

苦荞 MYB 家族转录因子研究进展

温东¹, 师玉华^{2*}, 赵锐¹, 朱智慧³, 孙伟², 马伟^{1*}

- (1. 黑龙江中医药大学药学院, 哈尔滨 150040;
2. 中国中医科学院中药研究所中药鉴定与安全性评估重点实验室, 北京 100700;
3. 淮北师范大学生命科学学院, 安徽淮北 235000)

[摘要] 苦荞 *Fagopyrum tataricum* 被誉为“五谷之王”,是集营养、保健于一体的药食同源植物,其富含大量黄酮类化合物芦丁等,氨基酸组成均衡,具有降血糖、降血脂、降血压及抗氧化、抗衰老、抗癌防癌、改善血管微循环等多重功效。转录因子是调控植物基因表达的重要因子,在植物生长发育中发挥着重要的作用。MYB 家族转录因子是指含有 MYB 结构域的一类转录因子,是植物最大的转录因子家族之一,根据其结构不同主要分为 1R-MYB, R2R3-MYB, 3R-MYB, 4R-MYB 四个家族,在植物生长发育与类黄酮次生代谢调控中发挥着重要的作用。该研究对苦荞中已报道的 MYB 家族转录因子进行总结和系统聚类分析,梳理了他们所属的亚家族以及相互关系,为进一步挖掘和克隆苦荞 MYB 家族转录因子提供参考。在此基础上,该文进一步综述了以上 MYB 家族转录因子在苦荞类黄酮生物合成途径、植物激素以及逆境等非生物胁迫过程中的调控作用,并对苦荞 MYB 家族转录因子的功能挖掘与调控机制研究进行展望,为苦荞 MYB 家族转录因子的功能研究和苦荞优质品种选育提供科学参考。

[关键词] 苦荞; MYB 转录因子; 生物学功能; 研究进展

[中图分类号] R284.2; R289; R22; R2-031 **[文献标识码]** A **[文章编号]** 1005-9903(2019)06-0227-08

[doi] 10.13422/j.cnki.syfx.20190615

[网络出版地址] <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3495.R.20181204.1025.009.html>

[网络出版时间] 2018-12-05 15:03

MYB Transcription Factors in *Fagopyrum tataricum*

WEN Dong¹, SHI Yu-hua^{2*}, ZHAO Rui¹, ZHU Zhi-hui³, SUN Wei², MA Wei^{1*}

- (1. College of Pharmaceutical Sciences, Heilongjiang University of Chinese Medicine, Harbin 150040, China;
2. Key Laboratory for Identification and Safe Evaluation of Chinese Medicine, Institute of Chinese Materia Medica, China Academy of Chinese Medical Sciences, Beijing 100700;
3. China College of Life Sciences, Huaibei Normal University, Huaibei 235000, China)

[Abstract] Known as “the king of the five grains”, tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) is a medicinal and edible plant with both nutritional and healthcare functions. It contains rich flavonoids, such as rutin, with balanced amino acid composition and multiple effects, like blood fat-lowering, blood glucose-lowering, blood pressure-lowering, anti-oxidation, anti-aging, anti-cancer, and microcirculation-improving. Transcription factors play important roles in plant growth and development by regulating gene expressions. MYB family is one of the largest transcription factor families in plant, contains the MYB domain, and can be divided into four subfamilies; 1R-MYB, R2R3-MYB, 3R-MYB, 4R-MYB. This family plays various roles in plant growth, plant development and flavonoid biosynthesis of secondary metabolism. In this study, the reported MYB

[收稿日期] 20181017(014)

[基金项目] 国家自然科学基金项目(81603248);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(GH2017-01-01, GH2017-01)

[第一作者] 温东,在读硕士,从事药用植物生物工程研究, E-mail: dwen0219@163.com

[通信作者] * 马伟,研究员,博士生导师,从事药用植物生物工程研究, E-mail: mawei@hljucm.net;

* 师玉华,助理研究员,从事药用植物代谢调控研究, E-mail: yhshi@icmm.ac.cn

transcription factors in *F. tataricum* were summarized and systemically clustered, and their interrelationships were defined to provide references for further exploring and cloning MYB transcription factors in *F. tataricum*. In addition, this study reviewed their regulatory functions of MYB transcription factors in flavonoid biosynthesis pathway, plant hormones pathways and other abiotic stress pathways, and made a conclusion and advances about the future research in *F. tataricum*. Therefore, this study will provide valuable scientific references for the functional studies of MYB family transcription factors in *F. tataricum* and its molecular breeding for high-quality varieties.

[Key words] *Fagopyrum tataricum*; MYB transcription factors; biological function; research progress

