

夏枯草三萜和酚酸类合成相关的 MYB 转录因子的挖掘及分析

朱昀昊^{1,2}, 张梦佳¹, 李璐¹, 赵乐^{1,2}, 董诚明^{1,2*}

1. 河南中医药大学药学院, 河南 郑州 450046

2. 呼吸疾病诊疗与新药研发河南省协同创新中心, 河南 郑州 450046

摘要: 目的 挖掘夏枯草中可能调控三萜和酚酸类产物生物合成的 MYB 转录因子。方法 从夏枯草转录组数据库中筛选 MYB 转录因子, 并对蛋白基序、理化性质、功能注释、系统进化、表达特性等进行分析, 并预测其功能。结果 在夏枯草转录组水平上共鉴定出参与 27 个 MYB 转录因子基因, c32045.graph_c0 可能通过对肉桂酸 4-羟化酶基因表达的抑制作用, 阻碍迷迭香酸的生物合成, 从而作为转录抑制子对酚酸类产物生物合成起负调控作用。c26895.graph_c0 可能通过调节三萜类和迷迭香酸类产物合成过程中的代谢中间产物的流向, 从而阻碍三萜类和酚酸类的生物合成。结论 该研究预测了调控夏枯草三萜类和酚酸类产物生物合成的相关 MYB 转录因子, 也为进一步研究夏枯草 MYB 转录因子在次生代谢产物中的调控功能奠定了基础。

关键词: 夏枯草; MYB 转录因子; 次生代谢; 基因表达; c32045.graph_c0 蛋白

中图分类号: R282.12 **文献标志码:** A **文章编号:** 0253-2670(2019)09-2165-07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2019.09.023

Analysis of MYB transcription factors related to triterpenoids and phenolic acids biosynthesis of *Prunella vulgaris*

ZHU Yun-hao^{1,2}, ZHANG Meng-jia¹, LI Lu¹, ZHAO Le^{1,2}, DONG Cheng-ming^{1,2}

1. School of Pharmacy, Henan University of Traditional Chinese Medicine, Zhengzhou 450046, China

2. Collaborative Innovation Center for Respiratory Disease Diagnosis and Treatment & Chinese Medicine Development of Henan Province, Zhengzhou 450046, China

Abstract: Objective To identify the MYB transcription factors that may regulate the biosynthesis of triterpenoids and phenolic acids in *Prunella vulgaris*. **Methods** MYB transcription factor were identified from the *P. vulgaris* transcriptome database, their motif, physical and chemical properties, functional annotation, family evolution and expression patterns were examined. **Results** A total of 27 MYB transcription factors were identified. c32045.graph_c0 might inhibit the biosynthesis of rosmarinic acid by inhibiting the expression of cinnamic acid 4-hydroxylase gene, thus acting as a transcription suppressor to negatively regulate the biosynthesis of phenolic acids. c26895.graph_c0 might inhibit the biosynthesis of triterpenoids and phenolic acids by regulating the flow of metabolic intermediates in the biosynthesis of triterpenoids and rosmarinic acids. **Conclusion** The candidate MYB transcription factors related to the biosynthesis of triterpenoids and phenolic acids were obtained. It also laid a foundation for the further study of MYB in regulating of secondary metabolites in *P. vulgaris*.

Key words: *Prunella vulgaris* L.; MYB transcription factors; secondary metabolism; gene expression; c32045.graph_c0

转录因子是一群能与基因上游特定序列专一性结合, 通过它们之间以及与其他相关蛋白之间的相互作用, 激活或抑制转录, 从而保证目的基因以特定的强度在特定的时间与空间表达的蛋白质分子。MYB 类转录因子家族含有由若干个包

含 50~53 个氨基酸残基的重复序列构成的 MYB 结构域, 具有高度保守的氨基酸残基和间隔序列^[1]。植物中的 MYB 转录因子, 广泛地参与到植物生长发育的各个领域, 在植物次生代谢产物生物合成过程中发挥重要调节作用^[2]。MYB 转录因子可

收稿日期: 2018-11-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (81603232); 国家重点研发计划 (2017YFC1702800); 河南省重大科技专项 (171100310500); 河南中医药大学博士科研基金 (BSJJ2015-13); 河南省科技攻关项目 (172102310539)

作者简介: 朱昀昊 (1986—), 男, 讲师, 博士, 研究方向为药用植物分子生物学。E-mail: guxinhan123@163.com

*通信作者 董诚明, 男, 教授, 学士, 研究方向为中药材规范化种植。E-mail: dcm371@sohu.com

参与调节次生代谢物生物合成途径中多个相关基因协同表达,从而有效调节次生代谢产物生物合成途径^[3]。现今快速发展的高通量测序和生物信息学为基因的鉴定和功能分析提供新手段和新方法。

