此, ROS 的产生和信号转导在重金属的解毒和耐受中起着重要作用。植物体内的抗氧化系统 (ARS) 包括酶反应系统和非酶反应系统两部分。ARS 酶主要包含超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化氢酶 (CAT)、抗坏血酸还原酶 (APX)、谷胱甘肽转移酶 (GST) 和单脱氧抗坏血酸还原酶 (MDAR) 等。这些抗氧化酶参与  $O_2$  和  $H_2O_2$  的解毒和抑制 OH 的形成(图 2)。

过表达 *SbMYB15* 在转基因烟草中 CAT 和 SOD 的清除速度加快, 并减少了  $H_2O_2$ 、 $O_2$  和  $H_2O$  的产生, 因此赋予转基因植物对 Cd 的耐受性<sup>[50]</sup>。Gao 等人<sup>[51]</sup>研究发现, *ThDIV2* 通过与 *ThAO1* 和 *ThAO2* 启动子中的 Myb 基序结合, 靶向调节 *ThAO1* 和 *ThAO2* 的表达。过表达 *ThDIV2* 导致降低抗氧化酶的活性, 加快 ROS 的产生, 提高桦树对镉的敏感性。水稻转录因子 *OsMYB45* 正向调节 Cd 胁迫, 其突变体与野生型相比表现出较低的过氧化氢酶活性及较高的过氧化氢浓度<sup>[52]</sup>。MYB 通过调控胁迫相关基因或者抗氧化相关基因赋予植物对重金属的耐受性。Agarwal 等人<sup>[53]</sup>研究发现 *AtMYB4* 通过增强植物免受氧化损伤和增加 *PCS1* 和 *MTIC* 的表达来调节 Cd 的耐受性。类似地, 过表达 *RsMYB1* 在转基因植株中增强了重金属诱导的胁迫耐受性基因和抗氧化基因的表达水平, 从而提高了矮牵牛对重金属胁迫的抵御能力。表征了 *RsMYB1* 参与重金属胁迫的功能<sup>[54]</sup>。*OsMYB-R1* 的过表达系在表型(高级根结构)、基因型(应激和激素相关基因的差异基因表达)和生化(MDA、脯氨酸和酶)水平上发生了积极变化, 从而赋予转基因拟南芥在不同的非生物胁迫中的耐受性<sup>[55]</sup>。

此外, *OsARM1* 是水稻 R2R3-MYB 型的转录因子。它通过调控 As 相关的转运蛋白 (*OsLsi1*、*OsLsi2* 和 *OsLsi6*) 来调节植物对 As (III) 的吸收和根到茎的运输<sup>[56]</sup>。相似地, 在模式植物拟南芥中, *AtMYB40* 负调控 *PHT1*, 正调控 *PCS1*、*ABCC1* 和 *ABCC2* 的表达, 其中 *PCS1*、*ABCC1* 和 *ABCC2* 是赋予植物 As (V) 耐受性和减少 As (V) 吸收的中枢调节因子<sup>[57]</sup>。因此可以推断 *AtMYB40* 也可以通过调控 As 相关基因的表达来增强转基因拟南芥对 As 的抗性。

除了 Cd 和 As, MYB 转录因子也参与锌、铁、铝等其他必需元素的动态平衡。*MYB72* 可参与拟南芥的金属动态平衡。与野生型相比, *MYB72* 的敲除突变体对过量缺乏锌或铁更敏感<sup>[58]</sup>。此外, 兰花中的 *DwMYB2* 还可以作为铁的调节剂来促进铁的吸收。在过表达 *DwMYB2* 的拟南芥植株中, 地下部中的铁含量比野生型高一倍, 而地上部的铁含量则相反。由于地下部和地上部铁含量的差异, 推断在转基因植株中, 铁在从地下部到地上部的运输中受到 *DwMYB2* 的调控<sup>[59]</sup>。*GsMYB7* 是大豆 R2R3 型的 MYB 转录因子。它在酸性铝胁迫下上调, 并在大豆根部显著表达。过表达 *GsMYB7* 可缓解酸性铝胁迫对大豆主根的抑制作用, 减少根尖中  $Al^{3+}$  的积累, 从而提高大豆对铝胁迫的抗性。另外, 还鉴定了酸性铝胁迫下 *GsMYB7* 调控的下游基因, 并推断 *GsMYB7* 可能通过上调 *Glyma.12G187600*、*Glyma.16G164800* 和 *AOS2(Glyma.17G246500)* 基因的表达来赋予大豆对铝的耐受性<sup>[60]</sup>。

