

大豆转录因子 *GmMYB46* 调控 植物耐旱性的功能研究

张斌

(湖南科技学院湖南省银杏工程技术研究中心,湖南 永州 425199)

摘要:为解析大豆转录因子 *MYB* 家族成员 *GmMYB46* 基因在干旱胁迫应答中的调节机制,通过荧光定量 PCR 检测其在 PEG 模拟干旱处理的大豆中的表达水平。克隆 *GmMYB46* 基因编码序列构建过表达载体,利用农杆菌介导转化野生型拟南芥,在正常培养和干旱处理条件下观察转基因和野生型 (WT) 拟南芥植株的生长情况,测定叶片电导率、可溶性糖和脯氨酸含量以及抗氧化酶活性,观察对比叶片气孔开度。结果表明:*GmMYB46* 受干旱胁迫诱导在根和叶中的表达量显著上调,最高达 8.9 倍和 16.3 倍。成功获得 *GmMYB46* 基因过表达的拟南芥植株 OE,在培养基和营养土培养模式下 OE 植株耐旱性均明显增强,其长势优于 WT 植株。干旱处理后,OE 植株电导率较 WT 降低 46.1%;可溶性糖和脯氨酸含量均显著高于 WT 植株,分别增加 54.9% 和 225.0%;超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性也明显上升,在根中分别增加 8.8%、14.6% 和 47.0%,叶中则分别增加 11.2%、69.2% 和 21.2%。说明大豆 *GmMYB46* 基因可能与细胞渗透调节、抗氧化酶活性以及气孔开度等生理过程的调节相关。

关键词:大豆;转录因子;*GmMYB46* 基因;耐旱性

中图分类号:S565.1 **文献标志码:**A

Functional study of the soybean transcription factor *GmMYB46* in regulating plant drought tolerance

ZHANG Bin

(Hunan Provincial Engineering Research Center for Ginkgo Biloba, Hunan University of Science
and Engineering, Yongzhou, Hunan 425199, China)

Abstract: To elucidate the functional mechanism of the *GmMYB46* gene, a member of the soybean *MYB* transcription factor family, in response to drought stress, quantitative real-time PCR was used to analyze its expression levels in soybeans subjected to PEG-simulated drought conditions. The coding sequence of the *GmMYB46* gene was cloned to construct an overexpression vector, and the wild *Arabidopsis* was transformed via *Agrobacterium*. Growth patterns of transgenic and wild *Arabidopsis* plants under normal cultivation and drought stress were observed. Leaf electrolyte leakage, soluble sugar, proline content and antioxidant enzyme activity were measured, and stomatal aperture was observed and compared. The results showed that drought stress significantly upregulated *GmMYB46* in roots and leaves, increasing its expression by up to 8.9-fold and 16.3-fold, respectively. *Arabidopsis* plants with overexpression of the *GmMYB46* gene (OE) were successfully obtained, and the drought tolerance of these plants was significantly enhanced under both medium and nutrient soil cultural modes, and its growth was better than that of WT plants. Post drought stress, the electrolyte leakage of OE plants was 46.1% lower than that of WT, the contents of soluble sugar and proline were significantly higher than those of WT, increased by 54.9% and 225.0%, respectively. The activities of superoxide dismutase, peroxidase, and catalase were also significantly increased, increasing by 8.8%, 14.6% and 47.0% in root, and by 11.2%, 69.2% and 21.2% in leaf, respectively. These results indicate that the soybean transcription factor *GmMYB46* enhances plant drought tolerance by increasing soluble

sugar and proline content, activating antioxidant enzymes, maintaining membrane integrity, regulating osmotic pressure, scavenging reactive oxygen species, and reducing water loss.

Keywords: soybean; transcription factor; *GmMYB46* gene; drought tolerance

植物在自然生长过程中会受到多种不利因素的影响,如病虫害、干旱、盐碱和重金属等生物与非生物胁迫。干旱是影响农作物生长最普遍的非生物胁迫,是制约作物产量的关键因素之一^[1]。转录因子在干旱胁迫中占有十分重要的地位,例如 *GRAS*^[2]、*NAC*^[3]、*MYB*^[4]、*WRKY*^[5]、*bHLH*^[6] 和 *bZIP*^[7] 等转录因子家族基因在干旱胁迫中的功能已有大量报道。

