

转录因子 MYC2 介导植物抗生物胁迫的研究进展*

谢鹏飞** 朱 蕾 冯 玲 吴进才 刘景澜***

(扬州大学园艺与植物保护学院, 扬州 225009)

摘 要 髓细胞组织增生蛋白 (Myelocytomatosis proteins, MYC) 类转录因子, 是植物激素茉莉酸 (JA) 响应途径中的激活转录因子, 广泛存在于动植物中, MYC2 转录因子属于 bHLH 类转录因子家族, 含有 bHLH 保守结构域, 是当前 MYC 类转录因子中研究最透彻的一个。随着对植物抗生物逆境不断深入研究, 对 MYC2 的研究亦逐渐清晰。本文综述了转录因子 MYC2 通过与下游靶基因形成一个层级转录级联, 放大转录输出, 参与调控植物抗生物逆境, 着重阐述了水稻 OsMYC2 转录因子在抗生物逆境中的作用; 茉莉酸 ZIM 结构域蛋白 (Jasmonate ZIM-domain, JAZ) 作为 JA 信号的转录抑制因子, 抑制 MYC2 的活性并参与介导 JA 信号途径, 为 MYC2 功能机制研究提供了参考, 并对今后的研究热点与方向进行了展望。

关键词 转录因子 MYC2; 茉莉酸; 生物胁迫; 转录因子 JAZ; 研究进展

Research progress in transcription factor MYC2 mediating plant resistance to biological stress

XIE Peng-Fei** ZHU Lei FENG Ling WU Jin-Cai LIU Jing-Lan***

(College of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract The transcription factor myelocytomatosis proteins (MYCs) are activating transcription factors in the response pathway of jasmonic acid (JA) in plants. They are widely found in animals and plants. MYC2 belongs to the family of bHLH and contains the conserved domain of bHLH. It is the most thoroughly studied of the current MYC transcription factors. With the deep study of plant resistance to biotic stress, the research on MYC2, which mediates JA signaling pathway, has gradually become clear. This review summarized the role of transcription factor MYC2 in amplifies transcriptional output, participates in the regulation of plant target genes, cascade with regulating plant resistance to biotic stress by forming a hierarchical transcription downstream antibiotic stress, and highlights the role of rice transcription factor OsMYC2 in antibiotic stress. JAZ is the transcriptional inhibition of JA signaling factor, which participates in mediating JA signaling pathway by inhibiting the activity of MYC2, provides information for the study of MYC2 functional mechanism, and prospects for future research hot spot and directions.

Key words transcription factor MYC2; jasmonic acid (JA); biologic stress; transcription factor JAZ; research progress

转录因子 (Transcription factor, TF) 也称为反式作用因子, 它是一类能够与基因启动子区域中的顺式元件特异性结合, 激活或者抑制目的基因的蛋白质分子。转录因子一般包括 4 种功能区域: DNA 结合域、转录调控域、寡聚化位点和

核定位信号 (刘强等, 2000)。其中 DNA 结合域决定转录因子与顺式元件特异性结合, 转录调控域则进一步激活或者抑制相关基因的表达, 最后通过基因产物的作用对内、外界信号做出调节反应。随着人们对高等植物研究的日益深入, 植物

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31471780, 31871978)

**第一作者 First author, E-mail: xpf123321@139.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: liujl@yzu.edu.cn

收稿日期 Received: 2019-04-02; 接受日期 Accepted: 2019-06-06

转录因子参与调控生物胁迫的报道不断出现。

植物中髓细胞组织增生蛋白 (Myelocytomatosis proteins) 即转录因子 MYCs, 广泛存在于动植物当中, 具有多种调节功能, 是植物茉莉酸 (Jasmonic acid, JA) 信号传导的主要调节因子。MYC2 转录因子属于 bHLH 类转录因子家族, 含有 bHLH 保守结构域, 是当前 MYC 类转录因子中研究最透彻的一个。1996 年, Urao 等 (1996) 发现拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 中克隆得到 *AtMYC1* 基因能够参与植物种子的萌发。同年, Berger 等 (1996) 在研究 *jin1* 和 *jin4* 突变体拟南芥根系的生长发育对外源 JA 刺激表现出不敏感现象中, 发现了作为 *jin1* 等位基因 MYC2 基因。作为 JA 信号的核心转录因子, 近年来有关 MYC2 在植物抗生物逆境中的研究不断被报道。

