

MYC2转录因子参与植物发育调控的研究进展

李罡¹, 李文龙¹, 许雪梅², 李成浩^{1*}

¹东北林业大学林学院, 林木遗传育种国家重点实验室, 哈尔滨150040

²东北林业大学图书馆, 哈尔滨150040

摘要: MYC2转录因子是bHLH家族中的重要成员, 近几年研究表明MYC2转录因子是以茉莉酸为核心的激素调控网络中的关键组分, 参与调控大量植物发育过程与多种抗逆过程, 例如: 花青素、酚酸等次生代谢产物合成; 氧化、虫害等胁迫响应; 植物器官发育调控; 激素互作过程, 包括茉莉酸-水杨酸、茉莉酸-乙烯、茉莉酸-脱落酸等。本文对MYC2转录因子的结构、与激素的互作关系以及在植物器官发育中的调控功能的最新研究进展进行了简要综述。

关键词: MYC2转录因子; 器官; 激素互作; 发育

植物生长发育受多种因素调控, 如光照、温度、土壤含水量、盐离子浓度、激素水平等。由于在植物生长、发育、防御等方面发挥重要作用, 植物激素研究一直是研究植物生长调节的热门领域。茉莉酸(jasmonic acid, JA)是植物激素中的重要成员, 1960年发现于茉莉花的脂质次级代谢物, 随后的研究表明JA不仅能响应重金属离子(Maksymiec等2005)、干旱(Brossa等2011)、高盐(Zhao等2014)等环境胁迫, 还参与调节很多组织器官的发育, 如根生长、块茎形成、果实成熟、卷须弯曲、花粉发育等(Cheng等2011)。JA能通过与其他激素或转录因子(transcription factors, TFs)间的互作完成很多发育过程的调控, 如和脱落酸(abscisic acid, ABA)、赤霉素(gibberellin, GA)、水杨酸(salicylic acid, SA)等激素发生互作, 而其中多个互作过程涉及MYC2转录因子。MYC2转录因子是MYC家族中的重要成员, 是大量JA信号通路分支的核心调控因子, 并且在植物组织和器官的生长发育等方面具有一定的调控作用, 故本文对MYC2转录因子在参与植物激素互作以及调控植物器官发育等方面的研究进行了简要综述, 以期对探究MYC2参与的植物调控过程提供参考。

1 MYC2转录因子功能特征

转录因子又称反式作用因子, 是一种DNA特异性结合蛋白, 一般含有DNA结合区(DNA-binding domain)、转录调控区(activation domain)、寡聚化

位点(oligomerization site)、核定位信号(nuclear localization signal)等功能区域。通过与真核生物基因启动子区域中的顺式作用元件发生特异性相互作用, 进而调控各种诱导性基因的表达(刘晓月等2011)。MYC2转录因子作为bHLH家族的一员, 包含bHLH家族的保守bHLH结构域, 该结构域由碱性域与HLH域组成, 碱性域在N端与DNA结合, HLH域在C端包含可变环连接的两个双亲性 α 螺旋。de Pater等首次分离出MYC2并发现其对5'-CACNTG-3'序列具有高亲和性。后来的研究证明G-box及其六聚体为MYC2的DNA结合区(Yadav等2005)。在Dombrecht等(2007)进行的特异性高通量分析实验中, 发现MYC2不仅与G-box间具有较高亲和力, 与其突变体5'-CACATG-3'和5'-CACGTG-3'序列也能发生结合。而后续对其进行的核定位分析实验中发现绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)在C端融合的全长MYC2蛋白在瞬时表达的烟草(*Nicotiana tabacum*)细胞的细胞核(Lorenzo等2004)及稳定转化的拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)植株细胞的细胞核(Chini等2009)中均有残留, 证明MYC2是核定位蛋白。由于GFP融合的缺少bHLH结构域的MYC2蛋白表现出和GFP单独存在时相似的核定位情况, 证明MYC2核定位需要bHLH结构域(Lorenzo等2004)。