MYB 基因家族作为干旱胁迫下最活跃的转录因子家族之一,在植物生长发育中具有多种作用^[8]。*MYB* 家族编码的氨基酸 N 端具有高度保守 DNA 结合域,由 1~4 个不完全串联重复的结构 (R1、R2、R3、R4) 构成,每个重复结构包含 50~53 个保守氨基酸残基^[9]。*MYB* 基因家族基因能够调节细胞壁、根和气孔发育^[8]。拟南芥 *AtMYB46* 和玫瑰 *RrMYB18* 可通过上调细胞壁相关基因的表达来促进细胞壁生物合成^[10]; *AtMYB96* 能响应 ABA 信号的诱导,激活角质层蜡的生物合成^[11]; 苹果 (*Malus × domestica*) 基因 *MdSIMYB1* 能够调节生长素响应基因的表达,促进根系生长^[12]。气孔是植物失水的主要部位,植物对气孔开闭的调节是应对干旱胁迫的策略之一^[4]。有研究显示,拟南芥 *AtMYB60* 能够参与调节保卫细胞的发育和气孔运动,拟南芥 *myb60* 突变体材料在干旱胁迫下气孔开度减小,使 *myb60* 突变体拟南芥植株的耐旱性增强^[13]; 而 *AtMYB61* 基因过表达的拟南芥植株使气孔开度减小,减少蒸腾作用,来增强转基因拟南芥的耐旱性^[14]。研究发现 *MYB* 家族成员 *AtMYB88* 通过负调控与气孔发育相关基因和激活胁迫响应相关基因来增强转基因拟南芥的耐旱性^[15]。*AtMYB124* 与 *AtMYB88* 的功能相似,也能够通过调节气孔的发育来抵御非生物胁迫^[16]。Liu 等^[17] 的研究显示黑麦草 (*Lolium multiflorum*) *LmMYB1* 基因在拟南芥中过表达,通过调控细胞壁的生物合成过程和降低叶片表皮的气孔密度,提高转基因拟南芥植株的耐旱性。Gao 等^[18] 研究显示 *BnMYBL2-1* 基因过表达能提高 ABA 的积累量,导致气孔开度减小,提高甘蓝型油菜的耐旱性。以上研究印证了 *MYB* 家族基因在应对植物干旱胁迫中的重要作用。

大豆是我国重要的油料作物之一,维持大豆高

产稳产对我国粮食安全具有重要作用。大豆 *MYB* 家族有很多基因在非生物胁迫中的功能已被报道。课题组前期研究发现大豆 *GmMYB46* 在盐胁迫下表达上调,*GmMYB46* 能够激活脯氨酸合成关键基因 *P5CS1* 和抗氧化酶编码基因 *SOD*、*POD* 等的表达来增强转基因拟南芥植株的耐盐性^[19],但 *GmMYB46* 在干旱胁迫中的功能未被报道。本研究利用生物信息学分析方法和分子生物学研究手段,获得了 *GmMYB46* 基因过表达的转基因植株,通过对转基因拟南芥的表型鉴定、可溶性糖和脯氨酸含量以及抗氧化酶等生理指标的测定,初步探究了 *GmMYB46* 在干旱胁迫中的功能和生理机制。本研究结果将为进一步探究大豆干旱胁迫应答机制和大豆耐旱性育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 RNA 提取和荧光定量 PCR

以大豆‘中黄 13’品种为试验材料,将大豆种子用无菌水浸种 4 h 后在湿润的滤纸上黑暗条件下萌发 12 h,待胚根长出 1 cm 左右时移至石英砂中,用 50% Hoagland 营养液浇灌培养,置于温度 24℃±1℃,湿度 60%~70%,光周期 16 h 光照/8 h 黑暗的生长室中生长 21 d 后用 20% PEG 进行模拟干旱处理,分别取干旱处理 0、3、6、12、24、48 h 时大豆植株的根和叶,经液氮速冻后,置于-80℃保存。

利用植物 RNA 提取试剂盒(翌圣生物科技股份有限公司,上海)提取大豆根茎和叶的总 RNA,使用 Nanodrop 2000 微量分光光度计 (Thermo Scientific, USA) 测定 RNA 浓度,取 1 μg RNA 反转录为 cDNA 后,进行荧光定量 PCR 分析。*GmUBI3* 和 *AtACTIN2* 基因分别为大豆和拟南芥中的内参基因,用于校正基因表达水平;*GmMYB46* 基因引物 F' 和 R' 用于该基因 CDS 片段的克隆;*Bar* 基因引物用于检测转基因植株中是否成功导入外源片段。反应体系:cDNA 1 μL,正向和反向引物各 0.5 μL,无菌水 8 μL,荧光染料 SYBR 预混液 10 μL。扩增程序:预变性 95℃,3 min;变性 95℃,10 s,退火延伸 60℃,30 s;扩增 40 循环,最后于 65~95℃制备溶解曲线。基于原始数据用 2^{-ΔΔCT} 法计算 *GmMYB46* 基因表达量。本研究所用引物见表 1。

