

植物JAZ蛋白家族研究进展

魏昕^{1,2,3}, 刘雨恒^{1,2,3}, 刘宇阳^{1,2,3}, 殷晓浦^{1,2,3}, 谢恬^{1,2,3}, 湛容^{1,2,3}, 卫秋慧^{1,2,3,*}

¹杭州师范大学医学部药学院, 杭州311100

²浙江省榄香烯类抗癌中药研究重点实验室, 杭州311100

³浙产中药材资源开发与应用浙江省工程实验室, 杭州311100

*通信作者(wqh_268@163.com)

摘要: JAZ (Jasmonate ZIM-domain)蛋白是植物中一种重要的负调控因子, 最初从模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中分离鉴定。JAZ蛋白结构包含ZIM、Jas和NT三个保守结构域。JAZ蛋白可通过与植物中转录因子或其他蛋白相互作用参与植物生长发育过程中多种生理过程的调控。本文将介绍JAZ蛋白的结构特征, 以及响应茉莉酸(JA)及其他信号通路的转导途径, 并详细综述JAZ蛋白与不同蛋白相互作用参与植物多种生理过程的研究进展, 并进一步展望JAZ蛋白在药用植物中可能的调控作用, 以期培育活性成分高积累的药用植物新品种提供分子基础和理论依据。

关键词: JAZ蛋白; JA途径; 转录因子; 互作

Advances of JAZ family in plants

WEI Xin^{1,2,3}, LIU Yuheng^{1,2,3}, LIU Yuyang^{1,2,3}, YIN Xiaopu^{1,2,3}, XIE Tian^{1,2,3}, CHEN Rong^{1,2,3}, WEI Qiuhui^{1,2,3,*}

¹College of Pharmacy, School of Medicine, Hangzhou Normal University, Hangzhou 311100, China

²Key Laboratory of Elemene Class Anti-cancer Chinese Medicine of Zhejiang Province, Hangzhou 311100, China

³Engineering Laboratory of Development and Application of Traditional Chinese Medicine from Zhejiang Province, Hangzhou 311100, China

*Corresponding author (wqh_268@163.com)

Abstract: JAZ is an important negative regulator in plants, which was originally identified and isolated from the model plant *Arabidopsis thaliana*. The structure of JAZ contains three conserved domains: ZIM, Jas and NT. JAZs can participate in the regulation of various physiological processes during plant growth and development by interacting with transcription factors or other proteins in plants. This article introduces the structural characteristics of JAZ proteins as well as the signal response pathway to jasmonic acid (JA). Then, the research progress of JAZs involved in various physiological processes of plants is reviewed in detail. We further look forward to the possible regulator role of JAZs in secondary metabolism of medicinal plants. All these will lay a foundation for breeding new medicinal plant varieties with high accumulation of active ingredients.

Key words: JAZ protein; JA pathway; transcription factor; interaction

茉莉酸(jasmonic acid, JA)是一种存在于高等植物体内的内源生长调节激素, 参与植物生命周期的各个方面, 如调节植物的生长发育, 调控次生代谢, 参与生物胁迫(虫害、病害)以及非生物胁迫

(紫外、高盐、干旱、极端温度等)的响应(蒋科技

收稿 2020-11-18 修定 2021-03-05

资助 国家自然科学基金(81903742)和浙江省自然科学基金(LQ19C020002)。

等2010)。JAZ蛋白在植物响应JA信号途径中发挥重要作用。当植物中JA含量较低时, JAZ蛋白作为JA信号通路中的负调控因子与调控JA应答基因正常表达的转录因子结合, 抑制JA早期应答基因的表达; 当植物中JA含量升高时, JA活性因子JA-Ile (3*R*,7*S*-jasmonoyl-L-isoleucine)大量积累, 促使SCF^{COI1} (Skp1-Cul1-F-box protein^{CORONATINE INSENSITIVE 1}) 蛋白复合体形成, 继而通过Jas结构域结合招募JAZ蛋白并泛素化降解, 因而被JAZ抑制的转录因子或其他蛋白因子被释放, 从而启动JA早期应答基因的转录表达, 参与相应的植物生理过程(Major等2017)。JA信号的应答和转导经过众多科学家的努力已经研究得比较清晰, 且在多个物种中均被验证, 相对比较保守, 但响应JA信号参与植物的各种生理过程的机制比较广泛且具有物种或组织特异性。本文将重点综述JAZ蛋白与多种转录因子或其他蛋白相互作用参与植物各种生理过程的研究进展。

