

苹果 *MdMYB2* 基因对非生物胁迫的响应

杨钰莹, 任怡然, 郑朋飞, 由春香, 王小非*, 郝玉金*

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东果蔬优质高效生产协同创新中心, 山东泰安 271018)

摘要: 为阐明苹果 (*Malus × domestica*) R2R3-MYB 转录因子基因 *MdMYB2* 在非生物胁迫条件下的生物学功能, 对 *MdMYB2* 的启动子序列进行分析, 发现其含有非生物胁迫相关顺式作用元件, 且 *MdMYB2* 的表达量受外源 ABA、聚乙二醇 (PEG) 和 4 °C 低温的诱导。在不同处理对 *MdMYB2* 过表达拟南芥植株和 *MdMYB2* 过表达苹果愈伤组织的试验中发现, 外源 ABA 处理抑制了 *MdMYB2* 转基因拟南芥种子的萌发, 且转基因幼苗提高了对 ABA 的敏感性、耐旱性和抗冷性。同时, 过表达 *MdMYB2* 的苹果愈伤组织也表现出对 ABA 敏感、耐旱和抗冷的表型。以上结果说明 *MdMYB2* 在植物的逆境胁迫响应中发挥重要作用。

关键词: 苹果; *MdMYB2*; ABA; 干旱; 低温

中图分类号: S 661.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2020) 04-0613-10

Investigation on *MdMYB2* from Apple in Response to Abiotic Stress

YANG Yuying, REN Yiran, ZHENG Pengfei, YOU Chunxiang, WANG Xiaofei*, and HAO Yujin*

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Collaborative Innovation Center for Fruit and Vegetable Production with High Quality and Efficiency, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: In order to elucidate the biological function of the R2R3-MYB transcription factor gene *MdMYB2* of apple (*Malus × domestica*) under abiotic stress conditions, the promoter sequence of *MdMYB2* was analyzed. It was found that the promoter sequence of *MdMYB2* contained abscisic acid (ABA), defense, stress, and low-temperature related *cis*-acting elements, and the expression of *MdMYB2* was regulated by exogenous ABA, polyethyleneglycol (PEG), and 4 °C treatments. For the *MdMYB2-OE Arabidopsis* plants and *MdMYB2-OE* apple calli, it was found that the application of ABA severely inhibited the germination of *MdMYB2-OE Arabidopsis*, while increased its ABA sensitivity, drought and cold tolerance. At the same time, *MdMYB2-OE* apple calli also showed sensitivity to exogenous ABA, as well as drought and cold tolerance. Overall, the above results indicated that *MdMYB2* played an important role in the abiotic stress response of plants.

Keywords: apple; *MdMYB2*; ABA; drought; low temperature

收稿日期: 2019-10-30; **修回日期:** 2019-12-09

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2018YFD1000200); 国家自然科学基金项目 (31430074); 山东省现代农业产业技术体系项目 (SDAIT-06-03); 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目 (CARS-27)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: haoyujin@sdau.edu.cn, xfwang1004@163.com)

非生物胁迫是抑制植物生长发育和制约生产力的重要因素。一般来说,植物对非生物胁迫的耐受性是由多种信号转导和基因表达调控介导的(Shinozaki & Yamaguchi-Shinozaki, 2007; Nakashima et al., 2009)。与功能蛋白相比,转录因子总是作用于信号转导和基因调控网络的上游位置,可以控制广泛的下游基因,因此,转录因子可以有效地参与到各种非生物胁迫耐受性调控。迄今为止,MYB、ERF、bZIP 和 WRKY 等多类转录因子已经被证实参与到应激反应的调控。

作为植物中最大的转录因子家族之一,MYB 转录因子家族在植物的非生物胁迫耐受性方面发挥着巨大的作用(Nguyen & Lee, 2016)。在拟南芥中, *AtMYB2* 可以被干旱和高盐瞬时诱导,并且转录激活脱落酸(ABA)诱导基因的表达(Urao et al., 1993; Abe et al., 2003); *AtMYB6* 可以被高盐、低温和干旱诱导表达(Zhu et al., 2005); *AtMYB15* 过表达拟南芥显示出超强的耐旱能力(Ding et al., 2009); *AtMYB41* 的表达受干旱、ABA 处理和盐胁迫的高度诱导(Cominelli et al., 2008); *AtMYB44* 可以被 ABA、干旱、高盐和低温激活表达(Jung et al., 2008); *AtMYB73* 和 *AtMYB77* 在低温条件下被瞬时诱导表达(Cheong et al., 2002; Fowler & Thomashow, 2002)。在水稻中, *OsMYB2* 的表达受干旱和低温的高度诱导(Yang et al., 2012)。在烟草中, *NtMYB1* 过表达植株抗冷能力增强(Meng et al., 2014)。

本试验中以 *MdMYB2* 转基因拟南芥和苹果愈伤组织为试验材料,对其进行了 ABA、模拟干旱和低温胁迫处理,对 *MdMYB2* 在这 3 种胁迫条件下的抗性进行功能鉴定,为培育有效耐受各种非生物胁迫的苹果品种奠定理论基础。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