表1 本研究所用引物
Table 1 Primers used in this study

基因名字 Gene name	序列(5'→3') Sequence	退火温度/℃ Annealing temperature	扩增效率/% Amplification efficiency	相关系数 Correlation coefficient
<i>GmUBI3</i>	F: GTGTAATGTGGATGTGTTCCC	55	100.25	0.997
	R: ACACAATTGAGTTCAACACAAACCG	58		
<i>AtACTIN2</i>	F: CAACTATGTTCTCAGGTATTGCAGA	56	99.98	0.999
	R: GTCATGGAAACGATGTCTCTTTAGT	56		
<i>GmMYB46</i>	F: CCATGGACAAGGGTGTGGGA	58	100.41	0.998
	R: TCTTGGGTTGAGAATGCACC	58		
<i>GmMYB46</i>	F': GGATCCATGAGGAAGCCAGAAGCG	63		
	R': ACTAGTGTATGAAAAATCAAGAAATGG	55		
<i>Bar</i>	F: ATGCCAGTTCCTGCTT	58		
	R: ATGAGCCCAG AACGACGC	59		

1.2 基因过表达载体构建及转基因拟南芥筛选

提取大豆叶片的 RNA, 逆转录为 cDNA 后, 以大豆 cDNA 为模板, 扩增 *GmMYB46* 基因的 CDS 片段, 插入 pFGC5941 载体的 35S 启动子下游, 构建 *GmMYB46* 基因的过表达载体。将构建成功的载体导入 GV3101 根癌农杆菌细胞, 浸花法转化拟南芥哥伦比亚生态型 (*Col-0*, WT), 将收获的 T₀ 代种子播种在营养土中, 喷施含 50 mg · L⁻¹ 草铵膦的溶液, 筛选能正常生长的抗性植株。利用 CTAB 法提取抗性植株叶片 DNA, 用 *Bar* 基因引物对进行 PCR 检测抗性植株中是否成功导入外源基因; 同时提取抗性植株的 RNA, 用 *GmMYB46* 的基因表达检测引物检测其在抗性植株中是否表达。选取外源基因高表达的株系筛选至 T₃ 代, 获得纯合材料后用于 *GmMYB46* 基因功能研究。

1.3 转基因植株耐旱性分析

取同时期收获的野生型 WT 和 *GmMYB46* 基因过表达的转基因拟南芥 (OE) 种子用 75% 乙醇表面消毒 10 min, 在超净台中吹干种子, 然后分别均匀地播种于 MS 培养基、含 20% PEG 和 30% PEG 的 MS 培养基中, 在 4℃ 冰箱中低温处理 3 d 后移至生长室垂直培养 7 d, 观察不同材料的长势、测定不同材料的根长。

将拟南芥 WT 和 OE 植株种子, 均匀播种于湿润的营养土上, 4℃ 低温处理 3 d 后转移至植物生长室中, 使用自来水浇灌, 保证每盆每次浇水量相同。正常生长 14 d 后取长势一致的拟南芥进行自然干旱处理, 7 d 后测定不同材料在正常和干旱处理条件下的电导率、可溶性糖和脯氨酸含量, 每种材料取 3 个重复; 然后进行复水处理, 3 d 后观察野生型和过表达株系的表型变化。

1.4 抗氧化酶活性检测

将拟南芥植株 WT 和 OE 正常培养 14 d 后停止浇水, 7 d 后取样测定干旱处理前后不同材料根和

叶中过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性。

CAT 活性的测定根据过氧化氢酶活性检测试剂盒 (Solarbio, Cat#BC0200) 所述方法, 在紫外分光光度计 240 nm 波长下测定 1 min 内吸光值随反应时间的变化率 ΔA_{240} , 根据变化率计算 CAT 的活性: $CAT(U \cdot g^{-1}) = 678\Delta A_{240}/W$, 其中 W 为样品经冷冻干燥后的取样质量 (g)。

POD 活性的测定根据过氧化物酶活性检测试剂盒 (Solarbio, Cat#BC0090) 所述方法, 在可见分光光度计 470 nm 波长下测定 1 min 内吸光值随反应时间的变化率 ΔA_{470} , 根据变化率计算 POD 的活性: $POD(U \cdot g^{-1}) = 7133\Delta A_{470}/W$ 。

SOD 活性的测定根据超氧化物歧化酶活性检测试剂盒 (Solarbio, Cat#BC5165) 所述方法, 在微量分光光度计 450 nm 下测定对照管、空白管 1、空白管 2 和不同拟南芥材料的吸光值 A_{CK0} 、 A_{CK1} 、 A_{CK2} 和 A_{450} , 计算 SOD 活性, $SOD(U \cdot g^{-1}) = 10F \times [1 - (A_{450} - A_{CK0}) / (A_{CK1} - A_{CK2})] / [W \times (A_{450} - A_{CK0}) / (A_{CK1} - A_{CK2})]$, 其中 F 为样品稀释倍数 (g)。