### 3.2 MYB 通过积累次生代谢物应答重金属胁迫

在胁迫时, 植物会通过代谢途径产生大量次生代谢物质, 它们有多种防御功能, 可抵御重金属胁迫<sup>[61, 62]</sup>。类黄酮是植物体内的次生代谢物之一。它们主要以糖基化物质的形式存在于各种植物组织中。在高等植物中, 类黄酮作为基本的抗氧化剂, 在应对广泛的非生物胁迫时将 ROS 降至最低<sup>[63]</sup>。花青素也是次生代谢物之一, 它主要作为金属螯合剂, 通过清除 ROS 来应对重金属氧化应激诱导的生长迟缓和细胞死亡<sup>[64]</sup> (图 2)。转录因子 *MYB75* 通过花青素介导的 ROS 稳态和植物螯合素(phytochelatins, PC)含量, 并靶向拟南芥中的 *ACBP2* 和 *ABCC2*, 充当镉耐受性的正调节因子。当植物面临 Cd 胁迫时, Cd 诱导的 *MYB75* 通过花青素介导的 ROS 稳态刺激谷胱甘肽(L-Glutathione, GSH)依赖性地合成 PC。另一方面, *MYB75* 直接结合 *ACBP2* 和 *ABCC2* 的启动子来激活 *ACBP2* 和 *ABCC2* 的表达, 随后进行 Cd 的区隔, 从而增强转基因植株对 Cd 胁迫的耐受性<sup>[65]</sup>。

### 3.3 MYB 调控靶基因通过激素信号通路应答重金属胁迫

MYB 转录因子能通过脱落酸(Abscisic acid, ABA)、赤霉素(Gibberellins, GA)、茉莉酸(Jasmonate, JA)等信号通路赋予耐受性(图 2)。ABA 是一种从胡萝卜素中提取的必需植物激素, 参与种子休眠、气孔关闭、衰老和植物对干旱、盐分和热胁迫等非生物胁迫的耐受性<sup>[66]</sup>。*JrMYB2* 可以特异性结合 *JrVHAG1* 启动子中的 MYBCORE 基序, 并同时参与 ABA 信号通路发挥  $CdCl_2$  应激反应中调节因子的功能<sup>[67]</sup>。

从多年生豆科紫花苜蓿中分离出 *MsNRAMP2* 基因, *MsNRAMP2* 的表达是由铁过量特异性诱导的。*MsNRAMP2* 的过表达增强了转基因烟草对过量铁的抗性。而且, *MsMYB* 的表达也是由过量的铁诱导。虽然 *MsNRAMP2* 启动子中没有已知的 ABA 反应元件, 但 *MsNRAMP2* 和 *MsMYB* 都对 ABA 有反应。除此之外, *MsMYB* 蛋白可以与 *MsNRAMP2* 启动子的“CTGTTG”顺式元件结合。因此可以推断 *MsNRAMP2* 在铁转运中的表达可能受 *MsMYB* 调控, 且过量的 *MsNRAMP2* 对铁耐受能力的增强可能与铁的转运等有关<sup>[68]</sup>。

MYB 还可以同时调控多个基因影响其表达, 比如 *MYB49* 可以直接结合 *bHLH38*、*bHLH101*、*HIPP22* 和 *HIPP44* 的启动子, 从而正向调节植物中 Cd 的积累<sup>[69]</sup>。而且, 还能促进植物响应对 Cd 吸收和积累的调节机制。在 Cd 胁迫中 ABA 上调 *ABI5* 的表达, *ABI5* 蛋白与 *MYB49* 相互作用并抑制 *MYB49* 与下游基因启动子的结合, 进而减少 Cd 的积累。通过 MYB 和 GA 信号传导对镉胁迫做出响应机制, *BpMYB1* 直接调节



*BpFC2*、*BpbHLH93*、*BpbZIP1* 和 *BpbZIP-CPC1* 的表达参与 Fe/Zn 转运途径以及 PC 的生物合成途径来促进植物对 Cd 的耐受性<sup>[70]</sup>。

### 3.4 MYB 调控靶基因通过光合作用应答重金属胁迫

重金属胁迫可对光合作用产生显著影响，主要体现在叶绿体的形态、叶绿素的生物合成和酶的活性等变化<sup>[71]</sup>。大麦(*Hordeum vulgare* L.)和油菜(*Brassica napus* L.)<sup>[72, 73]</sup>等在重金属胁迫下，不仅改变了叶绿体的数量、大小、超微结构，还改变了类囊体的形状，增加了叶片中淀粉粒的含量和叶绿体的积累<sup>[74]</sup>。