植物材料包括苹果 (*Malus × domestica*) ‘嘎拉’的幼苗和 ‘王林’的愈伤组织以及拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 哥伦比亚型。‘嘎拉’苹果幼苗固体培养基为 MS + 30 g · L⁻¹ 蔗糖 + 1.0 mg · L⁻¹ 6-BA + 0.4 mg · L⁻¹ NAA + 1.0 mg · L⁻¹ GA + 8 g · L⁻¹ 琼脂, pH 5.8 ~ 6.0。每 20 d 继代 1 次。‘王林’愈伤组织固体培养基为 MS + 30 g · L⁻¹ 蔗糖 + 3 mg · L⁻¹ 2,4-D + 0.4 mg · L⁻¹ 6-BA + 8 g · L⁻¹ 琼脂, pH 5.8 ~ 6.0。每 15 d 继代 1 次。拟南芥固体培养基为 MS + 30 g · L⁻¹ 蔗糖 + 8 g · L⁻¹ 琼脂, pH 5.8 ~ 6.0。

两种转基因植物材料包括异位表达 *MdMYB2* 的拟南芥植株和过表达 *MdMYB2* 的 ‘王林’苹果愈伤组织,均来自于实验室已有材料(曲丰佳等, 2017)。

1.2 实时荧光定量 PCR (qRT-PCR) 检测方法

使用 Tiangen 公司的 RNA plant Plus Reagent 试剂盒提取 ‘嘎拉’苹果叶片的总 RNA,使用 TaKaRa 公司的 cDNA 合成试剂盒进行反转录。使用 UltraSYBR 混合物(SYBR Green I)在 ABI7500 qRT-PCR 系统中进行 qRT-PCR。使用 *18S* 作为内参。每个样品至少重复 3 次。

1.3 逆境胁迫试验

‘嘎拉’苹果生根幼苗分别进行 50 μmol · L⁻¹ ABA、50 μmol · L⁻¹ 茉莉酸甲酯(JA)、4 °C 低温以及 6% PEG 溶液模拟干旱处理,于培养 0、1、3、6、12 和 24 h 取样,采用 qRT-PCR 检测 *MdMYB2* 的表达量。

将野生型和异位过表达 *MdMYB2* 拟南芥种子分别播种到含有 0、0.1、3、5 μmol · L⁻¹ ABA 的

MS 培养基上, 5 d 后拍照, 并统计萌发率。将在 MS 培养基上培养了 5 d 的野生型和异位过表达 *MdMYB2* 拟南芥分别转移到含有 0、0.5 和 5 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的 MS 培养基上, 10 d 后拍照并测定植株鲜样质量、主根长、侧根数。将处于相同状态对照和过表达 *MdMYB2* 的‘王林’愈伤组织分别转移到含有 0、10 和 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的愈伤组织培养基上黑暗处理, 10 d 后拍照并测定鲜样质量, 计算相对电导率。

将在 MS 培养基上培养了 5 d 的野生型和异位过表达 *MdMYB2* 拟南芥分别转移到含有 0、4%和 6% PEG 的 MS 培养基上, 10 d 后拍照并测定植株鲜样质量、主根长、侧根数。在 PEG 处理观察愈伤组织生长势试验中, 将处于相同状态对照和过表达 *MdMYB2* 的‘王林’愈伤组织转移到分别含有 0、4%和 6% PEG 的愈伤组织培养基上黑暗处理 10 d 后拍照并测定鲜样质量, 计算相对电导率。

将在 MS 培养基上培养了 5 d 的野生型和异位过表达 *MdMYB2* 拟南芥转移到 23、16 和 4 $^{\circ}\text{C}$ 环境处理 10 d 后拍照, 测定植株鲜样质量、主根长、侧根数。在低温处理对照和过表达 *MdMYB2* 观察愈伤组织生长势试验中, 将处于相同状态的‘王林’苹果愈伤组织分别转移到 23、16 和 4 $^{\circ}\text{C}$ 环境黑暗处理 10 d 后拍照并测定鲜样质量, 计算相对电导率。

1.4 数据分析

每个试验结果都是 3 个重复的平均值, 且使用 DPS 数据处理系统对试验结果进行统计分析 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 *MdMYB2* 启动子顺式作用元件分析

苹果 *MdMYB2* 是与拟南芥 *AtMYB2* 亲缘关系最近的 MYB 基因, 基因登录号为 MDP0000823458。在 NCBI 网站 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) 上找到 *MdMYB2* 的启动子序列, 并在 PlantCARE 网站 (<http://bioinformatics.psb.ugent.be/webtools/plantcare/html/>) 上对其进行分析。结果显示 *MdMYB2* 启动子序列中含有多个与抗性相关的顺式作用元件, 如与 ABA 相关的 ABRE 元件, 与茉莉酸 (JA) 相关的 CGTCA-motif 元件, 与防御和胁迫相关的 TC-rich repeats 元件, 与低温相关的 LTR 元件等(表 1)。

表 1 *MdMYB2* 的启动子顺式作用元件分析

Table 1 Promoter *cis*-acting element analysis of *MdMYB2*

调控序列 Regulatory sequence	序列 Sequence	位点功能 Function of site	位置 Location
ABRE	TACGGTC	参与脱落酸响应的顺式作用元件 <i>cis</i> -acting element involved in the abscisic acid responsiveness	+ 1 197
CGTCA-motif	CGTCA	参与 Me-JA 响应的顺式作用元件 <i>cis</i> -acting regulatory element involved in the MeJA-responsiveness	+ 546
TC-rich repeats	GTTTTCTTAC	参与防御和应激反应的顺式作用元件 <i>cis</i> -acting element involved in defense and stress responsiveness	- 307
LTR	CCGAAA	参与低温响应的顺式作用元件 <i>cis</i> -acting element involved in low-temperature responsiveness	- 272
G-box	CACGTC	参与光响应的顺式作用元件 <i>cis</i> -acting element involved in light responsiveness	+ 544

