

植物 MYC 转录因子的克隆与功能研究进展

王 颜, 那 杰* (辽宁师范大学生命科学学院, 辽宁大连 116081)

摘要 MYC 转录因子属于植物 bHLH 类转录因子家族, 为该家族中研究较多的转录因子。综述了不同植物分离克隆的 MYC 转录因子的结构与特性, 分析了其在植物的生长发育、抗逆反应、次生代谢产物合成、激素信号途径中起着重要的作用, 为 MYC 转录因子在不同植物基因工程和代谢工程中改造应用, 提高非生物胁迫耐受性以及药用活性成分的产量等研究提供参考。

关键词 植物 MYC 转录因子; 克隆; 调控

中图分类号 Q943 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)12-0013-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.12.004



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Advances on Cloning and Function Study of Plant MYC Transcription Factor

WANG Yan, NA Jie (School of Life Sciences, Liaoning Normal University, Dalian, Liaoning 116081)

Abstract As one member of the plant bHLH family, MYC transcription factor, which is studied widely, plays vital roles in plant growth and development, stress tolerance, secondary metabolite synthesis and hormone signaling pathway. With the gradually cloning of MYC transcription factor from different plants, some researches such as applications in gene engineering and metabolism engineering, improvement of tolerance against non-biological stress and production output of active pharmaceutical ingredients in order to meet the need of current production become research highlights. Advances on studies in recent years on cloning methods and diversity regulating functions of plant MYC transcription factor were reviewed in this paper.

Key words Plant MYC transcription factor; Clone; Regulation

转录因子又称反式作用因子, 定位于细胞核, 能识别并特异性结合真核生物基因启动子顺式作用元件。近年来从植物中分离克隆到多种 MYC 转录因子, 笔者对这些含有特征结构域的植物 MYC 转录因子的克隆方法和调节功能进行综述, 以期进一步改造和应用该转录因子。

1 MYC 转录因子的结构与特性

MYC 转录因子属于 bHLH 类转录因子家族成员。1996 年首次从拟南芥中克隆出 AtMYC1 基因, 在植物种子生长发育过程中起着重要作用^[1]。同年在拟南芥突变体鉴定出对茉莉酸(JA)刺激不敏感的 MYC2^[2]。2017 年研究发现, 茉莉酸通过其激活的转录因子 MYC2/3/4 来抑制 FT 基因的转录进而抑制植物开花诱导^[3], 表明 MYC 转录因子在调控植物的生长发育中发挥重要作用。

典型的转录因子包含一般包含 4 个功能区: ①DNA 结合区(与启动子顺式作用元件结合的一段比较保守的氨基酸序列, 决定转录因子的特异性)。植物中比较典型的 DNA 结合区有锌指结构域、MYC 结构域、bZIP 结构域、MADS 盒结构域等; ②同一家族的转录因子之间的区别体现在转录调控区(包含抑制区和激活区), 典型的转录激活区位于 N-末端, 常富含酸性氨基酸、脯氨酸或谷氨酰胺等。一般认为其可通过与启动子某些位点结合而阻止其他转录因子的结合, 或者通过抑制其他转录因子或改变 DNA 结构从而阻止转录。③寡聚化位点, 为不同转录因子相互作用的功能区, 序列保守, 常毗连 DNA 结合区, 通过形成特定空间构象影响转录因子活性。④核定位信号区(NLS)控制转录因子入核, 富含碱性氨基酸、精氨酸和赖氨酸。

MYC 转录因子所含有的 bHLH 保守结构域决定了它对 DNA 序列结合的特异性和亲和力, 且可以促进各种异源二聚体和同源二聚体的形成^[4]。bHLH 包含一个碱性区域和一个 HLH 区域。碱性区域位于结构域的 N 端, 具有与 DNA 识别和结合的位点, 而在结构域的 C 端含有一个保守的螺旋-环-螺旋(HLH)结构域, 可以与其他蛋白形成同源或异源二聚体。