夏枯草 *Prunella vulgaris* L. 为唇形科夏枯草属多年生草本植物,是一种传统而常用的中药,常代替茶作为凉茶配料,其干燥果穗有降火功效。夏枯草中含多种三萜类及酚酸类等次生代谢产物,如常见的熊果酸、齐墩果酸、咖啡酸及迷迭香酸等,使其具有降血压、降血糖、调节免疫、保肝以及抗炎、抗菌、抗病毒等作用^[4]。目前关于夏枯草 MYB 转录因子家族基因研究报道比较少,严重影响了夏枯草的次生代谢生物合成的研究,因此有必要对夏枯草 MYB 转录因子家族进行分析和鉴定。本研究基于高通量测序方法构建的转录组数据库,利用生物信息学手段对夏枯草 MYB 转录因子进行系统的分析,为进一步探究夏枯草 MYB 转录因子家族基因的功能奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

本研究所用夏枯草采自河南省确山县夏枯草 GAP 种植基地,并经河南中医药大学董诚明教授鉴定为唇形科植物夏枯草 *Prunella vulgaris* L.。本实验夏枯草 MYB 转录因子来自于实验室所构建的转录组数据库。拟南芥 MYB 转录因子家族氨基酸序列下载于拟南芥信息资源 (PlantTFDB) 数据库 (<http://plantfdb.cbi.pku.edu.cn/>)。

1.2 夏枯草 MYB 转录本筛选

高通量测序由北京百迈客生物科技有限公司完成,拼接组装后获得夏枯草转录组,筛选后获 59 条 MYB 基因序列,采用基因 ID 搜索获取氨基酸序列,使用 ORF Finder 在线软件分析预测开放阅读框 (ORF),获得具有全长氨基酸序列的夏枯草 MYB 转录因子家族蛋白基因序列。

1.3 夏枯草 MYB 转录因子蛋白基序分析鉴定

运用 The MEME Suite 4.12.0 (<http://meme-suite.org/>) 程序分析夏枯草 MYB 家族蛋白的基序,设定基序宽度最小值为 6、最大值为 50,基序数量为 10,其余参数为默认值。应用结构域在线分析软件 SMART (<http://smart.embl.de/>) 对保守结构域进行分析。

1.4 夏枯草 MYB 转录因子蛋白的结构分析

选择具有全长氨基酸序列的夏枯草 MYB 转录

因子家族蛋白,利用在线工具 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>) 对一级蛋白进行理化性质分析。利用在线软件 SOPMA (https://npsaprabhi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html) 对蛋白二级结构特征进行预测。

1.5 夏枯草 MYB 转录因子的 GO 注释分析

使用 BLAST2GO 软件对筛选获得的夏枯草 MYB 转录因子进行功能注释分析。

1.6 夏枯草 MYB 转录因子与拟南芥 MYB 转录因子构建系统进化树

拟南芥 MYB 转录因子的蛋白序列从 PlantTFDB 数据库中下载,完整的氨基酸序列用于进化分析。利用 MEGA 5.1 软件内置的 Clustal W 程序对夏枯草 MYB 家族蛋白的氨基酸序列和下载的拟南芥所有 MYB 转录因子的蛋白序列进行比对分析,将比对结果采用邻接法构建系统发育树,并进行自举评估,重复次数为 1 000 次,其他参数使用默认值。

1.7 夏枯草次生代谢相关 MYB 转录因子功能分析

通过夏枯草 MYB 转录因子与拟南芥所有 MYB 转录因子构建的系统进化树,筛选获得与各个夏枯草 MYB 转录因子相似性最高的拟南芥 MYB 转录因子,然后通过检索文献预测 MYB 转录因子的分子功能。

1.8 夏枯草 MYB 转录因子表达分析

基于转录组数据,获取夏枯草 MYB 转录因子在果穗、叶、茎组织表达量,采用 MEGA 软件对 27 个 MYB 转录因子在各组织表达数据进行分层聚类分析。

2 结果与分析

2.1 夏枯草 MYB 家族成员的获得

从夏枯草转录组数据库中共筛选出 59 条 MYB 基因序列,片段大小为 246~5 133 bp。通过 ORF 预测全长氨基酸序列,发现 27 条序列具有完整的 ORF,片段最短的为 510 bp (c31075.graph_c0),编码的 169 个氨基酸,片段最长的为 5 133 bp (c37346.graph_c0),编码 1 710 个氨基酸。片段平均长度为 981 bp。

2.2 夏枯草 MYB 转录因子基序分析

通过 MEME 软件分析了 27 个夏枯草 MYB 转录因子家族的 10 个基序 (图 1),发现 27 个蛋白均具有基序 2,除 c31075.graph_c0、c31792.graph_c0、c33855.graph_c0、c41049.graph_c0 外,其他均具有