收稿 2018-11-01 修定 2019-01-30

资助 国家自然科学基金(31670668)。

* 通讯作者(chli0@163.com)。

目前关于MYC2参与调控JA代谢途径的分子机制了解如下:当缺乏JA作为激活信号时,MYC2转录因子受JASMONATE ZIM domain (JAZ)蛋白抑制导致下游调控开关关闭;当JA作为激活信号存在时,COI1、JA-Ile以及JAZ蛋白组成共受体复合物,COI1通过26S蛋白酶调控泛素依赖的JAZ蛋白降解进而释放抑制状态下的MYC转录因子,其中COI1是F-box蛋白并且在Skp1/Cullin/F-box (SCF) E3泛素连接酶复合体中作为底物特异性受体存在。Goosens等(2015)发现MYC2和MYC3中保守氨基酸的改变会使其从JAZ抑制状态中释放并提高其活性,在MYC2中引入天冬氨酸点突变构建出MYC2^{D105N}突变体,通过酵母双杂发现MYC2^{D105N}仅能与JAZ1和JAZ10蛋白发生互作且结合能力显著降低,而未发生突变的MYC2能与全部JAZ蛋白结合,说明突变后的MYC2由于缺少了JAZ的抑制作用导致活性增强。

鉴于转录因子主要通过结合DNA分子来行使功能,有必要了解MYC2转录因子的三维构象及其与DNA分子的结合方式。Lian等(2017)对MYC2晶体结构的研究阐明了其与DNA分子结合时的分子构象,在MYC2-DNA结构中两个同源二聚体形成了平行的肩并肩反向排列四聚体,二聚体由 α 2螺旋通过强烈的螺旋-螺旋互作的方式形成,该结构允许大量的亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸间形成疏水作用,随后通过K507和K508间的静电作用进一步稳定。单体的 α 1和 α 2螺旋以疏水性核心形成四螺旋束结构,该结构使MYC2形成非常稳定的同源二聚体。尽管如此,MYC2转录因子在植物体内依然存在一定不稳定性,而这种不稳定性可能和翻译后修饰相关。翻译后修饰是调节修饰蛋白活性和功能的重要化学过程,包括泛素化、磷酸化等,蛋白质的半衰期及稳定性等特性能通过它得到改变。Jung等(2015)发现MYC2的不稳定性受PUB10 E3连接酶介导的JA响应的泛素化调控,而Jeong等(2017)证明MYC2能被UBP12和UBP13在体内去泛素化,说明两种去泛素酶能抵消PUB10在体内的影响。此外,UBP12和UBP13过表达植株积累了更水平的MYC2并且表现出JA过度敏感,而*ubp12*和*ubp13*突变体表现出相反的表型,该结果

表明UBP12和UBP13通过使泛素化转录因子避免受到26S水解蛋白的降解来提高MYC2水平。

2 MYC2参与调控植物激素间的互作

植物激素是一类调控植物生长发育、抵御不良影响的重要小分子。当植物感受到外界环境变化时能通过调节内部激素信号转导及分布情况来适应新环境(Zhu和Lee 2015)。植物细胞中已被鉴定的植物激素有几十种,其中与环境适应相关的以JA、GA、ABA、SA、吲哚丁酸(indole butyric acid, IBA)、乙烯(ethylene, ET)等较为常见。JA在植物中的调控功能较为多样,调控范围更为广泛,与其他激素间的联系也更为紧密,譬如JA可参与调控植物衰老、花药开裂(何永明等2018)、根生长、植物受精、花青素累积(畅姣等2016)等生长过程。参与激素间的互作包括JA-IBA互作、JA-GA互作、JA-SA互作等。近几年研究表明:MYC2转录因子在JA为核心的调控网络中扮演开关的角色,并参与很多以JA为核心的激素间互作过程,探究这些过程的调控机制有助于为日后更好地利用MYC2打下基础。

2.1 MYC2参与JA-ABA间的互作

ABA是改善植物非生物胁迫耐受力以及调节作物生长过程的重要组分,其受体主要包括ABAR/CHLH、GCR2、GCG1/2以及PYR/PYL/RCAR,其中PYL/RCAR能与ABA特异性结合并与PP2Cs蛋白磷酸酶互作进而影响ABA信号应答反应(易文凯等2012)。Aleman等(2016)发现在酵母双杂实验中PYL家族成员PYL6能与MYC2特异性结合并且加入ABA后结合能力加强。采用JAZ6和JAZ8 DNA启动子元件的酵母单杂实验中发现PYL6亦能改善MYC2驱使的转录活动,故推测PYL6通过与MYC2互作来行使转录调节功能:当缺乏ABA时,PYL6与MYC2结合较弱,此时转录因子能与启动子结合;而当ABA存在时,PYL6与MYC2紧密结合并提高其转录活性,JAZ表达增强,此时通过启动子的转录被削弱,JA应答反应得到抑制。