1.5 叶片气孔开度观察测定

撕取正常培养和 PEG 模拟干旱处理前后的 WT 和 *GmMYB46* 基因过表达的转基因拟南芥叶片下表皮, 在光学显微镜下观察拟南芥叶片气孔的形态并拍照。每种材料随机选取 50 个气孔, 将所有气孔调整至同一比例尺下后用 Image J 软件测量每种材料在干旱处理前后的气孔开度 (宽/长), 进行统计分析。

1.6 统计分析

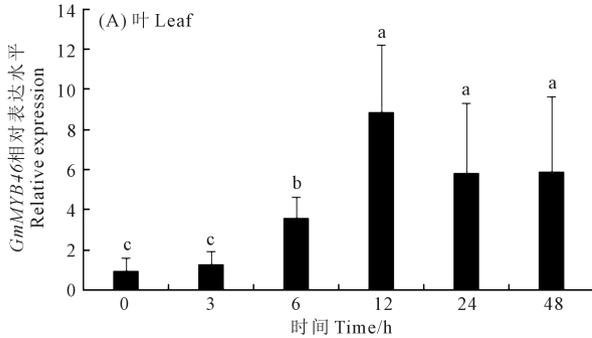
本研究中数据统计分析使用 SPSS 20 软件完成, 数据以平均值 ± 标准误差呈现, 基于 Duncan 检验进行多组数据间的差异显著性分析, 基于

Student's *t*-test 进行两组数据间的差异显著性分析 ($P < 0.05$)。

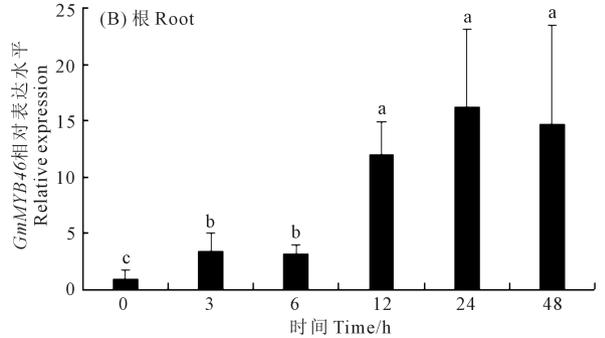
2 结果与分析

2.1 大豆 *GmMYB46* 基因系统进化分析及对非生物胁迫的响应

在 PEG 模拟干旱处理 0、3、6、12、24、48 h 时, 鉴定大豆叶和根中 *GmMYB46* 基因的表达。结果显



示, *GmMYB46* 基因的表达在根和叶中均明显受干旱胁迫的诱导。在叶中, 干旱处理 6 h 时, *GmMYB46* 的表达量显著上调, 在干旱处理 12 h 时表达量最高, 随着时间的推移, 表达量逐渐下降, 但仍高于 0 h 和 3 h 时的表达水平 (图 1A)。在根中, 干旱处理 3 h 时, *GmMYB46* 的表达量显著上调, 在干旱处理 12、24、48 h 时, *GmMYB46* 的表达量均上调了 10 倍以上 (图 1B)。



注: 图中不同字母表示植株相同部位处理间显著差异 ($P < 0.05$), 下同。

Note: Different letters in the figure indicate significant differences between treatments of the same plant part ($P < 0.05$). The same below.

图 1 干旱处理条件下大豆叶和根中 *GmMYB46* 的表达水平

Fig. 1 Expression levels of *GmMYB46* in soybean leaves and roots under drought treatment

2.2 *GmMYB46* 基因过表达拟南芥鉴定

克隆大豆 *GmMYB46* 基因编码序列, 连接至 pF-GC5941 载体, 构建 *GmMYB46* 基因的过表达载体 (图 2A)。浸花法转化拟南芥获得 T_0 代种子后, 播种在营养土中, 待生长出两片子叶时喷施含 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 草铵膦的溶液, 非抗性植株则叶片泛黄, 无法长出真叶; 而抗性植株能够正常生长 (图 2B)。进一步提取抗性植株 DNA, 用 *Bar* 基因引物对其进行 PCR 检测, 野生型 WT 植株中未检测到 *Bar* 基因条带, 抗性植株中能检测到 *Bar* 基因 (图 2C); 同时提取拟南芥 WT 和抗性植株的总 RNA, 检测大豆 *GmMYB46* 基因的表达情况, 以拟南芥自身基因 *AtACTIN2* 为内参基因, 在抗性植株中检测到了 *GmMYB46* 基因的表达, 而 WT 植株中未检测到, 说明成功获得了 *GmMYB46* 过表达植株 (OE) (图 2D)。

