



植物FHY3/FAR1转录因子作用机制的研究进展

孔嘉欣¹, 邓兆龙¹, 郭红祥¹, 李俊营², 王明鑫^{2,*}, 吴艳莹^{1,*}

¹河南农业大学生命科学学院, 郑州450046

²河南省烟草公司平顶山市公司, 河南平顶山467000

*共同通信作者: 吴艳莹(yanyingwu2016@126.com)、王明鑫(mingxin892023@126.com)

摘要: 作为一类起源于转座酶的转录因子, FHY3 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 3)及其同源蛋白FAR1 (FAR-RED IMPAIRED RESPONSE 1)被普遍认为是光信号转导途径的重要组成成分之一。此类蛋白在结构上包括一个分布在N端的C2H2型锌指DNA结合域、一个分布在C端的SWIM锌指激活结构域以及核心转座酶结构域。FHY3/FAR1转录因子家族广泛参与植物体一系列生长发育过程, 介导植物逆境响应, 在调控生长发育维持植物内稳态中发挥重要作用。本文主要总结了近年来FHY3/FAR1转录因子家族在调控网络中的研究进展, 并对该家族参与的逆境应答展开讨论, 以期对相关领域的研究提供参考。

关键词: FHY3/FAR1; 生长发育; 逆境; 转录因子

Research progress on mechanisms of FHY3/FAR1 transcription factors in plants

KONG Jiaxin¹, DENG Zhaolong¹, GUO Hongxiang¹, LI Junying², WANG Mingxin^{2,*},
WU Yanying^{1,*}

¹College of Life Sciences, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China

²Pingdingshan Branch of Henan Province Tobacco Company, Pingdingshan, Henan 467000, China

*Co-corresponding authors: Wu YY (yanyingwu2016@126.com), Wang MX (mingxin892023@126.com)

Abstract: FHY3 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 3) and its homologous protein FAR1 (FAR-RED IMPAIRED RESPONSE 1) are widely regarded as two important transcription factors of classical light signal transduction pathway. Three domains consist of a typical FHY3/FAR1 protein family, which is N-terminal C2H2 zinc-finger domain, C-terminal SWIM zinc-finger domain and a core transposase domain respectively. FHY3/FAR1 transcription factor family is involved in several developmental processes and responses to environmental stress, which means it plays an important role in the maintenance of plant homeostasis. In this review, we summarized research progress of FHY3/FAR1 family in recent years, and discussed more possibilities in plant stress responses. We hope this article would lay theoretical foundation for further exploring molecular mechanisms of FHY3/FAR1 family responding to environmental stress.

Key words: FHY3/FAR1; growth and development; stress; transcription factors

植物通过光受体接收外界光信号, 不同类型的光受体转导不同波长的光信号, 在拟南芥中, 这些光受体主要被分为光敏色素(phytochrome)、隐花色素(cryptochrome)和向光素(phototropin)三大

收稿 2024-02-26 修定 2024-08-30
资助 河南省烟草公司平顶山市烟草公司科技项目(PYKJ20-2206)、国家自然科学基金(32300600)和中国博士后科学基金(2023M730995)。

类(景艳军和林荣呈2017)。FHY3 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 3)/FAR1 (FAR-RED IMPAIRED RESPONSE 1)源于古老的MURA类转座子酶,通过长时间的进化具有了转录调节能力,广泛存在于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、树棉(*Gossypium arboreum*)、番茄(*Solanum lycopersicum*)等被子植物中。FHY3/FAR1最初被报道为光敏色素phyA信号通路中传递远红光信号的信号蛋白(Wang和Deng 2002; Whitelam等1993)。后续研究发现,FHY3/FAR1对不同波长的光信号均有明显的响应,是光信号转导途径中重要的调节因子。FHY3/FAR1转录因子家族包含三个主要的结构域: N端的C2H2型锌指结构域具有DNA结合活性,能够以同源或异源二聚体形式结合在下游基因启动子的FBS (FHY3 binding sites)顺式作用元件(CACGCGC)上;中部的核心转座酶结构域和C端具有转录激活活性的SWIM模体,主要对下游基因的转录活性进行调控(Wang和Wang 2015)。

FHY3/FAR1转录因子广泛参与植物的生长发育过程,仅在拟南芥中就有超过1 000个基因的启动子区含有FBS基序,如编码光敏色素B的PHYB (PHYTOCHROME B)、植物昼夜节律相关的CCA1 (CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED 1)和诱导植株早花的ELF4 (EARLY FLOWERING 4)等基因(Lin等2007; Allen等2006)。已有的研究表明FHY3/FAR1家族成员往往成对且冗余地在植物代谢通路中发挥作用。除调控植物的生长发育过程外,FHY3/FAR1转录因子还参与植物的逆境胁迫响应,如番茄FHY3/FAR1家族的大部分成员显著应答盐胁迫(陈渝等2021),大桉(*Eucalyptus grandis*) FHY3/FAR1家族的部分成员显著应答高温胁迫(Dai等2022)。本文综述了FHY3/FAR1在植物生长发育和植物逆境胁迫响应中的生物学功能,为更好地了解和研究FHY3/FAR1转录因子维持植物体稳态提供参考。

1 FHY3/FAR1调节植物的生长发育过程

目前的研究发现,FHY3/FAR1参与种子萌发、下胚轴伸长、叶绿体发育、叶绿素生物合成、分生组织的形成与维持、开花、衰老等多个植物生长发育的过程(图1)。

1.1 FHY3/FAR1参与种子萌发及下胚轴伸长

光调控植物完成生长发育的过程即为光形态建成,种子萌发可被视为植物光形态建成的第一阶段。FHY3调控的种子萌发过程依赖于phyB信号转导通路。REV1 (REVEILLE1)和REV2是两个MYB亚家族转录因子成员,通过抑制赤霉素(GA)合成关键基因GA3ox2的转录表达活性调控phyB介导的种子萌发过程(Liu等2021a; Jiang等2016)。研究发现,在phyB介导的红光转导信号途径中,FHY3直接结合到REV2和REV7启动子区的FBS基序上抑制两个基因的表达,同时直接激活一个编码bHLH家族转录因子的基因SPT (SPATULA)的表达,FHY3对REV2、REV7、SPT的直接调控进一步促进了GA3ox2的表达,植物体内GA含量提高,从而加速了种子萌发进程(Liu等2021a)。

