

光敏色素互作因子参与生长素调控的植物生长发育

钱静洁 林苏梦 张冬平 高勇

(扬州大学生物科学与技术学院, 扬州 225009)

摘要: 光敏色素互作因子 (PIFs) 属于碱性螺旋-环-螺旋 (bHLH) 转录因子家族, 能在细胞核内与活性形式的光敏色素 (PHYS) 相互作用并被降解。PIFs 参与多种信号转导途径, 调控植物的生长发育, 如抑制种子萌发、促进幼苗的暗形态建成和植物开花等。作为胞内信号调控的重要组分, PIFs 广泛参与植物外部环境因素 (如高温、光), 以及内部激素 (如生长素、细胞分裂素和油菜素内酯等) 介导的信号网络。当光信号和温度变化时, PIFs 会通过影响生长素合成、运输和信号转导, 参与生长素路径, 调控植物生长发育。论文就 PIFs 参与生长素调控的植物生长发育研究进展进行综述, 并对未来研究方向加以展望。

关键词: 光敏色素互作因子; 生长素; 光信号; 生长发育

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2021-1475

Phytochrome Interacting Factors Involving in Auxin-regulated Plant Growth and Development

QIAN Jing-jie LIN Su-meng ZHANG Dong-ping GAO Yong

(College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou 225009)

Abstract: Phytochrome interacting factors (PIFs) belong to the basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factor family, they interact specifically with the active conformer of phytochrome (PHYS) photoreceptors in the nucleus and are decomposed. PIFs participate in various signal transduction pathways to regulate plant growth and development, such as repressing seed germination, promoting seedling skotomorphogenesis and flowering time. As an important part of the regulation of intracellular signals, PIFs are widely involved in the signaling network mediated by external environmental factors (such as high temperature, light) and internal hormones (such as auxin, cytokinin, brassinolide, etc.). When the light signal and temperature change, PIFs are involved in auxin synthesis, transport and signaling to regulate plant growth and development. This review mainly introduces the advances of PIFs involving in auxin-regulated plant growth and development in recent years, and prospects the future research direction.

Key words: phytochrome interacting factors; auxin; light signal; growth and development

光是植物生长发育过程中关键的环境因素, 一方面为植物提供能量; 另一方面作为一种信号, 被植物感知并进行信号传递。为了更好地感知光信号, 植物进化出了感知光的受体蛋白——光受体 (photoreceptor)^[1]。光敏色素 (phytochromes, PHYS) 是红光和远红光受体, 在红光条件下, 从非活性形式 (Pr) 转化为活性形式 (Pfr), 进入细胞核

并调控下游基因转录, 在远红光条件下, 可缓慢从 Pfr 转化为 Pr, 在细胞质中积累。光敏色素互作因子 (phytochrome-interacting factor, PIF) 属于转录因子碱性螺旋-环-螺旋 (basic helix-loop-helix, bHLH) 家族中第 15 亚家族, 是光敏色素下游的转录因子, 能在细胞核内与活性形式的光敏色素相互作用并被降解^[2-3]。

收稿日期: 2021-11-25

基金项目: 国家自然科学基金面上项目 (31771686)

作者简介: 钱静洁, 女, 硕士研究生, 研究方向: 植物逆境适应和分子调控网络; E-mail: 1483998555@qq.com

通讯作者: 高勇, 男, 博士, 教授, 研究方向: 植物逆境适应和分子调控网络; E-mail: gaoyong@yzu.edu.cn

PIFs 作为胞内信号的“枢纽”^[4], 参与环境信号和植物激素信号传导, 调控种子萌发、下胚轴伸长、光 / 暗形态建成和避荫反应等过程^[5]。生长素是一种植物激素, 参与植物生长发育的多个阶段, 促进茎伸长、叶片伸展, 以及高温条件下生长所需的细胞伸长, 并抑制侧芽的生长, 促进侧根的形成。研究发现 PIFs 能够参与生长素的合成、运输以及信号通路调控植物生长发育。