许多研究表明，花青素可参与植物对非生物逆境胁迫的耐受性<sup>[75-78]</sup>。比如对叶面喷施外源花青素，可通过减少镉的积累和改善液泡的透性来提高水稻对镉胁迫的耐受性<sup>[79]</sup>。辣椒中的 MYB 基因 *CaMYB306* 在红色果实中表达量较高。敲除 *CaMYB306* 后会抑制类胡萝卜素的生物合成，并降低类胡萝卜素相关基因在辣椒果实中的表达。而过表达 *CaMYB306* (*CaMYB306-OE*)的番茄植株着色较早，促进了类胡萝卜素的积累，降低了叶绿素和花青素的含量。还发现类胡萝卜素生物合成关键基因(*SIPSY* 和 *SIPDS*)和叶绿素分解关键酶基因(*SISGR* 和 *SIPAO*)的表达水平升高，而花青素生物合成关键基因(*SIF3H* 和 *SICHS*)的表达水平降低<sup>[80]</sup>。Ai 等人<sup>[54]</sup>研究发现，过表达 *RsMYB1* 的矮牵牛转基因品系 PM6 和 PM2，与野生型相比，转基因株系显著持续地促进了花青素的积累，说明富含花色苷的植物增强了重金属胁迫的抗性。

植物螯合素是植物光合作用中不可缺少的微量元素，能促进叶绿体的形成和活性，加速植物进行光合作用。谷胱甘肽主要存在于叶绿体中，对保护植物免受氧化胁迫至关重要<sup>[81]</sup>。Yan 等人<sup>[82]</sup>研究发现，*MNBI*(mannose-binding-lectin 1)的功能丧失会导致 Cd 的积累和降低其耐受性。不管有无 Cd 胁迫的处理，参与 GSH 依赖性 PC 合成途径的基因(如 *GSH1*、*GSH2*、*PCS1* 和 *PCS2*)在 *mnbl* 突变体中显著降低，但在 *MNBI-OE* 系中显著增加，表明这与 Cd 激活的 PC 合成呈正相关。此外，还发现甘露糖能够与 *MNBI* 的 GNA(*Galanthus nivalis* agglutinin)结构域结合，并且是拟南芥中 *MAN3* 介导的 Cd 耐受性所必需的。在 Cd 胁迫下，*MYB4* 直接与 *MAN3* 启动子结合，通过 GSH 依赖性 PC 合成途径正向调节 *MAN3*，从而调节 Cd 耐受性。综上所述，MYB4-MAN3-甘露糖-MNBI 信号级联通过拟南芥中的 GSH 依赖性 PC 合成途径调节植物对镉的耐受性。

## 4. 问题与展望

总的来说，本文就 MYB 转录因子与靶基因之间的调控机制及其参与重金属胁迫应答过程进行了深入的探讨：MYB 不仅可以通过与靶基因结合来调控下游基因的功能，还可以激活抗氧化系统，通过改变抗氧化酶的活性、调控花青素、类黄酮等非酶促抗氧化剂相关基因的表达来维持 ROS 的动态平衡，参与激素信号转导和光合作用等，来直接或间接的在植物应答重金属胁迫中发挥功能。尽管如此，对该基因家族的研究仍需进一步深入。虽然 MYB 是植物中最大的转录因子家族之一，但由于 R1R2R3-MYB 和 4R-MYB 在植物中存在较少，所以在植物中鲜有报道。同时它们作为 MYB 家族成员中必不可少的类型，可能在调控重金属修复机制中具有重要的作用，所以今后可在不同植物中挖掘 R1R2R3-MYB 和 4R-MYB 在重金属胁迫中的功能。另外，虽然一些 MYB 为逆境响应因子，响应多种胁迫信号。但这类转录因子仍停留在抗逆表型的鉴定方面，对重金属污染具体的修复机理还需进一步探索。除此之外，对 MYB 作用机理的探索主要集中在通过激活抗氧化酶来提高抗逆性方面，但其具体的应答网络及其分子调控过程还知之甚少。同时，作为转录因子，对 MYB 与上下游基因的交互作用，以及它们在重金属胁迫信号级联反应中所扮演的角色也需要深入研究。

因此，未来的研究重点可以针对以下几个方面：(1) 结合 MYB 与上下游基因在不同非生物胁迫之间的联系，从而探索 MYB 在重金属胁迫下的分子调控机制。如利用多组学对 MYB 在不同非生物胁迫之间的抗