在自然环境下,双子叶植物的种子萌发后主要通过下胚轴伸长实现从异养生长到自养生长的转变(余玉婷和丁勇2022; 宋雨函和张锐2021)。下胚轴伸长属于暗形态建成的一部分,受黑暗和光照不足等条件诱导。下胚轴伸长帮助幼苗出土,子叶冲破土壤后吸收阳光,幼苗开始进行光形态建成(宋雨函和张锐2021)。因此,下胚轴伸长对植株进行光形态建成至关重要。phyA的正常入核转运影响下胚轴伸长发育,拟南芥fhy3突变体及phyA突变体在远红光下的下胚轴伸长程度比野生型更长。后续研究发现,FHY3/FAR1通过直接激活促phyA核积累因子FHY1 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 1)及FHL (FHY1 Like)的转录表达活性参与phyA的入核转运过程,进而参与调控下胚轴伸长(Genoud等2008; Lin等2007)。FHY3还能与COP1 (CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1)、HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL5)共同介导紫外光调控的下胚轴伸长。COP1和HY5是两个在光形态建成中十分重要的转录因子,因其广泛参与不同类型的光信号转导途径而被大量研究,前者往往被认为是促光形态建成因子的核心抑制因子(李秀坤和许冬清2019)。低通量、长波长的UV-B促进光形态建成,抑制下胚轴伸长。然而与野生型相比,拟南芥fhy3突变体在低UV-B辐照时下胚轴伸长较野生型更明显,这在一定程度上证明了FHY3

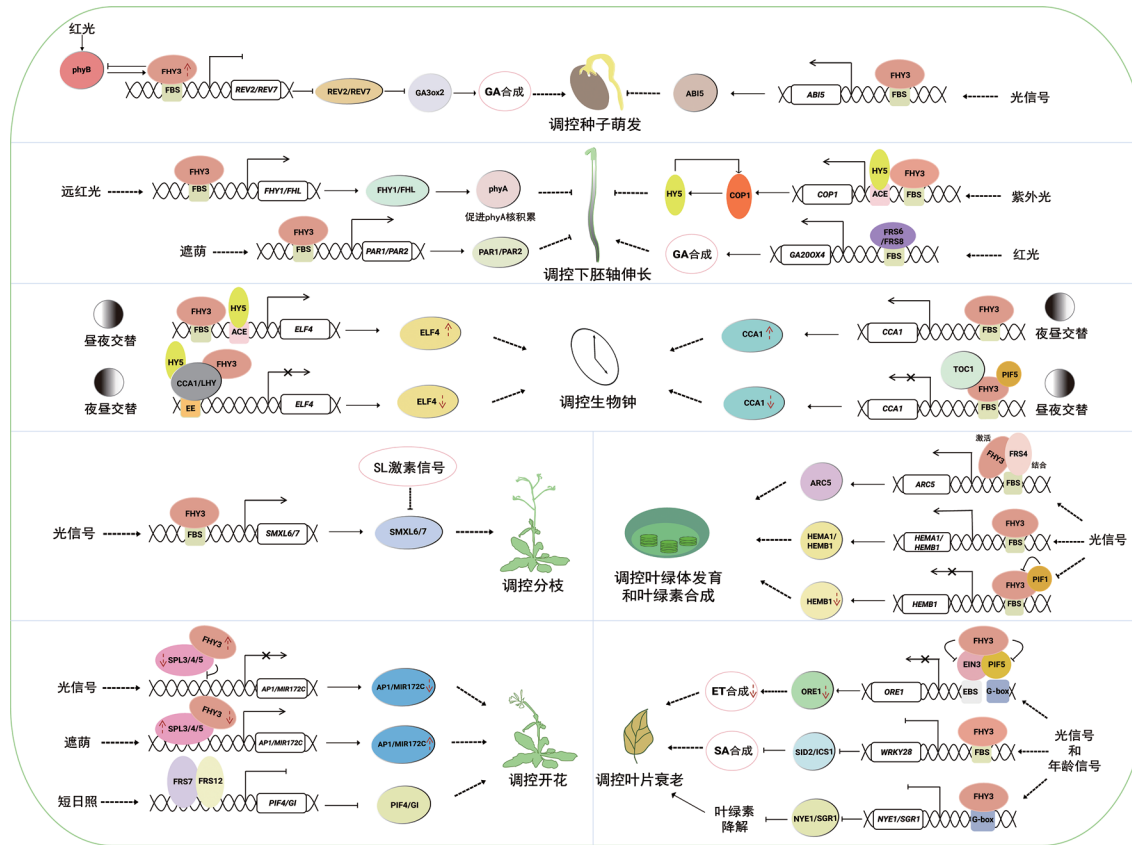


图1 FHY3参与植物生长发育及节律的过程

Fig. 1 FHY3 is involved in the process of plant growth, development and rhythm

在低UV-B信号转导途径中扮演促光形态建成因子的角色(Huang等2012)。FHY3和HY5通过激活COPI的表达抑制UV-B介导的下胚轴伸长, FHY3直接激活COPI的转录, HY5则与COP1形成一个正反馈调节通路互相激活表达活性(Huang等2012)。此外, 拟南芥FHY3/FAR1家族成员FRS6和FRS8参与GA诱导的下胚轴伸长(梁冉2020)。拟南芥*frs6*、*frs8*突变体具有短下胚轴表型, FRS6过表达株系具有长下胚轴表型, FRS6和FRS8通过形成同源或异源二聚体调控GA合成关键基因GA20OX4的表达促进拟南芥下胚轴的伸长(梁冉2020)。FHY3/FAR1还参与遮荫诱导的下胚轴伸长, PAR1 (PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED1)和PAR2是两个在光信号转导及避荫反应中发挥重要作用的非典型bHLH转录辅助因子。FHY3通过直接激活PAR1/2的表达抑制遮荫诱导的下胚轴伸长等避荫