1 JAZ蛋白简介

JAZ蛋白存在于所有陆生植物中, 从低等的苔藓植物到高等的双子叶植物。JAZ蛋白最初从拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中分离鉴定, Shikata等(2004)和Mandaokar等(2006)通过高通量测序和转录谱分析鉴定得到13个成员。以拟南芥JAZ蛋白序列搜索PLAZA数据库, 鉴定植物界不同谱系中的JAZ蛋白, 共鉴定出1 065个序列(Garrido-Bigotes等2019)。JAZ蛋白亚家族属于TIFY家族, 包含NT、ZIM和Jas三个保守结构域。NT是JAZ蛋白N末端的一个弱保守区, 该结构域可以与DELLA蛋白互作抑制

JA信号(Melotto等2008)。ZIM结构域(PF06200)是一段位于JAZ蛋白序列中间部位的保守结构域, 该结构域包含28个氨基酸, 并在其靠近N端一侧含有TIF[F/Y]XG保守序列, 因此也称TIFY结构域。ZIM结构域作为一个蛋白-蛋白相互作用的结构域, 介导了JAZ蛋白质之间的同源或异源相互作用、与其他蛋白间的相互作用以及与NINJA (Novel Interactor of JAZ)和TPL (TOPLESS)共抑制子的相互作用(Browse和Wallis 2019; Pauwels等2010)。Jas结构域位于JAZ蛋白C末端, 具有高度保守的核心序列SLX₂FX₂KRX₂RX₃PY, 该结构域以SCF^{COI1} 依赖的方式控制JAZ蛋白应答JA信号的稳定性(Melotto等2008), 并且是JA-Ile/coronatine与COI1相互作用的关键(图1)。

2 JAZs参与植物响应多种信号通路

通过近年来对JAZ蛋白的深入研究, 已基本明确其在JA信号通路中扮演的角色。JAZ蛋白是JA信号途径中最重要的组成部分之一, 它与COI1作为JA-Ile的共同受体, 响应JA信号并抑制下游转录因子(transcription factor, TF)的活性从而发挥作用(Yan等2018)。如图2所示, 在JA水平较低时, JAZ蛋白中的Jas结构域介导了其跟TFs (如MYC、MYB等)的相互作用, JAZs通过与TFs及衔接蛋白NINJA结合而充当阻遏物, NINJA通过其EAR (ERF associated amphiphilic repression)结构域结合一般共阻遏物TPL等相关蛋白抑制JA应答基因的表达; 当JA水平升高时, COI1与SCF-box蛋白通过E3连接酶形成SCF^{COI1}复合物, Jas结构域又介导了JAZ与

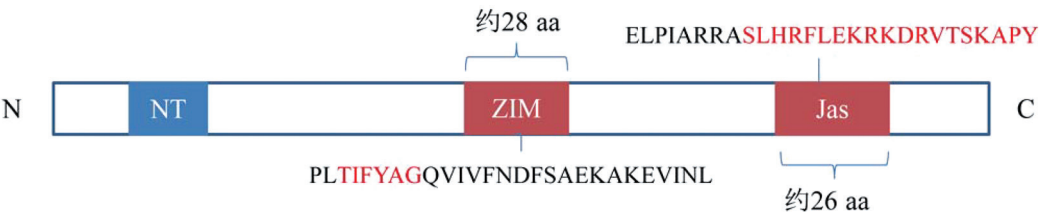


图1 JAZ蛋白基本结构

Fig. 1 Basic structure of JAZ protein

JAZ蛋白包含NT、ZIM和Jas三个保守结构域。NT: JAZ蛋白N末端的一个弱保守区; ZIM结构域: 位于JAZ蛋白序列中间部位的保守结构域, 该结构域包含28个氨基酸, 并在其靠近N端一侧含有TIF[F/Y]XG保守序列; Jas结构域: 位于JAZ蛋白C末端, 具有高度保守的核心序列SLX₂FX₂KRX₂RX₃PY。

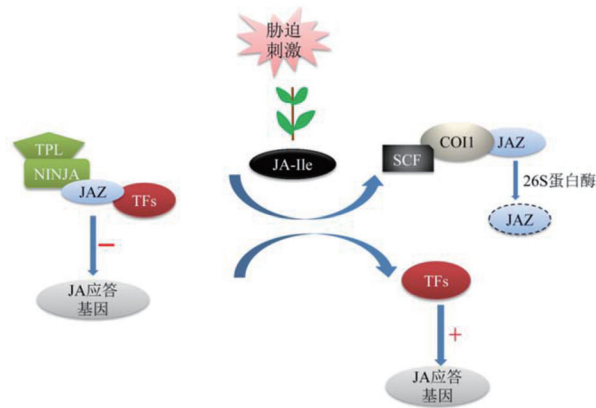


图2 JA信号途径

Fig. 2 JA signaling pathway

当植物中JA含量较低时, JAZ蛋白与TFs及衔接蛋白NINJA结合而充当阻遏物, NINJA通过其EAR结构域结合一般共阻遏物TPL等相关蛋白抑制JA应答基因的表达; 当植物受到胁迫刺激时, JA活性因子JA-Ile大量积累, 促使SCF^{COI1}蛋白复合体形成, 继而招募JAZ蛋白并在26S蛋白酶的作用下使其泛素化降解, 因而被JAZ抑制的转录因子得以释放, 从而启动JA应答基因的表达。

