

大豆中R2R3-MYB基因家族研究现状

白则朗, 王 莉

华北理工大学生命科学学院, 河北 唐山

收稿日期: 2024年11月12日; 录用日期: 2024年12月11日; 发布日期: 2024年12月18日

摘 要

R2R3-MYB基因是MYB基因家族的一种, 通过与真核基因启动子区域特异性相互作用, 积极参与植物的各项生命活动。目前, 已有70余种植物进行了全基因组水平的R2R3-MYB基因家族鉴定分析, 通过对其基因家族进行鉴定, 染色体定位和基因组结构分析等对基因功能进行了研究。本文总结了大豆R2R3-MYB转录因子家族成员在基因结构、表达模式、基因功能等方面的内容, 并探讨了其在大豆育种过程中发挥的功能作用。

关键词

R2R3-MYB基因家族, 大豆改良, 生物信息学, 表达模式

Research Progress of R2R3-MYB Gene Family in Soybean

Zelang Bai, Li Wang

School of Life Sciences, North China University of Science and Technology, Tangshan Hebei

Received: Nov. 12th, 2024; accepted: Dec. 11th, 2024; published: Dec. 18th, 2024

Abstract

The R2R3-MYB gene is a member of the MYB gene family, which actively participates in various plant life activities by specifically interacting with the promoter region of eukaryotic genes. At present, more than 70 species of plants have conducted genome-wide R2R3-MYB gene family identification and analysis, and identified their gene families, chromosomal positioning and genome structure analysis. This paper summarizes the members of soybean R2R3-MYB transcription factor family in gene structure, expression pattern, gene function, and explores their functional roles in soybean breeding process.

Keywords

R2R3-MYB Gene Family, Soybean Improvement, Bioinformatics, Expression Pattern



1. 引言

大豆作为全球重要的粮食作物, 其产量和品质直接关系到全球粮食安全。面对不断增长的人口和有限的耕地资源, 提高大豆产量及改善其品质已成为现代农业的核心课题。在此背景下, R2R3-MYB 基因家族作为调控植物生长发育及逆境响应的关键转录因子, 其作用逐渐受到学术界的关注。

R2R3-MYB 基因家族在植物生命周期中发挥着至关重要的功能。这些基因通过调节下游靶基因的转录, 参与多种生命活动, 包括细胞分化、器官发育、信号传递及对生理和非生理压力的响应[1]。在大豆中, R2R3-MYB 基因家族的作用机制尤为关键, 因为它们不仅影响大豆的生长发育, 还与大豆的产量和品质密切相关。另外, R2R3-MYB 基因家族在大豆的逆境应答中扮演着多重角色, 深入研究这些基因的功能和调控机制对于提高大豆产量和品质、实现可持续农业发展具有重要的理论和实践意义。

截至目前, 对大豆中 R2R3-MYB 基因家族的研究虽然取得了初步进展, 但仍面临一些问题和难点。首先, 仅有少数 R2R3-MYB 基因的功能得到深入解析, 大多数基因的具体作用仍不明确。其次, 这些基因在大豆不同生长阶段和组织中的表达模式复杂多变, 且受多种环境因素调控, 使得解析表达动态和调控网络尤为困难。此外, R2R3-MYB 基因的调控机制涉及与其他蛋白的复杂交互, 其在抗逆性中的表现常依赖于特定环境条件, 增加了功能验证的难度。最后, 尽管部分基因已通过转基因技术提升了大豆的抗逆性和品质, 但要实现不影响产量的全面改良, 仍需解决技术上的稳定性障碍。上述问题表明, 深入研究大豆 R2R3-MYB 基因的功能和调控机制, 对提高大豆产量和品质具有重要价值和挑战性。

2. R2R3-MYB 转录因子的全基因组进化

2.1. R2R3-MYB 基因家族的结构特征及分布

R2R3-MYB 基因家族是植物转录因子中最大的家族之一, 广泛分布于被子植物中[2]。研究表明, 大豆中存在 244 个 R2R3 型 MYB 基因, 这一数量与其他植物相比也相对丰富。第一个被鉴定的 R2R3-MYB 转录因子是 ZmMYBC1, 发现于玉米中, 其在花粉组织中的花青素合成中起到关键作用。此后, 拟南芥中也发现了类似的 MYB 转录因子, 如 MYB75 和 MYB90, 证实它们在营养组织花青素合成的转录调控中发挥重要作用[3]。迄今为止, 全基因组研究已涵盖 70 余种植物, 包括藻类、苔藓、蕨类、裸子植物、单子叶植物和双子叶植物, 展示了 R2R3-MYB 家族成员数量的广泛变异。例如, 蝴蝶兰中有 99 个 R2R3-MYB 基因, 马铃薯中有 111 个, 葡萄中有 124 个, 而甘蓝型油菜则多达 429 个[4]。这些变异可能与植物的生理需求和环境适应性有关。先前的研究表明, 大豆中存在 244 个 R2R3 型 MYBs, 目前只有十多个 R2R3 型 MYBs 在功能上得到阐明[5]。