苦荞 *Fagopyrum tataricum*, 又称鞑靼荞麦, 为蓼科荞麦属的一年生双子叶植物。苦荞茎高 30 ~ 70 cm, 有分枝, 多生长于潮湿地带, 起源于我国西南部, 现主要分布在我国西北、西南、东北等地区^[1-3]。苦荞含有丰富的营养成分, 尤其是种子中含有大量的黄酮类化合物芦丁、槲皮素等, 是自然界中重要的药食两用作物之一^[4]。苦荞在我国有着悠久的入药史, 早在《本草纲目》中就有“降气宽肠磨积滞, 消热肿风痛, 除白浊血滞, 脾积泄泻”的药效记载。现代药效研究表明, 苦荞中的黄酮类成分具有极高的药用价值, 如芦丁、槲皮素等能够有效地控制和预防心血管疾病、高血压、糖尿病, 视网膜出血以及急性出血性肾炎^[5], 能健胃消食、促进消化, 提高身体免疫力^[6]。随着人们生活水平的不断提高, 慢性疾病的发病率也在不断增长, 苦荞凭借特有的生理功能受到大众的青睐^[7]。苦荞的主要药用部位是根及根茎, 具有理气止痛、健脾利湿之效, 其新鲜的茎叶及种子也可做药用, 能开胃宽肠、下气消积。除了较高的药用价值外, 苦荞还具有很高的食用价值^[8]。苦荞中蛋白质含量高、氨基酸组成均衡, 含有丰富的膳食纤维^[9], 是人民生活中不可或缺的粮种, 也是当今及未来人们重要的健康食物来源^[10]。正是由于苦荞具有大量类黄酮化合物的特性, 人们对其关注也越来越多, 研究发现 MYB 转录因子广泛参与调控类黄酮的合成^[11]。MYB 转录因子是植物转录因子家族中最大的家族成员之一, 广泛存在于植物中, 参与调节细胞分化、细胞周期、光合作用、激素和环境因子的应答, 对植物次生代谢具有重要的调节作用^[12]。早在 1987 年美国科学家 Paz-Ares 等^[13]发现第一个在植物中参与类黄酮合成的 MYB 转录因子-玉米 *Colorless1* (*C1*), 主要参与花青素的生物合成。随后 MYB 转录因子也陆续在其他植物中被发现, 例如拟南芥 *AtMYB12*^[14], *AtMYB11* 和 *AtMYB111*^[15] 被发现并证实参与调控类黄酮合成功能基因的表达, 影响类黄酮合成; 番茄 *SlMYB12*^[16],

葡萄 *VvMYBPA1*^[17] 也参与调控类黄酮合成。药用植物的研究发现, 银杏 *GbMYBF2*^[18], 龙胆花 *GtMYBP3* 和 *GtMYBP4*^[19], 柿树 *DkMyb4*^[20], 杨树 *MYB134*^[21] 等在类黄酮合成途径中均发挥着重要的调控作用。因此, MYB 家族转录因子调控苦荞类黄酮生物合成也成为研究的焦点。此外, MYB 家族转录因子在药用植物对抗外界环境中也发挥着重要的调控作用。例如, 菊花 *GmMYB2*^[22] 在干旱、盐等非生物胁迫下表达上调, 对 ABA 的敏感性增强; 红光、蓝光可显著提高青蒿中的 *MYB4*, *MYB39*, *MYB44* 的表达量, 促进青蒿素的生物合成, 增加青蒿素的含量^[23]。随着分子生物学和生物信息学的发展, 苦荞的生物学研究得以广泛开展。从分子水平出发, 研究苦荞主要活性成分类黄酮化合物的合成途径及调控机制, 这对苦荞新品种的开发和优良品种的选育, 具有十分重要的研究价值和应用价值。因此, 本文综述了目前已报道的苦荞 MYB 转录因子, 拟对其进行总结和归类, 梳理其在苦荞芦丁等类黄酮生物合成途径、植物激素以及非生物胁迫途径中的调控作用, 以期为后续的苦荞 MYB 家族转录因子的功能研究提供研究基础和科学参考。

1 MYB 家族转录因子的分类及功能

转录因子 (transcription factors, TFs) 又称反式作用因子, 是直接或间接与基因启动子区域中顺式作用元件发生特异性相互作用, 并激活或抑制靶基因转录的一类蛋白^[24]。转录因子通常由 DNA 结合区、转录调控区、寡聚化位点和核定位信号区 4 个功能域组成^[25]。根据 DNA 结合域的结构特点, 转录因子可被分为多个不同的家族, 如 MYB, AP2-EREBP, WRKY, NAC, bZIP, bHLH 等。这些转录因子家族参与植物生长发育、代谢等各个方面的基因表达调控, 具有重要的生物学意义^[26]。MYB 家族转录因子即含有 MYB 结构域的一类转录因子。首个被发现的 MYB 转录因子是来自禽成髓细胞瘤病毒的致癌基因 *v-MYB*^[27], 之后更多的 MYB 转录因

子被鉴定^[28]。根据 MYB 结构域重复个数(用 R 表示)的不同,MYB 家族转录因子可以被划分为 4 种类型:①只含 1 个 MYB 结构域的蛋白(R1/R2-MYB),可能在维持染色体结构完整性、调控基因转录、调控细胞形态建成、调控植物体生物钟的形成等方面起到重要作用^[29-30]。②含有 2 个 MYB 结构域的蛋白(R2R3-MYB)。此家族成员数目巨大,在植物中广泛存在,参与到植物生长发育的整个过程,例如次生代谢的调节、细胞分化的调控、外源胁迫及病虫害防御等过程^[31-32]。③含有 3 个 MYB 结构域的蛋白(R1R2R3-MYB),主要功能是调节细胞周期和细胞分化过程^[33]。④含 4 个 MYB 结构域的蛋白(4R-MYB),该亚家族发现较晚,其具体功能还没有被深入研究^[34]。目前已在拟南芥中发现 339 个 MYB 家族转录因子,其中有 126 个 R2R3-MYB 型转录因子^[35]。水稻中 MYB 家族转录因子 230 个,其中 R2R2 类 MYB 也占比最多,约 130 个^[36]。

