东北农业科学　2025,50(3):34-40
Journal of Northeast Agricultural Sciences　DOI: 10.16423/j.cnki.1003-8701.2025.03.005

谷子转录因子*SiMYB44*的基因特性分析及功能初探

逯宇鹏,牛金萍,王丽娇,王　闯,胡胜男,孙丽芳*
(黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室/黑龙江八一农垦大学农学院,黑龙江 大庆 163319)

摘　要:本研究以前期阿特拉津胁迫下谷子转录组测序筛选获得应答多种非生物胁迫的谷子MYB家族基因*SiMYB44*为研究对象,利用生物信息学预测、亚细胞定位、酵母转录激活活性分析和下游DNA元件结合实验来探究该基因的特性。结果表明,生信预测该基因编码蛋白由388个氨基酸组成,分子量大小为41.43 kDa,等电点pI为4.96,与OsMYB44亲缘关系较近,达25%;亚细胞定位试验证实,该基因编码蛋白在细胞核中表达;基因全长序列具有转录激活活性,并且能够特异与MBS和AC元件结合。该研究结果可为谷子转基因育种提供重要的基因资源并奠定理论基础。

关键词:谷子;转录因子;亚细胞定位;转录激活
中图分类号:Q943.2;S515　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:2096-5877(2025)03-0034-07

Characterization and Functional Analysis of *SiMYB44* Transcription Factor in Foxtail Millet

LU Yupeng, NIU Jinping, WANG Lijiao, WANG Chuang, HU Shengnan, SUN Lifang*
(*Key Laboratory of Modern Agricultural Cultivation and Crop Germplasm Improvement of Heilongjiang Province/ Agronomy College, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing* 163319, China)

Abstract: The *SiMYB44* gene of MYB family in foxtail millet, which responds to various abiotic stresses, was selected through transcriptome sequencing screening in the early stage. Bioinformatics prediction, subcellular localization, yeast transcriptional activation activity analysis, and downstream element binding experiments were employed to investigate the basic characteristics of this gene. The bioinformatics prediction results indicated that *SiMYB44* encodes a protein consisting of 388 amino acids, with a molecular weight of 41.43 kDa and an isoelectric point pI of 4.96. Phylogenetic analysis showed that SiMYB44 was relatively close to OsMYB44, but SiMYB44 was less identical to homologs other than proteins, which suggested that SiMYB44 markedly differs from other members. Subcellular localization experiments confirmed that the SiMYB44 protein is expressed in the nucleus. The full-length gene has transcriptional activation activity and can specifically bind to cis-acting elements containing MBS and AC core sequences in the promoters of genes, suggesting that *SiMYB44* regulates the transcription of certain genes by recognizing these sequences. These results can provide important genetic resources and lay a theoretical foundation for transgenic breeding of foxtail millet.

Key words: Foxtail millet; Transcription factor; Subcellular localization; Transcriptional activation

阿特拉津(2-氯-4-乙氨基-6-异丙氨基-1,3,5-三嗪)是一种合成除草剂,有效抑制光供体和受体两侧的电子传递,抑制光能的吸收、转移和利用,被广泛应用于玉米、小麦和高粱田间阔叶杂草和禾本科杂草的控制[1-2]。然而,阿特拉津残留物可以在环境中停留长达231 d,土壤中阿特拉津浓度与累积降雨量呈指数正相关[3]。此外,多年施用阿特拉津可能会导致其在土壤中积累,这不仅会损害植物,还会危害人类、动物和水生生物的健康[4]。目前,阿特拉津的毒性及其影响已成为重要的非生物胁迫之一。

近年来,我国对粗粮作物的需求逐年增加,东北地区多年种植玉米的区域开始改种或轮作其他粗粮作物,其中谷子(*Setaria italica* L.)作为一种古老的农作物,因其富含蛋白质和粗脂肪而被广泛种植[5]。然而,谷子对阿特拉津极其敏感,田间需要人工除草,玉米连续种植导致土壤中阿特拉津