在大豆中, R2R3-MYB 基因的转录因子由保守的 R2 和 R3 结构域组成, 这些结构域对于 DNA 结合和转录调控至关重要。大豆的 R2R3-MYB 蛋白通常包含两个功能区域: N 端的 DNA 结合域(MYB 结构域)和 C 端的调控区域。MYB 结构域中一般含有 1 到 2 个保守的内含子插入位点[6]。

许多大豆 R2R3-MYB 蛋白在 R3MYB 域中具有一个与 bHLH 蛋白质相互作用的基序, 形成 MYB-bHLH-WDR 转录复合物[7], 从而增强基因表达调控的复杂性。这种复合物在大豆的次生代谢、抗逆性和生长发育等过程中发挥着重要作用, 有助于提高大豆对环境压力的适应能力。

2.2. R2R3-MYB 基因的进化

R2R3-MYB 基因家族在大豆的进化过程中经历了功能多样化。在相关研究中, 依据基因结构和基序组成, 大豆的 R2R3-MYB 基因已被归类为多个特定功能的亚家族[8], 其中一些与代谢调控、植物生长发育以及逆境响应密切相关。

大豆 R2R3-MYB 基因家族经历了三次主要的扩增: 首次扩增发生在陆生植物起源于绿藻的早期阶段; 第二次扩增发生在种子植物和维管植物分化之后; 第三次扩增则是在单子叶植物与真双子叶植物的共同祖先中, 这一过程形成了许多与特定代谢过程相关的亚家族[9]。基因家族的扩展与功能多样性的增加密切相关, 尤其是在与代谢调控相关的基因中表现得尤为明显[4]。

3. R2R3-MYB 基因的作用机制和表达模式

3.1. R2R3-MYB 基因在植物中的作用机制

R2R3-MYB 转录因子通过特异性结合 DNA 上的 MYB 响应元件(MREs)来调控下游靶基因的表达。这些靶基因涉及次生代谢、细胞周期控制及逆境响应等重要途径。在大豆生长过程中, R2R3-MYB 基因的表达受到多种环境因素的调控, 包括光照、温度和水分等。这些因素通过复杂的信号传导途径影响 R2R3-MYB 基因的表达, 进而影响大豆的生长发育和抗逆境能力。例如, 在干旱或盐碱环境下, 某些 R2R3-MYB 基因的表达水平显著上升, 表明它们可能在调节抗旱性和抗盐性方面发挥重要作用。研究还表明, 通过比较不同大豆品种中 R2R3-MYB 基因的表达差异, 可以发现其在高产或优质品种中的独特表达模式[10]。这为大豆遗传改良提供了重要线索, 使得研究人员可以选定关键基因进行功能验证, 并通过基因工程手段优化大豆品种。此外, 深入了解 R2R3-MYB 基因在大豆逆境响应中的调控机制, 有助于开发出更加抗逆的高产优质大豆品种。

3.2. R2R3-MYB 基因的表达模式

在大豆中, R2R3-MYB 基因家族的表达谱分析对于理解其生物学功能和调控网络至关重要。研究发现, 许多 R2R3-MYB 基因在特定组织中表现出特异性表达, 这与其在组织发育和功能维持中的角色密切相关。例如, 一些 R2R3-MYB 基因在叶片中的表达水平明显高于其他组织, 表明它们可能参与叶片的生长和光合作用过程, 这对大豆的光合效率和生长潜力至关重要。

对不同发育阶段的 R2R3-MYB 基因进行时间序列分析, 显示许多基因的表达随着大豆的发育过程而动态变化。这表明这些基因可能在大豆生长发育的关键阶段发挥重要作用。尤其是在开花和结荚期间, 部分 R2R3-MYB 基因的表达水平显著上调, 这可能与它们在花器官发育和种子形成中的调控功能有关。这样的动态变化提示这些基因在促进生殖生长和提高种子产量方面的重要性。

通过对不同大豆品种中 R2R3-MYB 基因表达差异的比较分析, 研究探讨了这些基因在大豆产量和品质形成中的作用。结果显示, 某些 R2R3-MYB 基因在高产量或高品质品种中的表达模式与普通品种存在显著差异。这种差异为理解基因在提高大豆产量和品质中的潜在作用提供了重要线索, 进一步支持了其在大豆遗传改良中的应用前景。