COI1的相互作用, 形成SCF^{COI1}-JAZ复合物, 使JAZ在26S蛋白酶体中被泛素化降解, 被JAZs抑制的TFs得以解除, 激活了JA-Ile应答基因的表达(Chao等2019; Monte等2019; Zhou和Memelink 2016)。在JA应答信号通路中, Jas基序发挥了双重作用, 既介导了JAZ与下游转录因子的相互作用, 也促进了JA-Ile依赖性的JAZ与COI1的相互作用; 缺失Jas序列的JAZs表现出JA显性不敏感性。例如, Chung (2010)等人研究发现JAZ10部分缺失Jas基序的选择性剪接转录本JAZ10.3或整段缺失Jas基序的转录本JAZ10.4能够赋予其JA显性不敏感性; 同样地, Staswick (2008)研究发现JAZ3基因Jas基序缺陷突变体JAI3表现出显性JA不敏感。因此, Jas基序在JA信号转导途径中具有重要意义。随着JA信号应答的进行, JAZ蛋白被不断降解, 因此编码JAZ蛋白的基因随之被诱导, 诱导表达的JAZ蛋白再次抑制转录因子的转录活性, 从而封闭JA应答, 使植物体不会产生过度JA应答反应, 避免植物体能量的过度消耗(陈金焕等2020; 谢鹏飞等2020)。

JAZ蛋白除了参与JA信号转导途径, 也可作为多个信号通路的阻遏蛋白, 参与其他植物激素生

物合成或信号转导途径。例如, 在赤霉素(gibberellins, GA)信号通路中, DELLAs负调控抑制因子, 可与JA信号通路负调控因子JAZs互相作用, 从而相互限制各自对其下游转录因子的抑制作用(Wild等2012)。除此之外, JAZ也在脱落酸(abscisic acid, ABA)、乙烯(ethylene, ET)和水杨酸(salicylic acid, SA)等信号通路中发挥作用(Kazan和Manners 2012)。

3 JAZs的功能多样性

3.1 JAZs与bHLH/MYC转录因子互作参与植物的防御反应及生长调控

MYC2、MYC3、MYC4和MYC5属于bHLH(basic helix-loop-helix)家族IIIe亚群, 与大多数的JAZs都互作, 作为转录激活剂积极介导不同的JA反应, 包括根生长抑制、毛状体形成、花青素积累和病原菌抗性。而bHLH家族IIId亚群转录因子如bHLH17/JAM1、bHLH13/JAM2、bHLH3/JAM3和bHLH14作为转录抑制因子负调控JA反应, 包括根系生长、花青素积累、叶片衰老及抵御病虫害。例如, bHLH17、bHLH13和bHLH3形成同源二聚体和异源二聚体(Fonseca等2014), 其C端Jas结构域介导这些结构域相互作用。有研究发现四聚体MYC2比二聚体MYC3能更有效地激活基因表达(Lian等2017)。bHLH13的N端是其转录抑制活性所必需的, 并且其过表达抑制了植物对昆虫的防御作用, 研究发现其过表达会使JA诱导的防御相关基因的表达减弱。由于转录激活子对下游靶基因的过度激活, 使bHLH家族IIId亚群转录因子突变体表现出JA超敏反应。*bhlh3 bhlh13 bhlh14 bhlh17 coi1-1*突变体表现出与*coi1-1*相似的JA不敏感性, 包括JA抑制根生长、花青素积累、防御反应。这一结果表明尽管*bhlh3 bhlh13 bhlh14 bhlh17 coi1-1*中bHLH家族IIId亚群转录因子发生突变, 但由于转录激活子仍然受到JAZ积累的抑制作用, 导致JA应答和JA相关防御作用无法恢复。有关研究利用功能缺失突变体来探索bHLH家族IIId亚群转录因子与转录激活因子(MYC2/3/4和TTG1/bHLH/MYB复合物)之间的遗传关系, 发现*myc2 myc3 myc4*突变体阻断了四重突变体*bhlh3 bhlh13 bhlh14 bhlh17*中JA诱导的叶片衰老(Qi等2015a); *myc2*减弱了*bhlh3 bhlh13*