逆信号转导、激素信号调节等深入研究,从而找到核心 MYB,针对性的选择关键基因,再结合通路对整个分子机制进行解析。(2)由于不同植物在多种胁迫下的功能复杂性,传统的分子生物学方法较难解析 MYB 的作用机制,可结合基因编辑、多组学等手段从不同角度和不同层面上解析其调控网络。(3)由于大多数转基因植物的前期研究都在实验室中开展,后续可将转基因和基因编辑 MYB 运用到田间试验中,理论与实际结合,利用 MYB 转基因植物改良其重金属耐受性,培育可用于重金属植物修复的新种质,对植物抗性育种和环境修复具有重要意义。

## 参考文献

- [1] Sharma P, Dubey R S. Involvement of oxidative stress and role of antioxidative defense system in growing rice seedlings exposed to toxic concentrations of aluminum. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(11): 2027-2038
- [2] Dubey S, Shri M, Gupta A, Rani V, Chakrabarty D. Toxicity and detoxification of heavy metals during plant growth and metabolism. *Environmental Chemistry Letters*, 2018, 16(4): 1169-1192
- [3] Wang P T, Chen X, Xu X, Lu C N, Zhang W, Zhao F J. Arsenate induced chlorosis 1/translocon at the outer envelope membrane of chloroplasts 132 protects chloroplasts from Arsenic toxicity. *Plant Physiology*, 2018, 178(4): 1568-1583
- [4] Ghori N H, Ghori T, Hayat M Q, Imadi S R, Gul A, Altay V, Ozturk M. Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2019, 16(3): 1807-1828
- [5] Wang H Q, Xuan W, Huang X Y, Mao C Z, Zhao F J. Cadmium inhibits lateral root emergence in rice by disrupting ospin-mediated auxin distribution and the protective effect of OsHMA3. *Plant and Cell Physiology*, 2021, 62(1): 166-177
- [6] Sharma S S, Dietz K J. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(1): 43-50
- [7] Kolahi M, Kazemi E M, Yazdi M, Goldson-Barnaby A. Oxidative stress induced by cadmium in lettuce (*Lactuca sativa* Linn.): Oxidative stress indicators and prediction of their genes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 146: 71-89
- [8] Zhao H X, Yao P F, Zhao J L, Wu H, Wang S, Chen Y, Hu M F, Wang T, Li C L, Wu Q. A novel R2R3-MYB transcription factor *FtMYB22* negatively regulates salt and drought stress through ABA-dependent pathway. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(23): 14549
- [9] Wang S, Wu H L, Cao X X, Fan W J, Li C L, Zhao H X, Wu Q. Tartary buckwheat *FtMYB30* transcription factor improves the salt/drought tolerance of transgenic *Arabidopsis* in an ABA-dependent manner. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(5): e13781
- [10] Hsu P K, Dubeaux G, Takahashi Y, Schroeder J. Signaling mechanisms in abscisic acid-mediated stomatal closure. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 307-321
- [11] Berni R, Luyckx M, Xu X, Legay S, Sergeant K, Hausman J F, Lutts S, Cai G, Guerriero G. Reactive oxygen species and heavy metal stress in plants: Impact on the cell wall and secondary metabolism. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 161: 98-106
- [12] Ghori N H, Ghori T, Hayat M Q, Imadi S R, Gul A, Altay V, Ozturk M. Heavy metal stress and responses in plants. *International Journal of Environmental Science and Technology*, 2019, 16(3): 1807-1828
- [13] Emamverdian A, Ding Y L, Mokhberdoran F, Ahmad Z. Mechanisms of selected plant hormones under heavy metal stress. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2021, 30(1): 497-508
- [14] Mathur P, Tripathi D K, Balus F, Mukherjee S. Auxin-mediated molecular mechanisms of heavy metal and metalloid stress regulation in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 196: 104796.
- [15] Asgher M, Per T S, Anjum S, Khan M I R, Masood A, Verma S, Khan N A. Contribution of glutathione in heavy metal stress tolerance in plants //Khan M I R, Khan N A. Reactive oxygen species and antioxidant systems in plants: role and regulation under abiotic stress. Singapore; Springer Singapore. 2017: 297-313
- [16] 冯盼盼, 陈鹏, 洪文杰, 赵小英, 刘选明. 拟南芥 MYB 转录因子家族研究进展. *生命科学研究*, 2016, 20: 555-560  
Feng P P, Chen P, Hong W J, Zhao X Y, Liu X M. Research progress of MYB transcription factor family in *Arabidopsis thaliana*. *Life Science Research*, 2016, 20: 555-560
- [17] 向征. 水稻 MYB 家族转录因子 *OsMYB112* 的功能研究. 重庆: 重庆大学, 2016  
Xiang Z. Functional Analysis of Transcription Factors *OsMYB112* in rice (*Oryza sativa*). Chongqing: Chongqing University, 2016