1 光敏色素互作因子调控生长素合成

吲哚 -3- 乙酸 (indole-3-acetic acid, IAA) 是一种天然的生长素, 由色氨酸 (Trp) 依赖途径和色氨酸非依赖途径共同合成^[6-8]。吲哚 -3- 丙酮酸 (indole-3-pyruvic acid, IPyA) 途径是色氨酸依赖途径中的主要生长素合成路径。在 IPyA 途径中, Trp 首先被色氨酸转氨酶家族基因 (tryptophan aminotransferase of *Arabidopsis*, TAA) 催化为 IPyA^[9-10], 然后通过限速酶 YUCCA (YUC) 将 IPyA 催化为 IAA^[11-12]。PIFs 主要通过调控 IPyA 途径影响生长素的合成。研究发现, 当红光 / 远红光比值较低和高温时, PIF4 积累, 促进 *TAA1* 表达, 将 Trp 催化形成 IPyA, 提高 IPyA 的含量, 从而促进生长素的合成。PIF4、PIF5 和 PIF7 也会直接调控 *YUC8*、*YUC9* 等基因的表达, 将 IPyA 催化为 IAA, 促进生长素合成 (图 1-A)^[13-15]。最新研究发现, 除了 YUC 对 IPyA 进行调控外, 一种尿苷二磷酸 - 糖基转移酶 (uridine diphosphate-glycosyltransferases, UDP-GTs) *UGT76F1* 也会对 IPyA 产生影响, 促进 IPyA 糖基化形成 IPyA- 葡萄糖结合物 IPyA-Glc, 拮抗 YUC 催化 IPyA 形成 IAA 来控制内源生长素水平, 参与生长素动态平衡的调节。研究发现 *UGT76F1* 的转录受到光信号的调控, 在 *pif4* 突变体中, *UGT76F1* 表达量上调。进一步研究发现, PIF4 直接与 *UGT76F1* 启动子结合负调控 *UGT76F1* 转录, 影响生长素的合成 (图 1-A)^[16-17]。在高温条件下, PIF4 也会调控色氨酸依赖途径中的另一条生长素合成途径——色胺 (tryptamine, TAM) 途径。PIF4 促进色胺途径中的催化酶基因 *CYP79B2* 表达, 将色氨酸催化形成吲哚 -3- 乙醛肟 (indole-3-acetaldoxime, IAOx), 促进生长素的合成 (图 1-A)^[13]。研究发现低比例红光 / 远红光和高温使 PIFs 积累,

促进生长素合成, 导致植物下胚轴伸长, 与之相反, 紫外光能通过降低 PIFs 的蛋白含量, 抑制生长素的合成, 使植株下胚轴伸长减弱。在紫外线 B (UV-B) 辐射下, UV-8 抑制 PIFs 表达, 拮抗在低比例红光 / 远红光下导致的下胚轴伸长。紫外光受体 UVR8 (UV resistance locus 8) 会被 UV-8 激活, 与组成型光形态建成蛋白 1 (constitutive photomorphogenic 1, COP1) 相互作用, 上调光形态建成正调控因子 HY5 (LONG HYPOCOTYL 5) 及其同源物 HYH (HY5 HOMOLOG) 的转录, 抑制赤霉素 (gibberellins, GAs) 的合成, 导致 DELLA 蛋白的浓度升高, 进一步抑制 PIF4 和 PIF5 的表达, 从而抑制生长素的合成。同时, UVR8 也会直接与 PIF4 和 PIF5 结合, 抑制生长素的合成, 下胚轴伸长减弱 (图 1-B)^[18-19]。

2 光敏色素互作因子调控生长素转运

生长素极性运输 (polar transport, PAT) 是植物光受体传递信息所必需的^[20]。在 PAT 中, 生长素可以质子化后被动内流进入细胞, 或通过生长素内输载体 AUX/LAX (AUXIN1/LIKE AUX1) 内流进入细胞^[21], 并通过极性定位的外输载体 PIN (PIN-formed) 运输到相邻细胞^[22-23]。生长素通过 PIN 进行的极性运输是光受体介导的生长反应必不可少的, 包括下胚轴伸长、顶端弯曲等。研究发现, PIF7 在低比例红光 / 远红光时积累, 促进 *PIN3* 和 *PIN4* 的表达, 将子叶中的生长素运输到下胚轴, 促进下胚轴伸长 (图 1-C)^[24]。PIFs 不仅在低比例红光 / 远红光下调控生长素运输, 在高温下也被调控。在高温下, PIF4 积累, 提高叶片中的生长素浓度, 并将生长素转运至叶柄, 随后 *PIN3* 将叶柄中生长素运输至表皮。同时 PIF4 也会激活蛋白激酶 PID (PINOID) 的基因的表达, 增强 *PIN3* 磷酸化, 使 *PIN3* 定位在细胞外膜上, 促进生长素流向靶组织 (图 1-E)^[25]。