2 苦荞 MYB 家族转录因子及其分类

根据苦荞基因组、转录组文献报道,目前已发现 MYB 家族转录因子共 170 个,包括 R2R3-MYB 型转录因子 149 个,3R-MYB 型转录因子 8 个,4R-MYB 型转录因子 1 个以及未分类的 12 个。其中 R2R3-MYB 型转录因子最多,可进一步划分为 25 个亚组(subgroup,SG)^[37]。本文总结了苦荞 MYB 转录因子研究的相关文献,发现已有功能报道的 MYB 家族转录因子共有 18 个,其中 15 个转录因子在 NCBI 可检索到基因号和完整的基因序列,3 个基因序列未知,见表 1。为了进一步了解这些 MYB 转录因子的相互聚类关系,本研究将已知序列的 15 个苦荞 MYB 家族转录因子与拟南芥 MYB 家族转录因子进行聚类分析,见图 1。15 个苦荞已知序列的 MYB 家族转录因子与拟南芥 MYB 家族转录因子的聚类分析。NJ 树构建采用邻接法(bootstraps = 1 000)。MYB 家族的分类参考拟南芥^[50-51]。NJ 树分析结果表明,15 个 MYB 转录因子均属于 R2R3-MYB 亚家族,其中 12 个基因 *FtMYB1*, *FtMYB2*, *FtMYB7* (KM588379), *FtMYB7* (KT285529), *FtMYB9* (KM588380), *FtMYB10*, *FtMYB11*, *FtMYB13*, *FtMYB14*, *FtMYB15*, *FtMYB17*, *FtMYB21* 分别聚类在 SG1, SG3, SG4, SG7, SG13, SG20, SG22 这 7 个亚组;3 个基因 *FtMYB3*, *FtMYB9* (KT285530), *FtMYB12* 暂未被分类;文献中的 2 个 *FtMYB7* 和 2 个 *FtMYB9* 转录因子虽命名相同,但基因序列不同,属于不同的亚组。通过聚类分析,笔者进一步明确了已报道的苦

荞 MYB 家族转录因子分属亚组类型及其相互关系,为苦荞 MYB 家族基因的下一步研究提供参考。

3 苦荞 MYB 家族转录因子的生物学功能

苦荞是国际粮农组织公认的药食两用的功能性食品,因富含黄酮、多酚等药用活性成分而备受关注。目前文献报道的苦荞 MYB 家族转录因子功能主要集中在调控类黄酮生物合成途径及非生物胁迫过程中。本文系统梳理了苦荞中已报道的 MYB 家族转录因子,并将其基因名称, GeneBank ID, 生物学功能以及参考文献归纳,见表 1。

3.1 MYB 转录因子在类黄酮生物合成中的调控作用

类黄酮化合物是指具有色酮环和苯环为基本结构的一类化合物的总称,已在自然界中存在近十亿年,主要存在于植物的果实、叶片、花等组织部位,是植物中重要的次生代谢产物,常与葡萄糖、鼠李糖等糖以糖苷的形式存在,小部分以游离态(苷元)的形式存在^[52]。类黄酮化合物担负着重要且多样的生物学功能,参与抵抗 UV 照射^[53]、病原菌等外界侵害^[54]、根瘤形成^[55]、生长素运输^[56]、花粉萌发延伸和雄性不育^[57]等众多生物学过程;还可着色于花朵、果实和种子,吸引传粉者和传播者^[58]。苦荞中的芦丁、红花中的红花苷^[59]、葛根中的大豆素、金银花中的木犀草素^[60]等都属于类黄酮化合物,均具有重要的药用价值。在化学本质上,该类化合物是一类苯- γ -吡喃衍生物,具有 C₆-C₃-C₆ 的基本碳架结构,并可根据中间吡喃环的不同氧化水平和两侧 A, B 环上连接的各种取代基酚为不同类型^[61],黄酮类、黄酮醇类、二氢黄酮类、二氢黄酮醇类、异黄酮类、查耳酮类、黄烷醇类及花色素类^[62]。目前,植物中类黄酮化合物的生物合成途径研究已比较清晰,见图 2。该途径以苯丙氨酸为起始化合物,经过三步酶促反应生成香豆酰辅酶 A,这是植物中常见的苯丙烷代谢途径;其次香豆酰辅酶 A 在查尔酮合成酶的作用下形成查尔酮,查尔酮又在查尔酮异构酶的催化下形成柚皮素^[63]。柚皮素作为该途径重要的中间代谢产物,能够使类黄酮生物合成途径进入不同的分支^[64]。通过黄烷酮-3-羟化酶柚皮素进入到黄酮醇合成支路合成芦丁或进入各种花色素的合成支路。其中 CHS, CHI 是黄酮类化合物合成途径中的 2 个重要关键酶。

在 2006 年,彭德川等^[65]研究发现,苦荞的茎、叶、花、籽粒均含有大量的类黄酮化合物,尤其是黄酮醇物质芦丁,不同部位芦丁含量均不同,其中花中含量最高,其次是叶、茎。赵海霞等^[66]运用半定量

表 1 苦荞中已报道的 MYB 转录因子及其功能

Table 1 MYB transcription factors reported in *Fagopyrum tataricum* and their functions