根据碱性区域与顺式作用元件识别方式的不同, bHLH 类转录因子可分为 A、B、C、D 和 E 组^[5-6], A 组和 B 组分别与 E-box(5'-CANNTG-3')、G-box(5'-CACNTG-3') 序列特异性结合; C 组由 B 组进化而来, 含 1~2 个 PAS 结构域; D 组没有碱性 DNA 结合区, 不能与 DNA 结合, 但可以结合其他 bHLH 蛋白形成二聚体进行负调控; E 组的碱性区域富含脯氨酸和甘氨酸, 能够与 N-box(5'-CACGNG-3') 特异性结合。根据该分类条件, 可以确定植物中大多数的 MYC 转录因子属于 B 组。

2 MYC 转录因子的克隆技术

2.1 酵母单杂交技术 酵母单杂交是利用转录因子和顺式作用元件结合调控报告基因的原理筛选和克隆目的转录因子的有效方法^[7]。在最基本启动子上游连接已知的顺式作用元件并在下游连接报告基因, 将编码转录因子的表达载体转入酵母细胞中, 当目的转录因子和顺式作用元件结合后就可以激活启动子, 促使报告基因表达, 根据表达的报告基因就可以筛选出与顺式作用元件结合的转录因子^[8]。2012 年李书涛^[9]以 ts 启动子的 JA 响应区为诱饵, 采用酵母单杂交技术筛选获得可与 ts 启动子的 JA 响应区结合的 TcMYC 转录因子, 过表达研究表明其可以激活 ts 基因的表达。

2.2 电子克隆技术 电子克隆技术是在基因组数据库和表达序列标签 ESTs 数据库基础之上建立起来的新型克隆技术。1991 年, Adams 等^[10]首次利用 ESTs 寻找新的基因。随

基金项目 辽宁省教育厅科学技术一般项目(L201683654)。

作者简介 王颜(1994—), 女, 辽宁辽阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物细胞生物学。* 通信作者, 教授, 从事植物细胞生物学研究。

收稿日期 2020-10-29

后基于 ESTs 的电子克隆技术飞速发展,利用计算机强大的计算能力,对现有的网络资源(ESTs 数据库、氨基酸数据库、基因组数据库、蛋白质数据库)进行处理,组装和延伸 ESTs 序列,并利用 RT-PCR 技术获得 cDNA 序列信息。2007 年林元震等^[11]以拟南芥 ICE1 蛋白序列为信息探针,利用杨树 EST 数据库和毛果杨基因组序列拼接的结果,设计引物并通过 RT-PCR 从甜杨克隆了杨树的第一个 ICE1 基因。2016 年高丽华等^[12]利用电子克隆技术以拟南芥的 MYC4 为探针,在棉花的 EST 数据库中反复的检索和拼接,最后确定了棉花中 *GhMYC4* 序列。

2.3 同源克隆技术 同源克隆是克隆未报告基因的常用手段,其主要通过比对序列的同源性寻找保守区,并根据保守序列设计引物,PCR 扩增获得目的基因的保守片段,再通过 cDNA 文库筛选或 RACE 技术获得基因全长^[13]。2005 年朱作峰等^[14]在水稻基因组序列中发现类似 MYC 序列的同源序列并成功克隆了一个水稻 *OsMYC* 基因。2013 年,冯海龙^[15]利用同源克隆法从番茄中分离出一个新的 MYC 类 bHLH 转录因子 SHICE1a,且发现过量表达 SHICE1a 的烟草植株与野生型相比,具有更高的耐寒性和耐盐性。

2.4 转录组测序 转录组测序是利用第二代高通量测序技术对某一物种的细胞或组织在某特定时期产生的转录本和基因序列进行测序,将得到的序列与公共数据库中的序列进行比对,挖掘出新的基因并预测该基因的功能^[16]。相对于电子克隆技术,转录组测序不需要设计探针,即可对多个物种的基因进行分析,且检测结果更精准、通量更高、范围更广。2015 年,欧佳佳^[17]对干旱胁迫处理后的小叶杨进行转录组测序,并在差异表达基因中筛选出 8 个在干旱条件下上调表达的 MYC 基因。2016 年,何雪莹^[18]利用 MeJA 诱导的阳春砂转录组数据,结合生物信息学方法对转录因子进行分析,筛选出 5 个与萜类化合物合成相关 MYC 基因。