2.2 MYC2参与JA-GA间的互作

GA在植物中分布广泛并参与许多植物发育过程的调控,包括叶和芽的发育以及合子胚胎发

育。DELLA蛋白是GRAS蛋白家族中的一个亚家族,在GA信号转导通路中起负调控作用。DELLA不仅参与了GA信号转导,也参与其他激素的信号转导和生物合成,如生长素、ABA、ET、JA等(吴建明等2016)。在GA及JA两个信号通路的互作过程中,DELLA蛋白和MYC2转录因子以及JAZ抑制因子扮演核心角色。Hou等(2010)发现在低GA水平中,DELLA蛋白和JAZ1互作并干扰JAZ1对MYC2的抑制效应,此时MYC2可调节JA代谢相关基因的表达。当GA水平达到临界值,DELLA蛋白泛素化并释放抑制状态下的JAZ1,使其能和MYC2结合并抑制后者转录活性,同时抑制依赖MYC2的JA响应;而为了对该抑制效应进行平衡,DELLA蛋白会增强MYC2和启动子的结合力。此外,Wild等(2012)发现在JA信号通路中,MYC2首先结合到DELLA蛋白RGL3基因的启动子来激活其表达,随后RGL3和JAZ阻遏物互作并通过MYC2调节的正向反馈回路来抑制JAZ并激活JA相应基因。这种JA和GA信号通路间的微妙平衡使得植物在条件适宜时生长发育并且在受到捕食者胁迫时进入防御状态(Yan等2012)。

2.3 MYC2参与JA-SA间的调控

SA是一种经典的植物激素并参与植物生长发育和防御等生命活动,EDR1类似MAPKKKs的蛋白激酶也是拟南芥SA通路中重要的调节因子。拟南芥*edr1*突变体具有极度活跃的SA信号通路并且在应对白粉病真菌病原体菊科白粉菌(*Golovino-mycetes cichoracearum*)时表现出更好的抗性。*edr1*突变体中JA调节的PDF1.2和相关的防卫素下调证明EDR1作为正调控因子存在于JA信号途径中。由于*myc2*突变体中病原体诱导的PDF1.2增加的表达量在*edr1 myc2*双突变体中很大程度上得到了复原,因此推测MYC2很可能在EDR1基因上游调控JA-SA间的信号互作(Hiruma等2011),但是具体调控方式未能阐明。

2.4 MYC2参与JA-ET间的调控

ET作为植物五大激素之一,是非常重要的内源激素,当ET由其受体ETHYLENE RESPONSE1 (ETR1)、ETR2等识别后,CONSTITUTIVE TRIPLE RESPONSE 1 (CTR1)组分被抑制而EIN2组分

被激活(Ju等2012; Qiao等2012; Wen等2012),随后稳定ETHYLENE INSENSITIVE 3 (EIN3)以及EIN3-LIKE1 (EIL1)进而调控后续的响应过程(Gagne等2004)。目前对ET的研究包括果实成熟、开花、叶片衰老、根伸长等发育过程的调控,其中部分根毛发育依赖于JA与ET间的协同作用与伴随作用(Zhu等2006),协同作用依赖于ET稳定的EIN3和EIL1的去抑制作用完成(Zhu等2011)。而除上述协同作用外,ET与JA间亦能通过拮抗作用调控创伤响应基因和次生生物合成基因的表达,MYC2转录因子在该过程中具有重要作用。Song等(2014)通过pull-down实验证明MYC2能与EIN3以及EIL1结合并抑制其转录活性:将纯化麦芽糖结合蛋白(MBP)-MYC2 (MBP-MYC2)融合树脂与flag-EIN3瞬时表达后的叶片总蛋白温育,经十二烷基硫酸钠聚丙烯酰胺凝胶电泳(sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis, SDS-PAGE)分离后用于和抗体anti-标签免疫印迹分析,发现MYC2树脂能拽下flag-EIN3进而表明MYC2能与EIN3结合。此外,EIN3的表达能显著激活HLS1启动子驱动的LUC的表达,而当EIN3与MYC2共表达后,LUC表达量显著降低。在*myc2*突变体中HLS1表达量上调并且防御基因表达量也相继上调,如:ETHYLENE RESPONSE FACTOR 1 (ERF1)及其靶基因PDF 1.2表型上,*myc2*相关突变体对灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)抗性增强并表现出更夸张的顶钩性状,因而进一步验证了MYC2对EIN3及EIL1具有抑制作用。