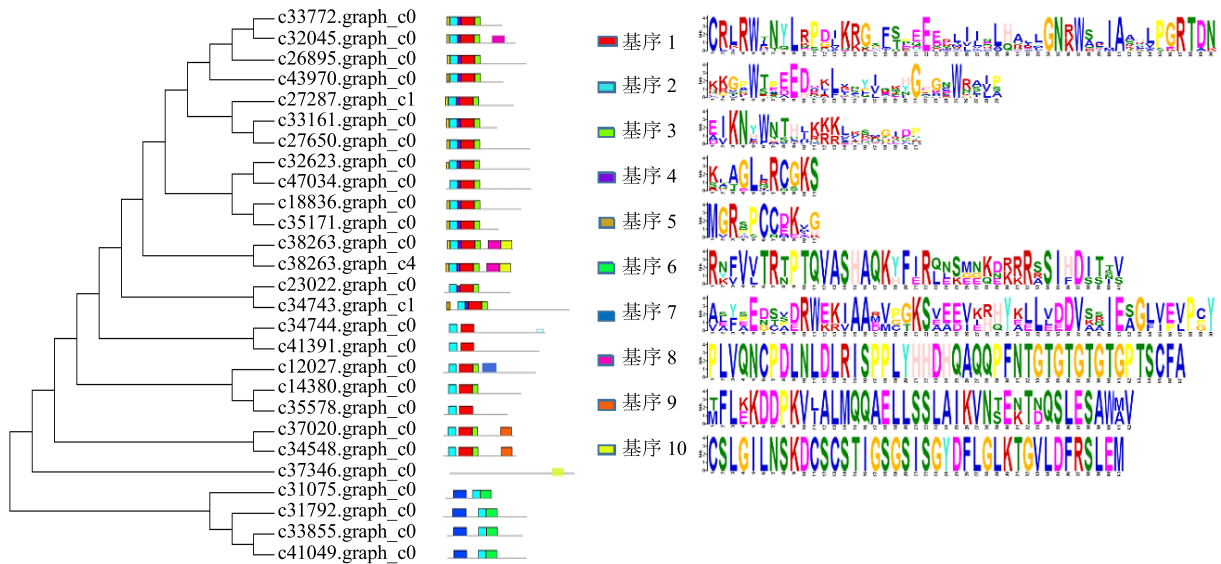


图 1 夏枯草 MYB 转录因子基序分析

Fig. 1 Motifs analysis of *P. vulgaris* MYB transcription factors

基序 1。进一步分析保守的 motif 序列特征发现，基序 1 为典型的 R2R3 保守结构域基序，基序 2 为一段保守的 MYB 结构域。基序 1 存在于所有 R2R3-MYB，基序 2 存在于所有具有全长的 MYB 家族蛋白。说明除 c31075.graph_c0、c31792.graph_c0、c33855.graph_c0、c41049.graph_c0 编码蛋白外其余 23 个蛋白均为 R2R3-MYB 家族蛋白。

2.3 夏枯草 MYB 家族蛋白理化性质分析

夏枯草 MYB 家族一级蛋白的理化性质分析结果 (表 1) 表明，27 个 MYB 家族蛋白的平均相对分子质量为 36 470，最小值为 c31075.graph_c0 编码蛋白的 19 470.65，最大值为 c37346.graph_c0 编码蛋白的 187 738.19。等电点 (pI) 平均值为 7.79，最小值为 c12027.graph_c0 编码蛋白的 5.05，最大值为 c33161.graph_c0 编码蛋白的 9.95，其中有 7 个 MYB 家族蛋白 pI 小于 7 (偏酸性)，17 个蛋白 pI 大于 7 (偏碱性)，说明大多数夏枯草 MYB 家族蛋白表现为偏碱性。MYB 家族蛋白的平均疏水性值均较均小于 0，说明 27 个夏枯草 MYB 家族蛋白均属于疏水蛋白。MYB 家族蛋白二级结构特征预测结果显示，27 个夏枯草 MYB 蛋白均具有 α 螺旋、无规卷曲、延伸链和 β 转角 4 种构型，主要由 α 螺旋和无规卷曲构成 (所占比平均值分别为 35%和 53%) 延伸链和 β 转角所占比例较小 (所占比平均值分别为 7.8%和 4.9%)，c23022.graph_c0、c33161.graph_c0、c34744.graph_c0、c41391.graph_c0 4 个基因编码蛋