2.2 在‘嘎拉’苹果幼苗中 *MdMYB2* 的逆境响应分析

分别用 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA、 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ JA、 $4 \text{ }^\circ\text{C}$ 和 6% PEG 处理‘嘎拉’苹果幼苗，以此模拟脱落酸、茉莉酸、低温和干旱环境，采用 qRT-PCR 技术检测 *MdMYB2* 在各个处理后转录本变化。如图 1 所示，*MdMYB2* 的表达量在 ABA 和 JA 处理 24 h 时被高度诱导，在 $4 \text{ }^\circ\text{C}$ 和 PEG 处理 3 h 后也开始显著升高。说明 *MdMYB2* 对多种逆境胁迫均有响应，暗示其在非生物胁迫抗性中可能发挥作用。

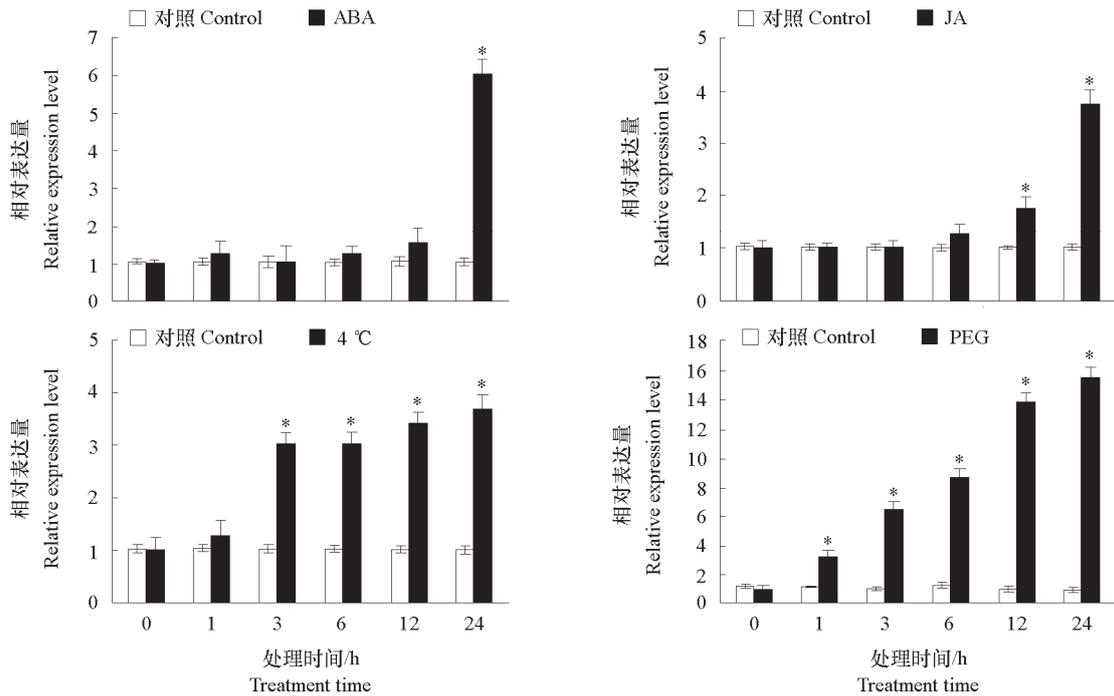


图 1 在非生物胁迫下‘嘎拉’苹果幼苗中 *MdMYB2* 的表达分析

* 与对照相比差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 Analysis of *MdMYB2* expression in the ‘Gala’ seedling in response to abiotic stresses

* indicated significant differences ($P < 0.05$). The same below.

2.3 *MdMYB2* 转基因拟南芥种子、幼苗和‘王林’苹果愈伤组织对 ABA 的敏感性增强

定量 qRT-PCR 分析检测过表达 *MdMYB2* 转基因拟南芥 (OE-1、OE-2 和 OE-3) 和转基因‘王林’苹果愈伤组织 (OE-1 和 OE-2) *MdMYB2* 的表达量 (图 2)。

分别在含有 0、0.1、3、 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的 MS 培养基上播种野生型 (WT) 和过表达转基因 OE 拟南芥种子 (图 3)，对其萌发率进行统计。在 3 和 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 处理条件下，*MdMYB2* 转基因拟南芥种子 OE-1、OE-2 和 OE-3 的萌发率显著低于野生型，说明异位过表达 *MdMYB2* 增强了对外源 ABA 的敏感性。

WT 和 OE 拟南芥种子在 MS 培养基上培养 5 d 后，分别转移到含有 0、0.5 和 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的 MS 培养基上处理 10 d，发现 OE 拟南芥植株的生长势明显低于野生型 (图 4)。OE 拟南芥植株的鲜样质量、主根长度都明显低于野生型，但侧根数并没有明显差别。

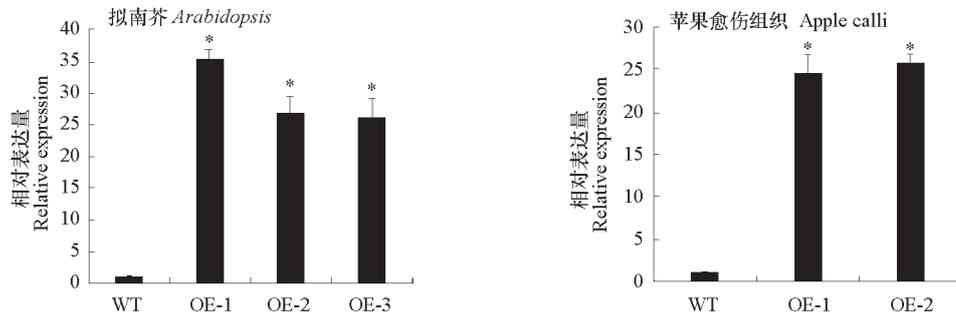


图2 qRT-PCR 分析 *MdMYB2* 在转基因拟南芥和‘王林’苹果愈伤组织中的表达水平
 Fig. 2 qRT-PCR analysis of the expression level of *MdMYB2* in transgenic *Arabidopsis* and ‘Orin’ apple calli