1 转录因子 MYC2 介导的植物抗生物胁迫

植物激素是一种在植物特定组织内接受外界信号诱导后, 代谢合成的具有一定生理活性的有机物。JA 在植物免疫中发挥着举足轻重的作用, 能够触发植物全基因组转录重编程来应对外界病原物和害虫的入侵。有研究表明, 在 JA 介导的植物免疫过程中, MYC2 能够与其下游 MYC2 靶基因形成一个层级转录级联, 启动并放大转录输出。Lorenzo 等 (2004) 在研究拟南芥 JA 信号途径时, 发现几种新的基因座 *Jasmonate-insensitive1* (*JAI1/JIN1*), 其中 *JIN1* 能够编码 *AtMYC2*。通过功能获得型实验证实, *AtMYC2* 对 JA 诱导的两组基因的表达有不同的调节作用。第一组包括参与对抗病原体防御反应的基因被 *AtMYC2* 抑制, 相反, *AtMYC2* 能够激活由 JA 介导的系统性创伤反应的基因。虽然在拟南芥中, MYC2 对病原体基因具有负调节作用, 但在不同的植物体内, MYC2 则可能发挥不同的相应调节作用。Du 等 (2017) 研究番茄 *Lycopersicon esculentum* *SIMYC2* 抗灰霉病 *Botrytis cinerea* 的过程中, 发现 *SIMYC2* 通过中间的靶基因对伤口反应基因和病原体反应基因都有正调节作用。

大量研究表明, MYC2 转录因子能够调控与防御有关的专用代谢物的产生。拟南芥通过诱导生成一些毒性代谢物如硫代葡萄糖苷 (Glucosinolates, GSs) 来抵御害虫的危害, 转录因子 MYC2、MYC3 和 MYC4 的三重突变体中几乎没有 GSs, 极易遭受斜纹夜蛾 *Spodoptera littoralis* 的危害, 值得注意的是, 大菜粉蝶 *Pieris brassicae* 的取食行为不受 GSs 含量的影响, 更喜欢取食野生拟南芥 (Schweizer *et al.*, 2013) (图 1)。MYC2 还可能通过增强抗坏血酸氧化还原循环和类黄酮生物合成, 正调节 JA 介导的对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 的抗性和对氧化胁迫的耐受性 (Dombrecht *et al.*, 2007)。除了拟南芥, 在其它植物中也发现 MYC2 转录因子与次生代谢物的密切联系, 例如, 烟草 *Nicotiana tabacum* 中的烟碱对昆虫具有广谱性毒性, 是植物抗虫的关键物质, 当烟草受到侵害时烟草通过 JA 信号途径来诱导烟碱的合成 (Anke *et al.*, 2004), Zhang 等 (2012) 发现烟草中 *NtMYC2* 参与调控尼古丁以及相关吡啶生物碱的合成; 在长春花 *Catharanthus roseus* 中, AP2/ERF 结构域转录因子 ORCA3 编码几种参与萜类吲哚生物碱生物合成酶基因的 JA 响应性表达, 转录因子 CrMYC2 作为茉莉酸甲酯 MeJA 应答 ORCA3 基因表达的主要激活因子, 通过 RNA 干扰敲低 CrMYC2 表达水平导致对 MeJA 响应性 ORCA3 的 mRNA 积累水平的显著降低; 在水稻 *Oryza sativa* 中, 樱花素是一种抗微生物专用代谢物, 水稻 OsMYC2 参与调控樱花素的生物合成途径 (Zhang *et al.*, 2011, 2012; Ogawa *et al.*, 2017a)。

在植物抗生物胁迫免疫过程中, JA 并不是单独响应诱导, 植物体内其它激素往往相互交叉、相互影响, MYC2 亦在其中扮演着重要角色。水杨酸 (Salicylic acid, SA) 信号介导引发植物对生物营养或半营养病原体和刺吸式昆虫的免疫反应, 而 JA 信号介导激活植物对抗营养性病原体和咀嚼式昆虫的抗性, 大量的证据表明 SA 和 JA 具有相互抑制作用。Cui 等 (2018) 发现 SA 通过 EDS1 (Enhanced disease susceptibility 1) 复合物和 PAD4 形成的异二聚体抑制 MYC2 的活性, 进而拮抗 JA 信号途径, 促进激活 SA 防