白 α 螺旋所占比例最大，其余 23 个 MYB 蛋白均表现为无规卷曲所占最大比例。

2.4 夏枯草 MYB 转录因子的 GO 注释分析

GO 注释分析表明，夏枯草 27 条 MYB 转录因子序列中分别有 17 条、23 条和 15 条被注释到生物过程、分子功能和细胞组分，所有的序列被进一步富集为 21 个功能类别，其中细胞过程 (17 个)、发育过程 (16 个)、代谢过程 (15 个)、生物调节 (14 个)、生物过程调节 (14 个)、结合活性 (23 个)、转录调节活性 (12 个)、细胞部分 (15 个)、细胞器 (15 个)、细胞 (15 个) 等功能组中包含的序列较多，生物过程的正调节 (3 个)、生殖过程 (2 个)、细胞成分组织或生物发生 (2 个)、生物过程的负调节 (2 个)、增长 (2 个)、信号 (1 个)、细胞增殖 (1 个)、薄膜 (1 个) 等功能组中包含的序列较少。其中生物过程主要富集在细胞过程，分子功能集中富集在结合调控上，细胞组分主要富集在细胞部分。综上，夏枯草 MYB 转录因子通过结合到 DNA 区域发挥相应的调控功能，主要涉及植物的细胞过程、发育过程和物质代谢等过程 (图 2)。

2.5 夏枯草 MYB 蛋白进化分析

为了研究夏枯草 MYB 蛋白的进化关系并预测其功能，从 PlantTFDB 数据库中下载拟南芥所有 168 个 MYB 家族蛋白氨基酸序列^[5]，采用软件 MEGA5.1 构建夏枯草 MYB 家族蛋白和拟南芥 MYB

表 1 MYB 家族蛋白理化性质
Table 1 Physicochemical properties of MYB family proteins

GeneID	长度/bp	氨基酸数目	相对分子质量	pI	平均疏水性	α螺旋/%	延伸链/%	β转角/%	无规卷曲/%
c33772.graph_c0	606	201	23 034.13	8.89	-0.710	30.85	6.97	6.47	55.72
c43970.graph_c0	615	204	23 516.60	9.65	-0.918	31.37	10.29	6.86	51.47
c32045.graph_c0	768	255	28 337.29	9.15	-0.619	32.94	10.20	6.67	50.20
c37020.graph_c0	795	264	29 713.84	9.48	-0.631	40.15	11.74	6.06	42.05
c38263.graph_c0	723	240	26 447.05	9.08	-0.467	33.33	9.17	5.83	51.67
c27287.graph_c1	756	251	28 949.49	5.63	-0.827	30.68	1.59	4.38	63.35
c23022.graph_c0	732	243	28 575.11	8.63	-0.926	47.74	6.58	7.41	38.27
c33161.graph_c0	558	185	20 895.98	9.95	-0.730	49.19	3.24	4.86	42.70
c32623.graph_c0	927	308	35 267.31	5.49	-0.687	40.26	2.27	4.87	52.60
c47034.graph_c0	942	313	34 750.10	7.28	-0.412	31.95	6.39	4.15	57.51
c14380.graph_c0	807	268	31 114.66	6.84	-0.988	42.16	7.09	5.60	45.15
c38263.graph_c4	723	240	26 447.05	9.08	-0.467	32.92	9.17	5.83	52.08
c12027.graph_c0	1 104	367	39 173.74	5.05	-0.370	31.06	5.45	4.90	58.58
c26895.graph_c0	879	292	32 972.77	5.14	-0.877	35.62	8.90	5.14	50.34
c35578.graph_c0	699	232	25 933.78	9.82	-0.817	26.72	11.64	3.02	58.62
c34548.graph_c0	825	274	31 035.42	9.29	-0.556	40.88	9.85	6.20	43.07
c34743.graph_c1	1 350	449	49 314.96	6.43	-0.605	21.16	3.56	2.90	72.38
c27650.graph_c0	921	306	33 750.30	6.30	-0.445	42.48	1.96	5.23	50.33
c18836.graph_c0	819	272	31 439.37	5.37	-0.805	30.88	6.62	3.68	58.82
c31075.graph_c0	510	169	19 470.65	5.90	-0.943	34.91	11.83	5.33	47.93
c31792.graph_c0	930	309	34 806.93	7.89	-0.805	22.01	14.56	2.91	60.52
c33855.graph_c0	834	277	29 746.22	8.45	-0.606	19.49	12.64	3.61	64.26
c34744.graph_c0	1 071	356	40 650.39	8.93	-0.801	56.46	6.74	5.06	31.74
c35171.graph_c0	576	191	21 536.48	8.93	-0.914	32.98	8.90	4.19	53.93
c41049.graph_c0	876	291	31 328.98	8.41	-0.626	18.56	9.62	2.06	69.76
c41391.graph_c0	1 008	335	38 743.21	9.25	-0.864	56.72	3.58	5.37	34.33
c37346.graph_c0	5 133	1 710	187 738.19	5.91	-0.732	25.20	9.36	2.40	63.04