3 MYC2参与植物器官发育

3.1 MYC2参与调控叶片发育

叶片是由表皮、叶脉、叶肉等组织构成的重要器官,通过叶绿体的光合作用和气孔的蒸腾作用来为植物的生长发育及繁殖提供能量和充足的养分,其中叶脉负责支撑叶片,输送水分和无机盐,输出光合产物。近期研究发现MYC2能通过抑制生长素合成进而抑制叶脉发育,Huang等(2017)对模式植物拟南芥叶片中叶脉密度及激素含量进行分析,发现在T-DNA嵌入的*myc2*突变体jin1-9 (SALK 017005)和jin1-10 (SALK 083483)中,突变体间叶脉密度相似但明显高于野生型($P < 0.0005$),

并且两者生长素含量和野生型相比分别增长了40%和30%，由此证明MYC2可负调控叶脉发育，而该实验结果在白花菜(*Gynandropsis gynandra*)和醉蝶花(*Tarenaya hassleriana*)中也得到验证。

衰老是植物生存和发育所必要的程序化细胞死亡活动，通过一系列高度协调的细胞过程调控触发营养物质对发育组织和贮存器官间的再分配。合适的叶片衰老起始时间对种子产量、果实成熟以及生物产量都是极其重要的(Wu等2012)。叶片衰老受多种因素调控，其中以环境因素和生长因素为主，如极端温度、高盐度、干旱程度、昆虫攻击以及激素水平、生长周期、光照条件等。此前已有研究表明复合体EC (evening complex)能负调控叶片衰老，复合体中的任意组分发生突变都会出现生物钟紊乱、下胚轴较长和开花期提前等叶片衰老相关表型，但是具体分子机制未能阐明(Helfer等2011; Sanchez和Kay 2016)。而最近研究表明该过程涉及MYC2转录因子和JA信号通路：Zhang等(2018)利用本氏烟(*N. benthamiana*)对EC复合体中LUX的结合位点进行分析，发现在预测的靶基因中只有MYC2受到LUX显著抑制且该结果在拟南芥中得到验证，原生质体瞬时表达检测发现LUX可以抑制MYC2而不会抑制COI1，故推测MYC2启动子是LUX的靶位点，在对*pELF4: pELF4-HA*和*35s:GFP-LUX*转基因品系做染色质免疫沉淀(chromatin immunoprecipitation, ChIP)分析后发现MYC2启动子处蛋白富集明显。Qi等(2015)研究表明MYC2可以同bHLH IIIId亚族转录因子发生拮抗作用调控叶片衰老：在受到环境胁迫或收到发育信号后，植物合成JA并通过COI1-26S蛋白酶水解途径诱导JAZ蛋白降解，随后释放MYC转录因子(MYC2、MYC3和MYC4)，后者结合到衰老相关基因的启动子并促进叶片衰老；同时，IIIId bHLH转录因子(bHLH03、bHLH13、bHLH14和bHLH17)被释放进而抑制衰老相关基因表达并阻断MYC激活的JA诱导叶片衰老。除对叶片老化具有调控功能，MYC转录因子和IIIId bHLH转录因子亦能通过拮抗作用调节根生长、花青素积累、抵御昆虫攻击。此外，Yu等(2016)发现MYC2在黑暗诱导条件下还可作为JAZ7的下游靶基因参与JAZ7

对叶片衰老的抑制作用：对*jaz7*突变体、*myc2*突变体和*jaz7 myc2*双突变体植株莲座叶进行暗处理，发现*jaz7*突变体叶片出现明显黄化，而*myc2*及其双突变体相比之下表现出叶片衰老延迟以及叶绿体降解水平降低，说明MYC2突变能缓解*jaz7*突变体中的部分叶绿体降解，推测MYC2可能是JAZ7在黑暗诱导叶片衰老途径中的靶基因。