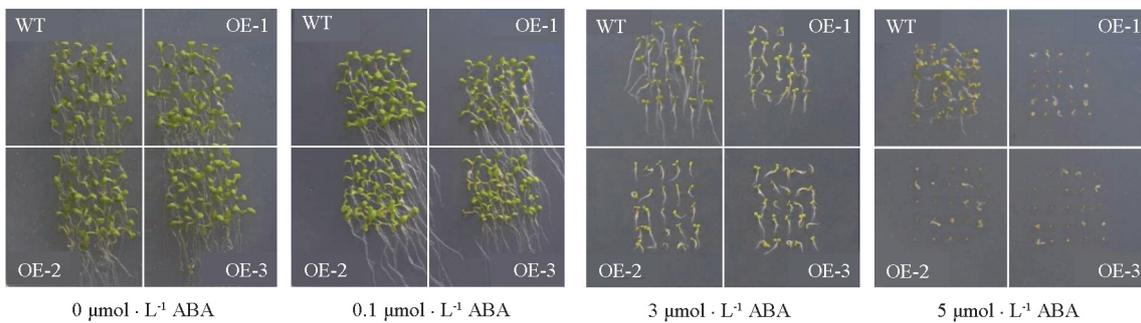


图3 *MdMYB2* 转基因拟南芥种子在 ABA 处理下的萌发
 Fig. 3 Germination rate of *MdMYB2* transgenic *Arabidopsis* seeds under ABA treatments

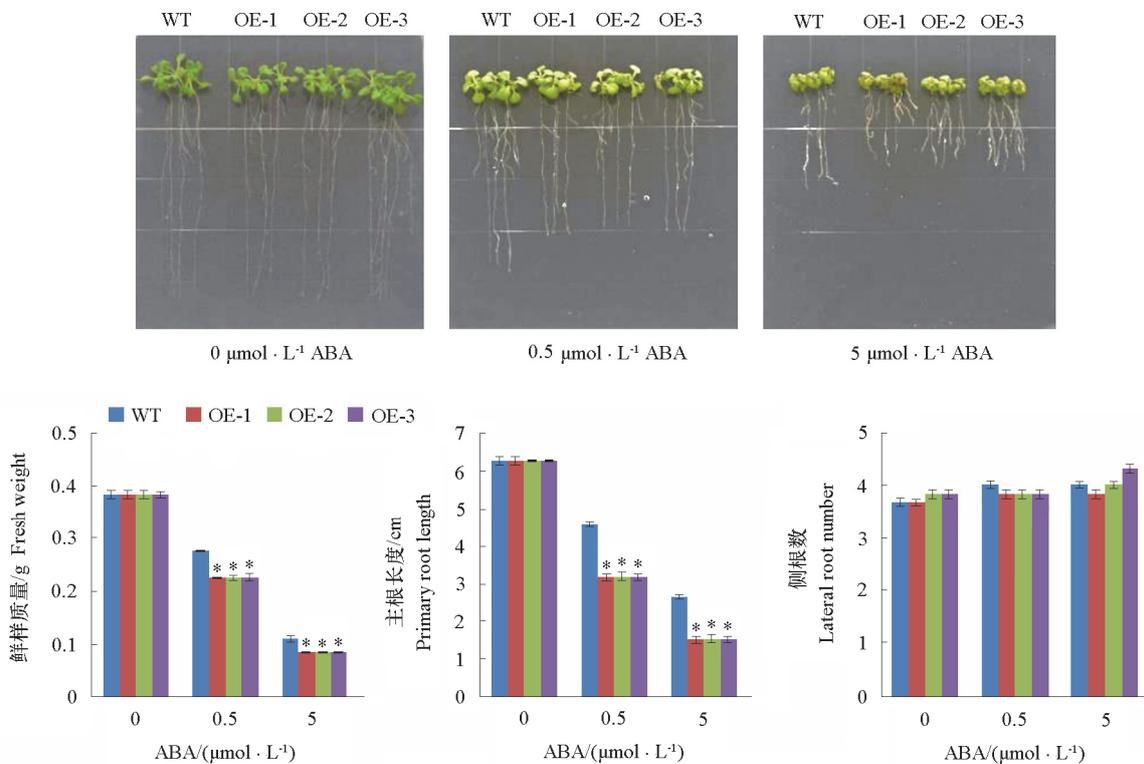


图4 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗对 ABA 敏感性分析
 Fig. 4 ABA sensitivity of *MdMYB2* transgenic *Arabidopsis* seedlings

将野生型用转基因苹果愈伤 (OE) 转移到含 0、10 和 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 的培养基中培养 10 d, 10 和 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 条件下的 OE 愈伤组织的生长势明显低于野生型 (图 5)。