转录因子	GenBank ID	生物学功能	参考文献
FtMYB1	JF313345	显著增强苯丙氨酸解氨酶、查尔酮异构酶、黄酮-3-羟化酶,表达完全抑制黄酮醇合成酶表达;显著增强转基因烟草花青苷的合成,抑制黄酮醇的合成	[38]
		过表达增强原花青素的积累	[39]
FtMYB2	JF313347	过表达增强原花青素的积累	[39]
FtMYB3	JF313349	抑制转基因烟草花青素的合成	[40]
FtMYB7	KM588379	负调控转基因烟草中 <i>CHS</i> 的表达	[41]
FtMYB7(2)	KT285529	高盐胁迫下表达上升,干旱,低温,UVB 胁迫下无明显变化	[42]
FtMYB9	KM588380	正调控转基因烟草中 <i>F3H</i> , <i>NiFLS</i> 表达	[41]
FtMYB9(2)	KT285530	低温,高盐,干旱,脱落酸(ABA),水杨酸(SA)胁迫下表达上调	[41,43]
FtMYB10	KT285531	高盐,干旱胁迫下表达下调	[44]
FtMYB11	KT285532	与 <i>FtSAD2</i> 或 <i>FtJAZ1</i> 结合抑制苯丙素生物合成	[45]
		干旱,UVB 胁迫下表达量升高,低温下先升高后降低	[42]
FtMYB12	KT586579	低温胁迫下表达上调	[46]
FtMYB13	KT285533	抑制芦丁生物合成	[47]
		高盐,干旱,ABA 胁迫下表达上调	[42]
FtMYB14	KY290580	抑制芦丁的生物合成	[47]
FtMYB15	KY290581	抑制芦丁的生物合成	[47]
FtMYB16		抑制芦丁的生物合成	[47]
FtMYB17	KT285534	高盐诱导下表达量降低,低温诱导下先升高后降低,UVB 诱导下升高	[42]
FtMYB21	KT285535	高盐胁迫下表达量显著上升,干旱胁迫下迅速上调	[48]
		高盐,干旱,ABA,SA 胁迫下表达量均上调	[42]
FtMYB22		高盐,干旱,低温,ABA 胁迫下均上调,UVB 胁迫下无变化	[42]
FtMYB123L		参与调节苦荞类黄酮生物合成	[49]

逆转录聚合酶链式反应(RT-PCR)分析了苦荞黄酮类合成途径中关键酶基因(*PAL*, *CHI*, *FLS*)和 MYB 转录因子基因 *FtMYB1*, *FtMYB2*, *FtMYB3* 的相对表达水平。结果表明,苦荞黄酮合成的关键酶基因与 *FtMYB1*, *FtMYB2*, *FtMYB3* 之间存在显著的相关性。在苦荞种子萌发过程中,子叶中黄酮的积累与 *FtMYB3* 的表达呈显著正相关,与 *FtMYB2* 的表达呈显著负相关,与 *FtMYB1* 的表达没有显著相关,*CHI* 可能是 *FtMYB2* 和 *FtMYB3* 的激活或抑制转录的效应基因;研究还发现, *FtMYB1*, *FtMYB2* 和已证实的与花青素调控相关的 MYB 转录因子聚为一类, *FtMYB3* 和已证实的与黄酮醇调控相关的 MYB 转录因子聚为一类。虎萌^[38]采用分光光度法检测苦荞 *FtMYB1* 和 *FtMYB2* 的过表达转基因烟草中的总黄酮量,结果发现 *FtMYB1* 和 *FtMYB2* 可增强黄酮通路中 *PAL*, *CHI* 基因的表达,但完全抑制 *FLS* 基因的

表达,推测 *FtMYB1* 和 *FtMYB2* 可能通过抑制黄酮醇支路,增加花青苷支路流量,而提高总黄酮积累。BAI 等^[39]研究发现在烟草中过表达 *FtMYB1* 和 *FtMYB2* 会增强原花青素的积累,说明 *FtMYB1* 和 *FtMYB2* 作为激活子参与原花青素合成。此外,从九江苦荞克隆得到的 *FtMYB7* 和 *FtMYB9* 对 *NiCHS* 基因的表达起负调控作用,其中 *FtMYB9* 基因正调控 *NiF3H*, *NiFLS* 基因的表达^[41]。研究还发现 *FtMYB3* 转录因子在烟草中过表达会引起花青素合成下调,说明 *FtMYB3* 作为抑制子参与苦荞花青素合成^[40]。2018 年,ZHANG 等^[47]克隆了与拟南芥 MYB 家族 R2R3-S4 亚组基因同源的 3 个转录抑制子,研究发现 *FtMYB13*, *FtMYB14* 和 *FtMYB15* 可以通过 COI1 依赖性 JA 信号传导途径中的 26S 蛋白酶体降解,并且这种降解归因于 C 末端中的 SID 基序;且 *FtMYB13*, *FtMYB14* 和 *FtMYB15* 直接抑制苯