反应(Ma等2019)。

1.2 FHY3/FAR1参与叶绿体发育及叶绿素的生物合成

叶绿体不仅是高等植物进行光合作用的唯一场所, 还是各种代谢物生物合成和储存的场所。作为一种半自主的细胞器, 叶绿体在植物生命活动中发挥着不可替代的重要作用(Wang和Wang 2015; Mullet 1993)。研究发现, FHY3/FAR1正向调控叶绿体发育。ARC5 (ACCUMULATION AND REPLICATION OF CHLOROPLASTS5)编码一种重要的叶绿体分裂蛋白, 拟南芥*arc5*突变体叶肉细胞含有的叶绿体数量较野生型更少, 体积更大(Gao等2003)。然而与野生型相比, *fhy3*和*far1*突变体叶肉细胞中的叶绿体也与*arc5*突变体有相似的变化, 说明FHY3同ARC5一样, 对叶绿体的发育至关重要(Ouyang等2011)。在拟南芥*fhy3*突变体株系中, ARC5

的表达水平较对照组明显降低;而在35S强启动子的背景下过表达*ARC5*,弥补了*fhy3*突变体的叶绿体发育缺陷,表明FHY3在*ARC5*的上游发挥调控作用(Ouyang等2011)。进一步的试验分析表明,FHY3/FAR1直接结合到*ARC5*启动子区FBS基序上提高该基因的表达水平。虽然FHY3/FAR1家族发挥以FHY3为主的生物学功能,并且目前有关FHY3/FAR1家族的研究主要集中在FHY3和FAR1,但该家族其他成员也在调控网络中发挥重要作用。基于FHY3对*ARC5*的调控,后续的研究表明,FHY3结合*ARC5*启动子区FBS基序的活性并不高(Gao等2013)。在拟南芥叶绿体分裂突变体筛选中,研究人员发现*cpd25* (*CHLOROPLAST DIVISION 25*)和*cpd45*株系的表型与*arc5*突变体株系相似,经鉴定,发现CPD45和CPD25分别为FHY3和FRS4 (Gao等2013)。FRS4/CPD25与FHY3/CPD45形成异源二聚体协同上调*ARC5*的表达,其中,FRS4/CPD25在启动子结合中起主要作用,FHY3/CPD45则主要负责激活基因转录(Gao等2013)。尽管FHY3和FRS4之间通过互作共同调控下游基因的表达,且FHY3被认为是重要的phyA信号通路组成成分之一,但*frs4*突变体对远红光不敏感,在远红光照培养下,5 d苗龄*frs4*突变体的长势仅与同时期的野生型相当,与*fhy3*突变体相反(Gao等2013)。

FHY3/FAR1也被发现参与叶绿素的生物合成。叶绿素是植物进行光合作用的基础物质,其前体5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, 5-ALA)的合成是叶绿素生物合成途径的关键限速步骤,也是高等植物叶绿素合成的第一个阶段,HEMA编码的谷氨酰-tRNA还原酶(glutamyl-tRNA reductase)是催化5-ALA合成的关键酶(潘斐等2022;李佳佳等2019;刘震等2011;Ilag等1994)。在连续红光或连续远红光的光照条件下,拟南芥*fhy3*、*fhy1*突变体*HEMA1*的表达水平均显著降低,说明FHY3能显著影响*HEMA1*的表达(McCormac和Terry 2002)。此外,FHY3还参与高等植物叶绿素生物合成的第二阶段。在该阶段中,两分子5-ALA首先经胆色素原合酶PBGs和ALAD的催化形成一分子单卟啉胆色素原PBG,该酶由*HEMB*编码(李佳佳等2019;刘震等2011)。研究表明,植物接收到光信号后,FHY3

和FAR1通过直接结合拟南芥*HEMB1*启动子区FBS位点上调该基因的表达。另外,光敏色素互作因子PIF1 (PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 4)可以结合到FHY3的N端结构域抑制其在光下对*HEMB1*的调控作用,从而抑制叶绿素的生物合成过程(Tang等2012)。

1.3 FHY3/FAR1调节植物分生组织的形成与维持

分生组织是植物所有器官和组织形成的基础。据报道,FHY3同时在茎分生组织发育和花分生组织发育中发挥作用。FHY3促进植物分枝(Xie等2020a; Stirnberg等2012)。研究人员对具有高度分枝表型的*max2-1* (*more axillary branching2-1*)突变体进行遗传筛选时发现,*fhy3*突变体相比于野生型具有更少的分枝数,*fhy3 max2-1*双突变体的分枝数相比于*max2-1*显著下降(Stirnberg等2012)。后续研究发现,FHY3和FAR1能直接激活SL信号通路中的关键抑制因子SMXL6/7/8 (SUPPRESSORS OF MAX2-LIKE6/7/8)的表达,进而整合光信号和SL激素信号促进拟南芥分枝(Xie等2020a)。*WUS* (*WUSCHEL*)和*CLV3* (*CLAVATA3*)在茎分生组织的形成与维持过程中发挥关键作用,二者参与调控茎端分生组织的大小,*SEPALLATA2* (*SEP2*)则是一个参与调控花分生组织形成和维持的关键基因(位明明等2020;谭文勃等2008)。在*fhy3*突变体中*WUS*的表达量显著降低,FHY3能在转录水平上直接抑制*CLV3*的表达,并直接激活*SEPALLATA2* (*SEP2*)的转录(Li等2016)。这些研究报道在一定程度上说明FHY3能够促进植物分生组织的形成并维持其正常分化。