3.2 MYC2参与根发育

根是植物六大器官之一，由向下垂直生长的主根及主根衍生出的侧根组成，不仅能为植物提供一定的支撑作用还能从土壤中摄取水分及矿物质输送到其他组织器官。研究发现JA能通过依赖MYC2的方式抑制拟南芥主根分生区细胞分裂：MYC2可能为对JA进行响应而结合到*PLT1*和*PLT2*启动子上的G-box进而抑制基因表达，而*PLT1*和*PLT2*能编码维持根茎细胞活性的激素响应转录因子*AP2*和*ERF*，MYC2对这些转录因子的抑制可能与JA介导的根生长抑制相关(Chen等2011)。此外，JAs还能促进侧根形成(Sun等2009)，并且MYC2在该过程中作为正调控因子存在且展现出很强的根特异性(Yadav等2005)。亦有研究表明MYC等位基因对根发育存在影响，Gasperini等(2015)发现在对照条件下，*myc2-322b*植株的根和WT相比缩短了20%，*ninja myc2-322B*双突变体的根长仅达到野生型根长的50%，可能与分生区分生细胞数量与细胞延长程度降低有关，该现象和JA处理过的野生型表现一致。最近我们的研究团队将构建的MYC2过表达和MYC2抑制表达载体转入大青杨(*Populus ussuriensis*)，稳定表达后发现MYC2过表达植株和野生型相比不定根生长速度较快，而MYC2抑制表达株系不定根发生较晚且生长较迟缓。综上，MYC2转录因子对根发育的调控是多方面的，既能促进不定根发生也能抑制主根形成，但是具体调控机理还需进一步探究。

3.3 MYC2参与种子发育

种子是种子植物特有的器官，由胚珠发育而来，一般由种皮、胚和胚乳三部分组成，其中胚贮存了大部分植物萌发所需的营养物质，如蛋白质、淀粉和以三酰基甘油(triacylglycerol, TAG)形式贮存的脂肪。胚养分贮存发生包括4个阶段：授

粉后6 d左右, 胚乳中出现鱼雷状胚; 随后种子进入成熟期, 在此期间胚体积迅速膨大并且TAGs和蛋白质开始累积(Hills 2004); 授粉后10~16 d内, TAGs和蛋白质贮存速度迅速增加并在第四阶段即成熟期结束时达到最大值。最近研究表明MYC2参与调节种子大小、种子重量以及种子贮存蛋白积累。Gao等(2016)通过qPCR对授粉后拟南芥不同阶段的MYC2表达量进行了分析, 发现其表达量和种子贮存物积累速度呈正相关, 即授粉后6~10 d表达量和WT相比相对较高, 成熟期中段显著增加并在授粉后第12天达到最大值, 在授粉后第14天开始出现降低; 而*myc2*突变体种子体积大于野生型更进一步验证了MYC2和种子发育相关。此外, Qi等(2015)发现长角果*myc2 myc3 myc5*三突变体中种子产量较少, 而*myc2 myc3 myc4 myc5*四突变体中种子产量更低, 鉴于已有研究表明IIIe bHLH家族转录因子MYC2、MYC3、MYC4和MYC5在氨基酸水平上具有高度的同一性和相似性, 故推测种子产量可能和MYC2正相关。

3.4 MYC2参与调控果实成熟

果实成熟受内源及外源等多方面因素影响, 包括光照条件、生长温度、激素水平等, 其中对激素ET的研究在季节性果实中最为深入。ET不仅能促进果实成熟, 还可抑制茎和根的增粗生长、幼叶的伸展、芽的生长。苹果中ET的合成主要受1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase, ACC synthase, ACS)和ACC氧化酶(ACC oxidase, ACO)调控, 前者先合成ACC, 随后ACC被ACO氧化生成ET, 上述过程是杨氏循环的关键步骤(Yang等2012), 而ACS是其中的限速酶(Pech等2010)。Li等(2017)研究发现JA和MYC2能促进苹果中ACO和ACS的表达及ET合成, MYC2不仅能与ACS1和ACO1启动子结合来增进它们的表达还可同时提高ERF3活性, ERF3与MdACS1启动子结合并使其起始转录。此外, MYC2和ERF2还能直接互作来抑制ERF2对ACS1启动子的抑制作用并防止ERF2结合到ERF3, 导致更高水平的自由ERF3对ACS1进行转录激活。通过上述机制, MYC2启动子促进ACS1和ACO1转录并提升ET合成水平进而在果实苹果成熟期响应JA。