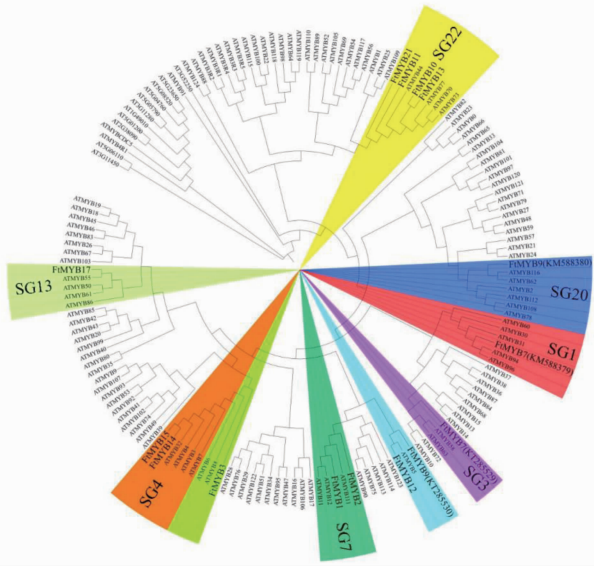
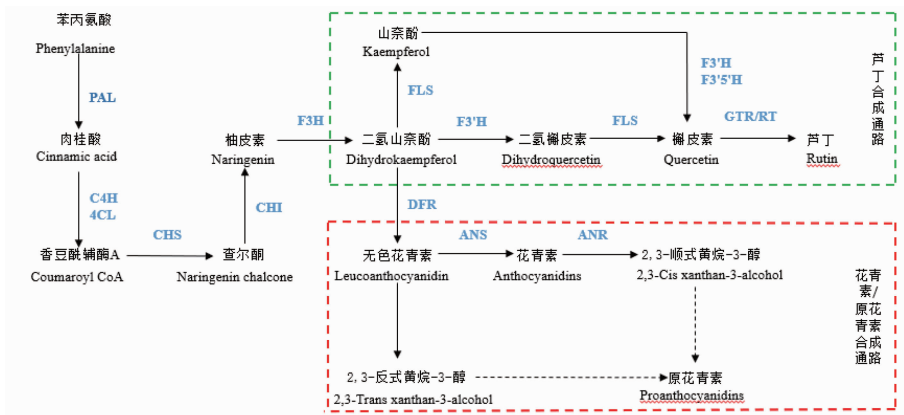


图 1 已报道苦荞 MYB 转录因子的 NJ 树聚类分析
Fig.1 Phylogenetic NJ tree analysis of reported MYB transcription factors in *Fagopyrum tataricum*

丙氨酸解氨酶 (*FtPAL*) 基因的表达, 而 *FtSAD2* 和 *FtJAZ1* 显著促进 *FtMYBs* 的抑制活性。结果表明 *FtMYB13*, *FtMYB14*, *FtMYB15* 和 *FtMYB16* 在黄酮合成途径中作为抑制子, 直接抑制苦荞中芦丁的生物合成。另 ZHOU 等^[45] 发现 *FtMYB11* 通过与 *FtSDA2* 或 *FtJAZ1* 互作抑制苯丙素类化合物的生物合成, 并且这种抑制依赖于其 SID 基序的两个保守 Asp 残基。

3.2 苦荞 MYB 转录因子在非生物胁迫中的作用
非生物胁迫是指由于物理或化学条件过度或不足所造成的对植物生长、发育或繁殖产生不利影响, 主要包括干旱、高低温、高盐、光照以及植物激素茉莉酸甲酯 (JA), ABA, 赤霉素 (GA), SA 等^[67]。植物中存在对外界各种胁迫的复杂信号通路, 例如干旱胁迫时植物呼吸作用增强、光合作用及细胞生长抑制、气孔关闭等^[68]; 高盐胁迫时植物细胞抗氧化能力提高、提高渗透压以及主动向细胞外排出 Na^+ ^[69] 等。苦荞经过长期的进化, 在整个生长发育过程中受到



蓝色字体标示类黄酮合成途径中每一步的关键酶; PAL. 苯丙氨酸解氨酶; CHS. 查尔酮合成酶; CHI. 查尔酮异构酶; F3H. 黄酮醇-3-羟化酶; FLS. 黄酮醇合成酶; DFR. 二氢黄酮醇-4-还原酶; ANS. 花色素合成酶; ANR. 花青素还原酶; C4H. 肉桂酸 4-羟化酶; 4CL. 4-香豆酸: 辅酶 A 连接酶; F3'H. 类黄酮-3'-羟化酶; F3'5'H. 类黄酮-3', 5'-羟化酶; GTR/RT. 类黄酮糖基转移酶; 绿色框, 芦丁合成通路; 红色框. 花青素/原花青素合成通路

图 2 类黄酮化合物生物合成途径
Fig. 2 Biosynthetic pathway of flavonoids

各种外界环境的胁迫后形成了抵抗逆境胁迫的多种防御机制, 其中 MYB 家族转录因子也参与到苦荞抗逆胁迫中, 可通过直接或间接调控多个抗逆相关基因的表达, 从而应对不同的外界环境。

研究表明, 大量苦荞 MYB 转录因子在逆境胁迫下起调控作用, 且响应模式不同, 见表 1。文献^[42, 48] 研究发现苦荞中 8 个 MYB 转录因子 *FtMYB7*, *FtMYB9*, *FtMYB10*, *FtMYB11*, *FtMYB13*, *FtMYB17*, *FtMYB21*, *FtMYB22* 在干旱, 高盐, 低温, UVB, 植物激素 ABA, SA, JA 等胁迫下发生变化, 其表达或上

升或下降。随后 LI 等^[70] 进一步研究发现 14 种花青素相关基因在用冷胁迫处理的苦荞中均上调, 表明冷胁迫可以有效地促进花青素的积累。

除此之外, 研究人员还发现 MYB 家族转录因子在植物激素和其他抗逆途径中的调控机制。GAO 等^[44] 在 2016 年发现苦荞 *FtMYB10* 在拟南芥中过表达会降低对 ABA 的敏感性以及对干旱和高盐的耐受性, 推测 *FtMYB10* 可能在 ABA 信号传导中起关键负反馈调节作用, 并作为一种新的植物耐盐和耐旱胁迫负调控因子。2017 年该研究团队又发现