*bhlh17*和*bhlh13 bhlh14 bhlh17*植物中JA抑制的根系生长和JA诱导的花青素积累,表明*bhlh3*、*bhlh13*、*bhlh14*和*bhlh17*基因拮抗JA信号中的MYC2。此外,TTG1/bHLH/MYB复合物的破坏会阻断bHLH亚群IIIId转录因子突变体中花青素的过度积累,说明bHLH亚群IIIId转录因子作为JA反应的一般抑制子发挥作用,并且它们拮抗不同的转录激活子来抑制不同的JA反应(Huang等2018)。MYC2及其同源的MYC3和MYC4是JA信号转导的中心转录调节子,并通过与JAZ蛋白相互作用进行负调控。JAZ蛋白降解可解除对MYC转录因子的抑制作用,从而导致下游JA应答基因的转录激活。MYC2和MYC3的N端区域均与JAZ蛋白相互作用。此外,MYC转录因子同源二聚体和异源二聚体的形成也表明了JA信号所需的这些因子之间的蛋白质相互作用的重要性(Fernandez-Calvo等2011; Goossens等2017)。bHLH成员GL3、EGL3和TT8的一个保守的C-terminal domain (CD)与JAZs相互作用,并介导bHLH成员之间的二聚化。将GL3、EGL3和TT8截短成含有CD结构域的GL3CT2、EGL3CT2和TT8CT2,通过酵母双杂交进行验证,并通过双分子荧光互补分析表明CD结构域介导了GL3、EGL3和TT8的二聚化(Wen等2018)。

3.2 JAZs与MYBs互作调控植物的生长发育

MYB21和MYB24属于R2R3-MYB转录因子亚家族,可以与bHLH转录因子IIIe亚类(MYC2、MYC3、MYC4和MYC5)结合形成MYB-MYC复合物并与JAZs相互作用介导后期雄蕊的发育(Qi等2015b)。研究发现MYB21和MYB24通过其N-末端可以与10种JAZ蛋白相互作用,说明大多数JAZs可能通过干扰MYB21/24的DNA结合功能来减弱其调节雄蕊发育的功能。MYB24的过度表达并不能恢复JA缺陷型突变体*opr3*的雄蕊发育,但适度的过表达可以恢复雄蕊发育及可育性。对MYB24下游途径的探究将有助于理解合适的MYB24表达水平对雄蕊发育的调控机制。N末端DNA结合结构域和C末端转录激活结构域都介导了MYB21和MYB24的二聚体化,MYB24的N末端过度表达会减弱雄蕊的发育及生育性,说明MYB24NT的表达水平与雄性不育有关。而MYB24NT是否通过影响

MYBs的二聚体相互作用来影响雄蕊发育还尚待研究。此外,研究发现MYB21、MYB24和MYB57的幼花芽中积累了更多的JA,表明MYBs负调控JA生物合成以减弱JA诱导的MYBs表达并精确调控雄蕊发育(Huang等2017)。研究发现,*GhJAZ2*过表达抑制了棉花(*Gossypium* spp.)纤维的发育。对其机制进行进一步解析,发现当*GhJAZ2*过表达时,*GhJAZ2*与GhMYB25-like相互作用,增强了对GhMYB25-like蛋白转录活性的直接抑制,而GhMYB25-like蛋白表达水平下调会导致棉花种子的无纤维表型。在棉花纤维细胞中高水平表达的*GaHOX1*基因是拟南芥*GL2*的功能同源基因。*GL2*位于R2R3-MYB/bHLH/WD40转录复合物的下游,*GaHOX1*能恢复拟南芥*gl2-2*无毛突变体,因此*GaHOX1*可能是GhMYB25下游的靶基因,直接调节棉花纤维的发育。而*GhJAZ2*过表达的转基因株系中*GhHOX1*转录水平降低,可能是由于GhJAZ2抑制了GhMYB25-like蛋白的转录活性,从而抑制了*GhHOX1*的正常表达,最终抑制了棉花纤维发育(Hu 2016)。Lü等(2017)研究发现,OsJAZ9可与OsMYB30互作,抑制OsMYB30的转录激活,而OsMYB30可抑制β-淀粉酶(*BM5*)基因的表达,因此OsMYB30与OsJAZ9相互作用可调控*BM5*基因的表达,进而调节淀粉的分解和麦芽糖的含量,达到耐寒的效果。

3.3 JAZs结合WD40/bHLH/MYB复合体调控花青素积累及水稻中JA和GA信号的拮抗作用

GA和JA是两种重要的植物激素,它们通过DELLAs和JAZs之间的相互作用来协调控制植物的生长和防御(Wild等2012; Kazan和Manners 2012)。花青素积累是植物遭受环境胁迫时的一种应激表现。在高等植物中,花青素特异性基因的表达受保守复合物MYB-bHLH-WD40 (MBW)的调控(Albert等2014)。该复合物的活性受MYBL2和JAZs的抑制,它们分别与bHLH和MYB/bHLH竞争性结合,介导拟南芥中GA抑制的花青素生物合成;而GA调节花青素的合成依赖于JA信号通路,JA以COI1依赖的方式调节花青素的积累;GA信号通路负调控因子DELLA蛋白可以与JA信号通路负调节因子MYBL2和JAZ相互作用,使bHLH/MYB复合物的