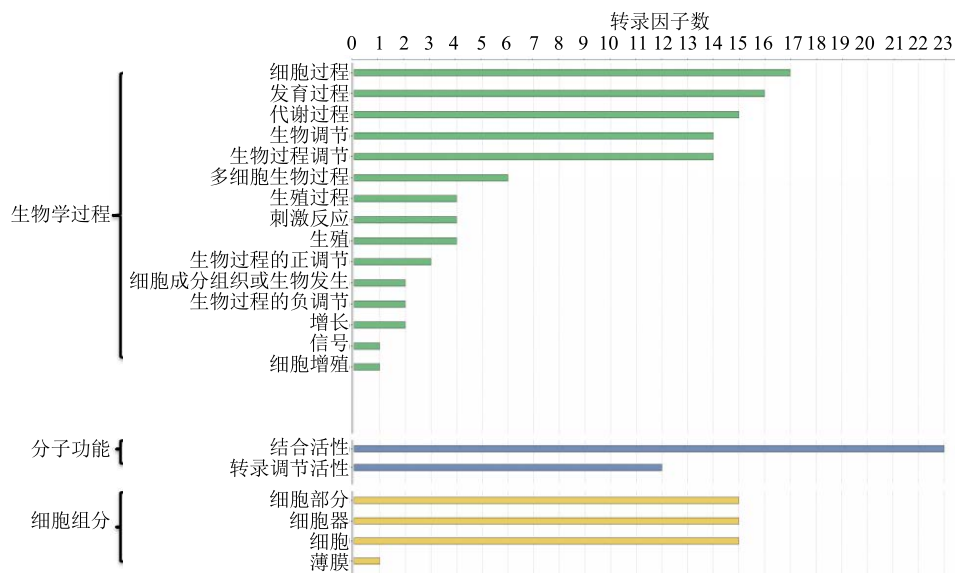


图 2 夏枯草转录因子功能注释

Fig. 2 Function annotation of *P. vulgaris* MYB transcription factors

家族蛋白进化树。由图 3 可以看出, 夏枯草 MYB 家族蛋白与拟南芥 MYB 家族蛋白可聚类分为 18 个亚组, 大部分夏枯草 MYB 家族蛋白与拟南芥的 MYB 蛋白聚集在不同亚组, 且比较分散, 说明夏枯草 MYB 家族蛋白与拟南芥 MYB 蛋白具有比较高的保守性。与拟南芥相同亚组的夏枯草 MYB 蛋白具有与拟南芥 MYB 蛋白相似的功能, 模式植物拟南芥 R2R3-MYB 家族蛋白中第 S3、S4、S5、S6、S7、S12 亚族参与调控拟南芥的次生代谢产物生物合成过程^[6] (S3 亚族编码基因包括 AT1G79180.1、AT1G16490.1; S4 亚族编码基因包括

AT4G38620.1、AT4G34990.1、AT2G16720.1、AT1G22640.1; S5 亚族包括 AT5G35550.1; S6 亚族编码基因包括 AT1G66370.1、AT1G66380.1、AT1G66390.1、AT1G56650.1; S7 亚族编码基因包括 AT5G49330.1、AT2G47460.1、AT3G62610.1; S12 亚族编码基因包括 AT5G60890.1、AT1G74080.1、AT1G18570.1、AT5G61420.2、AT5G07700.1), 故与 S3、S4、S5、S6、S7、S12 同一亚组的 c33161.graph_c0、c27287.graph_c1、c26895.graph_c0、c33772.graph_c0、c32045.graph_c0 编码的夏枯草 MYB 蛋白也可能参与调控夏枯草的次生代谢过程。