3 MYC 转录因子的多样化调节功能

3.1 调控植物生长发育 植物转录因子调控生殖器官发育是一个复杂的过程,除传统的开花诱导途径外,植物激素茉莉酸信号途径也参与了开花诱导过程,茉莉酸可以通过激活 MYC2/3/4 抑制相关基因的表达从而抑制植物开花^[3]。研究表明茉莉酸可以负调控植物如拟南芥气孔的发育,但敲除 MYC2/3/4 的突变体植株对茉莉酸处理不敏感^[9]。此外,MYC 转录因子也可以调控腺毛和根毛的生长。2000 年,Payne 等^[20]研究发现一个可以控制腺毛和根毛生成的转录因子 AtMYC1,其与 GL3 有部分的同源序列,可与 MYB 转录因子相互作用并调控腺毛的发育。最近研究发现,大青杨的 PuMYC2 基因既能促进不定根的生长也能抑制主根的形成^[21]。由于一些药用植物的活性成分多积累在腺毛和根毛中,通过研究调控腺毛和根毛的转录因子,可望提高药用活性成分的产量。在植物叶片中 AtMYC2 可以通过抑制生长素的合成抑制叶脉的生长,myc2 突变体植株在生长阶段的生长素含量明显提高,叶脉生长量比野生型植株显著增加^[22]。在种子的萌发阶段,拟南芥中 AtMYC2 的表达量与种子营养

物质的贮存速度成正比,且在成熟期中期明显增加^[23]。在果实成熟阶段,苹果中的 MdMYC2 可以通过促进 MdACS1 和 MdACO1 表达,影响果实中乙烯的生物合成,促进果实的成熟^[24]。同时研究表明 MYC 转录因子与植物衰老相关,衰老时间会影响种子的数量、果实的成熟以及植物生长量^[25],而 MYC2 可以与 bHLH III d 亚族转录因子进行拮抗作用调控叶片的老化^[26],也可以在黑暗条件下与 JAZ7 相互作用抑制叶片的衰老^[27]。

3.2 抵御环境胁迫 干旱、高温、低温和盐胁迫等环境因素都会影响植物的生长发育,降低作物的品质,通过研制抗逆相关基因,可以提高植物对恶劣环境的耐受性,提高经济作物的产量。MYC 转录因子在植物对高盐、干旱、低温和病原等抗逆反应中起着重要的调控作用。2016 年,高丽华等^[12]从陆地棉中分离出的典型 MYC 转录因子——GhMYC4 转录因子,与拟南芥的 AtMYC2 具有很高的同源性,转 AtMYC2 的植株对干旱耐受性明显提高,而转 GhMYC4 的拟南芥可以明显提高植物对高盐和干旱的抗性和耐受性。2018 年 Li 等^[28]发现拟南芥的 MED25 亚基通过与茉莉酸信号转导的 MYC2 转录因子相互作用来调节茉莉酸诱导的灰霉病的抗性。除抗旱、抗高盐、抗病外,MYC 转录因子在植物的耐寒性上也有一定的调控作用。2017 年 Lu 等^[29]在墨西哥玉米中分离出 MYC 型 ICE 样转录因子基因 *ZmmICE1*,其表达的蛋白含有高度保守的碱性螺旋-环-螺旋(bHLH)结构域和 ICE 样蛋白的 C 末端区域。而且,拟南芥 ice1-2 突变体中 *ZmmICE1* 的异位表达增加了抗冻性。研究发现 ICE1 蛋白可以与 MYC67 和 MYC70 转录因子相互作用,过量表达 MYC 基因会降低植物的耐寒性并下调冷应答基因的表达,由此推断 MYC 蛋白与 CBF3 / DREB1A 启动子中的顺式元件相互作用,可能干扰 ICE1 和顺式元件之间的相互作用^[30]。新疆杨中 PalbHLH1 的表达水平不仅可以影响花青素的含量还可以改善植物的抗旱和抗盐碱能力,在杨树中异位表达增强了抗氧化酶活性和 H₂O₂ 的释放以及对灰葡萄孢和灰霉菌感染的抵抗力^[31]。