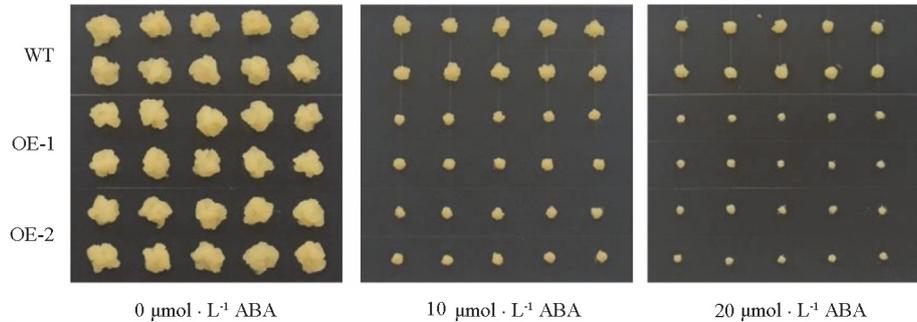


图 5 不同浓度 ABA 培养基中 *MdMYB2* 转基因 ‘王林’ 苹果愈伤组织和对照的生长情况
Fig. 5 *MdMYB2* transgenic ‘Orin’ apple calli under ABA treatments

10 和 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 条件下的 OE 愈伤组织的鲜样质量明显低于野生型, 而相对电导率明显高于野生型 (图 6), 以上结果进一步说明过表达 *MdMYB2* 提高了对 ABA 的敏感性。

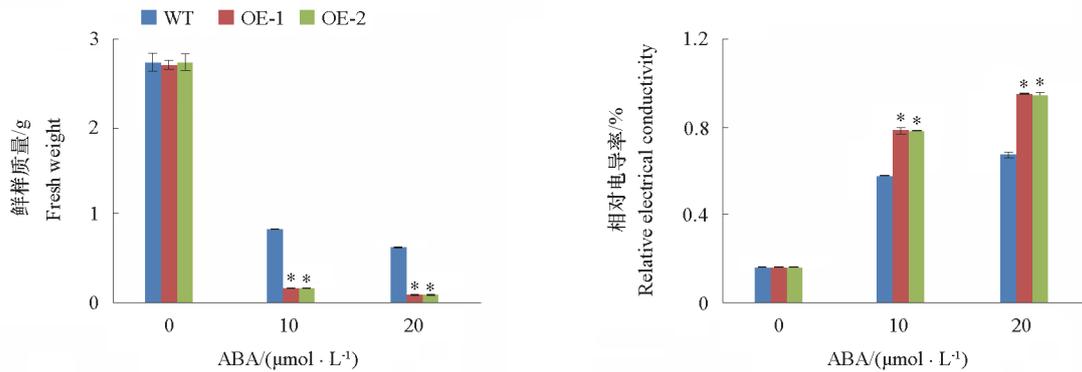


图 6 不同浓度 ABA 处理 *MdMYB2* 转基因 ‘王林’ 苹果愈伤组织和对照的鲜样质量和相对电导率
Fig. 6 Fresh weight and relative electrical conductivity of *MdMYB2* transgenic ‘Orin’ apple calli under ABA treatments

2.4 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗和 ‘王林’ 苹果愈伤组织耐旱性增强

用含 4% 和 6% PEG MS 培养基模拟不同程度的干旱, 发现转基因幼苗 (OE) 生长势、鲜样质量、主根长度和侧根数都高于野生型 (图 7)。

在 PEG 处理 ‘王林’ 苹果愈伤组织试验中, *MdMYB2* 转基因愈伤组织 (OE) 的生长势和鲜样质量明显高于野生型, 相对电导率显著低于野生型 (图 8), 说明过表达 *MdMYB2* 能够增强抗旱性。

2.5 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗和 ‘王林’ 苹果愈伤组织抗冷性增加

分别用 16 和 4 $^{\circ}\text{C}$ 来模拟不同程度的冷环境验证 *MdMYB2* 转基因 (OE) 拟南芥植株的抗冷性。结果表明, 在低温条件下, 转基因拟南芥植株表现出较强的抗冷性, 其生长势 (图 9)、鲜样质量、主根长度和侧根数 (图 10) 都明显高于野生型。