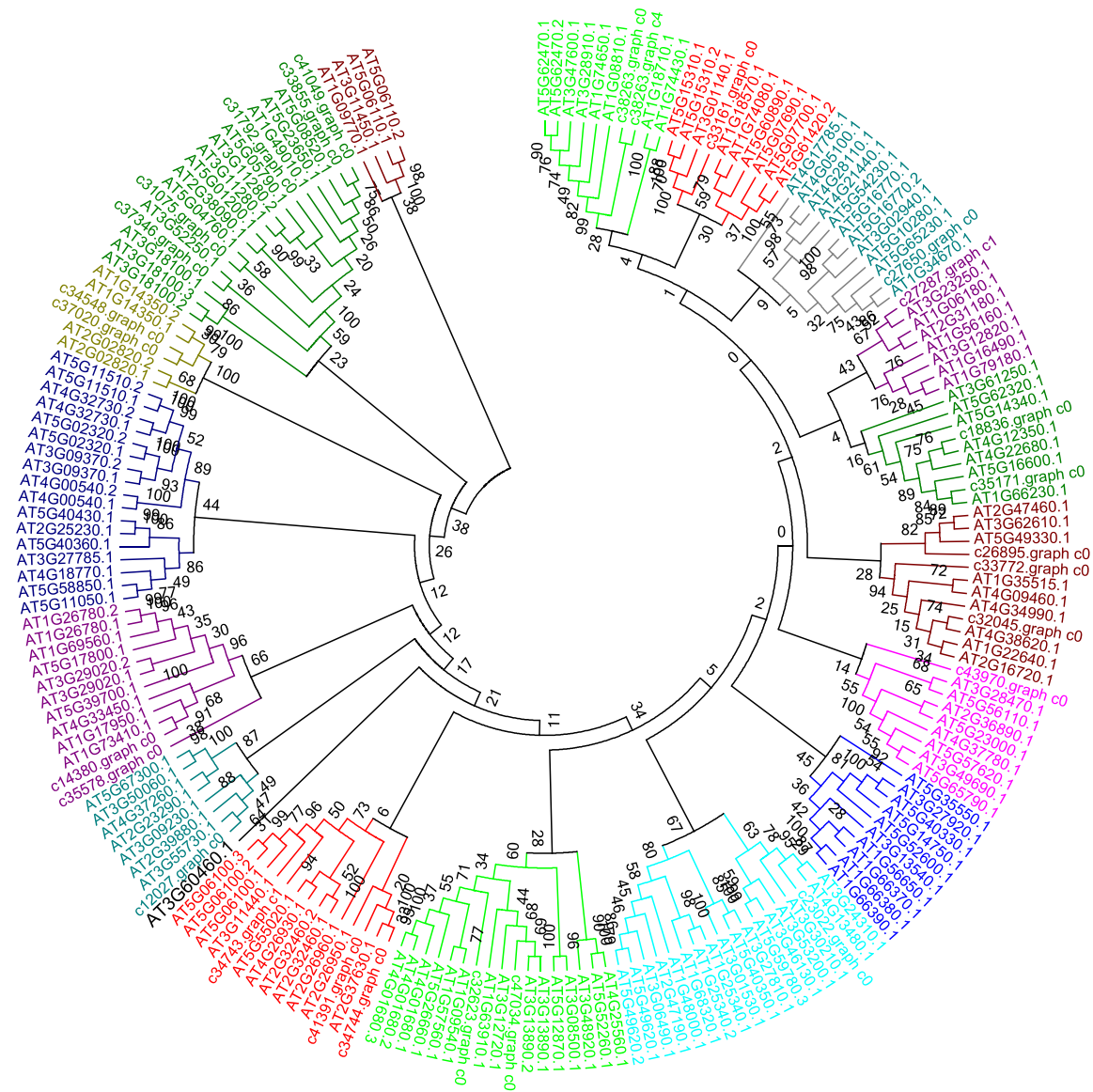


图 3 夏枯草 MYB 家族蛋白与拟南芥 MYB 家族蛋白进化树

Fig. 3 Phylogenetic analysis of MYB protein in *P. vulgaris* and *Arabidopsis thaliana*

2.6 夏枯草次生代谢相关 MYB 转录因子功能分析

通过构建夏枯草 MYB 转录因子与拟南芥所有 MYB 转录因子系统进化树，筛选与它们同源性较高的拟南芥 MYB 转录因子，然后通过检索文献分析 MYB 转录因子的分子功能。由表 2 可知，MYB 转录因子基因 c26895.graph_c0 编码蛋白同源性较高的拟南芥转录因子 ATMYB111、ATMYB11、AtMYB12 可以正向调节参与黄酮醇

生物合成的生物合成基因的表达，还可以增强植物非生物胁迫耐受性，推测夏枯草转录因子基因 c26895.graph_c0 可能能够调节黄酮醇的生物合成；MYB 转录因子基因 c32045.graph_c0 编码蛋白同源性较高的拟南芥转录因子 ATMYB4、ATMYB3、ATMYB7 具有负调节 C4H 的转录并调节芥子酸酯生物合成的功能，推测夏枯草 MYB 转录因子可能具有抑制 C4H 的转录表达的功能。

表 2 夏枯草 MYB 转录因子同源性较高拟南芥 MYB 蛋白功能

Table 2 MYB protein function of *Arabidopsis thaliana* with high homology in *P. vulgaris* MYB transcription factors