3.3 调节次生代谢产物生物合成 MYC 转录因子在植物的次生代谢产物中也发挥着重要的调控作用。植物的次生代谢产物种类丰富,不仅具有药用价值、营养价值,还具有保健功效。合理运用植物基因工程技术利于改良植物性状和品质,提高植物中的次生代谢产物,改良蔬菜和水果的颜色,并赋予植物更高的食用和商用价值。

长春花、青蒿、红豆杉和丹参等药用植物含有多种活性成分,其本质大多是生物碱、萜类和黄酮类化合物。长春花 CrMYC2 可以与 MeJA 应答基因 ORCA3 结合,控制 ORCA3 基因的表达,从而调控长春花生物碱的合成^[32]。烟草 NtMYC2a/b 与 NtJAZ1/2/3 结合激活尼古丁生物合成相关基因的表达,调控尼古丁的生物合成^[33]。红豆杉 TcMYC 可与 ts 基因启动子响应 MeJA 的区域结合从而激活 ts 基因的表达,可能在 SA 和 MeJA 介导紫杉醇合成中起着重要作用^[9]。青蒿 AaMYC2 与 AaJAZ1-4 结合并激活青蒿素生物合成酶

CYP71AV1 和 DBR2 基因表达,正调节青蒿中青蒿素的生物合成^[34]。红豆杉 bHLH 转录因子 TcJAMYC 可与 E-box 结合进而激活紫杉醇通路相关基因启动子,可以有效提高悬浮细胞培养体系中紫杉醇的产量^[35]。2015 年通过转录组测序技术从丹参中筛选出了受 MeJA 诱导上调的转录因子 SmMYC2,利用农杆菌转化法将 SmMYC 特异性沉默的 amiRNA 植物表达载体导入丹参后发现,在转基因发根中酚酸类化合物和萜类化合物均有下降,发现 JA 信号转录因子 SmMYC2 可以通过调控 *SmRAS6*、*SnCYP98A14* 影响酚酸类化合物的合成^[36-37]。

在蔬果以及谷物中,可以通过改变黄酮类化合物的含量改善作物的性状和品质,其中花青素能够使植物的果实和花朵呈现不同的颜色,而食用花青素含量多的食物可以改善免疫系统并降低患癌症的风险。VvMYC1 与 MYB 转录因子相互作用并协同调节花青素和原花青素生物合成相关途径基因,控制葡萄果实中花青素和原花青素的生物合成^[38]。苹果 MdMYC2 参与花青素的生物合成^[39],与拟南芥 MYC2 具有很高的同源性及功能相似,但易被蛋白酶体识别并被降解。芥菜 *BjMYC2* 的上调可能激活叶片中花青素的生物合成^[40]。小黑麦的 BcMYC1 基因可以调控糊粉层中花青素的生物合成^[41]。苦荞的 FtMYC 基因参与花青素的生物合成,提高植物对极端环境的耐受性^[42]。水稻 OsMYC 除了响应 JA 诱导外还是产生樱花素的关键因子^[43]。普通小麦 ThMYC4E 的过表达能够提高小麦谷物、根、茎、叶和花中花青素的含量,改变籽粒颜色,使乙醇提取物呈现出更高的抗氧化活性^[44]。