御机制, 对抗生物营养性病原体的入侵 (图 1)。Berger 等 (1996) 通过对拟南芥 *myc2* 突变体使用外源激素刺激的研究发现, *myc2* 突变体对 JA 不敏感, 反而对外源脱落酸 (Abscisic acid, ABA) 敏感, 这表明 MYC2 转录因子可能在 ABA 激素信号途径中发挥调控作用。Nakata 等 (2013) 发现了一种 ABA 诱导的类 MYC2 转录因子 JAM1 (ABA-inducible bHLH-type transcription factor/JA-associated MYC2-like1), JAM1 能够和 MYC2 竞争性的与 MYC2 靶序列结合, 参与对 JA 信号的负调节 (图 1)。JAM1 功能获得型突变体显著降低了 JA 反应, 包括 JA 诱导的对根系生长抑制以及花青素的积累等, 此外, 对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的抗性也有所下降。相反, JAM1 的功能缺陷型突变体对咀嚼式口器昆虫取食的抗性增强 (Nakata *et al.*, 2013)。Aleman 等 (2016) 在拟南芥中发现 ABA 受体 PYL6 和 MYC2 在 ABA 和 JA 信号之间的交互联系中发挥作用, *pyl6* T-DNA 突变体增加了对 JA 和 ABA 的敏感性。而外源 ABA 也增强了拟南芥 JA 信号通路转录因子 MYC2 的表达, ABA 突变体 *aba2-1* 阻碍了大菜粉蝶取食后转录因子 MYC2 调节的 *VSP1* 基因的表达。乙烯 (Ethylene, ET) 作为植物体内的关键激素, 在植物的防御系统中发挥着重要作用。ET 和 JA 能够协调植物根毛的发育及对死体营养真菌的耐受性 (Broekaert *et al.*, 2006; Browse, 2009), Song 等 (2014) 发现 ET 的转录因子 Ethylene-insensitive3 (EIN3) 能与 MYC2 相互作用调节其活性从而抑制 JA 的伤口反应基因和草食诱导基因 (Wound-responsive genes and herbivory-inducible genes) 的表达, 并减弱 JA 诱导的对斜纹夜蛾和甜菜夜蛾的防御反应。相反, MYC2 也能够通过与 EIN3 的相互作用减弱其转录活性, 抑制 ET 诱导调控的顶端钩曲率。

2 转录因子 OsMYC2 介导水稻抗生物胁迫

MYC2 一直作为双子叶模式植物中 JA 信号转导的重要调节因子而受到关注, 之前有关

MYC2 的研究也大部分以此为基础研究对象。近年来, 研究者把目光逐渐转移到一些与我们息息相关的农作物当中, MYC2 在单子叶植物尤其是重要粮食作物水稻中的研究被不断提及。与双子叶植物如拟南芥或烟草中 MYC2 不同, 水稻 OsMYC2 的大部分功能尚不清楚。

与 AtMYC2 类似的是, OsMYC2 可能通过最初的 JA 识别后增强植物体内的整个 JA 生物合成途径来激活 JA 信号。Ogawa 等 (2017b) 通过对水稻 JA 合成基因、JA 信号传导基因的研究发现, 除 β -氧化外, 推定的从膜脂开始 JA 生物合成途径由 JA 依赖性转录因子 OsMYC2 诱导增强, 在该途径的上游, 发现 OsMYC2 可以调控一种可能编码磷脂酶 D (PLD) α 的候选基因和 4 种编码脂氧合酶 (LOX) 的候选基因 (图 1)。此外, 编码脂肪酸氢过氧化物裂解酶 (HPL) 的 *OsAOS3/OsHPL2* 基因以及位于过氧化物酶体中的途径的下游, 编码 OPDA 还原酶 (OPR) 和 JA-Ile 合成酶 (JAR) 的基因也是 OsMYC2 可以依赖的 (Ogawa *et al.*, 2017b)。有研究还表明参与 JA 生物合成的编码丙二烯氧化物合成酶 (AOS) 和丙二烯氧化物环化酶 (AOC) 的基因 *OsAOS1* 和 *OsAOC* 也受到转录因子 OsMYC2 的控制 (Riemann *et al.*, 2013)。