3 光敏色素互作因子调控生长素信号转导

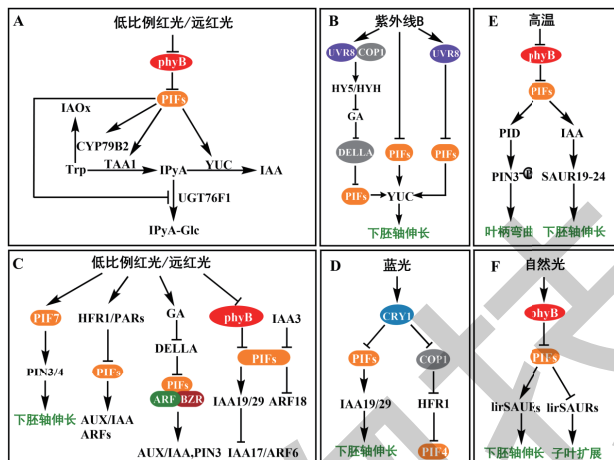
生长素抑制因子生长素 / 吲哚乙酸 (AUX/IAA) 与生长素响应因子 (auxin response factor, ARF) 是生长素信号转导中关键的两个转录因子, AUX/IAA 能与 ARF 结合, 并抑制 ARF 活性, 进一步抑制生长素下游基因的转录^[26]。PIFs 通过调控 AUX/IAA 以及 ARF 的表达参与生长素的信号转导。低比

例红光/远红光时, PIF4 在下胚轴组织表皮中积累。PIF4 的积累激活了 AUX/IAA 家族基因 *IAA19*、*IAA29* 等的表达, *IAA19* 和 *IAA29* 的表达抑制生长抑制因子 *IAA17* 和 ARF6 的表达, 促进下胚轴伸长^[27]。PIF4 也会抑制生长素响应抑制因子 *AFR18* 的表达, 从而增强下胚轴的伸长 (图 1-B)^[28]。最新的研究发现, *IAA3* 会与 PIF4 相互作用, 抑制 PIF4 与下游基因的结合, 抑制下胚轴的伸长 (图 1-B)^[29]。研究还发现, 在低比例红光/远红光时, bHLH 家族中的转录因子, 如 HFR1 (long hypocotyl in far-red) 和 PARs (phytochrome rapidly regulated) 等作为避荫反应中的负调控因子, 会与 PIFs 形成异源二聚体, 减

少 PIFs 与生长素相关基因启动子的结合, 抑制下胚轴的伸长 (图 1-C)^[30]。

PIFs 不仅在低比例红光/远红光下调控生长素信号转导, 在蓝光和高温下也会对生长素信号转导产生影响。研究发现, 在高温条件下, PIF4 积累并促进生长素合成, 提高生长素浓度, 生长素浓度提高会促进生长素上调小 RNA (small auxin up-regulated RNA, SAUR) 家族中的 *SAUR19* 表达, 使下胚轴伸长 (图 1-E)^[13]。近几年研究发现, PIFs 能够直接调控 SAURs 的转录产物 *lirSAUR*, 并使其在子叶和下胚轴中差异表达, 影响植物不同部位的生长。在光照条件下, PIFs 被降解, 释放被其抑制的 *lirSAUR*, 使 *lirSAUR* 转录积累, 促进子叶扩展。而在下胚轴中, PIFs 降解, 游离的生长素降低, 抑制 *lirSAUR* 的表达, 因此下胚轴伸长减缓 (图 1-F)^[31]。研究还发现, 在蓝光下 CRY1 通过调控 PIF4 的表达拮抗高温导致的下胚轴伸长。CRY1 能够直接与 PIF4 相互作用, 抑制 PIF4 的表达, 同时 CRY1 也可以与 COP1 相互作用, 使 PIFs 抑制因子 HFR1 的蛋白保持稳定结构, 抑制 PIF4 表达, 从而影响 *IAA19*、*IAA29*、*YUC8* 等基因的转录 (图 1-D), 抑制下胚轴伸长^[32-33]。