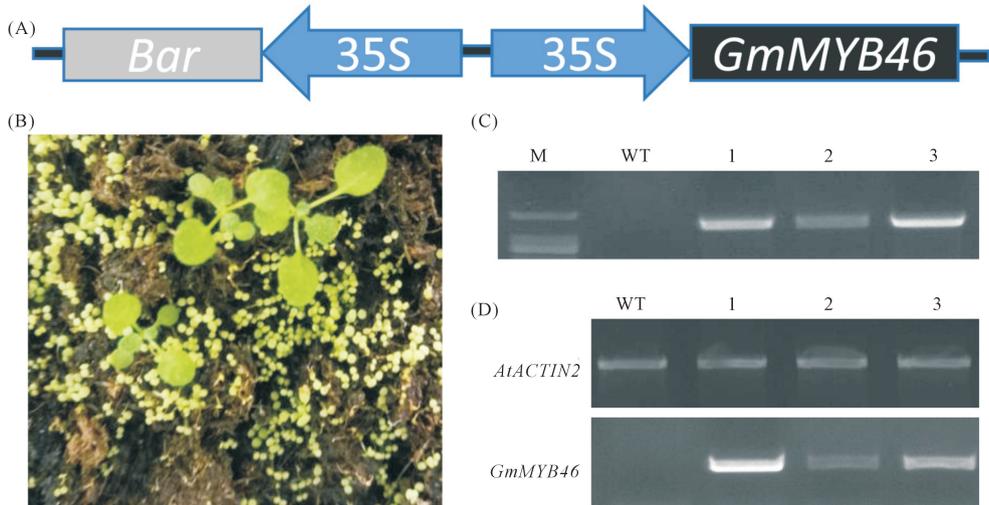
2.3 转基因拟南芥耐旱性鉴定

为了鉴定 *GmMYB46* 基因过表达的转基因拟南芥 (OE) 幼苗的耐旱性, 以野生型 WT 为对照, 在 MS 培养基、含 20%PEG 和 30%PEG 处理的 MS 培养基上垂直培养 7 d, 观察不同浓度 PEG 模拟干旱处理下各材料生长情况。结果显示, 在 MS 培养基 (CK) 生长时, 拟南芥 WT 与 OE 植株的根长无明显差异, 在 20%PEG 和 30%PEG 处理条件下, OE 植株受到的影响较 WT 更小, 根长显著大于 WT (图 3A、B)。

对比拟南芥 WT 和 OE 植株在自然干旱处理和干旱复水后的表型变化, 发现在正常生长条件下, WT 和 OE 的生长表型无明显差别; 自然干旱 14 d 后, WT 植株严重泛黄、干枯, 但 OE 相较于 WT 而言, 植株受到的干旱胁迫相对较轻; 干旱复水 3 d 后, WT 和 OE 的生长均无法恢复至对照水平, 尤其是 WT 植株几乎无法存活, 而 OE 植株大部分都能恢复生长, 证明 OE 植株与 WT 相比, 更具有耐旱性 (图 4A)。进一步测定自然干旱 14 d 后不同材料的相对电导率、可溶性糖和脯氨酸含量, 结果显示干旱处理后 OE 植株中的相对电导率显著低于 WT, 可溶性糖和脯氨酸含量显著高于 WT, 说明 *GmMYB46* 过表达植株可通过降低相对电导率、提高可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质来应对自然干旱造成的胁迫 (图 4B~D)。

2.4 转录因子 *GmMYB46* 激活抗氧化酶活性

测定自然干旱处理的 WT 和 OE 植株根和叶中的抗氧化酶 CAT、POD 和 SOD 活性。结果显示, 干旱处理后, WT 和 OE 植株根中的 CAT、POD 和 SOD 酶活性均显著上升, 但 OE 材料中的升幅显著大于 WT; 在叶中, OE 材料中的 CAT、POD 和 SOD 活性也显著高于 WT, 这些酶活性在 OE 材料中的显著上升说明在干旱胁迫下 *GmMYB46* 能够提高抗氧化酶活性来应对干旱胁迫反应 (图 5A~C)。



注:A;*GmMYB46* 基因过表达载体示意图;B:拟南芥抗性苗筛选;C:DNA 水平鉴定转基因植株,M 代表 DNA marker,WT 代表拟南芥野生型植株,1~3 代表转基因植株;D:不同转基因株系中 *GmMYB46* 基因的表达水平检测,内参基因为 *AtACTIN2*。

Note: A: Schematic diagram of *GmMYB46* gene overexpression vector; B: Screening of *Arabidopsis* resistant seedlings; C: Identification of transgenic plants in DNA levels, M represents DNA marker, WT represents wild *Arabidopsis* plants, 1~3 represents transgenic plants; D: Detection of the expression level of *GmMYB46* in different transgenic lines, *AtACTIN2* as the internal reference gene.