4 小结

MYC 转录因子参与植物多种生命活动,调节植物器官生长发育以及非生物胁迫反应耐受性调节中起着重要的作用,通过研究 MYC 转录因子的调控机制,将对提高植物对非生物胁迫的耐受性,改良植物,进而提高经济作物的产量提供有益参考。对其在萜类、酚酸类和黄酮类化合物等次生代谢产物的生物合成调节作用的深入认识,将为药用活性成分工业化生产奠定良好基础。

参考文献

- URAO T, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, MITSUKAWA N, et al. Molecular cloning and characterization of a gene that encodes a MYC-related protein in *Arabidopsis* [J]. *Plant molecular biology*, 1996, 32(3): 571-576.
- BERGER S, BELL E, MULLET J E. Two methyl jasmonate-insensitive mutants show altered expression of AtVsp in response to methyl jasmonate and wounding [J]. *Plant physiology*, 1996, 111(2): 525-531.
- WANG H P, LI Y, PAN J J, et al. The bHLH transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 are required for jasmonate-mediated inhibition of flowering in *Arabidopsis* [J]. *Molecular plant*, 2017, 10(11): 1461-1464.
- DANG C V, BARRETT J, VILLA-GARCIA M, et al. Intracellular leucine zipper interactions suggest c-Myc hetero-oligomerization [J]. *Molecular and cellular biology*, 1991, 11(2): 954-962.
- ATCHLEY W R, FITCH W M. A natural classification of the basic helix-loop-helix class of transcription factors [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 1997, 94(10): 5172-5176.
- LEDENT V, VERVOORT M. The basic helix-loop-helix protein family: Comparative genomics and phylogenetic analysis [J]. *Genome research*, 2001, 11(5): 754-770.
- 廖名湘, 方福德. 酵母单杂体系——一种研究 DNA-蛋白质相互作用