抑制解除, 随后形成活性形式的MBW复合物, 激活花青素生物合成途径(Qi等2011; Xie等2016)。水稻(*Oryza sativa*)中的JAZ8和JAZ9能与水稻DELLA蛋白SLE-NDER RICE 1 (SLR1)相互作用, OsJAZ9还能与SLR1-LIKE protein (SLRL2)相互作用, 这种相互作用可调节JA和GA的拮抗作用, OsJAZ9抑制水稻的JA反应并促进GA反应(Um等2018)。

3.4 JAZs与FHY互作参与光敏色素A信号转导

光和激素协同控制植物的一系列生长发育过程, 包括种子萌发、幼苗脱黄化、气孔和叶绿体运动、茎伸长、昼夜节律和开花(Lau和Deng 2010)。植物进化出一系列感光细胞来感知光信息。其中, 光敏色素负责检测红光和远红光。光敏色素有两种光可逆形式: 非活性红光吸收型(Pr)和主动远红光吸收型(Pfr)。光照后, 不活跃的Pr型转化为Pfr型, Pfr型由胞浆转运到细胞核, 触发下游信号级联(Whitelam等1998)。拟南芥中存在5种植物色素, 是主要的光感受器, 光敏色素A (phyA)是植物对远红光(FR)光响应的主要光感受器。近年来, 与防御相关的植物激素JA在调节phyA介导的FR信号转导中起着重要作用, 其中JAZ1通过抑制FHY3在FHY1和FHL上的转录活性来灭活phyA信号。此外, 还发现在*coi1*突变体中FHY1和FHL的表达水平以及一些FR应答基因的表达水平降低。这些发现揭示了jazz通过抑制FHY3的活性来调节phyA信号。FHY1/FHL-phyA信号的激活和抑制是一种能量需求(Rösler等2007; Hiltbrunner等2006)。两种植物特异性小蛋白FARRED ELONGATED HYPOCOTYL1 (FHY1)及其同系物FHY1-LIKE (FHL)对于光激活的phyA的核积累和随后的FR光反应是必不可少的。FHY3是转座酶衍生的转录因子, 直接激活FHY1/FHL基因的表达, 进而促进FHY1/FHL蛋白在FR光照下的聚集(Lin等2007)。JAZ蛋白可以与FHY3转录因子发生相互作用, 并抑制其在避光应答中的功能, 而FHY3对FHY1和FHL基因的表达调控至关重要。有研究在烟草(*Nicotiana benthamiana*)叶片中进行了瞬时基因表达分析, 以检测JAZ1对FHY3促进FHY1和FHL表达能力的影响。结果显示, FHY3单独瞬时表达能有效地诱导FHY1p:LUC和FHLp:LUC报告基因表达, 而JAZ1与FHY3共表达显著抑

制了FHY1p:LUC和FHLp:LUC报告基因的表达, 表明JAZ1能抑制FHY3对FHY1和FHL的转录激活活性。Liu和Wang (2020)检测了野生型和*coi1-2*突变系幼苗在黑暗条件下生长并转移到FR条件下的几个代表性FR响应基因的表达。与野生型相比, *coi1-2*突变体中4种FR应答基因CAB2、CO、HY5和PIL1的表达水平都有所下降, 表明JAZ蛋白可以拮抗FHY3介导的FHY1/FHL表达的激活, 从而调节phyA信号通路。研究还发现, JAZ1过表达和*coi1-2*突变系(其中JAZ蛋白未降解)均表现出受损的phyA信号表型: 当幼苗在连续FR条件下生长时, 下胚轴比野生型长。此外, JAZ1D3A转基因植株中, 过表达的JAZ1不含Jas结构域, 可能通过形成稳定的二聚体抑制JA反应(Chung和Howe 2009); 当在FR条件下生长时, 其也表现出比野生型幼苗更明显的长下胚轴表型。以上两个研究表明JA信号的失活或JAZ蛋白的过度积累都可以减弱phyA信号。