图 2 过表达载体构建及转基因拟南芥筛选鉴定

Fig.2 Construction of overexpression vector and screening and identification of transgenic *Arabidopsis*

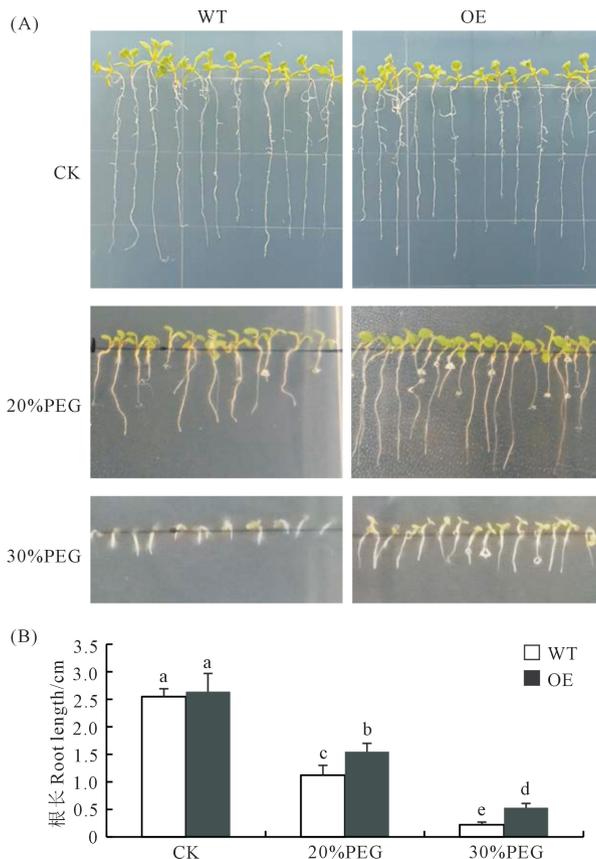


图 3 正常和 PEG 处理条件下拟南芥幼苗根长比较

Fig.3 Comparison of root length of *Arabidopsis* seedlings under normal and PEG treatment conditions

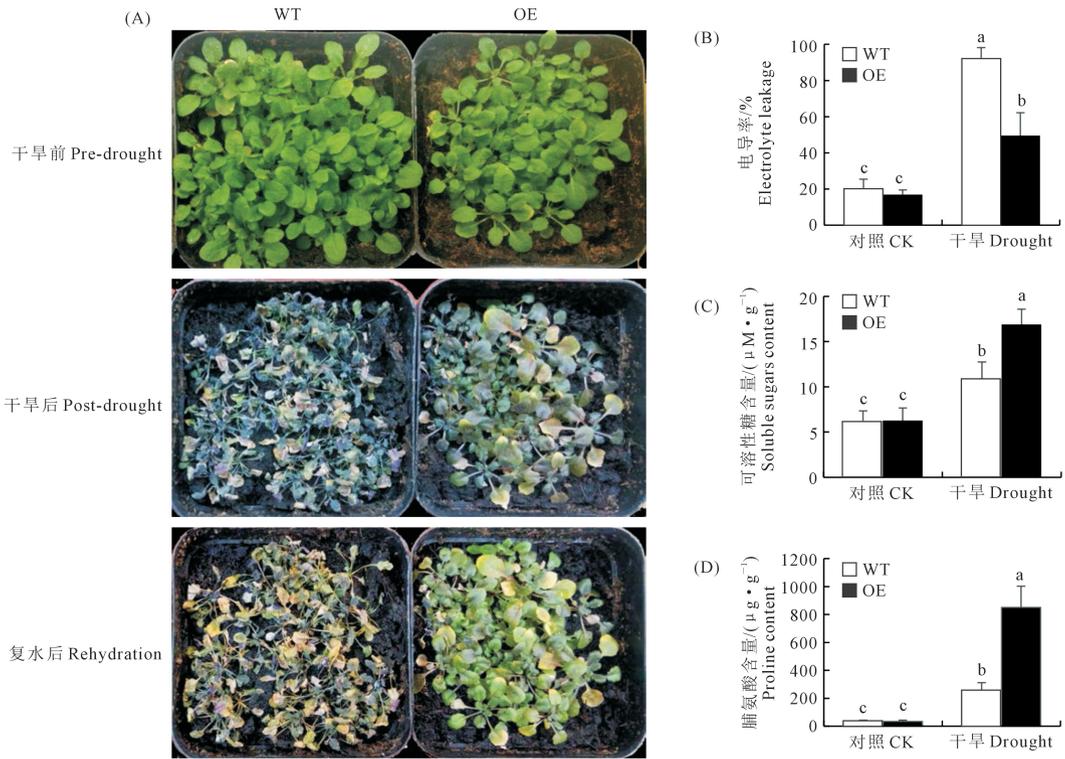


图 4 自然干旱条件下 WT 和 OE 植株的耐旱性比较

Fig.4 Comparison of drought tolerance of WT and OE plants under natural drought conditions