收稿日期:2025-04-08
基金项目:黑龙江省大学生创新项目(S202310223039)
作者简介:逯宇鹏(2003-),男,在读本科,从事作物种质资源创制研究。
通信作者:孙丽芳,E-mail: sunlifang2013@126.com

大量残留，严重影响谷子作为玉米轮作作物的种植。因此，选育抗阿特拉津除草剂的谷子品种显得尤为重要。

MYB作为植物中分布最广的一类转录因子，其蛋白包含DNA结合结构域（DNA-binding domain，DBDs）[6]，该结构域使其能特异性地与下游靶基因启动子区域的顺式作用元件结合，从而调控基因表达水平，影响植物生长发育及逆境胁迫应答。研究表明，MYB参与调节CBF表达诱导因子（inducer of CBF expression, ICE）和冷调节基因（cold regulated gene, COR）三者形成的低温应答途径中CBF转录因子的表达水平，从而影响植物耐冷性[7]。低温胁迫下，山荆子（*Malus baccata*）*MbMYB4*、*MbMYB108*和*MbMYBC1*可以激活CBF冷胁迫应答途径相关基因*RD29a*、*COR15a*和*CBF*等的转录，提高抗氧化酶活性和脯氨酸含量，从而增强植物耐寒性[8-10]。MYB也参与调控一系列热胁迫响应基因，以减轻高温对植物造成的伤害，铁皮石斛（*Dendrobium catenatum*）、鹅掌楸（*Liriodendron chinense*）和珍珠粟（*Pearl millet*）等植物中分别有许多MYB家族成员在响应高温胁迫时通过降低ROS等方式增强植物对高温的耐受性[11-13]。在干旱胁迫和盐胁迫反应中，MYB转录因子在相关抗性基因的转录调控中发挥重要作用，在拟南芥中过表达玉米*ZmMYB3R*基因可显著提高植株的抗旱能力，并增强对ABA胁迫的耐受程度[14]；在盐胁迫下，拟南芥*AtMYB49*基因通过上调PODs、SODs和LEAs编码基因的表达，增加叶片Ca^{2+}积累，减少氧化损伤，改善膜完整性，从而提高耐盐性[15]。然而，以上研究均未报道MYB家族基因在植物应答阿特拉津胁迫反应中的作用。

因此，本研究以前期阿特拉津胁迫谷子转录组测序筛选获得的应答多种非生物胁迫的谷子MYB家族基因为研究对象，利用生物信息学预测、亚细胞定位、酵母转录激活活性分析和DNA结合元件实验来探究该基因的基本特性，以期为谷子抗阿特拉津转基因育种提供重要的基因资源并奠定理论基础。

1　材料与方法

1.1　供试材料

本研究所用植物材料为谷子公矮2号，由黑龙江八一农垦大学谷子育种团队提供。

1.2　生物信息学预测分析

通过NCBI数据库对谷子*SiMYB44*基因进行Blast序列检索，获取该基因的核苷酸及蛋白序列文件；利用Expasy-ProtParam在线工具分析谷子SiMYB44蛋白质的理化性质，通过Cell-PLoc 2.0在线工具预测其蛋白定位；利用DNAMAN软件进行多序列比对和系统发育分析。

1.3　谷子幼苗培养及荧光定量表达分析

谷子公矮2号幼苗长至三叶一心期时，采集根、茎、叶样本，经液氮速冻后保存于-80 ℃超低温冰箱，用于分析*SiMYB44*基因的组织特异性表达；每3株幼苗为1次生物学重复，共设3次重复。RNA提取和cDNA合成参照司文洁等[16]的实验方法，利用Takara公司SYBR Green II qPCR Master Mix试剂盒进行实时荧光定量PCR检测，实验流程依据刘欣[17]描述的方法，引物由北京擎科生物合成。

1.4　亚细胞定位方法

通过同源重组和限制性酶切（SacI和XbaI）将缺少终止密码子的*SiMYB44*全长CDS插入PAN580-GFP载体，转化大肠杆菌菌株DH5α。*SiMYB44*的表达由CaMV 35S启动子驱动。将验证成功重组的PAN580-ZmSBP17-GFP和PAN580-GFP（对照）载体转化到玉米原生质体细胞中[18]，室温黑暗条件下孵育12~16 h，然后利用Leica SP8激光扫描共聚焦显微镜观察并拍照。