转录因子 OsMYC2 与 JA 信号途径的调节的基因密不可分, 在应对生物胁迫时, 特异性的产生与防御相关的专用代谢物是其保护植物抵抗入侵的重要武器, 这其中包括萜类化合物、类黄酮和聚酮化合物等 (Tropf *et al.*, 1995; Jung *et al.*, 2000; Yuan *et al.*, 2008)。在类黄酮生物合成途径中, 苯丙氨酸转化为共同前体柚皮素, 该途径的下游基因, 包括酰基辅酶 A 合成酶 (ACS), 查尔酮合成酶 (CHS) 和查尔酮异构酶 (CHI), 都由 OsMYC2 激活, 樱花素是一种在水稻中发生依赖于 JA 信号传导的类黄酮抗真菌植物抗毒素, OsMYC2 能够激活编码樱花素合成关键酶柚皮素 7-O-甲基转移酶 (NOMT) 基因 *OsNOMT* 的启动子, 促使前体柚皮素转化为保护植物的樱花素; 就萜类化合物合成途径而言, MEP 途径中 7 个产生共同前体异戊烯焦磷酸

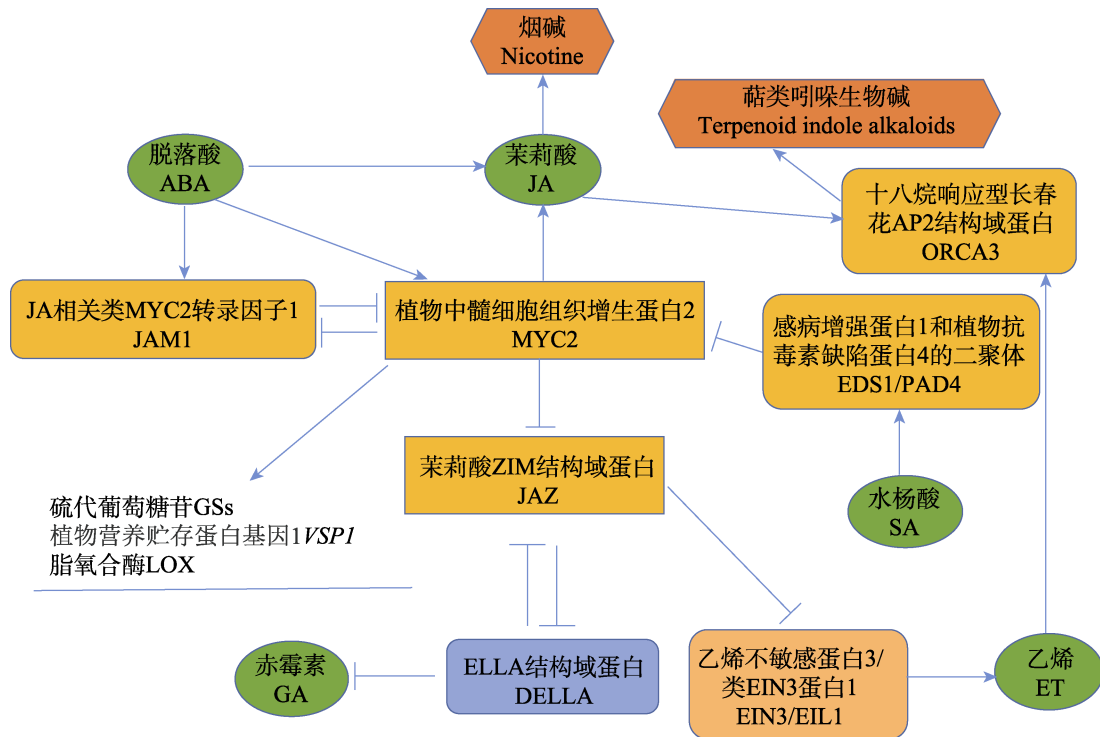


图1 转录因子 MYC2 参与的植物抗生物胁迫作用机制

Fig. 1 Mechanisms of plant resistance to biotic stress involving by transcription factor MYC2

(IPP)和二甲基烯丙基焦磷酸(DMAPP)基因中有4个通过OsMYC2被JA激素上调。其余3个基因不合标准,但显示出与4个基因有相同的趋势,同时,在IPP和DMAPP的下游途径中,发现几种编码萜烯合酶(TPS)的基因,包括有助于抵抗昆虫和细菌性枯萎病芳樟醇合成酶(OsLIS)和倍半萜合酶,也是由JA通过OsMYC2诱导;编码聚酮合酶的基因也通过OsMYC2由JA上调(Shimizu *et al.*, 2012; Kamolsukyunyong *et al.*, 2013; Taniguchi *et al.*, 2014; Ogawa *et al.*, 2017a)。