3.5 JAZ蛋白与ABI5互作调节种子发芽及耐盐性

种子休眠和萌发是植物适应各种环境条件的关键, ABA是控制种子休眠和萌发的主要植物激素(Penfield 2017)。ABI5是ABA信号通路中的主要转录因子, 与靶基因启动子的ABA反应元件结合以调节其表达并抑制种子萌发(Carles等2002)。JAZ蛋白对ABA抑制种子萌发和ABA应答基因表达均有负调控作用。JAZ的C末端介导了与ABI5的相互作用, 而ABI5的N端和中间结构域介导了与JAZ的相互作用, JAZ对ABI5的转录活性具有抑制作用, 且JAZ蛋白与ABI5发生相互作用。以拟南芥JAZ3为代表, JAZ3可抑制ABI5的转录激活活性, 解除ABI5对种子萌发的抑制; 反之, ABA又可以诱导JA生物合成和积累, 从而导致JAZ蛋白的降解。研究表明, 在正常生长条件下, JAZ蛋白与ABI5相互作用并抑制ABI5的转录活性, 导致ABA信号的抑制(图3-A); 然而, 在ABA处理(或胁迫)后, JA生物合成增加, 导致JAZ蛋白的降解, ABI5从JAZ介导的抑制中释放出来, 激活ABA信号, 即JAZs通过与ABI5相互作用及抑制其活性来负调节ABA反应(Ju等2019) (图3-B)。另外, ABA和JAs是介导植物耐盐性的主要激素, 盐胁迫通常诱导ABA积累, ABA会进一步抑制种子萌发和幼苗生长。同时, 盐胁迫还

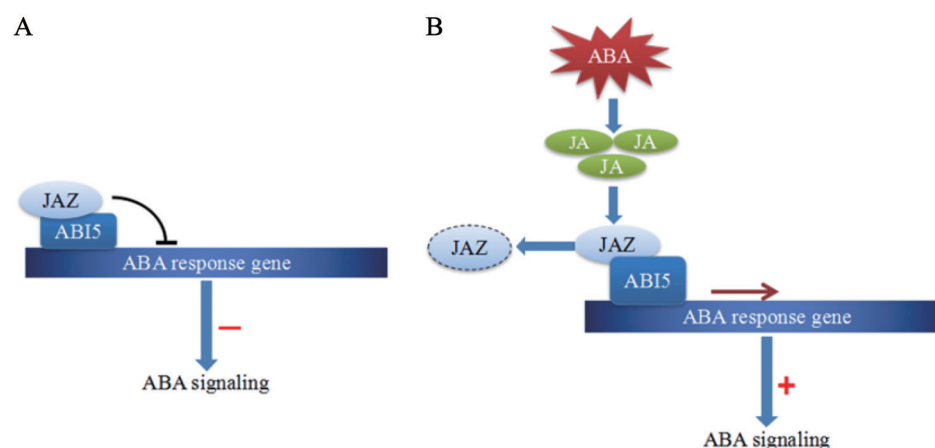


图3 JAZ蛋白介导ABA信号通路调节

Fig. 3 JAZ protein mediates the regulation of ABA signaling pathway

A: 在正常生长条件下, JAZ蛋白与ABI5相互作用并抑制ABI5的转录活性, 导致ABA信号的抑制; B: 在ABA处理后, JA生物合成增加, 导致JAZ蛋白的降解, ABI5从JAZ介导的抑制中释放出来, 激活ABA信号。

可以增加JA含量和JA生物合成相关酶的表达。PnJAZ1转基因植物表现出与*abi4*或*abi5*突变体相似的ABA不敏感表型, PnJAZ1蛋白的过表达也抑制了参与ABA信号通路的基因的表达, 因此, PnJAZ1在协调拟南芥JA和ABA信号通路之间的串扰中起着关键作用(Liu等2019)。

4 展望

JAZ蛋白在植物的生长代谢调控中发挥着重要的作用, 其对于植物品种优化及培育等的实际应用具有巨大的潜在价值。目前, 由于土壤污染、环境恶化、病菌感染等因素, 药用植物野生种源匮乏, 栽培品种品质逐年退化, 导致众多以提取药用植物药效成分为唯一来源的中药制剂市场供应不足, 价格昂贵。药用植物的药效成分多为次级代谢产物, 诸多证据表明茉莉酸甲酯(MeJA)可诱导次级代谢产物的合成和积累, 如MeJA可促进人参(*Panax ginseng*)发状根皂苷的合成, 显著提高丹参(*Salvia miltiorrhiza*)毛状根次生代谢的产物和积累, 促进三七(*P. notoginseng*)组培苗中总皂苷含量的增加等(王康宇等2017; 熊丙全等2018; 朱宏涛等2014)。因此JAZs作为JA信号通路的关键负调控因子在调控药用植物次级代谢产物积累中可能扮演着重要角色。深入研究JAZs响应JA信号调控药

用植物次级代谢产物合成和积累的机制, 有助于我们通过分子改良的方式培育药效成分高积累的药用植物新品种。

参考文献(References)