1.5　转录激活活性分析方法

为了分析SiMYB44蛋白的转录激活区段，以pMD18-T-SiMYB44质粒为模板，根据各保守结构域所在位置设计引物，扩增出*SiMYB44*基因全长和不同截段，并插入到pGBKT7载体的相应酶切位点中。构建成功的重组载体与pGBKT7空载体分别转化到酵母菌株Y2H Gold中，在30 ℃下于SD/-Trp和SD/-Trp/-His培养基上培养3~5 d后观察菌落生长情况。

1.6　DNA结合元件分析

以pMD18-T-SiMYB44质粒为模板，扩增*SiMYB44*基因全长并插入到pGAD7载体。将重复4次的MBS和AC顺式元件及其突变序列插入pHIS2载体中[19]，用于共转化Y2HGold细胞。转化体在30 ℃ SD/-Trp和SD/-Trp/-His/-Ade培养基上培养3~5 d后，观察元件结合情况。

1.7　数据分析及引物信息

本试验利用Excel 2016整理数据，采用Prism 8.0完成方差分析和作图。本试验所有引物序列信息见表1。

表1 引物序列信息

Table 1 The sequences of primers

用途 Usage	名称 Name	序列(5′-3′) Sequence
定量引物	*SiMYB44*-F	ATGATGCACGCCTCGCC
	SiMYB44-R	GACTTAACAGCCAAACGGCCTC
内参引物	*Actin*-F	CCAGTGGACGCACAACAGGTA
	Actin-R	GGCAGTGGTGGTGAAGGAGTA
亚细胞定位	PAN-580-SiMYB44-F	CCGACTAGTATGCACGCCTCGCCCA
	PAN-580-SiMYB44-R	CGCGCTAGCACAGCCAAACGGCCTC
转录激活	JD F	CCGCATATGATGCACGCCTCGCC
	N-163 R	CGCGTCGACCTCCACCGCCACCAC
	N-265 R	CGCGTCGACAAGGGCCCCTGGAGCC
	C-163 F	CCGCATATGGAGCTTCCGCTTGAGCG
	C-265 F	CCGCATATGTTATCCTGTCGCACTCCGAC
	JD R	CGCGTCGACTTAACAGCCAAACGGCCTC
DNA元件结合	AD-MYB44 F	CCGGAATTCATGCACGCCTCGCC
	AD-MYB44 R	CGCCCCGGGTTAACAGCCAAACGGCCTCG

2 结果与分析

2.1 生物信息学分析

基于前期研究,对阿特拉津胁迫处理的谷子进行转录组测序和qRT-PCR表达分析,从中分离出可能应答逆境胁迫的MYB家族基因。经Blast比对后将其命名为*SiMYB44*基因(基因组ID为Seita.1G057400),开放阅读框1 160 bp,编码388个氨基酸,蛋白质等电点为4.96,分子量为41.43 kDa,不稳定系数为47.72(处于不稳定蛋白范围),在细胞核中定位表达(表2)。SiMYB44同源物的氨基酸序列比对和系统发育分析如图1所示。DNAMAN多序列比对显示,SiMYB44与其他物种的MYB家族蛋白具有相似的结构域;系统发育分析表明,SiMYB44与SiMYB77和OsMYB44的序列相似性分别为40%和25%,与其他物种同源蛋白的序列差异较大,表明SiMYB44与其他成员明显不同。

表2 谷子SiMYB44蛋白的基本特性及亚细胞定位预测

Table 2 The physicochemical properties and subcellular location of SiMYB44 protein in foxtail millet

基因ID Gene ID	蛋白质名称 Protein name	基因长度/bp Length of gene	蛋白质长度 Length of protein	分子量/kDa Molecular weight	等电点 Isoelectric point	不稳定系数 Index of stability	亚细胞定位 Subcellular location
Seita.1G057400	SiMYB44	1 160	388	41.43	4.96	47.72	细胞核