2.5 转录因子 *GmMYB46* 调控气孔开度

为了探究 *GmMYB46* 对气孔开度的影响, 取在模拟干旱处理前后的 WT 和 *GmMYB46* 基因过表达转基因拟南芥叶片下表皮, 在光学显微镜下观察拟南芥叶片气孔形态、拍照并进行气孔开度统计分析。观察分析发现, 干旱处理后, OE 植株的气孔开度显著低于 WT, 这说明干旱胁迫下 *GmMYB46* 能够降低气孔开度, 减少蒸腾作用, 维持植株的正常生长(图 6)。

3 讨论

植物在生长过程中易遭遇不利环境胁迫, 包括盐渍化、极端温度和洪涝干旱等。随着全球气候变暖和社会经济用水量剧增, 缺水干旱极大限制了农业生产, 影响作物产量^[20]。植物可通过多种调控途径响应干旱胁迫, 包括加大根部吸水、减少蒸腾作用失水、激活抗氧化系统, 维持体内渗透压^[18]。在分子调控层面, 转录因子被证明在干旱胁迫应答中发挥重要作用^[8]。*MYB* 转录因子家族是最大的家族之一, 在响应非生物胁迫方面起着重要作用^[15]。前期研究表明, 大豆 *GmMYB46* 参与植物耐盐性调控, 过表达 *GmMYB46* 基因的拟南芥植株耐盐性增强^[19]。本研究发现干旱胁迫下大豆 *GmMYB46* 的表达受诱导上调, 其中在根部更早产生应答, 上调倍数也高于叶片。

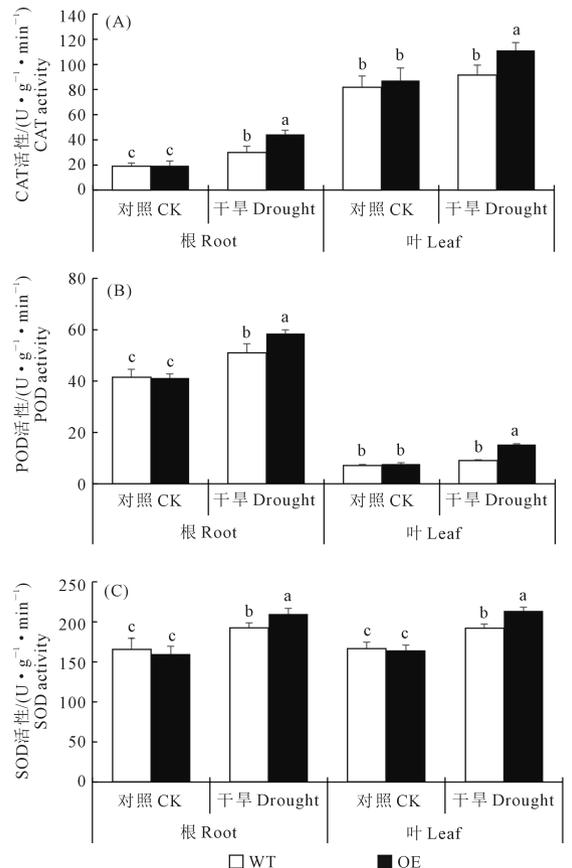


图 5 正常和干旱处理条件下 WT 和 OE 植株根和叶中抗氧化酶活性

Fig.5 Activity of antioxidant enzymes in roots and leaves of WT and OE plants under normal and drought conditions