- Albert NW, Davies KM, Lewis DH, et al (2014). A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in eudicots. *Plant Cell*, 26: 962–980
- Browse J, Wallis JG (2019). *Arabidopsis* flowers unlocked the mechanism of jasmonate signaling. *Plants (Basel)*, 8: 285
- Carles C, Bies-Etheve N, Aspart L, et al (2002). Regulation of *Arabidopsis thaliana* *Em* genes: role of ABI5. *Plant J*, 30: 373–383
- Chao JQ, Zhao Y, Jin J, et al (2019). Genome-wide identification and characterization of the JAZ gene family in rubber tree (*Hevea brasiliensis*). *Front Genet*, 10: 372
- Chen JH, Tian YR, Li AJ, et al (2020). Jasmonic acid signaling and its research progress in woody plants. *Sci Sinica*, 50: 215–226 (in Chinese with English abstract) [陈金焕, 田玉如, 李艾佳等(2020). 茉莉酸信号及其在木本植物中的研究进展. *中国科学: 生命科学*, 50: 215–226]
- Chung HS, Cooke TF, Depew CL, et al (2010). Alternative splicing expands the repertoire of dominant JAZ repressors of jasmonate signaling. *Plant J*, 63: 613–622
- Chung HS, Howe GA (2009). A critical role for the TIFY motif in repression of jasmonate signaling by a stabilized splice variant of the Jasmonate ZIM domain protein JAZ10 in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21: 131–145
- Fernandez-Calvo P, Chini A, Fernandez-Barbero G, et al

- (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: 701–715
- Fonseca S, Fernandez-Calvo P, Fernandez GM, et al (2014). bHLH003, bHLH013 and bHLH017 are new targets of JAZ repressors negatively regulating JA responses. *PLOS One*, 9: e86182
- Garrido-Bigotes A, Valenzuela-Riffo F, Figueroa CR (2019). Evolutionary analysis of JAZ proteins in plants: an approach in search of the ancestral sequence. *Int J Mol Sci*, 20: 5060
- Goossens J, Mertens J, Goossens A (2017). Role and functioning of bHLH transcription factors in jasmonate signalling. *J Exp Bot*, 68: 1333–1347
- Hiltbrunner A, Tscheuschler A, Viczián A, et al (2006). FHY1 and FHL act together to mediate nuclear accumulation of the phytochrome A photoreceptor. *Plant Cell Physiol*, 47: 1023–1034
- Hu H, He X, Tu LL, et al (2016). GhJAZ2 negatively regulates cotton fiber initiation by interacting with the R2R3-MYB transcription factor GhMYB25-like. *Plant J*, 88: 921–935
- Huang H, Gao H, Liu B, et al (2017). *Arabidopsis* MYB24 regulates jasmonate-mediated stamen development. *Front Plant Sci*, 8: 1525
- Huang H, Gao H, Liu B, et al (2018). *bHLH13* regulates jasmonate-mediated defense responses and growth. *Evol Bioinform*, 14: 1–8
- Jiang KJ, Pi Y, Hou R, et al (2010). Jasmonate biosynthetic pathway: its physiological role and potential application in plant secondary metabolic engineering. *Chin Bull Bot*, 45: 137–148 (in Chinese with English abstract) [蒋科技, 皮妍, 侯嵘等(2010). 植物内源茉莉酸类物质的生物合成途径及其生物学意义. *植物学报*, 45: 137–148]
- Ju L, Jing Y, Shi P, et al (2019). JAZ proteins modulate seed germination through interaction with ABI5 in bread wheat and *Arabidopsis*. *New Phytol*, 223: 246–260
- Kazan K, Manners JM (2012). JAZ repressors and the orchestration of phytohormone crosstalk. *Trends Plant Sci*, 17: 22–31
- Lau OS, Deng XW (2010). Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 571–577
- 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: 1334–1342
- Lin R, Ding L, Casola C, et al (2007). Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in *Arabidopsis*. *Science*, 318: 1302–1305
- Liu S, Zhang P, Li C, et al (2019). The moss Jasmonate ZIM-domain protein PnJAZ1 confers salinity tolerance via crosstalk with the abscisic acid signalling pathway. *Plant Sci*, 280: 1–11
- Liu Y, Wang HY (2020). JA modulates phytochrome A signaling via repressing FHY3 activity by JAZ proteins. *Plant Signal Behav*, 15: e1726636-2
- Lü Y, Yang M, Hu D, et al (2017). The OsMYB30 transcription factor suppresses cold tolerance by interacting with a JAZ protein and suppressing β -amylase expression. *Plant Physiol*, 173: 1475–1491
- Major IT, Yoshida Y, Campos ML, et al (2017). Regulation of growth-defense balance by the Jasmonate ZIM-domain (JAZ)-MYC transcriptional module. *New Phytol*, 215: 1533–1547
- Mandaokar A, Thines B, Shin B, et al (2006). Transcriptional regulators of stamen development in *Arabidopsis* identified by transcriptional profiling. *Plant J*, 46: 984–1008
- Melotto M, Mecey C, Niu Y, et al (2008). A critical role of two positively charged amino acids in the Jas motif of *Arabidopsis* JAZ proteins in mediating coronatine- and jasmonoyl isoleucine-dependent interactions with the COI1 F-box protein. *Plant J*, 55: 979–988
- Monte I, Franco-Zorrilla JM, Garcia-Casado G, et al (2019). A single JAZ repressor controls the jasmonate pathway in *Marchantia polymorpha*. *Mol Plant*, 12: 185–198
- Pauwels L, Barbero GF, Geerinck J, et al (2010). NINJA connects the co-repressor TOPLESS to jasmonate signalling. *Nature*, 464: 788–791
- Penfield S (2017). Seed dormancy and germination. *Curr Biol*, 27: 33–36
- Qi T, Huang H, Song SS, et al (2015). Regulation of jasmonate-mediated stamen development and seed production by a bHLH-MYB complex in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27: 1620–1633
- Qi T, Song S, Ren Q, et al (2011). The Jasmonate ZIM-domain proteins interact with the WD-repeat/bHLH/MYB complexes to regulate jasmonate-mediated anthocyanin accumulation and trichome initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 23: 1795–1814
- 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: 1634–1649
- Rösler J, Klein I, Zeidler M (2007). *Arabidopsis* Fhl/Fhy1 double mutant reveals a distinct cytoplasmic action of phytochrome A. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 10737–10742
- Shikata M, Matsuda Y, Ando K, et al (2004). Characterization of *Arabidopsis* ZIM, a member of a novel plant-specific GATA factor gene family. *J Exp Bot*, 55: 631–639