2.2 组织特异性表达分析

为明确*SiMYB44*基因组织表达特异性,本试验对谷子*SiMYB44*基因在根、茎、叶中表达量进行分析。结果如图2所示,*SiMYB44*基因在谷子叶片中的表达量显著高于根和茎,表明*SiMYB44*基因在叶中特异性表达,推测其可能在谷子叶片发育过程中发挥重要作用。

2.3 亚细胞定位分析

如图3所示,通过荧光显微镜观察发现,农杆菌介导的玉米原生质细胞在DAPI特异性标记细胞核的对照体系中,携带空载体的对照组绿色荧光信号呈全细胞分布,广泛存在于细胞核、细胞

注：（A）SiMYB44 与其他同源蛋白的多重比对；（B）SiMYB44 与其他作物同源蛋白系统发育分析

Notes:（A）Multiple alignments of SiMYB44 with homologous proteins.（B）Phylogenetic relationships of SiMYB44 with orthologs in other plants.

图 1　SiMYB44 与其他作物同源蛋白的多重比对和系统发育分析

Fig. 1 Multiple alignments and phylogenetic relationships of SiMYB44 with orthologs in other plants.

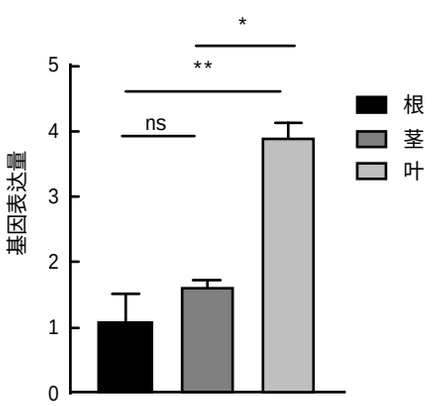


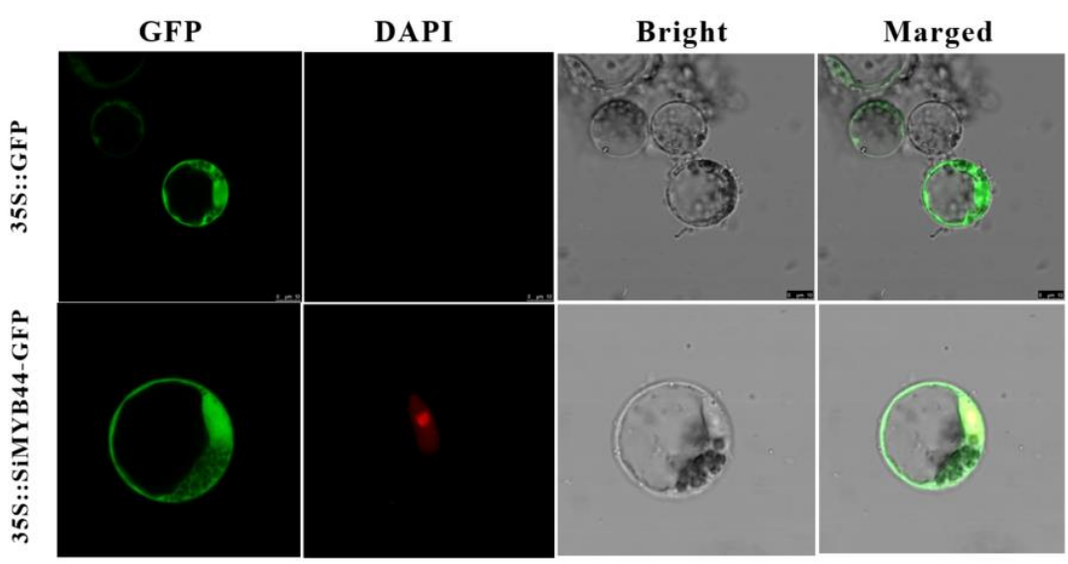
图 2　谷子公矮 2 号 *SiMYB44* 基因组织特异性表达分析

Fig. 2 Tissue specific expression analysis of *SiMYB44* in Gongai 2

质及细胞膜区域；而携带 SiMYB44-GFP 融合蛋白的重组载体实验组中，绿色荧光信号与 DAPI 的核定位红色荧光呈现显著共定位现象。结果表明，SiMYB44 蛋白特异性定位于细胞核中，亚细胞定位特征与已知 MYB 类转录因子的典型分布模式相一致。