3.5 MYC2参与花发育调控

花是开花植物特有的繁殖器官, 其发育是一个精准而复杂的调控过程, 其中开花时间往往与光照、温度和部分激素有关。研究发现MYC2参与JA介导的拟南芥开花抑制作用: 在长日照或短日照条件下, *myc2/3*和*myc2/4*双突变体表现出比野生型较早的开花表型; 相反*myc2*、*myc3*、*myc4*单突变体及*myc3/4*双突变体和野生型开花时间相近。此外, *myc2/3/4*三突变体以及*myc2/3*、*myc2/4*双突变体相比在两种日照条件下表现出更早的开花表型。该结果表明三种MYC蛋白在两种光照条件下调节作用冗余而MYC2的调控效果更明显(Wang等2017)。不仅如此, MYC2还参与花萼等组分的发育调控, IIIe bHLH转录因子家族MYC2、MYC3、MYC4和MYC5的全部三突变体均表现出开花期花药不能正常开裂、开裂期延迟以及花粉粒存活率低的表型, 而所有突变体还出现花萼发育延迟(Qi等2015)。鉴于IIIe bHLH转录因子在氨基酸水平上具有高度一致性, 故推测MYC2具有调控花萼发育的作用, 但是具体调控机理尚待研究。

4 小结与展望

随着近几年对MYC2转录因子研究的不断深入以及JA代谢通路的不断挖掘, MYC2转录因子在植物调控网络中的核心地位逐渐浮出水面。本文针对MYC2转录因子在以JA为核心的激素代谢网络以及植物器官发育中取得的研究进展做了简要综述, 研究表明MYC2转录因子不仅能参与调控根、叶、种子等器官的部分发育活动并且还以调控开关的角色存在于多种激素通路互作过程中。此外, MYC2还能通过激活JA信号途径上游相关基因对其进行正负调控, 而且对发育相关的重要蛋白结合能力、和其他转录因子形成二聚体的能力以及激活或抑制多种信号途径相应基因表达的能力也反映出它在调控方面的多样性。尽管如此, 对MYC2转录因子在调控植物发育方面的了解仍然存在很多盲点, 例如: MYC2参与的激素调控网络中是否还存在其他成员? 由于BR与ABA在很多萌发、抗逆等过程中存在交叉互作, 所以MYC2很可能通过调控ABA代谢通路间接参与BR代谢。此

外, MYC2与植物茎部发育是否存在联系或调控方式是否以激素互作为背景, 这些都将成为未来研究的重点。相信对JA和其他相关激素代谢途径互作机制的不断探索以及在重要经济作物中MYC2转录因子对植物发育影响的不断深入了解, 都将为揭开植物代谢活动调控网络、为重要经济作物生长发育调控制定新策略、增强重要经济作物对环境压力耐受性提供重要帮助。

参考文献(References)