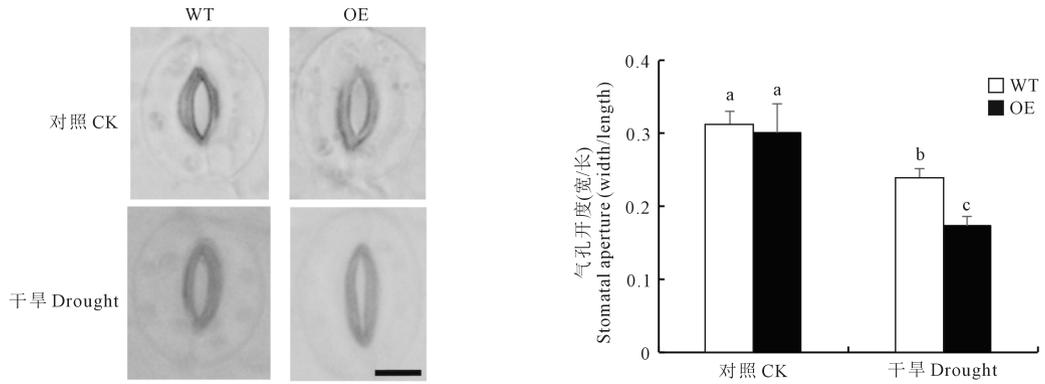


图 6 正常和干旱处理条件下 WT 和 OE 植株叶片气孔开度

Fig.6 Stomatal opening of WT and OE plants under normal and drought conditions

进一步利用 *GmMYB46* 基因过表达的转基因拟南芥 (OE) 进行耐旱性功能验证,发现其在培养基和营养土栽培条件下的耐旱性均较野生型 WT 增强。研究表明,黑麦草 MYB 家族 *LmMYB1* 可通过增加抗氧化酶活性来改善 ROS 清除,并通过降低电导率来改善渗透保护,*LmMYB1* 过表达还导致拟南芥表皮气孔密度降低,减少水分散失^[17]。本研究结果则显示 *GmMYB46* 基因过表达植株在干旱条件下的叶片电导率显著降低。可溶性糖可以参与植物的渗透压调节,其生物合成途径关键基因 *P5CS1* 的过表达有利于增强植物的非生物胁迫耐受性^[21]。可溶性糖通过维持细胞膜完整性、ROS 解毒和调节细胞渗透压增强植物耐逆性^[22]。脯氨酸则是植物重要的渗透调节物质,可通过降低不利环境胁迫下的细胞渗透电位增强细胞吸水量,减轻不利环境的影响。本研究显示,干旱处理后,转基因拟南芥叶中可溶性糖和脯氨酸含量显著增加,这可能是转基因植株耐旱性增强的重要影响因素。植物低浓度 ROS 被认为是植物自我调节所必需的信号分子^[23]。然而,逆境胁迫导致过量的 ROS 积累将超出植物自身调节能力造成损害^[24]。为了应对干旱等胁迫引起的氧化应激,植物自身的抗氧化酶系统会被激活^[25]。本研究发现,干旱胁迫下 OE 植株根和叶中的抗氧化酶 CAT、POD 和 SOD 活性都明显高于野生型植株 WT。此外,植物对气孔的调节使自身更能适应多变的气候和环境,如在干旱条件下减小气孔直径以减少水分散失,提高耐旱性。本研究发现正常培养的拟南芥 WT 和 OE 植株叶片气孔开度无明显差异,但干旱处理后,OE 植株的气孔开度明显小于 WT,说明 *GmMYB46* 基因过表达植株可能通过调节气孔开度减少水分散失以应对干旱胁迫。因此,本研究结果表明大豆 *GmMYB46* 可通过增加可溶性糖含量、脯氨酸含量、激活抗氧化酶等维持细胞膜完整

性、调节渗透压、清除 ROS 以及减少水分流失,进而增强植株对干旱胁迫的耐受性和适应能力。

参考文献:

- [1] DOEDE A L, DEGUZMAN P B. The disappearing lake; a historical analysis of drought and the salton sea in the context of the GeoHealth framework[J]. *GeoHealth*, 2020, 4(9): e2020GH000271.
- [2] 张斌. 大豆 *GmGRAS69* 基因过表达增强拟南芥的耐旱性[J]. *华北农学报*, 2023, 38(3): 18-25.
ZHANG B. Overexpression of soybean *GmGRAS69* gene enhances drought tolerance of transgenic *Arabidopsis*[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2023, 38(3): 18-25.
- [3] MENG X Q, LIU S Y, ZHANG C B, et al. The unique sweet potato NAC transcription factor IbNAC3 modulates combined salt and drought stresses[J]. *Plant Physiology*, 2023, 191(1): 747-771.
- [4] WANG X P, NIU Y L, ZHENG Y. Multiple functions of MYB transcription factors in abiotic stress responses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(11): 6125.
- [5] KHOSO M A, HUSSAIN A, RITONGA F N, et al. WRKY transcription factors (TFs): molecular switches to regulate drought, temperature, and salinity stresses in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1039329.
- [6] GUO F, MENG X Q, HONG H T, et al. Systematic identification and expression analysis of *bHLH* gene family reveal their relevance to abiotic stress response and anthocyanin biosynthesis in sweetpotato[J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 156.
- [7] JOO H, BAEK W, LIM C W, et al. Post-translational modifications of bZIP transcription factors in abscisic acid signaling and drought responses[J]. *Current Genomics*, 2021, 22(1): 4-15.
- [8] BALDONI E, GENGA A, COMINELLI E. Plant MYB transcription factors: their role in drought response mechanisms[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2015, 16(7): 15811-15851.
- [9] YANG J H, ZHANG B H, GU G, et al. Genome-wide identification and expression analysis of the *R2R3-MYB* gene family in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 432.
- [10] SHI J W, ZHANG Q X, YAN X, et al. A conservative pathway for coordination of cell wall biosynthesis and cell cycle progression in plants[J]. *Plant Journal*, 2021, 106(3): 630-648.

(下转第 70 页)