夏枯草 MYB 转录子基因 ID	同源拟南芥 MYB 转录子基因 ID	同源拟南芥 MYB 蛋白	蛋白功能
c33161.graph_c0	AT5G15310.1	ATMYB16	转录因子 MYB16、MYB106 调节表皮细胞形态，也调节促进角质层发育，AtMYB106 似乎在拟南芥中充当细胞生长抑制剂 ^[7]
	AT5G15310.2	ATMYB16	
	AT3G01140.1	ATMYB106	
c26895.graph_c0	AT5G49330.1	ATMYB111	AtMYB12 在拟南芥中调节类黄酮积累和非生物胁迫耐受性 ^[8] ，AtMYB11、AtMYB111 和 AtMYB12 可以正向调节参与黄酮醇生物合成的生物合成基因的表达 ^[9]
	AT3G62610.1	ATMYB11	
	AT2G47460.1	AtMYB12	
c33772.graph_c0	AT1G35515.1	ATMYB8	冷胁迫、渗透胁迫和盐胁迫抗性 ^[10]
	AT4G09460.1	ATMYB6	
	AT4G34990.1	AtMYB32	
c32045.graph_c0	AT4G38620.1	ATMYB4	转录抑制因子 MYB4 负调节肉桂酸 4-羟化酶 (C4H) 的转录并调节芥子酸酯的合成 ^[11] ，ATMYB3 抑制 C4H 基因表达 ^[12] ，ATMYB7 在种子发芽中起着关键作用 ^[12]
	AT1G22640.1	ATMYB3	
	AT2G16720.1	ATMYB7	

2.7 夏枯草 MYB 转录因子基因表达分析

基于夏枯草转录组数据，获得夏枯草 MYB 转录因子在果穗、叶、茎各个组织基因表达量，并绘制热图。图 4 表明 MYB 转录因子在组织表达模式上存在差异，大多数成员在果穗、叶和茎组织中均有表达，表达模式呈现多样化。夏枯草 MYB 转录因子各组织表达量聚类为 3 大类（包括 7 个小类），其中有 4 个 MYB 转录因子基因在叶中表达上调，15 个 MYB 转录因子基因在茎中表达上调，8 个 MYB 转录因子基因在果穗中表达上调，而夏枯草三萜类与酚酸类次生代谢产物主要在果穗积累，其药用部位也为果穗^[13]。夏枯草 MYB 转录因子 c26895.graph_c0、c32045.graph_c0 基因均在茎中表达量上调，在果穗中表达量下调，根据表达模式分析：夏枯草 MYB 转录因子 c26895.graph_c0、c32045.graph_c0 负向调节三萜类与酚酸类的生物合成。这也与功能预测一致。

3 讨论

夏枯草作为一种传统而常用的中药，其在临床

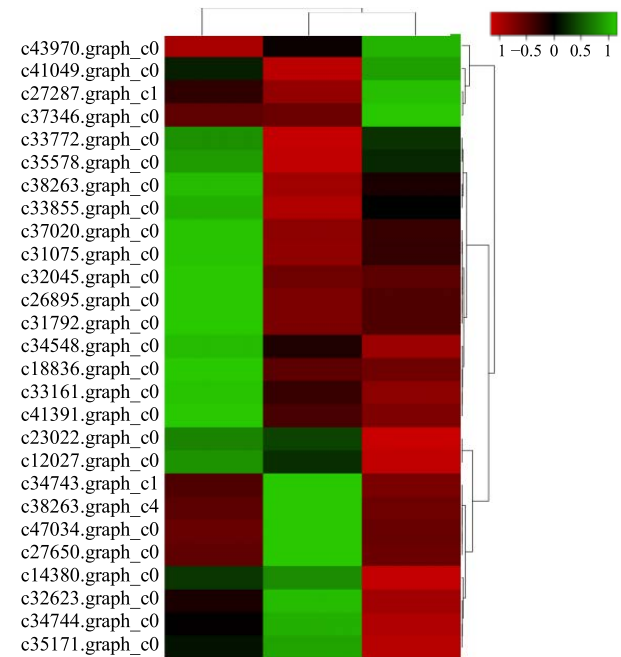


图 4 夏枯草 MYB 转录因子基因表达热图

Fig. 4 Gene expression heatmap of *P. vulgaris* MYB transcription factors

及中成药中应用的不断扩大,化学成分、药理作用等方面的研究也不断深入,但其分子遗传和基因组方面的研究还未见报道,严重影响了夏枯草的次生代谢生物合成的研究,限制了夏枯草的进一步开发利用,本研究是基于前期获得的夏枯草转录组数据库基础上,对夏枯草次生代谢生物合成相关转录因子基因进行挖掘及分析,对后续明晰了夏枯草生物三萜类和酚酸类合成的分子途径奠定了基础。