- Aleman F, Yazaki J, Lee M, et al (2016). An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 transcription factor: a putative link of ABA and JA signaling. *Sci Rep*, 6: 28941
- Brossa R, López-Carbonell M, Jubany-Mari T, et al (2011). Interplay between abscisic acid and jasmonic acid and its role in water-oxidative stress in wild-type, ABA-deficient, JA-deficient, and ascorbate-deficient *Arabidopsis* plants. *J Plant Growth Regul*, 30 (3): 322–333
- Chang J, Chen T, Huang T, et al (2016). Anthocyanin accumulation induced by MeJA in somatic embryo of rubber tree (*Hevea brasiliensis*). *Genom Appl Biol*, 35 (11): 3115–3121 (in Chinese with English abstract) [畅姣, 陈涛, 黄天带等(2016). 茉莉酸诱导橡胶树体细胞胚花青素的累积, 基因组学与应用生物学, 35 (11): 3115–3121]
- Chen Q, Sun J, Zhai Q, et al (2011). The basic helix-loop-helix transcription factor MYC2 directly represses *PLETHORA* expression during jasmonate-mediated modulation of the root stem cell niche in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23 (9): 3335–3352
- Cheng Z, Sun L, Qi T, et al (2011). The bHLH transcription factor MYC3 interacts with the jasmonate ZIM-domain proteins to mediate jasmonate response in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 4 (2): 279–288
- Chini A, Boter M, Solano R (2009). Plant oxylipins: COI1/JAZs/MYC2 as the core jasmonic acid-signalling module. *FEBS J*, 276 (17): 4682–4692
- Dombrecht B, Xue GP, Sprague SJ, et al (2007). MYC2 differentially modulates diverse jasmonate-dependent functions in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (7): 2225–2245
- Gagne JM, Smalle J, Gingerich DJ, et al (2004). *Arabidopsis* EIN3-binding F-box 1 and 2 form ubiquitin-protein ligases that repress ethylene action and promote growth by directing EIN3 degradation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101 (17): 6803–6808
- Gao C, Qi S, Liu K, et al (2016). MYC2, MYC3, and MYC4 function redundantly in seed storage protein accumulation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol Biochem*, 108: 63–70
- Gasparini D, Chételat A, Acosta IF, et al (2015). Multilayered organization of jasmonate signalling in the regulation of root growth. *PLoS Genet*, 11 (6): e1005300
- He YM, Liu SF, Lei SQ (2018). The dynamic changes in jasmonate levels and expression of its pathway-related genes in anthers before dehiscence in rice. *Acta Agr Univ Jiangxiensis*, 40 (3): 429–434 (in Chinese with English abstract) [何永明, 刘遂飞, 雷抒情(2018). 水稻花药开裂前茉莉酸水平及信号途径相关基因表达的动态变化. 江西农业大学学报, 40 (3): 429–434]
- Helfer A, Nusinow DA, Chow BY, et al (2011). *LUX ARRHYTHMO* encodes a night time repressor of circadian gene expression in the *Arabidopsis* core clock. *Curr Biol*, 21 (2): 126–133
- Hills MJ (2004). Control of storage-product synthesis in seeds. *Curr Opin Plant Biol*, 7 (3): 302–308
- Hiruma K, Nishiuchi T, Kato T, et al (2011). *Arabidopsis ENHANCED DISEASE RESISTANCE 1* is required for pathogen-induced expression of plant defensins in nonhost resistance, and acts through interference of MYC2-mediated repressor function. *Plant J*, 67 (6): 980–992
- Hou X, Lee LYC, Xia K, et al (2010). DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell*, 19 (6): 884–894
- Huang CF, Yu CP, Wu YH, et al (2017). Elevated auxin biosynthesis and transport underlie high vein density in C_4 leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114 (33): E6884–E6891
- Jeong JS, Jung C, Seo JS, et al (2017). The deubiquitinating enzymes UBP12 and UBP13 positively regulate MYC2 levels in jasmonate responses. *Plant Cell*, 29 (6): 1406–1424
- Jung C, Zhao P, Seo JS, et al (2015). PLANT U-BOX PROTEIN10 regulates MYC2 stability in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (7): 2016–2031
- Li T, Xu Y, Zhang L, et al (2017). The jasmonate-activated transcription factor MdMYC2 regulates *ETHYLENE RESPONSE FACTOR* and ethylene biosynthetic genes to promote ethylene biosynthesis during apple fruit ripening. *Plant Cell*, 29 (6): 1316–1334
- Lian TF, Xu YP, Li LF, et al (2017). Crystal structure of tetrameric *Arabidopsis* MYC2 reveals the mechanism of enhanced interaction with DNA. *Cell Rep*, 19 (7): 1334–1342
- Liu XY, Wang WS, Fu BY, et al (2011). Research progress of plant bHLH transcription factor family. *Curr Biotechnol*, 1 (6): 391–397 (in Chinese with English abstract) [刘晓月, 王文生, 傅彬英等(2011). 植物bHLH转录因子家族的功能研究进展. 生物技术进展, 1 (6): 391–397]
- Lorenzo O, Chico JM, Sánchez-Serrano JJ, et al (2004). *JAS-*