- 的有效方法 [J]. *医学科学院进展*, 2000, 22(4): 388-391.
- 陈峰, 李浩, 张贵友, 等. 酵母单杂体系的原理与应用实例 [J]. *生物工程进展*, 2001, 21(4): 57-62.
- 李书涛. 调控紫杉醇合成转录因子 TcMYC 和 TcWRKY1 的克隆及功能研究 [D]. 武汉: 华中科技大学, 2012.
- ADAMS M D, KELLEY J M, GOCAYNE J D, et al. Complementary DNA sequencing: Expressed sequence tags and human genome project [J]. *Science*, 1991, 252(5013): 1651-1656.
- 林元震, 张志毅, 刘纯鑫, 等. 甜杨抗冻转录因子 *ICE1* 基因的 *in silico* 克隆及其分析 [J]. *分子植物育种*, 2007, 5(3): 424-430.
- 高丽华, 刘博欣, 李金博, 等. 陆地棉 bHLH 转录因子 *GhMYC4* 基因的克隆及功能分析 [J]. *中国农业科技导报*, 2016, 18(5): 33-41.
- 王丽媛, 徐明怡, 倪红伟, 等. 植物基因克隆的方法 [J]. *国土与自然资源研究*, 2015(3): 91-93.
- 朱作峰, 孙传清, 付永彩, 等. 水稻中一个新的 MYC 基因的克隆及其分析 [J]. *遗传学报*, 2005, 32(4): 393-398.
- 冯海龙. 番茄 *ICE1a* 基因的分离与功能分析 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2013.
- 王楚彪, 卢万鸿, 林彦, 等. 转录组测序的发展和应 [J]. *桉树科技*, 2018, 35(4): 20-26.
- 欧佳佳. 杨树干旱响应转录组测序分析 [D]. 南京: 南京林业大学, 2015.
- 何雪莹. 基于 RNA-Seq 的阳春砂 JA 信号转导及萜类合成相关转录因子的研究 [D]. 广州: 广州中医药大学, 2016.
- HAN X, HU Y, ZHANG G, et al. Jasmonate negatively regulates stomatal development in *Arabidopsis* cotyledons [J]. *Plant physiology*, 2018, 176(4): 2871-2885.
- PAYNE C T, ZHANG F, LLOYD A M. GL3 encodes a bHLH protein that regulates trichome development in *Arabidopsis* through interaction with GL1 and TTG1 [J]. *Genetics*, 2000, 156(3): 1349-1362.
- 李罡. 大青杨 MYC2 转录因子调控不定根发育的机理研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019.
- HUANG C F, YU C P, WU Y H, et al. Elevated auxin biosynthesis and transport underlie high vein density in *C₄* leaves [J]. *Proceedings of the national academy of sciences*, 2017, 114(33): E6884-E6891.
- GAO C H, QI S H, LIU K G, et al. MYC2, MYC3, and MYC4 function redundantly in seed storage protein accumulation in *Arabidopsis* [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2016, 108: 63-70.
- LI T, XU Y X, ZHANG L C, et al. The jasmonate-activated transcription factor MdMYC2 regulates *ETHYLENE RESPONSE FACTOR* and ethylene biosynthetic genes to promote ethylene biosynthesis during apple fruit ripening [J]. *Plant cell*, 2017, 29(6): 1316-1334.
- 李罡, 李文龙, 许雪梅, 等. MYC2 转录因子参与植物发育调控的研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2019, 55(2): 125-132.
- QI T C, HUANG H, SONG S S, et al. Regulation of jasmonate-mediated stamen development and seed production by a bHLH-MYB complex in *Arabidopsis* [J]. *Plant cell*, 2015, 27(6): 1620-1633.
- YU J, ZHANG Y X, DI C, et al. JAZ7 negatively regulates dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Journal of experimental botany*, 2016, 67(3): 751-762.
- LI X H, YANG R, CHEN H M. The *Arabidopsis thaliana* Mediator subunit MED8 regulates plant immunity to *Botrytis Cinerea* through interacting with the basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factor FAMA [J]. *PLoS One*, 2018, 13(3): 1-25.
- LU X, YANG L, YU M Y, et al. A novel *Zea mays* ssp. *mexicana* L. MYC-type ICE-like transcription factor gene *ZmmICE1*, enhances freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2017, 113: 78-88.
- OHTA M, SATO A, RENHU N, et al. MYC-type transcription factors, MYC67 and MYC70, interact with ICE1 and negatively regulate cold tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Scientific reports*, 2018, 8(1): 1-12.
- BAI Q X, DUAN B B, MA J C, et al. Coexpression of *PalbHLH1* and *PalMYB90* genes from *Populus alba* enhances pathogen resistance in poplar by increasing the flavonoid content [J]. *Frontiers in plant science*, 2019, 10: 1-14.
- ZHANG H T, HEDHILI S, MONTIEL G, et al. The basic helix-loop-helix transcription factor CrMYC2 controls the jasmonate-responsive expression of the *ORCA* genes that regulate alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus* [J]. *Plant journal*, 2011, 67(1): 61-71.