OsMYC2作为拟南芥AtMYC2的同源物,OsMYC2除了在进化上具有保守性,与AtMYC2相比具有其独特功能作用。AtMYC2负调节拟南芥对细菌病原体的防御,与AtMYC2不同的是,OsMYC2可能作为水稻病害防御的正调节因子,Uji等(2016)研究发现OsMYC2可以调节JA早期反应基因,但不调控JA后期反应基因的表达,OsMYC2过表达突变体品系显示对水稻对黄单胞菌*Xanthomonas oryzae*抗性更强,显著抵抗对水稻白叶枯病的侵害。值得注意的是,Giri等

(2017)通过构建水稻OsMYC2过表达和RNAi突变体品系,检测不同品系水稻细菌数量,结果表明,OsMYC2是水稻病害防御的负调节剂。这可能是由于水稻不同的生理状态造成的,与拟南芥不同的是,由于水稻在基因组中没有OsMYC2的任何功能性冗余蛋白,所以OsMYC2的完全缺失突变体并不易获得,这可能是OsMYC2基因敲除突变体研究很少的原因。总的来说,目前OsMYC2被认为是水稻JA信号传导的重要调节因子,但对于其功能机制的研究仍不太清晰。

3 转录因子 JAZ 与 MYC2

MYC2是JA信号途径的正调节因子,而转录因子茉莉酸ZIM结构域蛋白(Jasmonate zim-domain, JAZ)能够通过抑制MYC2负调控JA信号途径(Chico *et al.*, 2008)(图1)。Chini等(2007)研究表明MYC2与JAZ3相互作用,这种直接相互作用也表明MYC2作为JA信号传导中转录因子的作用机制模型,JAZ抑制蛋白在没有JA的情况下,结合MYC2并抑制其活性,而在激素存在情况下,JAZ蛋白被降解,MYC2

随后诱导一系列 JA 反应基因。进一步研究表明, JAZ 抑制蛋白可以作为 JA 信号传导中 E3 泛素连接酶 SCF(CO II)的靶点(Chico *et al.*, 2008), MYC2 转录因子与 JAZs、CO II 形成 CO II/JAZs/MYC2 复合物发挥调控作用, 参与 ABA 和 JA 等激素信号转导过程(Staswick, 2008; Chini *et al.*, 2009); 另外, Zhou 等(2015)也发现 ZmJAZ14 是玉米中的一种 JAZ 蛋白, 与 JA 和 ABA 信号相关。

MYC2 在参与 JA 信号途径中, 与其它激素交互作用应对生物胁迫, 同样, JAZ 作为 MYC2 的重要相关因子, 也可能参与这一过程。ET 作为一种重要的植物激素, 其转录因子 EIN3 与 MYC2 相互作用调控 JA 信号防御(Song *et al.*, 2014)。Zhu 等(2011)在探索蛋白质-蛋白质相互作用实验中揭示了 JA-ET 协同作用, 在酵母双杂交试验中, JAZ1、JAZ3 和 JAZ9 都能与 ET 信号调节因子 EIN3 和 EIL1 相互作用, JAZ 蛋白与 EIN3 和 EIL1 的结合部分抑制了 ET 转录因子激活病原体防御和发育调节功能的活性(图 1)。DELLA 蛋白是赤霉素(Gibberellin, GA)信号传递的重要调节因子, 在激素缺乏的情况下, DELLA 蛋白抑制 GA 调控基因表达(Gao *et al.*, 2011)(图 1), Hong 等(2012)发现一种 DELLA 蛋白 RGA(Repressor of gal-3)和 MYC2 竞争结合 JAZ1, 而不是形成复合物, DELLA 抑制 JAZ 蛋白降低 JAZ 与 MYC2 的相互作用(图 1)。此外, Leiva 和 Quail(2011)也发现, 类似于 RGA 能够和 MYC2 竞争结合 JAZ1, JAZ 蛋白可能与 DELLA 竞争, 结合 DELLA 的靶标如 PIF3(Phytochrome interacting factor3)和 PIF4 蛋白, 通过这种 DELLA-JAZ 动态平衡, 有助于植物在受到营养缺陷型病原体的攻击时通过抑制自身生长来增强防御反应, 或者一旦成功阻止病原体威胁就能抑制防御反应的进行, 增强幼苗生长期间对有限资源进行最佳分配。