- [18] 成舒飞, 端木慧子, 陈超, 刘艾林, 肖佳雷, 朱延明. 大豆 MYB 转录因子的全基因组鉴定及生物信息学分析. 大豆科学, 2016, 35(01): 52-57  
Cheng S F, Duan M H Z, Chen C, Liu A L, Xiao J L, Zhu Y M. Whole genome identification of soybean MYB transcription factors and bioinformatics analysis. Soybean Science, 2016, 35(01): 52-57
- [19] 王晓珊, 葛晨辉, 康亚妮, 王全华, 徐晨曦. 菠菜转录因子 MYB 基因家族的鉴定及表达分析. 上海师范大学学报: 自然科学版, 2020, 49(06): 677-691  
Wang X S, Ge C H, Kang Y N, Wang Q H, Xu C X. Identification and expression analysis of MYB transcription factor family in spinach. Journal of Shanghai Normal University: Natural Sciences, 2020, 49(06): 677-691
- [20] 居利香, 雷欣, 赵成志, 舒黄英, 汪志伟, 成善汉. 辣椒 MYB 基因家族的鉴定及与辣味关系分析. 园艺学报, 2020, 47(05): 875-892  
Ju L X, Lei X, Zhao C Z, Shu H Y, Wang Z W, Cheng S H. Identification of MYB family genes and its relationship with pungency of pepper. Acta Horticulturae Sinica, 2020, 47(05): 875-892
- [21] 刘淑君. 番茄 MYB 转录因子的鉴定及其表达分析. 金华: 浙江师范大学, 2012  
Liu S J. Identification and expression analysis of MYB transcription factors in *Solanum lycopersicum*. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2012
- [22] 陈泓宇. 桑树 MYB 转录因子家族的生物信息学及黄酮合成相关基因的表达分析. 重庆: 西南大学, 2015  
Chen H Y. Genome-wide analysis and expression involved in flavonoids synthesis of the mulberry MYB transcription factor. Chongqing: Southwest University, 2015
- [23] Duan A Q, Tan S S, Deng Y J, Xu Z S, Xiong A S. Genome-wide identification and evolution analysis of R2R3-MYB gene family reveals s6 subfamily R2R3-MYB transcription factors involved in anthocyanin biosynthesis in carrot. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(19): 11859
- [24] 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. Plant Physiology, 2004, 134(2): 575-585
- [25] Ogata K, Kanei-Ishii C, Sasaki M, Hatanaka H, Nagadoi A, Enari M, Nakamura H, Nishimura Y, Ishii S, Sarai A. The cavity in the hydrophobic core of Myb DNA-binding domain is reserved for DNA recognition and *trans*-activation. Nature Structural Biology, 1996, 3(2): 178-187
- [26] Stracke R, Holtgräve D, Schneider J, Pucker B, Sörensen T R, Weisshaar B. Genome-wide identification and characterisation of R2R3-MYB genes in sugar beet (*Beta vulgaris*). BMC Plant Biology, 2014, 14: 249
- [27] Du H, Yang S S, Liang Z, Feng B R, Liu L, Huang Y B, Tang Y X. Genome-wide analysis of the MYB transcription factor superfamily in soybean. BMC Plant Biology, 2012, 12(106): 1471-2229
- [28] Hu Y J, Cheng H, Zhang Y, Zhang J, Niu S Q, Wang X S, Li W J, Zhang J, Yao Y C. The *MdMYB16/MdMYB1*-miR7125-MdCCR module regulates the homeostasis between anthocyanin and lignin biosynthesis during light induction in apple. New Phytologist, 2021, 231(3): 1105-1122.
- [29] Su T B, Wang W H, Wang Z, Li P R, Xin X Y, Yu Y J, Zhang D S, Zhao X Y, Wang J, Sun L L, Jin G H, Zhang F L, Yu S C. *BrMYB108* confers resistance to *Verticillium wilt* by activating ROS generation in *Brassica rapa*. Cell Reports, 2023, 42(8): 112938
- [30] Tiwari P, Indoliya Y, Chauhan A S, Pande V, Chakrabarty D. Over-expression of rice R1-type-MYB transcription factor confers different abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2020, 206: 111361
- [31] Feng G Q, Burleigh J G, Braun E L, Mei W B, Barbazuk W B. Evolution of the 3R-MYB gene family in plants. Genome Biology and Evolution, 2017, 9(4): 1013-1029
- [32] Wang X P, Niu Y L, Zheng Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(11): 6125
- [33] Zhang Y W, He Z, Qi X, Li M M, Liu J, Le S, Chen K, Wang C X, Zhou Y B, Xu Z S, Chen J, Guo C H, Tang W S, Ma Y Z, Chen M. Overexpression of MYB-like transcription factor *SiMYB30* from foxtail millet (*Setaria italica* L.) confers tolerance to low nitrogen stress in transgenic rice. Plant Physiology and Biochemistry, 2023, 196: 731-738
- [34] Ding J L, Ji C C, Yu L, Wang C, Ding G D, Wang S L, Shi L, Xu F S, Cai H M. *OsMYB84*, a transcriptional regulator of *OsCOPT2* and *OsHMA5*, modulates copper uptake and transport and yield production in rice. Crop Journal, 2024, 12(2): 456-469
- [35] Li X R, Tang Y, Li H L, Luo W, Zhou C J, Zhang L X, Lv J Y. A wheat R2R3-MYB gene *TaMpc1-D4* negatively regulates drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* and wheat. Plant Science, 2020, 299: 110613
- [36] Zhang G F, Li G D, Xiang Y, Zhang A Y. The transcription factor *ZmMYB-CC10* improves drought tolerance by activating *ZmAPX4* expression in maize. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2022, 604: 1-7