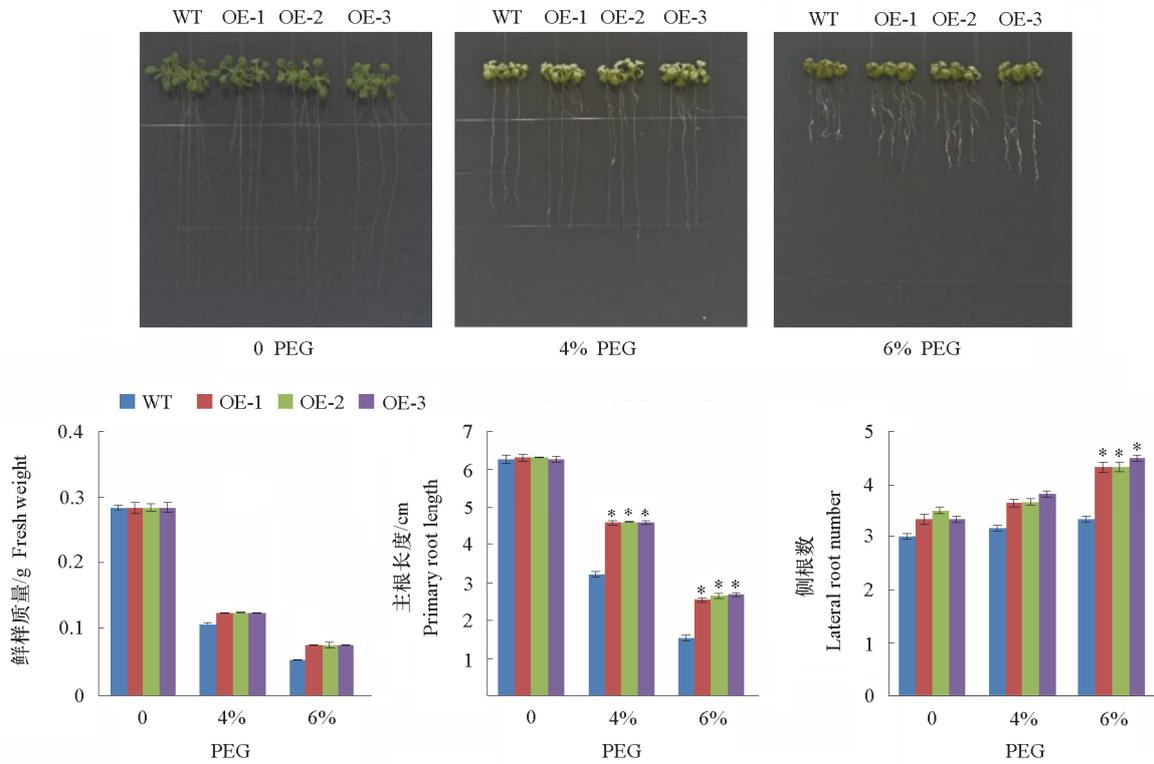


图 7 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗的干旱胁迫抗性

Fig. 7 Drought stress tolerance of *MdMYB2* transgenic *Arabidopsis* seedlings

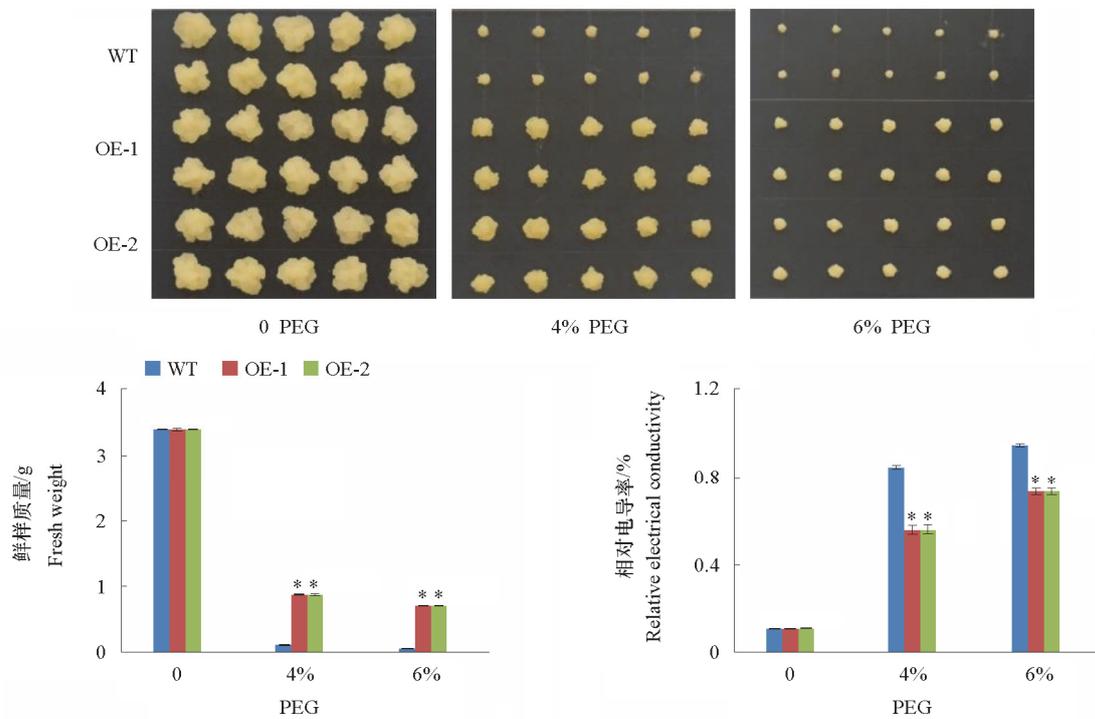


图 8 *MdMYB2* 转基因 '王林' 苹果愈伤组织的干旱胁迫抗性

Fig. 8 Drought stress tolerance of *MdMYB2* transgenic 'Orin' apple calli

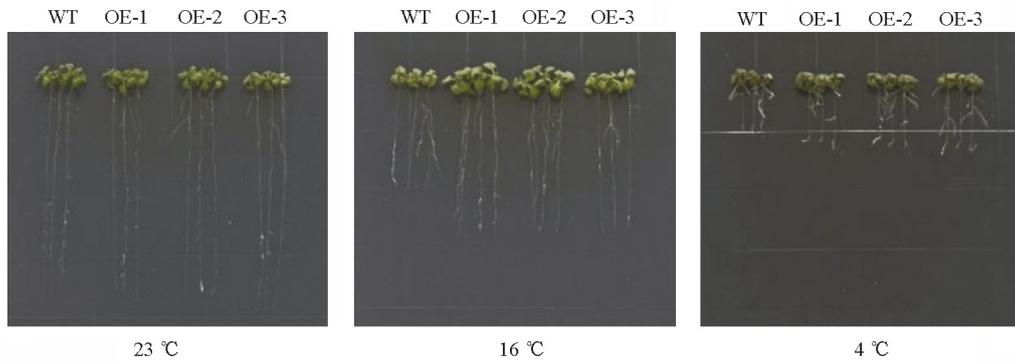


图 9 不同温度处理 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗的生长状态
Fig. 9 *MdMYB2* transgenic *Arabidopsis* under different temperature