1.4 FHY3/FAR1调节植物的生物钟和开花

FHY3/FAR1参与调节植物的生物钟。生物钟是植物进化出的一种复杂的、多层级调控系统,它与环境周期相适宜,帮助植物感知昼夜节律等外界环境信号变化(张家硕等2022)。植物的开花时间、下胚轴伸长、叶片衰老及非生物胁迫应答都受到生物钟的调控(张家硕等2022)。FHY3调控光信号介导的生物节律,在连续红光照下表现出下胚轴伸长被抑制,拟南芥*fhy3*突变体对下胚轴伸长的抑制能力小于野生型,这在一定程度上说明,*fhy3*突变体调控生物节律的能力发生紊乱(Allen等

2006)。 *fhy3* 突变体中的生物节律紊乱具有多效性, 在连续红光条件下, *fhy3* 突变体中的 *CAB2* (*Chlorophyll a/b Binding Protein 2*) 转录活性相比野生型明显受到抑制。有意思的是, 该试验现象在连续蓝光照射下却不存在, 提示 FHY3 介导的生物钟调控特异性依赖于红光信号转导途径 (Allen 等 2006)。拟南芥 *CCA1* (*CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED 1*)、*LHY* (*Late Elongated Hypocotyl*)、*TOC1* (*Timing of Cab Expression 1*)、*ELF4* (*Early Flowering 4*) 是生物钟的关键组成成分。研究发现, FHY3/FAR1 还能与 *CCA1* 共同调控下游基因 *ELF4* 的表达。*ELF4* 能够帮助植物感知光周期, 在有光照的白昼阶段, FHY3 和 FAR1、HY5 直接结合到 *ELF4* 的启动子区激活该基因的表达, 而当进入黑夜时, *CCA1* 和 *LHY* 通过直接与 FHY3/FAR1/HY5 互作, 抑制三者对 *ELF4* 的转录激活作用, *ELF4* 的表达活性降低 (Li 等 2011)。FHY3/FAR1 还能直接调控 *CCA1* 的表达。在光诱导条件下, FHY3 和 FAR1 直接结合到 *CCA1* 的启动子区激活该基因的转录 (Liu 等 2020)。然而, 在黑暗条件下, PIF5 和 TOC1 通过与 FHY3 互作抑制其对 *CCA1* 的转录激活作用, 进而影响 FHY3 参与的生物钟调控 (Liu 等 2020)。

FHY3/FAR1 调控植物的开花。开花是植物体完成由营养生长过渡到生殖生长的关键转变过程, 对其完成整个生命过程至关重要 (马锐淼等 2021)。在光照及遮荫条件下, FHY3 和 FAR1 都能够直接结合开花正调控因子 SPL3 (*SQUAMOSA-PROMOTER BINDING PROTEIN-LIKE 3*)、SPL4 和 SPL5 的 DNA 结合域, 抑制这些转录因子对下游开花关键基因的激活表达 (Xie 等 2020b)。有趣的是, 在光信号存在时, FHY3/FAR1 对 SPL3/4/5 的抑制作用足以阻止下游开花基因 *AP1* (*APETALA1*) 及 *MIR172C* 的表达, 而在遮荫条件下, *SPL3/4/5* 的表达量上调, *FHY3/FAR1* 表达量下调, FHY3/FAR1 对 SPL3/4/5 的抑制作用不足以抵消 SPL3/4/5 激活 *AP1* 等促开花基因的表达, 最终导致植物早花 (Xie 等 2020b)。FHY3/FAR1 家族成员 FRS7 及其同源蛋白 FRS12 在延缓开花时间中发挥重要作用。拟南芥是一种长日照植物, 短日照条件抑制其开花, 然而拟南芥 *frs7*、*frs12* 突变体在短日照条件下出现早花表型

(Ritter 等 2017)。FRS7 和 FRS12 冗余地调控植物生长及开花时间, 二者在短日照条件下更易累积, 并形成蛋白复合体抑制开花正调控因子 *PIF4*、*GI* (*GIGANTEA*) 的表达, 进而延缓开花时间 (Ritter 等 2017)。

1.5 FHY3/FAR1 介导叶片衰老

叶片衰老通常与细胞死亡及整株植物的死亡息息相关, 在这一过程中, 与衰老相关的基因表达模式发生改变。叶绿体降解是叶片细胞结构发生的最早、最显著的变化, 碳同化作用逐渐被叶绿素、蛋白质、膜脂、RNA 等生物大分子的分解代谢反应所取代 (Lim 等 2007)。与大多数生命活动一样, 叶片衰老同时受到内外界因素的共同调控。内部因素包括年龄、植物激素等植物体内信号, 外部因素包括诸如生物胁迫、非生物胁迫等植物体外环境信号。植物体内外两种信号始终处于动态的交流状态, 植物通过自身感受器接收外界信号, 将外界信号转化为内源信号传递下去, 从而对环境信号做出反应。