FtMYB9 在盐和干旱胁迫下起正调控作用,在拟南芥中过表达 *FtMYB9* 会增加植物对 ABA 的敏感性;同时增加植物了对干旱和盐胁迫的耐受性,推测这种耐受性的增加可能是通过激活一些与 ABA 依赖型和 ABA 非依赖型相关的基因实现的^[43]。ZHOU 等^[46]发现在拟南芥植株中过表达 *FtMYB12* 能增强其耐寒性,推测 *FtMYB12* 可能对苦荞冷胁迫反应信号发挥着正调控作用。

4 展望

《黄帝内经》有云:“五谷为养,五果为助,五畜为益,五菜为充。”民间千百年来就有“五谷养为先”的说法,苦荞富含类黄酮化合物芦丁,其含量是甜荞的 13.5 倍,是天然珍贵的集药用、食用、保健的营养食品,具有良好的药用和食用价值,对“三高”、冠心病、中风等病人都有较好的辅助治疗作用。因此,苦荞的品质形成机制研究和优良品种开发尤为重要。此前,由于基因组测序尚未完成,苦荞遗传信息相对缺乏,功能基因获得比较困难,科研工作者仅能通过 EST,转录组数据以及同源基因克隆的方法鉴定新的转录因子。因此研究也仅仅停留在个别基因的克隆和功能研究中,且已报道的苦荞 MYB 转录因子的功能研究也还都不够系统和深入,能够阐明其调控机制的研究较少,还有大量苦荞 MYB 转录因子的功能尚未报道。此外,苦荞 MYB 转录因子在各种抗逆信号转导途径和次生代谢调控中的交叉调节作用研究仍需更深的探索。日前,苦荞的基因组已经发布,随着转录组学、代谢组学、蛋白质组学等组学技术的日益成熟,大量的苦荞遗传信息和代谢化合物数据可供科研者深入挖掘。相信随着研究的深入,苦荞中新的 MYB 转录因子及其调控机制会陆续被揭示,芦丁等类黄酮的代谢调控网络会日渐清晰,这将为苦荞的分子育种和品质改良提供有力的科学支撑。

[参考文献]

[1] 杨静华. 考马斯亮蓝法测定苦荞麦中可溶性蛋白的含量[J]. 山西医药杂志, 2018, 47(2): 206-207.
[2] Kim S L, Son Y K, Hwang J J, et al. Development and utilization of buckwheat sprouts as functional vegetables [J]. *Fagopyrum*, 2001, 18(2): 49-54.
[3] 朱瑞, 高南南, 陈建民. 苦荞麦的化学成分和药理作用[J]. 中国野生植物资源, 2003, 22(2): 7-9.
[4] 姚佳, 靳航, 贾健斌. 苦荞黄酮及其生理功能的研究进展[J]. 食品科技, 2014, 39(10): 194-197.
[5] 马志茹, 袁倬斌. 芦丁清除活性氧自由基作用的电化研究[J]. 分析化学, 1997, 25(12): 1465.

[6] 薛长勇, 张月红, 刘英华, 等. 苦荞黄酮降低血糖和血脂的作用途径[J]. 中国临床康复, 2005, 9(35): 111-113.
[7] 谭玉荣, 陶兵兵, 关郁芳, 等. 苦荞类黄酮的研究现状及展望[J]. 食品工业科技, 2012, 33(18): 377-381.
[8] 孙庄荣. 苦荞麦的降血糖作用[J]. 饮食科学, 2001(2): 49.
[9] 张以忠, 陈庆富. 荞麦研究的现状与展望[J]. 种子, 2004, 23(3): 39-42.
[10] 郎桂常. 苦荞麦的营养价值及其开发应用[J]. 中国粮油学报, 1996(3): 9-14.
[11] LIU J, Osbourn A, MA P. MYB transcription factors as regulators of phenylpropanoid metabolism in plants [J]. *Mol Plant*, 2015, 8(5): 689-708.
[12] 陈清, 汤浩茹, 董晓莉, 等. 植物 MYB 转录因子的研究进展[J]. 基因组学与应用生物学, 2009, 28(2): 365-372.
[13] Paz-Ares J, Ghosal D, Wienand U, et al. The regulatory C1 locus of *Zea mays* encodes a protein with homology to MYB proto-oncogene products and with structural similarities to transcriptional activators [J]. *Embo J*, 1987, 6(12): 3553-3558.
[14] Mehrtens F, Kranz H, Bednarek P, et al. The *Arabidopsis* transcription factor MYB12 is a flavonol-specific regulator of phenylpropanoid biosynthesis [J]. *Plant Physiol*, 2005, 138(2): 1083-1096.
[15] Stracke R, Ishihara H, Huop G, et al. Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling [J]. *Plant J*, 2007, 50(4): 660-677.
[16] Ballester A R, Molthoff J, De V R, et al. Biochemical and molecular analysis of pink tomatoes: deregulated expression of the gene encoding transcription factor SlMYB12 leads to pink tomato fruit color [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(1): 71-84.
[17] Bogs J, Jaffé F W, Takos A M, et al. The grapevine transcription factor VvMYBPA1 regulates proanthocyanidin synthesis during fruit development [J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(3): 1347-1361.
[18] XU F, NING Y, ZHANG W, et al. An R2R3-MYB transcription factor as a negative regulator of the flavonoid biosynthesis pathway in *Ginkgo biloba* [J]. *Functional*, 2014, 14(1): 177-189.
[19] Nakatsuka T, Saito M, Yamada E, et al. Isolation and characterization of GtMYBP3 and GtMYBP4, orthologues of R2R3-MYB transcription factors that regulate early flavonoid biosynthesis, in gentian flowers [J]. *J Exper*