生长素信号转导也能受到 PIFs 和其他激素的协同调控。在低比例红光/远红光和高温条件下, 生长素浓度会迅速增加。然而, 生长素浓度迅速增加影响生长素响应通常是短暂的, 很快会消失^[24, 27, 34]。因此, 需要提高生长素的敏感性, 以便在低比例红光/远红光中维持较长时间的生长素信号。在低比例红光/远红光下, 赤霉素合成基因 GA20 氧化酶 (GA-20 oxidase, *GA20ox*) 和 GA3 氧化酶 (GA-3 oxidase, *GA3ox*) 的催化能力增强, 促进 GA 的合成^[34-36], GA 浓度的增加导致 DELLA 蛋白的降解。DELLA 蛋白是一种转录阻遏因子, 可以抑制许多转录因子的活性, 包括油菜素内酯 (brassinosteroid, BR) 反应生长促进剂 BZR1 (brassinazole-resistant 1) 及其同源基因 BES1 (bri1-ems-suppressor 1)、ARF 和 PIFs 等^[37-40]。这些转录因子与 DELLA 抑制子一起构成 BZR-ARF-PIF/DELLA (BAP/D) 蛋白复合体。BZR1/ARF6/PIF4 通过诱导许多共同的靶基因来刺激细胞生长, 并且它们相互作用增强了彼此在这些靶



A: 低比例红光/远红光促进 PIFs 积累, PIFs 促进 *TAA1*、*YUC* 及 *CYP79B2* 的表达, 抑制 *UGT76F1* 的表达, 调控生长素的合成; B: 紫外光抑制 PIFs 表达, 影响生长素合成, 调控下胚轴伸长; C: 低比例红光/远红光下, PIFs 参与生长素运输和信号转导, 调控植物生长发育; D: 蓝光抑制 PIFs 表达, 影响生长素信号通路; E: 高温促进 PIF4 积累, 调控生长素合成、运输以及信号转导; F: 自然光抑制 PIFs 表达, 调控植物不同部位 *lirSAUR* 的表达, 影响植物生长发育

A: Low red/far-red ratios promote PIFs accumulation. PIFs regulate the auxin synthesis by promoting the expressions of *TAA1*, *YUC*, and *CYP79B2* and inhibiting the expression of *UGT76F1*. B: UV-B inhibits PIFs expression. PIFs regulate the auxin synthesis to influence hypocotyl elongation. C: Under low red/far-red ratios, PIFs involve in auxin transport and signaling to regulate plant growth and development. D: Blue light inhibits PIFs expression to regulate the auxin signaling pathway. E: High temperature promotes PIF4 accumulation to regulate auxin synthesis, transport and signaling transduction. F: Natural light inhibits the expressions of PIFs. PIFs regulate the expression of *lirSAUR* gene in different organs of plants to affect plant growth and development

图 1 光敏色素互作因子参与生长素的合成、运输和信号转导调控植物生长发育

Fig.1 PIFs participate in auxin synthesis, transport and signaling to regulate plant growth and development