萜类次生代谢产物的生物合成有 2 条途径: 甲羟戊酸 (MVA) 途径和 2-C-甲基-D-赤藓糖醇-4-磷酸盐 (MEP) 途径, 三萜类物质 (齐墩果酸和熊果酸) 主要是以 MVA 途径合成的, MVA 途径的起始底物为乙酰辅酶 A^[14]; 迷迭香酸为其他更为复杂的酚酸类化合物的代谢前体, 迷迭香酸的生物合成有 2 条支路途径: 苯丙氨酸途径和酪氨酸途径。苯丙氨酸生成肉桂酸, 肉桂酸在 C4H 和 4-香豆素 CoA 连接酶 (4CL) 的催化下生成苯丙氨酸支路途径的产物 4-香豆酰 CoA。酪氨酸生成 4-羟基苯乳酸。4-羟基苯乳酸与 4-香豆酰 CoA 生成 2-氧-(4-香豆酰)-3-(4-羟基苯)-乳酸, 最后由细胞色素 P450 催化生成迷迭香酸^[15]。黄酮醇生物合成是类黄酮化合物合成途径的一个分支, 植物类黄酮的生物合成需要 2 种起始底物: 苯丙烷类代谢途径生成的 4-香豆酰 CoA 和三羧酸循环生成的丙二酰辅酶 A^[16]。夏枯草转录因子 c32045.graph_c0 可能通过对迷迭香酸合成过程相关酶 C4H 基因表达的抑制作用, 阻碍迷迭香酸的生物合成, 从而作为转录抑制子对酚酸类生物合成起负调控作用。夏枯草 MYB 转录因子基因 c26895.graph_c0 编码蛋白可能通过促进黄酮醇的生物合成, 使三萜类生物合成起始底物乙酰辅酶 A (乙酰辅酶 A 羧化为丙二酰辅酶 A) 和迷迭香酸类合成过程中的代谢中间产物 4-香豆酰 CoA 流向黄酮醇合成途径, 从而阻碍三萜类和酚酸类的生物合成。

参与调控夏枯草三萜类及酚酸类转录因子数目众多, 本研究仅从相关性分析、功能预测方式初步筛选出 4 个可能的 MYB 负调控转录因子, 并初步分析了 c32045.graph_c0 和 c26895.graph_c0 2 个 MYB 转录因子作用方式, 其具体的功能仍需后续实验进一步验证。

参考文献

[1] 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.

- [2] Martin C, Paz-Ares J. MYB transcription factors in plants [J]. *Trends Genet*, 1997, 13(2): 67-73.
- [3] Vom Endt D, Kijne J W, Memelink J. Transcription factors controlling plant secondary metabolism: What regulates the regulators? [J]. *Phytochemistry*, 2002, 61(2): 107-114.
- [4] 柏玉冰, 李春, 周亚敏, 等. 夏枯草的化学成分及其三萜成分的抗肿瘤活性研究 [J]. 中草药, 2015, 46(24): 3623-3629.
- [5] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Trends Plant Sci*, 2010, 15(10): 573-581.
- [6] 冯盼盼, 陈鹏, 洪文杰, 等. 拟南芥 MYB 转录因子家族研究进展 [J]. 生命科学研究, 2016, 20(6): 555-560.
- [7] Jakoby M J, Falkenhan D, Mader M T, et al. Transcriptional profiling of mature *Arabidopsis* trichomes reveals that NOECK encodes the MIXTA-like transcriptional regulator MYB106 [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(3): 1583-1602.
- [8] 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.
- [9] Stracke R, Jahns O, Keck M, et al. Analysis of production of flavonol glycosides-dependent flavonol glycoside accumulation in *Arabidopsis thaliana* plants reveals MYB11-, MYB12- and MYB111-independent flavonol glycoside accumulation [J]. *New Phytol*, 2010, 188(4): 985-1000.
- [10] Zhu J, Verslues P E, Zheng X, et al. HOS10 encodes an R2R3-type MYB transcription factor essential for cold acclimation in plants [J]. *Proceed Nat Acad Sci*, 2005, 102(28): 9966-9971.
- [11] Zhao J, Zhang W, Zhao Y, et al. SAD2, an importin β -like protein, is required for UV-B response in *Arabidopsis* by mediating MYB4 nuclear trafficking [J]. *Plant Cell*, 2007, 19(11): 3805-3818.
- [12] Zhao L, Gao L, Wang H, et al. The R2R3-MYB, bHLH, WD40, and related transcription factors in flavonoid biosynthesis [J]. *Funct Integr Genom*, 2013, 13(1): 75-98.
- [13] 王玉霞, 尹金宝, 郭巧生, 等. 夏枯草不同部位活性成分含量动态研究 [J]. 中国中药杂志, 2011, 36(6): 741-747.
- [14] 梁宗锁, 方誉民, 杨东风. 植物萜类化合物生物合成与调控及其代谢工程研究进展 [J]. 浙江理工大学学报: 自然科学版, 2017, 37(2): 255-264.
- [15] 曾慧婷, 宿树兰, 朱悦, 等. 丹参酚酸类成分生物合成途径及调控机制研究进展 [J]. 中草药, 2016, 47(18): 3324-3331.
- [16] 曹运琳, 邢梦云, 徐昌杰, 等. 植物黄酮醇生物合成及其调控研究进展 [J]. 园艺学报, 2018, 45(1): 177-192.