- MONATE-INSENSITIVE1* encodes a MYC transcription factor essential to discriminate between different jasmonate-regulated defense responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16 (7): 1938–1950
- Maksymiec W, Wianowska D, Dawidowicz AL, et al (2005). The level of jasmonic acid in *Arabidopsis thaliana* and *Phaseolus coccineus* plants under heavy metal stress. *Plant Physiol*, 162 (12): 1338–1346
- Pech JC, Latché A, Bouzayen M (2010). Ethylene biosynthesis. In: Davies PJ (ed). *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action!* Dordrecht: Springer, 115–136
- Qi T, Huang H, Song S, et al (2015). Regulation of jasmonate-mediated stamen development and seed production by a bHLH-MYB complex in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (6): 1620–1633
- Qi T, Wang J, Huang H, et al (2015). Regulation of jasmonate-induced leaf senescence by antagonism between bHLH subgroup IIIe and IIId factors in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27 (6): 1634–1649
- Qiao H, Shen Z, Huang SC, et al (2012). Processing and subcellular trafficking of ER-tethered EIN2 control response to ethylene gas. *Science*, 338 (6105): 390–393
- Sanchez SE, Kay SA (2016). The plant circadian clock: from a simple timekeeper to a complex developmental manager. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 8 (12): a027748
- Song S, Huang H, Gao H, et al (2014). Interaction between MYC2 and ETHYLENE INSENSITIVE3 modulates antagonism between jasmonate and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26: 263–279
- Sun J, Xu Y, Ye S, et al (2009). *Arabidopsis ASAI* is important for jasmonate-mediated regulation of auxin biosynthesis and transport during lateral root formation. *Plant Cell*, 21 (5): 1495–1511
- Wang H, Li Y, Pan J, et al (2017). The bHLH transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 are required for jasmonate-mediated inhibition of flowering in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 10 (11): 1461–1464
- Wen X, Zhang C, Ji Y, et al (2012). Activation of ethylene signaling is mediated by nuclear translocation of the cleaved EIN2 carboxyl terminus. *Cell Res*, 22 (11): 1613–1616
- Wild M, Davière JM, Cheminant S, et al (2012). The *Arabidopsis* DELLA *RGA-LIKE3* is a direct target of MYC2 and modulates jasmonate signaling responses. *Plant Cell*, 24 (8): 3307–3319
- Wu JM, Huang X, Qiu LH, et al (2016). The progress of DELLA protein in plants. *J Agr Biotechnol*, 24 (8): 1207–1215 [吴建明, 黄杏, 丘立杭等(2016). DELLA蛋白在植物中的研究进展. *农业生物技术学报*, 24 (8): 1207–1215]
- Wu XY, Kuai BK, Jia JZ, et al (2012). Regulation of leaf senescence and crop genetic improvement. *Integr Plant Biol*, 54 (12): 936–952
- Yadav V, Mallappa C, Gangappa SN, et al (2005). A basic helix-loop-helix transcription factor in *Arabidopsis*, MYC2, acts as a repressor of blue light-mediated photomorphogenic growth. *Plant Cell*, 17 (7): 1953–1966
- Yang DL, Yao J, Mei CS, et al (2012). Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (19): E1192–E1200
- Yi WK, Wang J, Yang H, et al (2012). Abscisic acid receptors: abscisic acid signaling transduction pathways in plants. *Chin Bull Bot*, 47 (5): 515–524 (in Chinese with English abstract) [易文凯, 王佳, 杨辉等(2012) 植物ABA受体及其介导的信号转导通路. *植物学报*, 47 (5): 515–524]
- Yu J, Zhang Y, Di C, et al (2016). JAZ7 negatively regulates dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 67 (3): 751–762
- Zhang Y, Wang Y, Wei H, et al (2018). Circadian evening complex represses jasmonate-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 11 (2): 326–337
- Zhao Y, Dong W, Zhang N, et al (2014). A wheat allene oxide cyclase gene enhances salinity tolerance via jasmonate signaling. *Plant Physiol*, 164 (2): 1068–1076
- Zhu C, Gan L, Shen Z, et al (2006). Interactions between jasmonates and ethylene in the regulation of root hair development in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 57 (6): 1299–1308
- Zhu Z, An F, Feng Y, et al (2011). Derepression of ethylene-stabilized transcription factors (EIN3/EIL1) mediates jasmonate and ethylene signaling synergy in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (30): 12539–12544
- Zhu Z, Lee B (2015). Friends or foes: new insights in jasmonate and ethylene co-actions. *Plant Cell Physiol*, 56 (3): 414–420

Research progress of MYC2 transcription factors participating in plant development and regulation

LI Gang¹, LI Wen-Long¹, XU Xue-Mei², LI Cheng-Hao^{1,*}

¹State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

²Library of Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: MYC transcription factor is an important member of bHLH family. In recent years, studies have shown that MYC2 transcription factor is a key component of the hormone regulatory network which takes jasmonic acid (JA) as core and is involved in the regulation of a large number of plant development processes and a variety of anti-stress processes, for example: the synthesis of secondary metabolites like anthocyanin and phenolic acid; stress response like oxidation and insect pests; the development of six major organs of plants; the hormone interaction processes, including JA-salicylic acid, JA-ethylene, JA-abscisic acid, etc. In this paper, the latest research progress of the structure of MYC2 transcription factor together with its interaction with hormones and its regulatory function in plant organ development are reviewed.

Key words: MYC2 transcription factor; organ; hormone interaction; development

Received 2018-11-01 Accepted 2019-01-30

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31670668).

*Corresponding author (chli0@163.com).