需求,但随着黄精种苗快速繁殖技术以及人工栽培等技术的不断成熟,为黄精种植提供了新的机会^[30]。

参考文献

- [1] 楼枝春.黄精[J].国土绿化,2002(8):47.
- [2] ZHAO P,ZHAO C C,LI X,et al.The genus *Polygonatum*:A review of ethnopharmacology,phytochemistry and pharmacology[J].Journal of ethnopharmacology,2018,214:274-291.
- [3] 董治程.不同产地黄精的资源现状调查与质量分析[D].长沙:湖南中医药大学,2012.
- [4] TANG C,YU Y M,QI Q L,et al.Steroidal saponins from the rhizome of *Polygonatum sibiricum*[J].Journal of Asian natural products research,2019,21(3):197-206.
- [5] VINCKEN J P,HENG L,DE GROOT A,et al.Saponins,classification and occurrence in the plant kingdom[J].Phytochemistry,2007,68(3):275-297.
- [6] ZENG T,TANG Y R,LI B,et al.Chemical characterization of constituents from *Polygonatum cyrtoneuma* Hua and their cytotoxic and antioxidant evaluation[J].Natural product research,2020,34(17):2482-2489.
- [7] 付莉慧.滇黄精粗多糖含片制备工艺及其抗疲劳作用的初步研究[D].昆明:云南中医药大学,2019.
- [8] HU C Y,XU D P,WU Y M,et al.Triterpenoid saponins from the rhizome of *Polygonatum sibiricum*[J].Journal of Asian natural product research,2010,12(9):801-808.
- [9] DU TOIT K,DREWES S E,BODENSTEIN J.The chemical structures,plant origins,ethnobotany and biological activities of homoisoflavanones[J].Natural product research,2010,24(5):457-490.
- [10] JIANG H B,HUANG J,GUO M J,et al.Recent advances in the study of natural homoisoflavanoids[J].Acta pharmaceutica sinica,2007,42(2):118-126.
- [11] WU L H,LV G Y,LI B,et al.Study on effect of *Polygonatum sibiricum* on Yin deficiency model rats induced by long-term overload swimming[J].China journal of Chinese materia medica,2014,39(10):1886-1891.
- [12] 刘晓谦,易红,姚丽,等.黄精属植物的研究进展及其开发前景[J].中国药学杂志,2017,52(7):530-534.
- [13] CUI X W,WANG S Y,CAO H,et al.A review:The bioactivities and pharmacological applications of *Polygonatum sibiricum* polysaccharides[J].Molecules,2018,23(5):1170-1181.
- [14] 李友元,邓洪波,向大雄,等.黄精多糖的降血脂及抗动脉粥样硬化作用[J].中国动脉硬化杂志,2005,13(4):429-431.
- [15] YANG J X,WU S,HUANG X L,et al.Hypolipidemic activity and antiatherosclerotic effect of polysaccharide of *Polygonatum sibiricum* in rabbit model and related cellular mechanisms[J].Evidence-based complementary and alternative medicine,2015,2015:1-6.
- [16] 刘玉明,钱甜甜,莫琳芳,等.方格星虫多糖对运动小鼠抗疲劳作用实验研究[J].中国海洋药物,2012,31(3):41-44.
- [17] HORNG C T,HUANG J K,WANG H Y,et al.Antioxidant and antifatigue activities of *Polygonatum Alte-lobatum* hayata rhizomes in rats[J].Nutrients,2014,6(11):5327-5337.
- [18] 秦臻,韦正新,宰青青,等.黄精降低活性氧水平促进衰老内皮祖细胞功能的研究[J].中国药理学通报,2019,35(1):123-127.
- [19] 华岩,李鸿敏,王春亮,等.黄精多糖对强迫运动大鼠脾脏免疫功能的影响[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2019,40(1):57-61.
- [20] LIU N,DONG Z H,ZHU X S,et al.Characterization and protective effect of *Polygonatum sibiricum* polysaccharide against cyclophosphamide-induced immunosuppression in Balb/c mice[J].International journal of biological macromolecules,2018,107(Pt A):796-802.
- [21] GU W,WANG Y F,ZENG L X,et al.Polysaccharides from *Polygonatum kingianum* improve glucose and lipid metabolism in rats fed a high fat diet[J/OL].Biomedicine & pharmacotherapy,2020,125[2020-08-25].https://doi.org/10.1016/j.biopha.2020.109910.
- [22] 陆建平,张静,张艳贞.黄精多糖的功能活性及应用前景[J].食品安全质量检测学报,2013,4(1):273-278.
- [23] WEISKOPF D,WEINBERGER B,GRUBECK-LOEBENSTEIN B.The aging of the immune system[J].Transplant international,2009,22(11):1041-1050.
- [24] GONG H L,LI W P,YIN Y Y,et al.Hypoglycemic activity and mechanism of *Polygonatum*-polysaccharide on diabetic rat model[J].China journal of Chinese materia medica,2009,34(9):1149-1154.
- [25] FU T T,WANG G X,CHEN T T,et al.The protective effect of *Polygonatum sibiricum* polysaccharide on diabetic nephropathy rats[J].Pharmacology and clinics of Chinese materia medica,2015,31(4):123-126.
- [26] BUTTERFIELD D A,DRAKE J,POCERNICH C,et al.Evidence of oxidative damage in Alzheimer's disease brain:Central role for amyloid β -peptide[J].Trends in molecular medicine,2001,7(12):548-554.
- [27] ZONG S H,ZENG G F,ZOU B,et al.Effects of *Polygonatum sibiricum* polysaccharide on the osteogenic differentiation of bone mesenchymal stem cells in mice[J].International journal of clinical & experimental pathology,2015,8(6):6169-6180.
- [28] ZHANG F,ZHANG J G,WANG L H,et al.Effects of *Polygonatum sibiricum* polysaccharide on learning and memory in a scopolamine-induced mouse model of dementia[J].China nerve regeneration research,2008,3(1):33-36.
- [29] 王巧莲.黄精根茎化学成分及其抗炎活性研究[D].北京:北京化工大学,2016.
- [30] 于纯森,刘宁,宫铭海,等.黄精药理作用研究进展及在保健食品领域的应用开发[J].黑龙江科学,2019,10(18):66-68.