2.4　SiMYB44 转录激活活性分析

为探究 SiMYB44 是否具有转录激活活性，将其基因全长插入到 pGBKT7 载体的 GAL4（GAL4-BD）结合结构域。将重组载体 pGBKT7-SiMYB44 和空载体 pGBKT7 分别转化酵母 Y2H 细胞后发现，两者都可以在 SD/-Trp 选择性培养基上存活并具有相同大小的菌落，表明两种载体均已成功



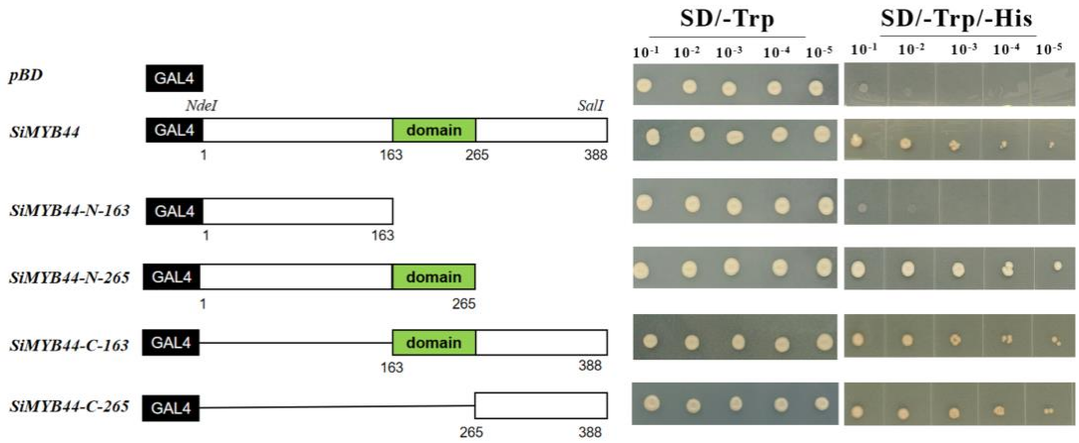
注：GFP 为绿色荧光蛋白；DAPI 为 4′，6-二脒基-2-苯基吲哚染色图像；Bright 为明场图像；Marged 为合并明场和 GFP 图像。

Note: GFP, green fluorescence protein images; DAPI, 4′, 6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) stained images; Bright, brightfield images; Merged, merged brightfield and GFP images.

图 3　SiMYB44 蛋白在玉米原生质体细胞中的定位

Fig. 3 Subcellular location of SiMYB44 in the maize cells

转入到Y2H细胞中。然而，在SD/-Trp-His选择性培养基上，只有含有重组载体pGBKT7-SiMYB44的Y2H细胞能够正常生长，表明SiMYB44能够激活His报告基因的表达从而使酵母细胞在缺乏组氨酸的培养基上生长，即SiMYB44在酵母中具有转录激活活性（图4）。



注：数字代表氨基酸所在位置；pBD为阴性对照。

Note: Numbers indicate amino acid positions; Transformants carrying the empty pGBKT7 plasmid (pBD) were used as a negative control.