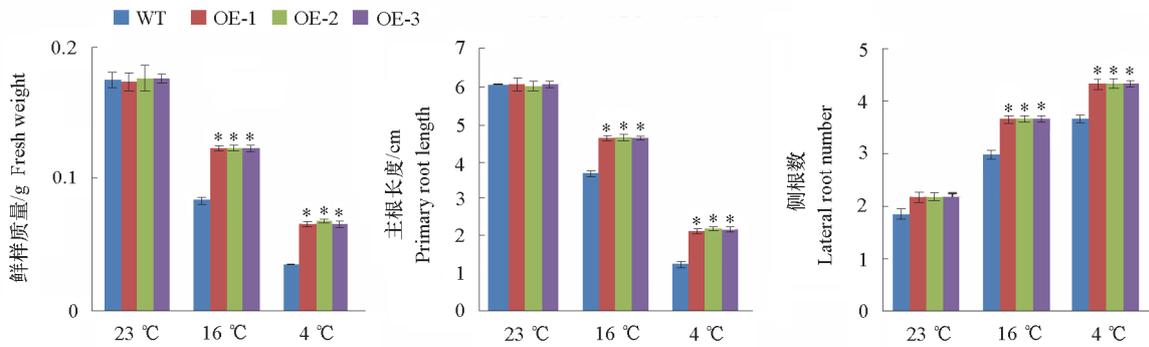


图 10 不同温度处理 *MdMYB2* 转基因拟南芥幼苗和对照的鲜样质量、主根长度和侧根数
Fig. 10 Fresh weight, primary root length and lateral root number of *MdMYB2* transgenic *Arabidopsis* seedlings under different temperature

同样地, *MdMYB2* 转基因‘王林’苹果愈伤组织的试验也表明转基因提高了抗冷性(图 11, 图 12)。

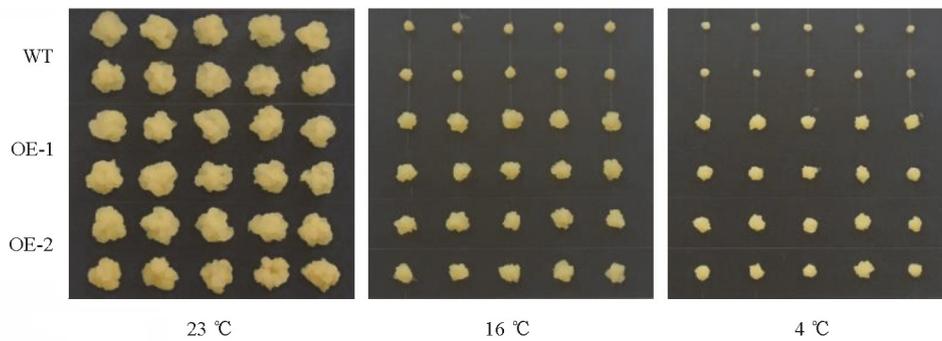


图 11 *MdMYB2* 转基因‘王林’苹果愈伤组织的低温胁迫抗性
Fig. 11 Cold stress tolerance of *MdMYB2* transgenic ‘Orin’ apple calli

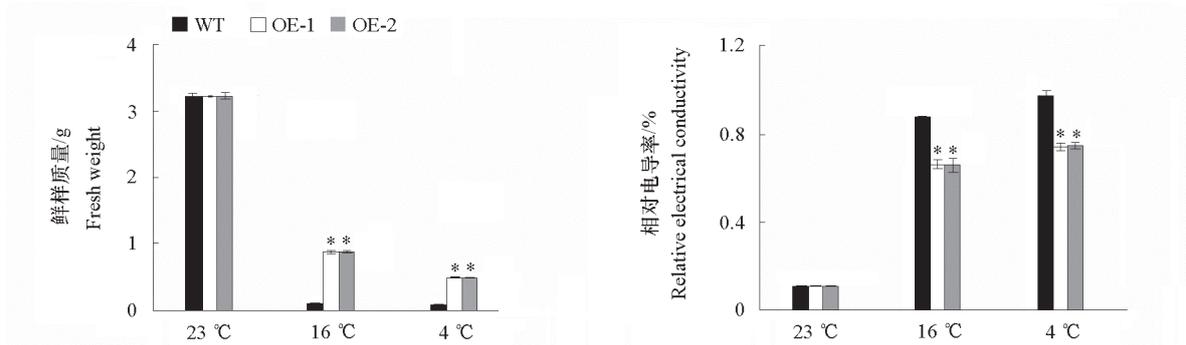


图 12 不同温度处理 *MdMYB2* 转基因‘王林’苹果愈伤组织和对照的鲜样质量和相对电导率

Fig. 12 Fresh weight and relative electrical conductivity of *MdMYB2* transgenic ‘Orin’ apple calli under different temperature