4. R2R3-MYB 基因对大豆代谢调节的影响

4.1. R2R3-MYB 基因与大豆中异黄酮素的合成调控

GmMYB184 是大豆中一个特定的 R2R3-MYB 转录因子, 属于 R2R3-MYB 基因家族。在大豆中的研究表明, GmMYB184 因在蛋白质合成方面的表达受到干旱、盐害、冷害以及 ABA (脱落酸)胁迫的调控[11], 这暗示 GmMYB184 在植物面临非生物胁迫时, 可能发挥重要的调节作用。例如, GmMYB184 与

百脉通中的 LjMYB62 同源, 其表达受到谷胱甘肽(GSH)的诱导, 而 GSH 则是已知的异黄酮合成促进剂[12]。在组织分布和诱导模式上, GmMYB184 与异黄酮合成关键基因 IFS2 的分布趋势一致, 这表明它们可能在同一代谢途径中发挥作用。具体而言, GmMYB184 与 GmMYB29 共同激活了异黄酮代谢途径中的 IFS2 和 CHS8 基因, 但实验结果显示, GmMYB184 的基因活性低于 GmMYB29, 暗示其可能还作用于其他靶基因。尽管在某些条件下过表达 GmMYB184 能提高氧化转录水平, 但异黄酮的含量却并未显著增加。这一现象可能是由于 GmMYB184 在拟南芥原生质体中能够结合 CHS8 和 IFS2 的启动子, 激活其表达, 但同时 CHS8 的表达上调可能导致代谢流向异黄酮合成途径的转移, 从而影响最终的异黄酮含量, 有时甚至可能降低其积累[13]。

4.2. R2R3-MYB 基因与大豆中类黄酮的合成调控

大豆类黄酮在植物与环境互动中扮演着重要信号分子的角色, 广泛存在于大豆中, 并受到多种基因的严格调控。GmMYB100 是一个编码 R2R3-MYB 转录因子的基因, 参与大豆类黄酮的生物合成。其主要在花、叶和未成熟胚中表达, 而在荚果成熟后表达水平下降。GmMYB100 被鉴定为一种核蛋白, 具有通过酵母功能测定显示的反式激活能力, 但在类黄酮生物合成中却表现出负调节作用。具体来说, 当 GmMYB100 过表达时, 转基因大豆和拟南芥的类黄酮相关基因转录水平降低, 这导致了异黄酮(大豆特有)和黄酮醇(拟南芥特有)的合成减少。相对而言, 在 GmMYB100-RNAi 转基因毛根中, 研究发现 6 个类黄酮相关基因的表达水平显著上升, 这也导致了异黄酮和黄酮苷元的积累增加。这表明, 当 GmMYB100 的表达被抑制时, 类黄酮生物合成途径的活性得以增强。由此可见, GmMYB100 在调控大豆类黄酮的生物合成中发挥负调节的重要作用[14], 未来的研究将有助于了解其调控机制及在逆境和生长发育中的应用价值。

5. 总结与展望

5.1. 总结

R2R3-MYB 基因家族是植物中最大的转录因子家族之一, 广泛参与植物的代谢调控、抗逆性反应和生长发育等多个生理过程。通过对大豆 R2R3-MYB 基因家族的研究, 揭示了其在植物逆境适应、次生代谢物合成以及发育调控中的关键作用。大豆中共有 244 个 R2R3 型 MYB 基因, 许多基因通过与 bHLH 蛋白质相互作用, 形成 MYB-bHLH-WDR 转录复合物, 增强了基因表达的调控复杂性, 进一步提高了大豆对环境胁迫的适应能力。然而, 尽管已经取得了一定的研究进展, 仍有许多 R2R3-MYB 基因的功能尚未完全阐明。基因家族的扩增及其与代谢调控、植物生长发育的关系也尚未深入探索。因此, 进一步的研究将有助于揭示这些基因在大豆中的具体调控机制, 为提高作物的产量、品质和抗逆性提供新的分子靶点。

5.2. 展望

未来的研究应聚焦于以下几个方向: 首先, 系统分析大豆 R2R3-MYB 基因家族成员的功能, 通过基因编辑技术(如 CRISPR/Cas9)创建大豆转基因和基因敲除株系, 深入研究这些基因在不同生长发育阶段、环境胁迫下的作用。其次, 进一步探索 R2R3-MYB 基因家族在不同植物物种中的功能差异和进化过程, 揭示基因家族的扩增与植物适应性和代谢需求之间的关系。第三, 利用多组学技术(如转录组学、代谢组学、蛋白质组学等)对 R2R3-MYB 基因家族在大豆中的作用进行全方位分析, 明确其在次生代谢、抗逆性和植物生长发育中的调控机制。最后, 结合系统生物学和表观遗传学研究, 深入揭示 R2R3-MYB 基因在大豆适应环境变化中的精细调控, 以期为大豆的分子育种、逆境耐受性提高以及产量和品质提升提供理论依据和技术支持。