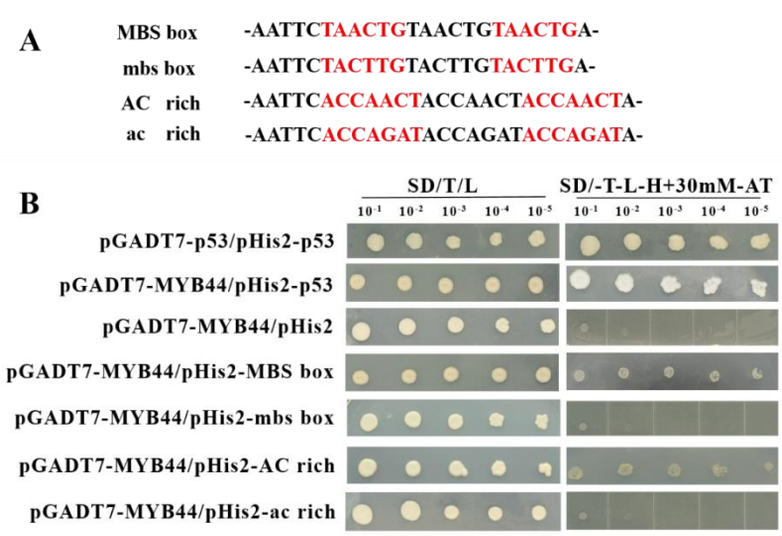
图4 SiMYB44蛋白全长和部分缺失片段的转录激活活性分析

Fig. 4 Analysis of the transcriptional activation capacity of the full-length or partially deleted SiMYB44 in yeast.

蛋白质序列分析显示，MYB超家族结构域存在于SiMYB44蛋白的163~265个氨基酸残基。为确定SiMYB44中的转录激活结构域，将4个缺失片段分别插入pGBKT7载体并转化Y2H细胞。所有转化体均可在培养基上很好地生长，与携带N-265、C-163和C-265片段的酵母细胞不同，携带SiMYB44 N-163片段的酵母不能在二缺选择培养基（SD/-Trp-His）上生长。结果表明，C-163片段对增强SiMYB44的转录激活能力具有重要作用。

2.5 SiMYB44结合的DNA元件

如图5所示，将*SiMYB44*基因克隆到pGADT7载体中，同时将MYB类转录因子识别的DNA核心序列MBS和AC及其相应的突变元件（mbs和ac）重复4次后分别克隆到pHIS2载体中，共转化酵



注：A为MBS和AC核心序列和突变序列；B为SiMYB44与DNA元件结合的酵母单杂交实验；p53His2/pGADT7-p53为阳性对照；pHis2/pGADT7-ZmSBP17为阴性对照。

Notes: A, Sequences of the WT and mutated MBS and AC cis-elements; B, Yeast one-hybrid assays displaying the binding ability of SiMYB44 binds to MBS and AC cis-element; p53His2/pGADT7-p53: positive controls; pHis2/pGADT7-ZmSBP17: negative controls.

图5 SiMYB44与MBS和AC核心序列的结合

Fig. 5 SiMYB44 binds to MBS and AC core sequences

母感受态细胞发现，未突变的MBS和AC元件均能够与SiMYB44蛋白互作，即稀释不同倍数的菌液均可以在三缺的选择培养基（SD/-T-L-H）上很好地生长，而含有突变mbs和ac序列的元件不能与SiMYB44蛋白互作，酵母生长状态与阴性对照pHis2相同（图5B）。这些结果表明，SiMYB44蛋白能够识别含有MBS和AC核心序列元件的靶基因启动子。

3　讨　论

研究表明，转录因子可作为转录激活子或抑制子来调节特定下游基因的表达，从而增强植物的胁迫耐受性[20-21]。然而，谷子MYB家族基因应答阿特拉津胁迫分子机制尚未研究。本研究从阿特拉津胁迫的谷子叶片转录组数据中筛选出MYB家族基因*SiMYB44*[22]，其氨基酸序列分析表明，该蛋白含有与其他植物中MYB家族高度相似的结构域（图1A）。此外，大量研究表明MYB家族可作为转录激活子在植物生长发育或逆境胁迫应答中发挥作用。与对照相比，过量表达柳枝稷（*Panicum virgatum*）*PvMYB106*基因可显著增强光合能力，从而提高生物量的积累[23]。本研究证实*SiMYB44*基因也是转录激活子，并且C-163比N-163具有更强的激活能力，推测其可能在逆境响应中发挥重要作用。