FHY3/FAR1 调控光和年龄诱导的叶片衰老。拟南芥属于长日照植物, 其 *fhy3* 突变体却在长日照下具有早衰表型, 而 *FHY3-pro:FHY3-YFP fhy3* 和 *FHY3pro:FHY3-GR fhy3* 互补突变体系能弥补其相应的表型缺陷, 证明 FHY3 能够抑制年龄诱导的叶片衰老 (Tian 等 2020)。同时, 研究还发现 FHY3 能抑制低比例红光:远红光 (R:FR) 诱导的叶片衰老, 并且证明 FHY3/FAR1 通过抑制水杨酸 (SA) 合成正调控因子 WRKY28 的表达降低叶片 SA 含量, 进一步延缓光和年龄诱导的叶片衰老 (Tian 等 2020)。除了 FHY3-WRKY28 调控模块参与年龄诱导的叶片衰老, FHY3 还能与 PIF5、EIN3 互作形成三元蛋白复合体, 下调促乙烯合成关键基因 *ORE1* 的表达, 从而负调控年龄诱导的叶片衰老 (Xie 等 2021)。叶片由绿变黄是开始衰老的标志之一, 其内因是由于叶肉细胞中的叶绿素降解所致, 已有研究证明 FHY3/FAR1 参与叶绿素降解途径调控的叶片衰老。NYE1/SGR1 (*NON-YELLOWING1/STAY-GREEN1*) 是叶片衰老过程中的叶绿素降解关键酶, FHY3 可以与 PIF4 竞争性结合 *NYE1/SGR1* 启动子区的 *G-box* 元件抑制该基因的表达 (Wang 等 2023; Ren 等 2007)。

1.6 FHY3/FAR1介导生长代谢调控

已有的研究证明, FHY3/FAR1还参与淀粉、肌醇、硫代葡萄糖苷的生物合成及磷元素的吸收利用。植物利用光合作用合成碳水化合物, 将光能转化为有机能储存在体内, 并利用这些能量完成各种生命活动。植物在叶片中合成的碳水化合物往往以蔗糖的形成被运输至其他部位, 与此同时, 植物还能将糖分转化为淀粉颗粒临时储存在叶绿体中, 当黑夜来临时, 这些淀粉颗粒被降解掉, 为植物夜间持续进行呼吸作用及合成蔗糖运往其他器官组织, 维持正常生理活动提供保障(Geiger和Servaites 1994)。植物体内的淀粉合成需要多种酶类共同发挥作用, 其中, *ISA1* (*ISOAMYLASE1*)和*ISA2* (*ISOAMYLASE2*)编码的异淀粉酶, 主要在淀粉合成途径中发挥作用(周会等2006)。研究发现, 拟南芥FHY3和FAR1能够直接结合到*ISA2*的启动子区, 激活该基因的表达, 表达产物ISA2继续与ISA1形成异源多聚体, 催化淀粉合成(Ma等2017)。肌醇是一种小分子物质, 在植物、动物体内普遍存在, 其衍生物广泛参与囊泡运输、激素信号转导以及各种胁迫响应(Chen等2007; Gillaspay 2013)。在植物中, MIPS (myo-inositol 1-phosphate synthase)是催化肌醇合成第一步的关键限速酶。有报道证明FHY3和FAR1能够直接结合到编码肌醇-1-磷酸合酶MIPS1的启动子区, 激活该基因的表达, 促进肌醇的合成(Ma等2016)。此外, FHY3/FAR1转录因子家族成员FRS7和FRS12能够抑制硫代葡萄糖苷的生物合成, 二者通过与JA信号通路关键因子JAZ互作蛋白NINJA形成三元复合体共抑制硫代葡萄糖苷生物合成途径关键基因的表达(Fernández-Calvo等2020)。在营养吸收方面, HY5能够和EIN3、FHY3形成三元复合体, 抑制FHY3和EIN3对磷饥饿关键应激因子*PHR1* (*PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1*)的激活表达, 而*PHR1*直接激活磷饥饿诱导基因*PSI* (*phosphate starvation-induced*)的表达, 继而调控磷饥饿反应(*phosphate starvation response*, PSR)以及磷元素的吸收(Liu等2017)。

2 FHY3/FAR1调节植物的逆境响应过程

虽然有关FHY3/FAR1的研究仍主要集中在植

物生长发育相关事件, 但近年来, 随着FHY3/FAR1家族在该方面的功能被不断揭示以及生物信息学的深入发展, 已开始有研究表明拟南芥、番茄、茶树(*Camellia sinensis*)等多个物种的FHY3/FAR1能够通过激素、活性氧(ROS)等多个信号通路应答盐胁迫、高温胁迫等逆境胁迫。

2.1 FHY3/FAR1参与调节多种植物逆境胁迫响应

FHY3/FAR1转录因子家族响应多种逆境胁迫。研究表明, 拟南芥FHY3/FAR1参与盐胁迫和渗透胁迫, *fhy3*和*fhy3 far1*突变体在盐及干旱处理下的种子萌发率明显大于野生型(Tang等2013)。研究人员通过对豆科苜蓿属植物花苜蓿(*Medicago ruthenica*)进行全基因组测序及RNA-seq分析, 发现花苜蓿FHY3/FAR1家族参与干旱胁迫(Wang等2021)。全基因组鉴定与表达分析揭示多数番茄FHY3/FAR1家族成员的转录表达受NaCl、PEG-6000胁迫诱导调控, 类似的现象也在茶树FHY3/FAR1家族中被报道(陈渝等2021; Liu等2021b)。此外, 大桉FHY3/FAR1家族部分成员显著应答高温胁迫, 水稻(*Oryza sativa*) FHY3/FAR1家族成员*tsd1* (*thermo-sensitive spikelet defects 1*)突变体表现出受温度诱导的小穗发育迟缓现象(Cai等2023; Dai等2022)。上述试验结果证明了FHY3/FAR1转录因子家族参与调控多个逆境响应通路, 并可能在植物逆境胁迫中发挥较为复杂的作用, 但由于不同家族成员对同种胁迫响应存在差异, 且相关的调控机制研究尚处于初步阶段, FHY3/FAR1转录因子家族响应干旱、高温、盐胁迫的具体机制仍待进一步研究。