- [37] Piao W, Kim S H, Lee B D, An G, Sakuraba Y, Paek N C. Rice transcription factor *OsMYB102* delays leaf senescence by down-regulating abscisic acid accumulation and signaling. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(10): 2699-2715
- [38] Xu W Y, Tang W S, Wang C X, Ge L H, Sun J C, Qi X, He Z, Zhou Y B, Chen J, Xu Z S, Ma Y Z, Chen M. *SiMYB56* confers drought stress tolerance in transgenic rice by regulating lignin biosynthesis and ABA signaling pathway. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 785
- [39] Zheng P P, Cao L, Zhang C, Pan W C, Wang W, Yu X, Li Y P, Fan T T, Miao M, Tang X F, Liu Y S, Cao S Q. MYB43 as a novel substrate for CRL4<sup>PR1</sup> E3 ligases negatively regulates cadmium tolerance through transcriptional inhibition of *HMA5* in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 2022, 234(3): 884-901
- [40] Bian S M, Jin D H, Sun G Q, Shan B H, Zhou H N, Wang J Y, Zhai L L, Li X Y. Characterization of the soybean R2R3-MYB transcription factor *GmMYB81* and its functional roles under abiotic stresses. *Gene*, 2020, 753: 144803
- [41] Wei Y M, Han R R, Yu Y X. *GmMYB183*, a R2R3-MYB transcription factor in tamba black soybean (*Glycine max.* cv. Tamba), conferred aluminum tolerance in *Arabidopsis* and soybean. *Biomolecules*, 2024, 14(6): 724
- [42] Chen L M, Yang H L, Fang Y S, Guo W, Chen H F, Zhang X J, Dai W J, Chen S L, Hao Q N, Yuan S L, Zhang C J, Huang Y, Shan Z H, Yang Z L, Qiu D Z, Liu X R, Tran L S P, Zhou X N, Cao D. Overexpression of *GmMYB14* improves high-density yield and drought tolerance of soybean through regulating plant architecture mediated by the brassinosteroid pathway. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(4): 702-716
- [43] Yang Z, Yang F, Liu J L, Wu H T, Yang H, Shi Y, Liu J, Zhang Y F, Luo Y R, Chen K M. Heavy metal transporters: functional mechanisms, regulation, and application in phytoremediation. *Science of the Total Environment*, 2022, 809: 151099
- [44] Jalmi S K, Bhagat P K, Verma D, Noryang S, Tayyeba S, Singh K, Sharma D, Sinha A K. Traversing the links between heavy metal stress and plant signaling. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 12
- [45] Li S C, Han X J, Lu Z C, Qiu W M, Yu M, Li H Y, He Z Q, Zhuo R Y. MAPK cascades and transcriptional factors: regulation of heavy metal tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(8): 4463
- [46] Mondal S. Heavy metal stress-induced activation of mitogen-activated protein kinase signaling cascade in plants. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2023, 41(1): 15-26
- [47] De S S, Cuyper A, Vangronsveld J, Remans T. Gene networks involved in hormonal control of root development in *Arabidopsis thaliana*: a framework for studying its disturbance by metal stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, 16(8): 19195-19224