研究发现，转录因子通过与靶基因启动子中的顺式作用元件结合来调节基因的表达以应答逆境胁迫。从肉质盐生植物臂角海蓬（*Salicornia brachiata* Roxb.）中分离出的SbMYB44蛋白可在体外与MBS核心序列元件结合，参与盐胁迫应答[24]；拟南芥R2R3-MYB基因*AtMYB15*作为莽草酸途径激活剂，可结合启动子中含有一个或多个AC元件[25]；白桦*BplMYB46*基因可与靶基因启动子含有的AC保守基序结合，激活参与非生物胁迫耐受和次生壁生物合成基因的表达[26]。本试验也证实SiMYB44可以特异性地与MBS和AC核心序列结合（图5），表明不同植物来源的MYB家族成员可识别相似的核心序列来调节生物功能。此外，本研究还发现*SiMYB44*基因在谷子叶片中高表达，分析该基因可能在应答阿特拉津胁迫反应时发挥作用，需要进一步研究鉴定该基因应答非生物胁迫的调控机制。

4　结　论

基于阿特拉津胁迫谷子转录组测序和qRT-PCR表达分析，分离出应答逆境胁迫的MYB家族基因*SiMYB44*。该基因开放阅读框为1 160 bp，编码388个氨基酸，分子量为41.43 kDa，等电点pI为4.96，与OsMYB44的序列相似性达25%。亚细胞定位显示，其编码蛋白定位于细胞核，且基因全长具有转录激活活性，能够特异与MBS和AC元件结合。研究结果为谷子抗阿特拉津转基因育种提供重要的基因资源与理论依据。

参考文献：

[1] GAST A. Use and performance of triazine herbicides on major crops and major weeds throughout the world[J]. The Triazine Herbicides, 1970, 32: 11-18.

[2] DANIELE L C, MAGGI F. In-situ atrazine biodegradation dynamics in wheat (*Triticum*) crops under variable hydrologic regime[J]. Journal of Contaminant Hydrology, 2017, 203: 104-121.

[3] KARLSSON A S, WEIHERMULLER L, TAPPE W, et al. Field scale boscalid residues and dissipation half-life estimation in a sandy soil[J]. Chemosphere, 2016, 145: 163-173.

[4] CONTRERAS M B C, CAMACHO J V, FERNANDEZ-MORALES F J, et al. Biodegradability improvement and toxicity reduction of soil washing effluents polluted with atrazine by means of electrochemical pre-treatment: Influence of the anode material[J]. Journal of Environmental Management, 2020, 255: 1-6.

[5] 李君霞，马小倩，代书桃，等. 谷子品质性状研究进展 [J]. 河南农业科学，2023，52（9）：14-23.
LI J X, MA X Q, DAI S T, et al. Research progress on quality traits of foxtail millet[J]. Henan Agricultural Sciences, 2023, 52 (9): 14-23. (in Chinese)

[6] ERIK V N. Scaling laws in the functional content of genomes[J]. Trends in Genetics, 2003(19): 479-484.

[7] DING Z, LI S, AN X, et al. Transgenic expression of MYB15 confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in Arabidopsis thaliana[J]. Journal of Genetics and Genomics, 2009, 36(1): 17-29.

[8] YU Y T, WU Z, LU K, et al. Overexpression of the MYB37 transcription factor enhances abscisic acid sensitivity, and improves both drought tolerance and seed productivity in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Molecular Biology, 2016, 90(3): 267-279.

[9] CHEN K Q, SONG M R, GUO Y N, et al. MdMYB46 could enhance saltand osmotic stress tolerance in apple by directly activating stress-responsive signals[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12): 2341-2355.

[10] ZHANG X, CHEN L C, SHI Q H, et al. SlMYB102, an R_2R_3-type MYB gene, confers salt tolerance in transgenic tomato[J]. Plant Science, 2020, 291: 110356.

[11] LYU J H, XU Y, DAN X, et al. Genomic survey of MYB gene family in six pearl millet(Pennisetum glaucum) varieties and their response to abiotic stresses[J]. Genetica, 2023, 151(3): 251-265.