基因上的活性,提高了生长素的敏感性,影响植物生长发育(图 1-C)^[40-41]。

4 展望

PIFs 能够调控种子萌发、光形态建成和避荫反应等生长发育过程,在植物整个生长周期中发挥作用。PIFs 通过参与生长素的合成、运输和信号转导,将光信号和生长素信号串联起来。由于 PIFs 家族基因的多样性,使得解析 PIFs 调控生长素的机制变得复杂。目前,PIFs 调控生长素的研究主要集中在拟南芥 *PIF4*、*PIF5* 和 *PIF7* 中,对 *PIF1*、*PIF2*、*PIF3* 和 *PIF6* 的研究较少,因此,开展拟南芥其他 PIFs 的研究可以完善 PIFs 家族与生长素之间的调控关系,使调控网络更加完整。同时 PIFs 调控生长素的研究多集中在拟南芥中,进一步探索农作物,如水稻、玉米和小麦中 PIFs 的作用机制,将更具有应用价值。其次,PIFs 参与生长素合成路径,主要集中在参与了色氨酸依赖途径中的吲哚-3-丙酮酸途径和色胺途径,对于 PIFs 是否参与其他色氨酸依赖路径如吲哚-3-乙腈途径(3-Indoleacetonitrile, IAN)和色氨酸非依赖途径还有待于研究。生长素信号路径中,已经发现 *PIF4* 与 *IAA17/19* 和 *ARF18* 等相互作用,抑制下胚轴伸长。在拟南芥中, *AUX/IAA* 家族有 34 个成员, *ARF* 家族中有 23 个成员,因此 PIFs 是否会与其他 IAA 和 ARFs 相互作用,最终会如何调控植物生长发育仍然需要探索。之前的研究还发现, *PIF4* 在高温下可以促进生长素的合成、运输和信号转导,调控下胚轴生长,表明 PIFs 与温度相关。因此,将温度-光信号-生长素串联起来,探索它们之间的协同调控关系也是今后的研究方向。随着研究方法和技术的深入,PIFs 参与生长素调控的植物生长发育机制将被阐述的更加清晰,可为植物的遗传改良提供理论支持。

参考文献

- [1] Wang YH, Maruhnich SA, Mageroy MH, et al. Phototropin 1 and cryptochrome action in response to green light in combination with other wavelengths [J]. *Planta*, 2013, 237 (1): 225-237.
- [2] Jeong J, Choi G. Phytochrome-interacting factors have both shared and distinct biological roles [J]. *Mol Cells*, 2013, 35 (5): 371-380.
- [3] Pham VN, et al. Phytochromes and phytochrome interacting factors [J]. *Plant Physiol*, 2018, 176 (2): 1025-1038.
- [4] Lau OS, Deng XW. Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2010, 13 (5): 571-577.
- [5] Jing YJ, Lin RC. Transcriptional regulatory network of the light signaling pathways [J]. *New Phytol*, 2020, 227 (3): 683-697.
- [6] Brumos J, et al. Genetic aspects of auxin biosynthesis and its regulation [J]. *Physiol Plant*, 2014, 151 (1): 3-12.
- [7] Korasick DA, Enders TA, Strader LC. Auxin biosynthesis and storage forms [J]. *J Exp Bot*, 2013, 64 (9): 2541-2555.
- [8] Kasahara H. Current aspects of auxin biosynthesis in plants [J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2016, 80 (1): 34-42.
- [9] Stepanova AN, Robertson-Hoyt J, Yun J, et al. TAA1-mediated auxin biosynthesis is essential for hormone crosstalk and plant development [J]. *Cell*, 2008, 133 (1): 177-191.
- [10] Tao Y, Ferrer JL, Ljung K, et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants [J]. *Cell*, 2008, 133 (1): 164-176.
- [11] Mashiguchi K, Tanaka K, Sakai T, et al. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (45): 18512-18517.
- [12] Won C, Shen XL, Mashiguchi K, et al. Conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid by TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASES OF *ARABIDOPSIS* and YUCCAs in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (45): 18518-18523.
- [13] Franklin KA, Lee SH, Patel D, et al. Phytochrome-interacting factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108 (50): 20231-20235.
- [14] Sun JQ, et al. PIF4-mediated activation of YUCCA8 expression integrates temperature into the auxin pathway in regulating *Arabidopsis* hypocotyl growth [J]. *PLoS Genet*, 2012, 8 (3): e1002594.
- [15] Fiorucci AS, Galvão VC, Ince YÇ, et al. PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 7 is important for early responses to elevated temperature in *Arabidopsis* seedlings [J]. *New Phytol*, 2020, 226 (1): 50-58.
- [16] Chen L, Huang XX, Zhao SM, et al. IPyA glucosylation mediates light and temperature signaling to regulate auxin-dependent hypocotyl elongation in *Arabidopsis* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*,