- [48] Shahid M, Pourrut B, Dumat C, Nadeem M, Aslam M, Pinelli E. Heavy-metal-induced reactive oxygen species: phytotoxicity and physicochemical changes in plants. Whitacre D M. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*. 2014, 232: 1-44
- [49] Sytar O, Kumar A, Latowski D, Kuczynska P, Strzalka K, Prasad M N V. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(4): 985-999
- [50] Sapara K K, Khedia J, Agarwal P, Gangapur D R, Agarwal P K. *SbMYB15* transcription factor mitigates cadmium and nickel stress in transgenic tobacco by limiting uptake and modulating antioxidative defence system. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(8): 702-714
- [51] Gao W D, Liu B C, Phetmany S, Li J H, Wang D N, Liu Z Y, Gao C Q. *ThDIV2*, an R2R3-type MYB transcription factor of *Tamarix hispida*, negatively regulates cadmium stress by modulating ROS homeostasis. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 214: 105453
- [52] Hu S, Yu Y, Chen Q, Mu G, Shen Z, Zheng L. *OsMYB45* plays an important role in rice resistance to cadmium stress. *Plant Science*, 2017, 264: 1-8
- [53] Agarwal P, Mitra M, Banerjee S, Roy S. *MYB4* transcription factor, a member of R2R3-subfamily of MYB domain protein, regulates cadmium tolerance via enhanced protection against oxidative damage and increases expression of *PCS1* and *MT1C* in *Arabidopsis*. *Plant Science*, 2020, 297: 110501
- [54] Ai T N, Naing A H, Yun B W, Lim S H, Kim C K. Overexpression of *RsMYB1* enhances anthocyanin accumulation and heavy metal stress tolerance in transgenic petunia. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1388
- [55] Tiwari P, Indoliya Y, Chauhan A S, Singh P, Singh P K, Singh P C, Srivastava S, Pande V, Chakrabarty D. Auxin-salicylic acid cross-talk ameliorates *OsMYB-R1* mediated defense towards heavy metal, drought and fungal stress. *Journal of Hazardous Materials*, 2020, 399: 122811.
- [56] Wang F Z, Chen M X, Yu L J, Xie L J, Yuan L B, Qi H, Xiao M, Guo W, Chen Z, Yi K, Zhang J, Qiu R, Shu W, Xiao S, Chen Q F. *OsARM1*, an R2R3-MYB transcription factor, is involved in regulation of the response to arsenic stress in rice. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1868
- [57] Chen Y, Wang H Y, Chen Y F. The transcription factor *MYB40* is a central regulator in arsenic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Communications*, 2021, 2(6): 100234
- [58] De Mortel J E V, Schat H, Moerland P D, Van Themaat E V L, Van der Ent S, Blankestijn H, Ghandilyan A, Tsiatsiani S, Aarts M G M. Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulphate metabolism in response to cadmium in *Arabidopsis thaliana* and the related