[12] WANG R K, CAO Z H, HAO Y J. Overexpression of a R_2R_3

MYB gene *MdSIMYB1* increases tolerance to multiple stresses in transgenic tobacco and apples[J]. Physiologia Plantarum, 2014, 150(1): 76-87.

[13] DING Y L, SHI Y T, YANG S H. Molecular regulation of plantresponses to environmental temperatures[J]. Molecular Plant, 2020, 13(4): 544-564.

[14] KATIYAR A, SMITA S, LENKA S, et al. Genome-wide classification and expression analysis of Myb transcription factor families in rice and *Arabidopsis*[J]. BMC Genomics, 2012, 13: 544.

[15] COMINELLI E, GALBIATI M, VAVASSEUR A, et al. A guard-cell-specific MYB transcription factor regulates stomatal movements and plant drought tolerance[J]. Current Biology, 2005, 15 (13): 1196-1200.

[16] 司文洁,吴林楠,郭利建,等.小麦粒重相关基因*TaCYP78A5*功能标记开发及验证[J].作物学报,2019,45(12):1905-1911.
SI W J, WU L N, GUO L J, et al. Development and validation of the functional marker of grain weight-related gene *TaCYP78A5* in wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45(12): 1905-1911. (in Chinese)

[17] 刘欣.水稻斑点卷叶基因*SPRL1*的克隆及功能分析[D].成都:四川农业大学,2022.
LIU X. Gene cloning and functional analysis of spotted and rolled gene *SPRL1* in rice[D]. Chengdu: Sichuan Agriculture University, 2022. (in Chinese)

[18] 吕仁瑶,朱金洁,刘昌林,等.玉米叶肉原生质体瞬时表达系统建立与优化[J].玉米科学,2023,31(1):32-39.
LYU R Y, ZHU J J, LIU C L, et al. Establishment and optimization of a transient expression system for maize mesophyll protoplasts[J]. Journal of Maize Sciences, 2023, 31(1): 32-39. (in Chinese)

[19] YU Y, DUAN X, DING X, et al. A novel AP2/ERF family transcription factor from Glycine soja, GsERF71, is a DNA binding protein that positively regulates alkaline stress tolerance in *Arabidopsis*[J]. Plant Molecular Biology, 2017, 94: 509-530.

[20] HE L, BIAN J, XU J Y, et al. Novel maize nac transcriptional repressor zmnac071 confers enhanced sensitivity to aba and osmotic stress by downregulating stress-responsive genes in *Transgenic Arabidopsis*[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(32): 8905-8918.

[21] SUN M, SHEN Y, CHEN Y, et al. Osa-miR1320 targets the ERF transcription factor OsERF096 to regulate cold tolerance via JA-mediated signaling[J]. Plant Physiology, 2022, 189(4): 2500-2516.

[22] SUN L, LIU L, WANG Y, et al. Integration of metabolomics and transcriptomics for investigating the tolerance of foxtail millet (*Setaria italica*) to atrazine stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 890550.

[23] CUI X, ZHOU D, LIU H, et al. *PvMYB106* increases switchgrass biomass via activating photosystem II subunit protein *PvPsbP* and carbonic anhydrase *PvCA* expression[J]. Industrial Crops and Products, 2024, 216(33): 10-18.

[24] SHEEL S P, PARINITA A, KAPIL G, et al. Molecular characterization of an MYB transcription factor from a succulent halophyte involved in stress tolerance[J]. AoB Plants, 2015(7): 54.

[25] CHEN Y, ZHANG X, WU W, et al. Overexpression of the wounding-responsive gene *AtMYB15* activates the shikimate pathway in *Arabidopsis*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2010, 48(9): 1084-1095.

[26] GUO H, WANG Y, WANG L, et al. Expression of the MYB transcription factor gene BplMYB46 affects abiotic stress tolerance and secondary cell wall deposition in Betula platyphylla[J]. Plant Biotechnology Journal, 2017, 15(1): 107-121.

(责任编辑:王 昱)