参考文献

- [1] Wang, W., Ryu, K.H., Barron, C. and Schiefelbein, J. (2019) Root Epidermal Cell Patterning Is Modulated by a Critical Residue in the WEREWOLF Transcription Factor. *Plant Physiology*, **181**, 1239-1256. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00458>
- [2] Paz-Ares, J., Ghosal, D., Wienand, U., Peterson, P.A. and Saedler, H. (1987) The Regulatory C1 Locus of Zea Mays Encodes a Protein with Homology to MYB Proto-Oncogene Products and with Structural Similarities to Transcriptional Activators. *The EMBO Journal*, **6**, 3553-3558. <https://doi.org/10.1002/j.1460-2075.1987.tb02684.x>
- [3] Maier, A., Schrader, A., Kokkelink, L., Falke, C., Welter, B., Iniesto, E., *et al.* (2013) Light and the E3 Ubiquitin Ligase COP1/SPA Control the Protein Stability of the MYB Transcription Factors PAP1 and PAP2 Involved in Anthocyanin Accumulation in Arabidopsis. *The Plant Journal*, **74**, 638-651. <https://doi.org/10.1111/tpj.12153>
- [4] 张群华, 方玉占, 杜建科, 等. 园艺植物 R2R3-MYB 转录因子研究现状[J]. 分子植物育种, 2024, 22(1): 85-96.
- [5] Bian, S., Jin, D., Sun, G., Shan, B., Zhou, H., Wang, J., *et al.* (2020) Characterization of the Soybean R2R3-MYB Transcription Factor Gmmyb81 and Its Functional Roles under Abiotic Stresses. *Gene*, **753**, Article 144803. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.144803>
- [6] Du, H., Liang, Z., Zhao, S., Nan, M., Tran, L.P., Lu, K., *et al.* (2015) The Evolutionary History of R2R3-MYB Proteins across 50 Eukaryotes: New Insights into Subfamily Classification and Expansion. *Scientific Reports*, **5**, Article No. 11037. <https://doi.org/10.1038/srep11037>
- [7] Grotewold, E., Sainz, M.B., Tagliani, L., Hernandez, J.M., Bowen, B. and Chandler, V.L. (2000) Identification of the Residues in the MYB Domain of Maize C1 That Specify the Interaction with the bHLH Cofactor R. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 13579-13584. <https://doi.org/10.1073/pnas.250379897>
- [8] Jiang, C. and Rao, G. (2020) Insights into the Diversification and Evolution of R2R3-MYB Transcription Factors in Plants. *Plant Physiology*, **183**, 637-655. <https://doi.org/10.1104/pp.19.01082>
- [9] Chang, X., Xie, S., Wei, L., Lu, Z., Chen, Z., Chen, F., *et al.* (2020) Origins and Stepwise Expansion of R2R3-MYB Transcription Factors for the Terrestrial Adaptation of Plants. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article 575360. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.575360>
- [10] 丁杰, 张晓娜, 朴春兰, 等. 大豆根系中应答镉胁迫的 R2R3-MYB 基因分析[J]. 生态学杂志, 2018, 37(7): 2030-2039.
- [11] Chung, E., Kim, K. and Lee, J. (2012) Molecular Cloning and Characterization of a Soybean Gmmyb184 Induced by Abiotic Stresses. *Journal of Plant Biotechnology*, **39**, 175-181. <https://doi.org/10.5010/jpb.2012.39.3.175>
- [12] Robbins, M.P., Hartnoll, J. and Morris, P. (1991) Phenylpropanoid Defence Responses in Transgenic *Lotus corniculatus* L. Glutathione Elicitation of Isoflavan Phytoalexins in Transformed Root Cultures. *Plant Cell Reports*, **10**, 59-62. <https://doi.org/10.1007/bf00236457>
- [13] Dhaubhadel, S., Gijzen, M., Moy, P. and Farhangkhoei, M. (2006) Transcriptome Analysis Reveals a Critical Role of CHS7 and CHS8 Genes for Isoflavonoid Synthesis in Soybean Seeds. *Plant Physiology*, **143**, 326-338. <https://doi.org/10.1104/pp.106.086306>
- [14] Yan, J., Wang, B., Zhong, Y., Yao, L., Cheng, L. and Wu, T. (2015) The Soybean R2R3 MYB Transcription Factor Gmmyb100 Negatively Regulates Plant Flavonoid Biosynthesis. *Plant Molecular Biology*, **89**, 35-48.