4 研究展望

转录因子 MYC2 作为 JA 信号途径的重要正

调节因子, 在植物的生长发育中发挥着重要作用。MYC2 参与 JA 信号途径并与其它激素交叉互作介导植物抗生物胁迫, 而某些次生代谢物的生物合成与代谢过程与 MYC2 密切相关。MYC2 广泛存在于动植物中, 在许多植物中已经开始了其功能机制方面的研究, 而关于重要的粮食作物水稻中的 OsMYC2 的研究也成为不可忽视的研究方向, OsMYC2 作为水稻在调控生物胁迫的防御网络中的重要一员。JAZ 抑制 MYC2 负调控 JA 信号途径, 也有研究表明, JAZ 结合 MYC2 的同系转录因子 MYC3 和 MYC4, 协同调控 JA 信号途径(Fernández-Calvo *et al.*, 2011)。关于 JAZ 与 MYC2 的关联研究, 可以有助于我们更好的了解 MYC2 功能。目前, 关于转录因子 MYC2 介导植物生物胁迫的研究主要集中在调控咀嚼式口器昆虫以及病菌型病害方面, 进一步的研究可以探讨 MYC2 与刺吸式口器害虫以及病毒性病害的关系, 例如, 与转录因子 MYC2 密切相关的代谢物黄酮类和二萜类植物抗毒素能够有助于水稻抵御褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 的侵害, 此外, 番茄黄化曲叶病毒(Tomato yellow leaf curl China virus, TYLCCNV)的遗传因子 $\beta C1$ 能够抑制 MYC2 调节的萜烯合酶基因的活化, 从而降低对烟粉虱 *Bemisia tabaci* 的抗性(Li *et al.*, 2014)。Xie 等(2018)研究表明 ABA 抑制 JA 信号途径, JA 信号基因 *OsJAZ11*、*OsJAZ12* 和 *OsMYL1* 的表达量显著降低, 负调节水稻防御黑条矮缩病(Rice black-streaked dwarf virus, RBSDV)。目前, MYC2 没有作为研究主体, 但未来进一步探究其功能机制, 可为植物抗生物胁迫的研究提供了新的方向和理论基础。

参考文献 (References)

- Aleman F, Yazaki J, Lee M, Takahashi Y, Kim AY, Li ZX, Kinoshita T, Ecker JR, Schroeder JI, 2016. An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 transcription factor: A putative link of ABA and JA signaling. *Scientific Report*, 6: 28941.
- Anke S, Klaus G, Bernd K, Rayko H, Baldwin IT, 2004. Nicotine's defensive function in nature. *Plos Biology*, 2(8): e217.
- Berger S, Bell E, Mullet JE, 1996. Two methyl jasmonate-