3 讨论

MYB 转录因子家族可以分为 MYB 相关、R2R3-MYB 和 3R-MYB 等 3 个亚组, *MdMYB2* 属于 R2R3-MYB 亚组。在该亚组内, *AtMYB44*、*AtMYB73* 和 *AtMYB77* 都与非生物胁迫反应相关 (Fowler & Thomashow, 2002; Jung et al., 2008; 曲丰佳 等, 2017)。苹果 *MdMYB121* 基因具有典型的 R2R3-MYB 结构域, 异位表达提高烟草对高盐、干旱和低温的抗性 (曹忠慧 等, 2013)。本研究中发现 *MdMYB2* 的表达受到 ABA、干旱和低温的诱导, 表现出对 ABA 敏感性增强, 对干旱与低温耐受性增强。

ABA 对于植物的生长至关重要, 在高浓度 ABA 下, 对拟南芥种子萌发和幼苗生长具有抑制作用 (Kamei et al., 2005)。外源 ABA 处理抑制了 *MdMYB2* 转基因拟南芥种子的萌发, 说明 *MdMYB2* 可能使其提高了对 ABA 的敏感性。

大量研究表明 ABA 在植物对干旱和低温的耐受性方面起了非常重要的作用 (Villalobos et al., 2004; Nakashima et al., 2009)。异源表达 *CpMYB10* 拟南芥增加了其对 ABA 的敏感性以及对干旱的耐受性 (Finkelstein et al., 2002)。同样地, *AtMYB2* 的过表达植株也增强了对干旱的耐受性 (Urao et al., 1993)。在本研究中, 在拟南芥及苹果愈伤组织中过表达 *MdMYB2*, 提高了转基因材料的抗旱性和抗寒性。

综上, 说明 *MdMYB2* 可能参与苹果耐旱和抗冷调控。

References

- Abe H, Urao T, Ito T, Seki M, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2003. *Arabidopsis AtMYC2* (bHLH) and *AtMYB2* (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 15: 63 - 78.
- Cao Zhong-hui, Wang Rong-kai, Hao Yu-jin. 2013. Ectopic expression of *MdMYB121* gene enhances tolerance to abiotic stresses in tobacco. *Acta Horticulturae Sinica*, 40 (6): 1033 - 1042. (in Chinese)
- 曹忠慧, 王荣凯, 郝玉金. 2013. 苹果 *MdMYB121* 基因异位表达提高烟草的抗逆性. *园艺学报*, 40 (6): 1033 - 1042.
- Cheong Y H, Chang H S, Gupta R, Wang X, Zhu T, Luan S. 2002. Transcriptional profiling reveals novel interactions between wounding, pathogen, abiotic stress, and hormonal responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 129: 661 - 677.
- Cominelli E, Sala T, Calvi D, Gusmaroli G, Tonelli C. 2008. Overexpression of the *Arabidopsis AtMYB41* gene alters cell expansion and leaf surface permeability. *Plant Journal*, 53: 53 - 64.

- Ding Z H, Li S M, An X L, Liu X, Qin H J, Wang D W. 2009. Transgenic expression of *MYB15* confers enhanced sensitivity to abscisic acid and improved drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Genetics and Genomics*, 36: 17 - 29.
- Finkelstein R R, Gampala S S L, Rock C D. 2002. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14: S15 - S45.
- Fowler S, Thomashow M F. 2002. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*, 14: 1675 - 1690.
- Jung C K, Seo J S, Han S W, Koo Y J, Kim C H, Song S I. 2008. Overexpression of *AtMYB44* enhances stomatal closure to confer abiotic stress tolerance in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 146: 623 - 635.
- Kamei A, Seki M, Umezawa T, Ishida J, Satou M, Akiyama K. 2005. Analysis of gene expression profiles in *Arabidopsis* salt overly sensitive mutants *sos2-1* and *sos3-1*. *Plant, Cell and Environment*, 28: 1267 - 1275.
- Meng X, Yin B, Feng L, Zhang S, Liang Q, Meng W. 2014. Overexpression of R2R3-MYB gene leads to accumulation of anthocyanin and enhanced resistance to chilling and oxidative stress. *Biologia Plantarum*, 58: 121 - 130.
- Nakashima K, Ito Y, Yamaguchi-Shinozaki K. 2009. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiology*, 149: 88 - 95.
- Nguyen H, Lee H. 2016. MYB-related transcription factors function as regulators of the circadian clock and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Signal & Behave*, 278: 3 - 11.
- Qu Fengjia, An Jianping, Hao Yaojin. 2017. Gene cloning and functional identification of an *MdMYB2* gene. *Acta Horticulturae Sinica*, 44 (12): 2245 - 2254. (in Chinese)
- 曲丰佳, 安建平, 郝玉金. 2017. 苹果 *MdMYB2* 基因的克隆及功能鉴定. *园艺学报*, 44 (12): 2245 - 2254.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2007. Gene networks involved in drought stress response and tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58: 221 - 227.
- Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Urao S, Shinozaki K. 1993. An *Arabidopsis* MYB homolog is induced by dehydration stress and its gene product binds to the conserved MYB recognition sequence. *Plant Cell*, 5: 1529 - 1539.
- Villalobos M A, Bartels D, Iturriaga G. 2004. Stress tolerance and glucose insensitive phenotypes in *Arabidopsis* overexpressing the *CpMYB10* transcription factor gene. *Plant Physiology*, 135: 309 - 324.
- Yang A, Dai X, Zhang H. 2012. A R2R3-type MYB gene, *OsMYB2*, is involved in salt, cold, and dehydration tolerance in rice. *Journal of Experimental Botany*, 63: 2541 - 2556.
- Zhu K, Verslues E, Zheng X, Lee H, Zhan X, Manabe Y, Hasegawa M. 2005. HOS10 encodes an R2R3-type MYB transcription factor essential for cold acclimation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 9966 - 9971.