- Bot,2012,63(18):6505-6517.
- [20] Akagi T, Ikegami A, Tsujimoto T, et al. DkMyb4 is a Myb transcription factor involved in proanthocyanidin biosynthesis in persimmon fruit[J]. Plant Physiol,2009,151(4):2028-2045.
- [21] Mellway R D, Tran L T, Prouse M B, et al. The wound-, pathogen-, and ultraviolet B-responsive MYB134 gene encodes an R2R3 MYB transcription factor that regulates proanthocyanidin synthesis in poplar[J]. Plant Physiol, 2009,150(2):924-941.
- [22] SHAN H, CHEN S, JIANG J, et al. Heterologous expression of the chrysanthemum R2R3-MYB transcription factor CmMYB2 enhances drought and salinity tolerance, increases hypersensitivity to ABA and delays flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. Mol Biotechnol,2012,51(2):160-173.
- [23] ZHANG D, SUN W, SHI Y, et al. Red and blue light promote the accumulation of artemisinin in *Artemisia annua* L. [J]. Molecules,2018,23(6):E1329.
- [24] 冯军,郑彩霞. DREB 转录因子在植物非生物胁迫中的作用及应用研究[J]. 植物生理学报,2011,47(5):437-442.
- [25] 高珂,王玲,吴素瑞,等. 调控药用植物药效成分合成的转录因子研究进展[J]. 中草药,2015,46(20):3100-3108.
- [26] 张珏,曹茂林,黄玉碧,等. *HrpN_{CSD5001}* 基因克隆及其表达产物诱导拟南芥基因表达谱变化的研究[J]. 遗传,2007,29(5):629-636.
- [27] Klempnauer K H, Gonda T J, Bishop J M. Nucleotide sequence of the retroviral leukemia gene v-myb and its cellular progenitor c-myb: the architecture of a transduced oncogene [J]. Cell, 1982, 31 (2 Pt 1): 453-463.
- [28] 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.
- [29] CHEN Y H, YANG X Y, HE K, et al. The MYB transcription factor superfamily of *Arabidopsis*: expression analysis and phylogenetic comparison with the rice MYB family[J]. Plant Mol Biol,2006,60(1):107-124.
- [30] Kranz H D, Denekamp M, Greco R, et al. Towards functional characterisation of the members of the R2R3-MYB gene family from *Arabidopsis thaliana* [J]. The Plant J,1998,16(2):263-276.
- [31] Haga N, Kato K, Murase M, et al. R1R2R3-MYB proteins positively regulate cytokinesis through activation of KNOLLE transcription in *Arabidopsis thaliana* [J]. Development,2007,134(6):1101-1110.
- [32] Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Curr Opin Plant Biol,2001,4(5):447-456.
- [33] Polier G, DING J, Konkimalla B V, et al. Wogonin and related natural flavones are inhibitors of CDK9 that induce apoptosis in cancer cells by transcriptional suppression of Mcl-1 [J]. Cell Death Dis, 2011, 2 (7): e182.
- [34] 朱文振,马龙,李国荣. 黄酮类化合物的抗癌作用及作用机制[J]. 生命科学,2012,24(5):444-449.
- [35] Stracke R, Werber M, Weisshaar B. The R2R3-MYB gene family in *Arabidopsis thaliana*[J]. Curr Opin Plant Biol,2001,4(5):447-456.
- [36] JIN J P, TIAN F, YANG D C, et al. PlantTFDB 4.0: toward a central hub for transcription factors and regulatory interactions in plants[J]. Nucleic Acids Res, 2017,45(D1):D1040-D1045.
- [37] ZHANG L, LI X, MA B, et al. The tartary buckwheat genome provides insights into rutin biosynthesis and abiotic stress tolerance[J]. Mol Plant,2017,10(9):1224-1237.
- [38] 虎萌. 苦荞转录因子 FtMYB1 和 FtMYB2 对烟草黄酮合成关键酶基因表达和黄酮积累的影响[D]. 雅安:四川农业大学,2012.
- [39] BAI Y C, LI C L, ZHANG J W, et al. Characterization of two tartary buckwheat R2R3-MYB transcription factors and their regulation of proanthocyanidin biosynthesis [J]. Physiol Plant,2014,152(3):431-440.
- [40] 白悦辰. 苦荞 (*Fagopyrum tataricum*) 转录因子 FtMYB3 对花青素合成抑制的分子机制[D]. 雅安:四川农业大学,2013.
- [41] 令狐斌. 苦荞黄酮醇代谢转录因子 FtMYB7 和 FtMYB9 基因克隆及功能分析[D]. 太原:山西农业大学,2016.
- [42] GAO F, ZHAO H X, YAO H P, et al. Identification, isolation and expression analysis of eight stress-related R2R3-MYB genes in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. Plant Cell Rep, 2016, 35 (6): 1385-1396.
- [43] GAO F, ZHOU J, DENG R Y, et al. Overexpression of a tartary buckwheat R2R3-MYB transcription factor gene, FtMYB9, enhances tolerance to drought and salt stresses in transgenic *Arabidopsis*[J]. J Plant Physiol,2017,214(4):81-90.
- [44] GAO F, YAO H, ZHAO H, et al. Tartary buckwheat FtMYB10 encodes an R2R3-MYB transcription factor that acts as a novel negative regulator of salt and drought