- insensitive mutants show altered expression of AtVsp in response to methyl jasmonate and wounding. *Plant Physiology*, 111(2): 525–531.
- Browse J, 2009. Jasmonate passes muster: A receptor and targets for the defense hormone. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 183–205.
- Broekaert WF, Delaure SL, De Bolle MF, Cammue BP, 2006. The role of ethylene in host-pathogen interactions. *Annual Review of Plant Biology*, 44: 393–416.
- Chini A, Fonseca S, Fernández G, Adie B, Chico JM, Lorenzo O, García-Casado G, López-Vidriero I, Lozano FM, Ponce MR, Micol JL, Solano R, 2007. The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signalling. *Nature*, 448(7154): 666–671.
- Chini A, Boter M, Solano R, 2009. Plant oxylipins: COI1/JAZs/MYC2 as the core jasmonic acid-signalling module. *FEBS Journal*, 276(17): 4682–4692.
- Chico JM, Chini A, Fonseca S, Solano R, 2008. JAZ repressors set the rhythm in jasmonate signaling. *Curr. Opin. Plant Biology*, 11(5): 486–494.
- Cui HT, Qiu JD, Zhou Y, Bhandari DD, Zhao CH, Bautor J, Parker JE, 2018. Antagonism of transcription factor MYC2 by EDS1/PAD4 complexes bolsters salicylic acid defense in Arabidopsis effector-triggered immunity. *Molecular Plant*, 11(8): 1053–1066.
- Dombrecht B, Xue GP, Sprague SJ, Kirkegaard JA, Ross JJ, Reid JB, Fitt GP, Sewelam N, Schenk PM, Manners JM, Kazan K, 2007. MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in Arabidopsis. *Plant Cell*, 19(7): 2225–2245.
- Du MM, Zhao JH, Tzeng DTW, Liu YY, Deng L, Yang TX, Zhai QZ, Wu FM, Huang Z, Zhou M, Wang QM, Chen Q, Zhong SL, Li CB, Li CY, 2017. MYC2 orchestrates a hierarchical transcriptional cascade that regulates jasmonate-mediated plant immunity in tomato. *Plant Cell*, 29(8): 1883–1906.
- Fernández-Calvo P, Chini A, Fernández-Barbero G, Chico JM, Gimenez-Ibanez S, Geerinck J, Eeckhout D, Schweizer F, Godoy M, Franco-Zorrilla JM, Pauwels L, Witters E, Puga MI, Paz-Ares J, Goossens A, Reymond P, Jaeger GD, Solano R, 2011. The Arabidopsis bHLH transcription factors MYC3 and MYC4 are targets of JAZ repressors and act additively with MYC2 in the activation of jasmonate responses. *Plant Cell*, 23(2): 701–715.
- Gao XH, Xiao SL, Yao QF, Wang YJ, Fu XD, 2011. An updated GA signaling ‘relief of repression’ regulatory model. *Molecular Plant*, 4(4): 601–606.
- Giri MK, Gautam JK, Rajendra Prasad VB, Chattopadhyay S, Nandi AK, 2017. Rice MYC2 (OsMYC2) modulates light-dependent seedling phenotype, disease defence but not ABA signalling. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 42(3): 501–508.
- Hong GJ, Xue XY, Mao YB, Wang LJ, Chen XY, 2012. Arabidopsis MYC2 interacts with DELLA proteins in regulating sesquiterpene synthase gene expression. *Plant Cell*, 24(6): 2635–2648.
- Jung W, Yu O, Lau SMC, O’Keefe DP, Odell J, Fader G, McGonigle B, 2000. Identification and expression of isoflavone synthase, the key enzyme for biosynthesis of isoflavones in legumes. *Nature Biotechnology*, 18(2): 208–212.
- Kamolsukyunyong W, Sukhaket W, Ruanjaichon V, Toojinda T, Vanavichit A, 2013. Single-feature polymorphism mapping of isogenic rice lines identifies the influence of terpene synthase on brown planthopper feeding preferences. *Rice*, 6(1): 18.
- Leivar P, Quail PH, 2011. PIFs: Pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends in Plant Science*, 16(1): 19–28.
- Liu Q, Zhang GY, Chen SY, 2000. Structure and regulation of plant transcription factors. *Chinese Science Bulletin*, 45(14): 1465–1474. [刘强, 张贵友, 陈受宜, 2000. 植物转录因子的结构与调控作用. 科学通报, 45(14): 1465–1474.]
- Li R, Weldegergis BT, Li J, Jung C, Sun Y, Qian H, Tee C, van Loon JJ, Dicke M, Chua M, Liu SS, Ye J, 2014. Virulence factors of geminivirus interact with MYC2 to subvert plant resistance and promote vector performance. *Plant Cell*, 26(12): 4991–5008.
- Lorenzo O, Chico JM, Sanchez-Serrano JJ, Solano R, 2004. Jasmonate-insensitive1 encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in Arabidopsis. *Plant Cell*, 16(7): 1938–1950.
- Nakata M, Mitsuda N, Herde M, Koo AJK, Moreno JE, Suzuki K, Howe GA, Ohme-Takagi M, 2013. A bHLH-type transcription factor, ABA-INDUCIBLE BHLH-TYPE TRANSCRIPTION FACTOR/JA-ASSOCIATED MYC2-LIKE1, acts as a repressor to negatively regulate jasmonate signaling in Arabidopsis. *Plant Cell*, 25(5): 1641–1656.
- Ogawa S, Miyamoto K, Nemoto K, Sawasaki T, Yamane H, Nojiri H, Okada K, 2017a. OsMYC2, an essential factor for JA-inductive sakuranetin production in rice, interacts with MYC2-like proteins that enhance its transactivation ability. *Scientific Report*, 7: 40175.
- Ogawa S, Kawahara-Miki R, Miyamoto K, Yamane H, Nojiri H, Tsujii Y, Okada K, 2017b. OsMYC2 mediates numerous defence-related transcriptional changes via jasmonic acid signalling in rice. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 486(3): 796–803.
- Schweizer F, Fernández-Calvo P, Zander M, Diez-Diaz M, Fonseca S, Glauser G, Lewsey MG, Ecker JR, Solano R, Reymond P,