- 2020, 117 (12) : 6910-6917.
- [17] Chen L, Huang XX, Li YJ, et al. Glycosyltransferase UGT76F1 is involved in the temperature-mediated petiole elongation and the BR-mediated hypocotyl growth in *Arabidopsis* [J] . Plant Signal Behav, 2020, 15 (8) : 1777377.
- [18] Hayes S, et al. UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111 (32) : 11894-11899.
- [19] Tavridou E, Schmid-Siebert E, Fankhauser C, et al. UVR8-mediated inhibition of shade avoidance involves HFR1 stabilization in *Arabidopsis* [J] . PLoS Genet, 2020, 16 (5) : e1008797.
- [20] Adamowski M, Friml J. PIN-dependent auxin transport : action, regulation, and evolution [J] . Plant Cell, 2015, 27 (1) : 20-32.
- [21] Péret B, Swarup K, et al. AUX/LAX genes encode a family of auxin influx transporters that perform distinct functions during *Arabidopsis* development [J] . Plant Cell, 2012, 24 (7) : 2874-2885.
- [22] Petrásek J, Mravec J, Bouchard R, et al. PIN proteins perform a rate-limiting function in cellular auxin efflux [J] . Science, 2006, 312 (5775) : 914-918.
- [23] Dharmasiri S, Swarup R, Mockaitis K, et al. AXR4 is required for localization of the auxin influx facilitator AUX1 [J] . Science, 2006, 312 (5777) : 1218-1220.
- [24] de Wit M, Ljung K, Fankhauser C. Contrasting growth responses in *Lamina* and petiole during neighbor detection depend on differential auxin responsiveness rather than different auxin levels [J] . New Phytol, 2015, 208 (1) : 198-209.
- [25] Park YJ, et al. Developmental programming of thermonastic leaf movement [J] . Plant Physiol, 2019, 180 (2) : 1185-1197.
- [26] Szemenyei H, Hannon M, Long JA. TOPLESS mediates auxin-dependent transcriptional repression during *Arabidopsis* embryogenesis [J] . Science, 2008, 319 (5868) : 1384-1386.
- [27] Pucciariello O, Legris M, Costigliolo Rojas C, et al. Rewiring of auxin signaling under persistent shade [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2018, 115 (21) : 5612-5617.
- [28] Jia YB, Kong XP, Hu KQ, et al. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS [J] . New Phytol, 2020, 228 (2) : 609-621.
- [29] Xi YL, Yang Y, Yang J, et al. IAA3-mediated repression of PIF proteins coordinates light and auxin signaling in *Arabidopsis* [J] . PLoS Genet, 2021, 17 (2) : e1009384.
- [30] Buti S, Hayes S, Pierik R. The bHLH network underlying plant shade-avoidance [J] . Physiol Plant, 2020, 169 (3) : 312-324.
- [31] Sun N, Wang JJ, et al. *Arabidopsis* SAURs are critical for differential light regulation of the development of various organs [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113 (21) : 6071-6076.
- [32] de Wit M, Keuskamp DH, et al. Integration of phytochrome and cryptochrome signals determines plant growth during competition for light [J] . Curr Biol, 2016, 26 (24) : 3320-3326.
- [33] Ma DB, et al. Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2016, 113 (1) : 224-229.
- [34] Bou-Torrent J, Galst'yan A, Gallemí M, et al. Plant proximity perception dynamically modulates hormone levels and sensitivity in *Arabidopsis* [J] . J Exp Bot, 2014, 65 (11) : 2937-2947.
- [35] Hisamatsu T, King RW, et al. The involvement of gibberellin 20-oxidase genes in phytochrome-regulated petiole elongation of *Arabidopsis* [J] . Plant Physiol, 2005, 138 (2) : 1106-1116.
- [36] Gommers CMM, Keuskamp DH, Buti S, et al. Molecular profiles of contrasting shade response strategies in wild plants : differential control of immunity and shoot elongation [J] . Plant Cell, 2017, 29 (2) : 331-344.
- [37] Bai MY, Shang JX, Oh E, et al. Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis* [J] . Nat Cell Biol, 2012, 14 (8) : 810-817.
- [38] Feng SH, Martinez C, Gusmaroli G, et al. Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins [J] . Nature, 2008, 451 (7177) : 475-479.
- [39] de Lucas M, Davière JM, Rodríguez-Falcón M, et al. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation [J] . Nature, 2008, 451 (7177) : 480-484.
- [40] Oh E, Zhu JY, Bai MY, et al. Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *Arabidopsis* hypocotyl [J] . eLife, 2014, 3 : e03031.
- [41] Oh E, Zhu JY, Wang ZY. Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses [J] . Nat Cell Biol, 2012, 14 (8) : 802-809.