2.2 FHY3/FAR1参与多个植物激素信号通路

几乎所有的植物激素都参与调控逆境胁迫响应。脱落酸(ABA)是调节植物逆境胁迫的主要激素之一, 干旱以及盐胁迫等逆境会导致植物体积累ABA (Finkelstein和Rock 2002; Lopez-Molina和Chua 2000)。研究表明, FHY3/FAR1是ABA信号通路的正调控因子(Ku等2018; Tang等2013)。*ABI5* (*ABA-insensitive5*)编码一个碱性亮氨酸ZIP转录因子, 参与ABA调控的幼苗生长, 其表达量在施加外源ABA后显著上调(Tang等2013; Finkelstein和Lynch 2000; Lopez-Molina和Chua 2000)。FHY3和FAR1

亦显著应答ABA信号,在拟南芥中,施加外源ABA处理9 h后,二者在转录水平的表达量显著上调;进一步研究发现,*fhy3*突变体能够抵抗ABA对种子萌发的抑制作用,FHY3和FAR1可通过直接激活*ABI5*的表达提高植物的抗旱性(Tang等2013)。

独角金内酯(SL)作为一种类胡萝卜素衍生物,在植物生长发育和逆境胁迫中发挥重要作用,能提高植物对干旱的抵抗能力(Ma等2022; Li等2020; Pandey等2016)。FHY3和FAR1能直接激活SL信号通路中的关键抑制因子SM-XL6/7/8的表达,进而整合光信号和SL激素信号促进拟南芥分枝,而SMXL6和SMXL7能降低拟南芥的抗旱能力,这些研究结果在一定程度上说明FHY3/FAR1参与调控植物干旱胁迫逆境响应(Li等2020; Xie等2020a; Pandey等2016)。

除了ABA和SL, FHY3/FAR1家族还参与GA、水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)等激素信号通路。GA与ABA作为一对拮抗激素在激素互作网络中发挥作用,逆境胁迫会导致植物体GA含量下降,抑制植物正常生长发育(Colebrook等2014; 杨东雷等2013)。已有研究证明, FHY3/FAR1家族能调控GA的生物合成,拟南芥*FRS6*过表达株系中GA合成基因*GA20ox2*、*GA20ox3*、*GA20ox4*、*GA20ox5*的表达量较野生型显著上调,在*frs6*突变体中表达下调,家族成员FRS6和FRS8通过结合*GA20ox4*启动子激活该基因的表达(梁冉2020)。

SA和JA分别作为小分子酚类激素和氧化脂肪酸类激素在植物逆境胁迫中发挥重要作用(谷晓勇等2020; Hu等2017)。FHY3能够直接结合SA生物合成相关基因*WRKY28*的启动子区抑制该基因的表达,从而减少拟南芥体内SA含量(Tian等2020)。JA信号通路抑制因子JAZ1能与FHY3发生互作,抑制FHY3对介导phyA核积累因子FHY1/FHL的转录激活活性(Tian等2020; Liu和Wang 2020; Hu等2017; Rösler等2007; Hiltbrunner等2005, 2006)。在*fhy3 far1*突变体植株中, SA响应基因*PR1*和*PR2*以及SA生物合成基因*ICS1*/*SID2*的转录水平显著升高;而在*fhy3 far1*突变体中过表达SA降解途径酶*S3H* (*SALICYLIC ACID 3-HYDROXYLASE*)可以缓解突变体在光诱导的细胞凋亡,这说明FHY3/FAR1

在植物体内参与了光信号下SA的合成(Ma等2016)。此外, Wang等(2016)发现FHY3能够激活*HEMB1*的表达,进而影响SA信号对抗病相关基因(*Pathogenesis-Related genes*, *PR genes*)的调控,以此提高植物的免疫力。

2.3 FHY3/FAR1参与调控植物ROS内稳态

在对马铃薯(*Solanum tuberosum*)、番茄、大桉、茶树FHY3/FAR1基因家族分析中,发现部分成员响应高温、低温、盐、干旱等逆境胁迫(Chen等2023; Dai等2022; 陈渝等2021; Liu等2021b)。而逆境胁迫往往和氧化胁迫交织在一起,当植物受到逆境胁迫时,体内各种细胞器产生过量的ROS,ROS的积累最终会导致细胞损伤(Nadarajah 2020)。同时,ROS还作为信号转导分子参与调节各种通途径来帮助植物适应逆境胁迫(Choudhury等2017)。在甲基紫精(MV)诱导植物细胞产生ROS的处理下,拟南芥*fhy3*突变体相比野生型对ROS更敏感,其细胞损伤程度更高(Stirnberg等2012)。进一步研究发现由于*fhy3 far1*突变体中锌铜超氧化物歧化酶基因*SOD1*以及一系列氧化胁迫应答基因*ZAT12*、*WRKY33*的表达量降低,导致该突变体叶片中ROS积累量有所提高,这在一定程度上说明FHY3/FAR1能够降低生物体内ROS的含量水平,该家族可能在植物调控ROS稳态中发挥重要作用(Ma等2016)。前文提到FHY3/FAR1参与了光信号下SA的合成,而SA是参与ROS积累的重要信号分子,可能*fhy3 far1*突变体在暗光转换过程中的细胞死亡是由SA积累引起的。Ma等(2016)的研究表明, FHY3/FAR1直接激活*MIPS1*和*MIPS2*的表达,且FHY3在这一过程中发挥主要作用。肌醇可以抵抗植物的氧化胁迫,而MIPS1/2直接调控了肌醇合成途径。在*fhy3 far1*突变体中, *MIPS1/2*的表达及肌醇的合成都显著受到抑制,这使得其抗氧化能力显著降低。

3 展望

FHY3/FAR1转录因子家族广泛参与植物生长发育过程,其调控作用几乎贯穿植物完整的使用寿命。拟南芥FHY3/FAR1家族共有14个家族成员,目前已有的机制研究主要围绕FHY3及其同源蛋