2013. Arabidopsis basic helix-loop-helix transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 regulate glucosinolate biosynthesis, insect performance, and feeding behavior. *Plant Cell*, 25(8): 3117–3132.
- Shimizu T, Lin F, Hasegawa M, Okada K, Nojiri H, Yamane H, 2012. Purification and identification of naringenin 7-O-methyltransferase, a key enzyme in biosynthesis of flavonoid phytoalexin sakuranetin in rice. *Journal of Biological Chemistry*, 287(23): 19315–19325.
- Song SS, Huang H, Gao H, Wang JJ, Wu DW, Liu XL, Yang SH, Zhai QZ, Li CY, Qi TC, Xie DX, 2014. Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26(1): 263–279.
- Staswick PE, 2008. JAZing up jasmonate signaling. *Trends in Plant Science*, 13(2): 66–71.
- Taniguchi S, Hosokawa-Shinonaga Y, Tamaoki D, Yamada S, Akimitsu K, Gomi K, 2014. Jasmonate induction of the monoterpene linalool confers resistance to rice bacterial blight and its biosynthesis is regulated by JAZ protein in rice. *Plant Cell and Environment*, 37(2): 451–461.
- Riemann M, Haga K, Shimizu T, Okada K, Ando S, Mochizuki S, Nishizawa Y, Yamanouchi U, Nick P, Yano M, Minami E, Takano M, Yamane H, Iino M, 2013. Identification of rice *Allene oxide cyclase* mutants and the function of jasmonate for defence against *Magnaporthe oryzae*. *Plant Journal*, 74(2): 226–238.
- Tropf S, Kärcher B, Schröder G, Schröder J, 1995. Reaction mechanisms of homodimeric plant polyketide synthases (stilbene and chalcone synthase): A single active site for the condensing reaction is sufficient for synthesis of stilbenes, chalcones, and 6'-deoxychalcones. *Journal of Biological Chemistry*, 270(14): 7922–7928.
- Uji Y, Taniguchi S, Tamaoki D, Shishido H, Akimitsu K, Gomi K, 2016. Overexpression of OsMYC2 results in the upregulation of early JA-responsive genes and bacterial blight resistance in rice. *Plant and Cell Physiology*, 57(9): 1814–1827.
- Urao T, Yamaguchi-Shinozaki K, Mitsukawa N, Shibata D, Shinozaki K, 1996. Molecular cloning and characterization of a gene that encodes a MYC-related protein in *Arabidopsis*. *Plant Molecular Biology*, 32(3): 571–576.
- Xie K, Li L, Zhang H, Wang R, Tan X, He Y, Hong G, Li J, Ming F, Yao X, Yan F, Sun Z, Chen J, 2018. Absciscic acid negatively modulates plant defense against rice black-streaked dwarf virus infection by suppressing the jasmonate pathway and regulating reactive oxygen species levels in rice. *Plant Cell Environ.*, 41(10): 2504–2514.
- Yuan JS, Köllner TG, Wiggins G, Grant J, Degenhardt J, Chen F, 2008. Molecular and genomic basis of volatile-mediated indirect defense against insect in rice. *Plant Journal*, 55(3): 491–503.
- Zhu Z, An F, Feng Y, Li P, Xue L, A M, Jiang Z, Kim JM, To TK, Li W, Zhang X, Yu Q, Dong Z, Chen WQ, Seki M, Zhou JM, Guo H, 2011. Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(30): 12539–12544.
- Zhang HB, Bokowiec MT, Rushton PJ, Han SC, Timko MP, 2012. Tobacco transcription factors NtMYC2a and NtMYC2b form nuclear complexes with the NtJAZ1 repressor and regulate multiple jasmonate-inducible steps in nicotine biosynthesis. *Molecular Plant*, 5(1): 73–84.
- Zhang H, Hedhili S, Montiel G, Zhang Y, Chatel G, Pré M, Gantet P, Memelink J, 2011. The basic helix-loop-helix transcription factor CrMYC2 controls the jasmonate-responsive expression of the ORCA genes that regulate alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus*. *Plant Journal*, 67(1): 61–71.
- Zhou X, Yan S, Sun C, Li S, Li J, Xu M, Liu X, Zhang S, Zhao Q, Li Y, Fan Y, Chen R, Wang L, 2015. A maize jasmonate Zim-domain protein, ZmJAZ14, associates with the JA, ABA, and GA signaling pathways in transgenic *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 10(3): e0121824.