- response in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, 109(2): 387-396.
- [45] ZHOU M, SUN Z, DING M, et al. FtSAD2 and FtJAZ1 regulate activity of the FtMYB11 transcription repressor of the phenylpropanoid pathway in *Fagopyrum tataricum* [J]. *New Phytol*, 2017, 216(3): 1-17.
- [46] ZHOU M, WANG C, QI L, et al. Ectopic expression of *Fagopyrum tataricum*, FtMYB12, improves cold tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *J Plant Growth Regul*, 2015, 34(2): 362-371.
- [47] ZHANG K, Logacheva M D, MENG Y, et al. Jasmonate-responsive MYB factors spatially repress rutin biosynthesis in *Fagopyrum tataricum* [J]. *J Exp Bot*, 2018, 69(8): 1955-1966.
- [48] 黄云吉, 邓仁榆, 高飞, 等. 苦荞转录因子基因 FtMYB21 的克隆及其非生物胁迫下的表达分析[J]. *基因组学与应用生物学*, 2015, 34(9): 1939-1945.
- [49] ZHOU M L, TANG Y, ZHANG K X, et al. Identification of TT2, gene from floral transcriptome in *Fagopyrum tataricum* [J]. *Food Res Int*, 2012, 54(1): 1331-1333.
- [50] Stracke R, Ishihara H, Hup E, et al. Differential regulation of closely related R2R3-MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling [J]. *Plant J*, 2007, 50(4): 660-677.
- [51] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(10): 573-581.
- [52] GU Y, LI A M. Progress in research of flavonoid bioactivities [J]. *Chin J Appl Biol*, 2006, 12(2): 283-286.
- [53] ZHONG R Q, Lee C, McCarthy R L, et al. Transcriptional activation of secondary wall biosynthesis by rice and maize NAC and MYB transcription factors [J]. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52(10): 1856-1871.
- [54] SUO J, LIANG X, PU L, et al. Identification of GhMYB109 encoding a R2R3 MYB transcription factor that expressed specifically in fiber initials and elongating fibers of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2003, 1630(1): 25-34.
- [55] Ramírez V, Agorio A, Coego A, et al. MYB46 modulates disease susceptibility to *Botrytis cinerea* in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2011, 155(4): 1920-1935.
- [56] Van der Ent S, Verhagen B W M, Van Doorn R, et al. MYB72 is required in early signaling steps of rhizobacteria-induced systemic resistance in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 146(3): 1293-1304.
- [57] Cominelli E, Sala T, Calvi D, et al. Over-expression of the *Arabidopsis* AtMYB41 gene alters cell expansion and leaf surface permeability [J]. *Plant J*, 2007, 53(1): 53-64.
- [58] Fornale S, Shi X, Chai C, et al. ZmMYB31 directly represses maize lignin genes and redirects the phenylpropanoid metabolic flux [J]. *Plant J*, 2010, 64(4): 633-644.
- [59] 王若菁, 杨滨. 红花的化学成分及质量标准研究进展 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 2007, 13(5): 65-69.
- [60] 张百霞, 周凤琴, 郭庆梅. 金银花中黄酮类化合物的研究进展 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 2012, 18(23): 349-352.
- [61] 陈永钧, 龙晓英, 潘素静, 等. 黄酮类化合物的药效机制及构效关系研究进展 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 2013, 19(11): 337-344.
- [62] 赵雪巍, 刘培玉, 刘丹, 等. 黄酮类化合物的构效关系研究进展 [J]. *中草药*, 2015, 46(21): 3264-3271.
- [63] 邢文, 金晓玲. 调控植物类黄酮生物合成的 MYB 转录因子研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2015, 13(3): 689-696.
- [64] Lepiniec L, Debeaujon I, Routaboul J M, et al. Genetics and biochemistry of seed flavonoids [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57(1): 405-430.
- [65] 彭德川, 唐宇, 孙俊秀, 等. 苦荞和几种野生荞麦中黄酮含量的测定和比较 [C]//山西省食品科学技术学会. 苦荞产业经济国际论坛论文集: 2006 年卷, 太原: 《荞麦动态》编辑部, 2006: 93-96.
- [66] 赵海霞, 吴小峰, 白悦辰, 等. 苦荞芽期黄酮合成关键酶和 MYB 转录因子基因的表达分析 [J]. *农业生物技术学报*, 2012, 20(2): 121-128.
- [67] 潘孝武, 黎用朝, 李小湘, 等. 非生物胁迫条件下植物 H₂O₂ 的代谢及信号转导 [J]. *中国农业科技导报*, 2010, 12(2): 38-43.
- [68] 鲁松. 干旱胁迫对植物生长及其生理的影响 [J]. *江苏林业科技*, 2012, 39(4): 51-54.
- [69] 王磊, 隆小华, 郝连香, 等. 氮素形态对盐胁迫下菊芋幼苗 PS II 光化学效率及抗氧化特性的影响 [J]. *草业学报*, 2012, 21(1): 133-140.
- [70] LI S J, BAI Y C, LI C L, et al. Anthocyanins accumulate in tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) sprout in response to cold stress [J]. *Acta Physiol Plant*, 2015, 37(8): 1-8.

[责任编辑 顾雪竹]