- Staswick PE (2008). JAZing up jasmonate signaling. Trends Plant Sci, 13: 66–71
- Um TY, Lee H Y, Lee S, et al (2018). Jasmonate ZIM-domain protein 9 interacts with slender rice 1 to mediate the antagonistic interaction between jasmonic and gibberellic acid signals in rice. Front Plant Sci, 9: 1866
- Wang KY, Yu LL, Zhang MP, et al (2017). Research of genes expression related to ginsenosides biosynthesis by methyl jasmonic acid in ginseng hair roots. China J Chin Mater Med, 42: 2269–2275 (in Chinese with English abstract) [王康宇, 于丽莉, 张美萍等(2017). 茉莉酸甲酯调控下人参发状根皂苷合成相关基因表达的研究. 中国中药杂志, 42: 2269–2275]
- Wen J, Li Y, Qi T, et al (2018). The C-terminal domains of *Arabidopsis* GL3/EGL3/TT8 interact with JAZ proteins and mediate dimeric interactions. Plant Signal Behav, 13: e1422460
- Whitelam GC, Patel S, Devlin PF (1998). Phytochromes and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. Phil Trans R Soc Lond B, 353: 1445–1453
- Wild M, Daviere 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: 3307–3319
- Xie PF, Zhu L, Feng L, et al (2020). Research progress in transcription factor MYC2 mediating plant resistance to biological stress. Chin J Appl Entomol, 57: 781–787 (in Chinese with English abstract) [谢鹏飞, 朱蕾, 冯玲等(2020). 转录因子MYC2介导植物抗生物胁迫的研究进展. 应用昆虫学报, 57: 781–787]
- Xie Y, Tan H, Ma Z, et al (2016). DELLA proteins promote anthocyanin biosynthesis via sequestering MYBL2 and JAZ suppressors of the MYB/bHLH/WD40 complex in *Arabidopsis thaliana*. Mol Plant, 9: 711–721
- Xiong BQ, Liu DQ, Liao XJ, et al (2018). Effects of methyl jasmonate on active ingredient content in hairy roots of *Salvia miltiorrhiza*. Biotechnol Bull, 34: 81–84 (in Chinese with English abstract) [熊丙全, 刘冬青, 廖相建等(2018). 茉莉酸甲酯对丹参毛状根有效成分含量的影响. 生物技术通报, 34: 81–84]
- Yan J, Yao R, Chen L, et al (2018). Dynamic perception of jasmonates by the F-box protein COI1. Mol Plant, 11: 1237–1247
- Zhou M, Memelink J (2016). Jasmonate-responsive transcription factors regulating plant secondary metabolism. Biotechnol Adv, 34: 441–449
- Zhu HT, Li J, Li Y, et al (2014). Effects of methyl jasmonate on the content of total saponin in tissue culture seedlings of *Panax notoginseng*. J West China For Sci, 43: 72–78 (in Chinese with English abstract) [朱宏涛, 李江, 李元等(2014). 茉莉酸甲酯对三七组培苗中总皂苷含量的影响. 西部林业科学, 43: 72–78]