白FAR1 (Lin和Wang 2004)。Tang等(2013)的研究结果显示, 与野生型相比, 拟南芥*fhy3*突变体抗旱性更差; Ma等(2016)发现在MV处理下, 拟南芥*fhy3*突变体受到氧化损伤程度更深。此外, 拟南芥FHY3通过促进叶绿素和肌醇的合成抵抗ROS引起的氧化损伤, 这在一定程度上说明FHY3可能是一个抗逆正调控因子(Ma等2016; Wang等2016)。多种农作物中的FHY3/FAR1家族成员逐渐被鉴定并报道, 研究发现, 马铃薯、番茄等作物中的部分FHY3/FAR1家族成员在转录水平显著响应盐胁迫、干旱胁迫、低/高温胁迫等非生物胁迫, 提示FHY3/FAR1家族可能在介导农作物对逆境胁迫的适应性中发挥重要作用, 然而其具体调控机制尚未可知。但关于该家族的研究仍有一些问题值得继续深入探究。在后续研究中, 我们可以从以下角度探究FHY3/FAR1的生物学功能: FHY3/FAR1家族是否存在其他途径调控ROS的代谢? 是否参与一些经典抗逆信号通路? 其又是如何参与到干旱、高温、盐胁迫等非生物胁迫应答网络中去的? 是否应答病原菌等生物胁迫? 已在拟南芥中验证的通路在农作物中是否保守? 这些问题仍待进一步研究。

参考文献(References)

- Allen T, Koustenis A, Theodorou G, et al (2006). *Arabidopsis* FHY3 specifically gates phytochrome signaling to the circadian clock. *Plant Cell*, 18 (10): 2506–2516
- Cai Z, Wang G, Li J, et al (2023). *Thermo-Sensitive Spikelet Defects 1* acclimatizes rice spikelet initiation and development to high temperature. *Plant Physiol*, 191 (3): 1684–1701
- Chen M, Hancock LC, Lopes JM (2007). Transcriptional regulation of yeast phospholipid biosynthetic genes. *Biochim Biophys Acta*, 1771: 310–321
- Chen Q, Song Y, Liu K, et al (2023). Genome-wide identification and functional characterization of *FAR1-RELATED SEQUENCE (FRS)* family members in potato (*Solanum tuberosum*). *Plants (Basel)*, 12 (13): 2575
- Chen Y, Deng J, Chen JY, et al (2021). Genome-wide identification and expression analysis of FAR1/FHY3 transcription factor family in tomato. *Plant Physiol J*, 57 (10): 1983–1995 (in Chinese with English abstract) [陈渝, 邓洁, 陈君愉等(2021). 番茄FAR1/FHY3转录因子家族的全基因组鉴定及表达分析. *植物生理学报*, 57 (10): 1983–1995]
- Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, et al (2017). Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *Plant J*, 90 (5): 856–867
- Colebrook EH, Thomas SG, Phillips AL, et al (2014). The role of gibberellin signaling in plant responses to abiotic stress. *J Exp Biol*, 217 (Pt 1): 67–75
- Dai J, Sun J, Peng W, et al (2022). FAR1/FHY3 transcription factors positively regulate the salt and temperature stress responses in *Eucalyptus grandis*. *Front Plant Sci*, 13: 883654
- Fernández-Calvo P, Iñigo S, Glauser G, et al (2020). FRS7 and FRS12 recruit NINJA to regulate expression of glucosinolate biosynthesis genes. *New Phytol*, 227 (4): 1124–1137
- Finkelstein RR, Lynch TJ (2000). The *Arabidopsis* abscisic acid response gene *ABI5* encodes a basic leucine zipper transcription factor. *Plant Cell*, 12 (4): 599–609
- Finkelstein RR, Rock CD (2002). Absciscic acid biosynthesis and response. *Arabidopsis Book*, 1: e0058
- Gao H, Kadirjan-Kalbach D, Froehlich JE, et al (2003). ARC5, a cytosolic dynamin-like protein from plants, is part of the chloroplast division machinery. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (7): 4328–4333
- Gao Y, Liu H, An C, et al (2013). *Arabidopsis* FRS4/CPD25 and FHY3/CPD45 work cooperatively to promote the expression of the chloroplast division gene *ARC5* and chloroplast division. *Plant J*, 75 (5): 795–807
- Geiger DR, Servaites JC (1994). Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C₃ plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 45: 235–256
- Genoud T, Schweizer F, Tscheuschler A, et al (2008). FHY1 mediates nuclear import of the light-activated phytochrome A photoreceptor. *PLOS Genet*, 4 (8): e1000143
- Gillaspy GE (2013). The role of phosphoinositides and inositol phosphates in plant cell signaling. *Adv Exp Med Biol*, 991: 141–157
- Gu XY, Liu Y, Liu LJ (2020). Progress on the biosynthesis and signal transduction of phytohormone salicylic acid. *Hereditas (Beijing)*, 42 (9): 858–869 (in Chinese with English abstract) [谷晓勇, 刘扬, 刘利静(2020). 植物激素水杨酸生物合成和信号转导研究进展. *遗传*, 42 (9): 858–869]
- 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 (8): 1023–1034
- Hiltbrunner A, Viczián A, Bury E, et al (2005). Nuclear accumulation of the phytochrome A photoreceptor requires FHY1. *Curr Biol*, 15 (23): 2125–2130
- Hu Y, Jiang Y, Han X, et al (2017). Jasmonate regulates leaf