Zn/Cd-hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant Cell and Environment*, 2008, 31(3): 301-324

- [59] Chen Y H, Wu X M, Ling H Q, Yang W C. Transgenic expression of *DwMYB2* impairs iron transport from root to shoot in *Arabidopsis thaliana*. *Cell research*, 2006, 16(10): 830-840
- [60] Wang H, Yin X, Du D, Liang Z, Han Z, Nian H, Ma Q. *GsMYB7* encoding a R2R3-type MYB transcription factor enhances the tolerance to aluminum stress in soybean (*Glycine max* L.). *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 529
- [61] Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M, Zheng B S. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecular Plant Pathology*, 2019, 24(13): 2452
- [62] Landi M, Agati G, Fini A, Guidi L, Sebastiani F, Tattini M. Unveiling the shade nature of cyanic leaves: A view from the "blue absorbing side" of anthocyanins. *Plant Cell and Environment*, 2021, 44(4): 1119-1129
- [63] Agati G, Brunetti C, Fini A, Gori A, Guidi L, Landi M, Sebastiani F, Tattini M. Are flavonoids effective antioxidants in plants? Twenty years of our investigation. *Antioxidants*, 2020, 9(11): 1098
- [64] Gouot J C, Smith J P, Holzapfel B P, Walker A R, Barril C. Grape berry flavonoids: a review of their biochemical responses to high and extreme high temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(2): 397-423
- [65] Zheng T, Lu X B, Yang F, Zhang D W. Synergetic modulation of plant cadmium tolerance via MYB75-mediated ROS homeostasis and transcriptional regulation. *Plant Cell Reports*, 2022, 41(7): 1515-1530
- [66] Ahammed G J, Li X, Yu J. Introduction to plant hormones and climate change//Ahammed G J, Yu J. *Plant Hormones and Climate Change*. Singapore; Springer Nature Singapore. 2023: 1-16
- [67] Xu Z G, Ge Y, Zhang W, Zhao Y L, Yang G Y. The walnut *JrVHAG1* gene is involved in cadmium stress response through ABA-signal pathway and MYB transcription regulation. *BMC Plant Biology*, 2018, 18: 1-13
- [68] Li R T, Yang Y J, Liu W J, Liang W W, Zhang M, Dong S C, Shu Y J, Guo D L, Guo C H, Bi Y D. *MsNRAMP2* enhances tolerance to iron excess stress in *Nicotiana tabacum* and MsMYB binds to its promoter. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(14): 11278
- [69] Zhang P, Wang R L, Ju Q, Li W Q, Tran L S P, Xu J. The R2R3-MYB transcription factor *MYB49* regulates cadmium accumulation. *Plant Physiology*, 2019, 180(1): 529-542
- [70] Xu Z G, Wang T Y, Hou S Y, Ma J Y, Li D P, Chen S W, Gao X Q, Zhao Y L, He Y, Yang G Y. A R2R3-MYB, *BpMYB1*, from paper mulberry interacts with DELLA protein BpGAI1 in soil cadmium phytoremediation. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, 463: 132871
- [71] Gu P, Li Q, Zhang W Z, Zheng Z, Luo X Z. Effects of different metal ions (Ca, Cu, Pb, Cd) on formation of cyanobacterial blooms. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 189: 109976.
- [72] Elhiti M, Yang C C, Chan A, Durnin D C, Belmonte M F, Ayele B T, Tahir M, Stasolla C. Altered seed oil and glucosinolate levels in transgenic plants overexpressing the *Brassica napus* *SHOOTMERISTEMLESS* gene. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(12): 4447-4461.
- [73] Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to maximize efficiency. *Plant Science*, 2009, 177(4): 272-280
- [74] Ying R R, Qiu R L, Tang Y T, Hu P J, Qiu H, Chen H R, Shi T H, Morel J L. Cadmium tolerance of carbon assimilation enzymes and chloroplast in Zn/Cd hyperaccumulator *Picris divaricata*. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(2): 81-87
- [75] Cirillo V, D'Amelia V, Esposito M, Amitrano C, Carillo P, Carputo D, Maggio A. Anthocyanins are key regulators of drought stress tolerance in tobacco. *Biology*, 2021, 10(2): 139
- [76] Leao G A, de Oliveira J A, Felipe R T A, Farnese F S, Gusman G S. Anthocyanins, thiols, and antioxidant scavenging enzymes are involved in *Lemna gibba* tolerance to arsenic. *Journal of Plant Interactions*, 2014, 9(1): 143-151
- [77] Naing A H, Kim C K. Abiotic stress-induced anthocyanins in plants: Their role in tolerance to abiotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(3): 1711-1723.
- [78] Selim S, Abuelsoud W, Al-Sanea M M, AbdElgawad H. Elevated CO<sub>2</sub> differently suppresses the arsenic oxide nanoparticles-induced stress in C3 (*Hordeum vulgare*) and C4 (*Zea mays*) plants via altered homeostasis in metabolites specifically proline and anthocyanin metabolism. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 235-245
- [79] Mi Y Z, Tong K, Zhu G S, Zhang X, Liu X H, Si Y B. Surface spraying of anthocyanin through antioxidant defense and subcellular sequestration to decrease Cd accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) grains in a lead-zinc mine area. *Environmental Geochemistry and Health*, 2021, 43(5): 1855-1866

- [80] Ma X, Yu Y N, Jia J H, Li Q H, Gong Z H. The pepper MYB transcription factor *CaMYB306* accelerates fruit coloration and negatively regulates cold resistance. *Scientia Horticulturae*, 2022, 295: 110892
- [81] Mittler R. ROS are good. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(1): 11-19
- [82] Yan X X, Huang Y, Song H, Chen F, Geng Q L, Hu M, Zhang C, Wu X, Fan T T, Cao S Q. A MYB4-MAN3-Mannose-MNB1 signaling cascade regulates cadmium tolerance in *Arabidopsis*. *Plos Genetics*, 2021, 17(6): e1009636