(上接第15页)

- [33] ZHANG H B,BOKOWIEC M T,RUSHTON P J,et al.Tobacco transcription factors NtMYC2a and NtMYC2b form nuclear complexes with the Nt-JAZ1 repressor and regulate multiple jasmonate-inducible steps in nicotine biosynthesis[J].Molecular plant,2012,5(1):73-84.
- [34] SHEN Q,LU X,YAN T X,et al.The jasmonate-responsive AaMYC2 transcription factor positively regulates artemisinin biosynthesis in *Artemisia annua*[J].New phytologist,2016,210(4):1269-1281.
- [35] NIMS E,VONGPASEUTH K,ROBERTS S C,et al.TcJAMYC:A bHLH transcription factor that activates paclitaxel biosynthetic pathway genes in yew[J].Journal of biological chemistry,2015,290(33):20104.
- [36] 王浩如,王健,王仕英,等.丹参转录因子基因 SmMYC amiRNA 表达载体的构建及其对丹参的转化[J].植物生理学报,2013,49(12):1339-1346.
- [37] 周阳云.茉莉酸信号途径关键转录因子 SmMYC2 调控丹参有效成分生物合成的功能解析[D].福州:福建中医药大学,2015.
- [38] HICHR I,HEPPEL S C,PILLET J,et al.The basic helix-loop-helix transcription factor MYC1 is involved in the regulation of the flavonoid biosynthesis pathway in grapevine[J].Molecular plant,2010,3(3):509-523.
- [39] AN J P,LI H H,SONG L Q,et al.The molecular cloning and functional characterization of MdMYC2,a bHLH transcription factor in apple[J].Plant physiology and biochemistry,2016,108:24-31.
- [40] HENG S,WANG L,YANG X,et al.Genetic and comparative transcriptome analysis revealed DEGs involved in the purple leaf formation in *Brassica juncea*[J].Frontiers in genetics,2020,11:1-10.
- [41] 李国明,宗渊,席杏媛,等.小黑麦中调控花青素合成代谢的 MYC 基因克隆及序列分析[J].分子植物育种,2020,18(1):31-36.
- [42] 姚攀峰,吕兵兵,李琪,等.苦荞转录因子基因 FlMYC 的克隆及其表达与花青素积累的相关性分析[J].四川农业大学学报,2019,37(1):8-14,33.
- [43] OGAWA S,MIYAMOTO K,NEMOTO K,et al.OsMYC2,an essential factor for JA-inductive sakuranetin production in rice,interacts with MYC2-like proteins that enhance its transactivation ability[J].Scientific reports,2017,7:1-11.
- [44] ZHAO S,XI X Y,ZONG Y,et al.Overexpression of *ThMYC4E* enhances anthocyanin biosynthesis in common wheat[J].International journal of molecular sciences,2019,21(1):1-10.