- senescence and tolerance to cold stress: crosstalk with other phytohormones. *J Exp Bot*, 68 (6): 1361–1369
- Huang X, Ouyang X, Yang P, et al (2012). *Arabidopsis* FHY3 and HY5 positively mediate induction of *COP1* transcription in response to photomorphogenic UV-B light. *Plant Cell*, 24 (11): 4590–4606
- Ilag LL, Kumar AM, Söll D (1994). Light regulation of chlorophyll biosynthesis at the level of 5-aminolevulinate formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 6 (2): 265–275
- Jiang Z, Xu G, Jing Y, et al (2016). Phytochrome B and REV-EILLE1/2-mediated signalling controls seed dormancy and germination in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 7: 12377
- Jing YJ, Lin RC (2017). Advances in light signaling transduction research in China. *Chin Bull Bot*, 52 (3): 257–270 (in Chinese with English abstract) [景艳军, 林荣呈(2017). 我国植物光信号转导研究进展概述. *植物学报*, 52 (3): 257–270]
- Ku YS, Sintaha M, Cheung MY, et al (2018). Plant hormone signaling crosstalks between biotic and abiotic stress responses. *Int J Mol Sci*, 19 (10): 3026
- Li D, Fu X, Guo L, et al (2016). *FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3* activates *SEPALLATA2* but inhibits *CLAVATA3* to regulate meristem determinacy and maintenance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113 (33): 9375–9380
- Li G, Siddiqui H, Teng Y, et al (2011). Coordinated transcriptional regulation underlying the circadian clock in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 13 (5): 616–622
- Li JJ, Yu YD, Cai ZP, et al (2019). An overview of chlorophyll biosynthesis in higher plants. *Mol Plant Breed*, 17 (18): 6013–6019 (in Chinese with English abstract) [李佳佳, 于旭东, 蔡泽坪等(2019). 高等植物叶绿素生物合成研究进展. *分子植物育种*, 17 (18): 6013–6019]
- Li W, Nguyen KH, Tran CD, et al (2020). Negative roles of strigolactone-related SMXL6, 7 and 8 proteins in drought resistance in *Arabidopsis*. *Biomolecules*, 10 (4): 607
- Li XK, Xu DQ (2019). Plant light signal transduction system. *Chin J Nat*, 41 (3): 183–187 (in Chinese with English abstract) [李秀坤, 许冬清(2019). 植物光信号转导. *自然杂志*, 41 (3): 183–187]
- Liang R (2020). Molecular mechanism of *Arabidopsis* FRS6 and FRS8 in regulation of hypocotyl elongation (dissertation). Taian, Shandong: Shangdong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [梁冉(2020). 拟南芥FRS6和FRS8调控下胚轴伸长的分子机制(学位论文). 山东泰安: 山东农业大学]
- Lim PO, Kim HJ, Nam HG (2007). Leaf senescence. *Annu Rev Plant Biol*, 58: 115–136
- Lin R, Ding L, Casola C, et al (2007). Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in *Arabidopsis*. *Science*, 318 (5854): 1302–1305
- Lin R, Wang H (2004). *Arabidopsis* FHY3/FAR1 gene family and distinct roles of its members in light control of *Arabidopsis* development. *Plant Physiol*, 136 (4): 4010–4022
- Liu S, Yang L, Li J, et al (2021a). FHY3 interacts with phytochrome B and regulates seed dormancy and germination. *Plant Physiol*, 187 (1): 289–302
- Liu Y, Ma M, Li G, et al (2020). Transcription factors FHY3 and FAR1 regulate light-induced *CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED1* gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 32 (5): 1464–1478
- Liu Y, Wang H (2020). JA modulates phytochrome a signaling via repressing FHY3 activity by JAZ proteins. *Plant Signal Behav*, 15 (3): 1726636
- Liu Y, Xie Y, Wang H, et al (2017). Light and ethylene coordinately regulate the phosphate starvation response through transcriptional regulation of *PHOSPHATE STARVATION RESPONSE1*. *Plant Cell*, 29 (9): 2269–2284
- Liu Z, An C, Zhao Y, et al (2021b). Genome-wide identification and characterization of the *CsFHY3/FAR1* gene family and expression analysis under biotic and abiotic stresses in tea plants (*Camellia sinensis*). *Plants (Basel)*, 10 (3): 570
- Liu Z, Wen GQ, Zhang JJ, et al (2011). Gene expression analysis of glutamyl-tRNA synthetase (AtGluRS) and gene regulated by ABA. *J Sichuan Univ (Nat Sci Ed)*, 48 (3): 669–672 (in Chinese with English abstract) [刘震, 文国琴, 张建军等(2011). 拟南芥谷氨酰tRNA合成酶(AtGluRS)与受ABA调控基因的表达分析. *四川大学学报(自然科学版)*, 48 (3): 669–672]
- Lopez-Molina L, Chua NH (2000). A null mutation in a bZIP factor confers ABA-insensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 41 (5): 541–547
- Ma C, Bian C, Liu W, et al (2022). Strigolactone alleviates the salinity-alkalinity stress of *Malus hupehensis* seedlings. *Front Plant Sci*, 13: 901782
- Ma L, Li Y, Li X, et al (2019). FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYLS3 negatively regulates shade avoidance responses in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 42 (12): 3280–3292
- Ma L, Tian T, Lin R, et al (2016). *Arabidopsis* FHY3 and FAR1 regulate light-induced *myo*-inositol biosynthesis and oxidative stress responses by transcriptional activation of *MIPS1*. *Mol Plant*, 9 (4): 541–557
- Ma L, Xue N, Fu X, et al (2017). *Arabidopsis thaliana* FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYLS3 (FHY3) and FAR-RED-IMPAIRED RESPONSE1 (FAR1) modulate starch synthesis in response to light and sugar. *New Phytol*, 213 (4): 1682–1696
- Ma RM, Liu CL, Ruan Y (2021). Molecular basis of early

- flowering character formation of *Brassica napus* GZ522 strain. *Mol Plant Breed*, 19 (6): 1988–1994 (in Chinese with English abstract) [马锐淼, 刘春林, 阮颖(2021). 甘蓝型油菜GZ522早花性状形成的分子基础. *分子植物育种*, 19 (6): 1988–1994]
- McCormac AC, Terry MJ (2002). Light-signalling pathways leading to the co-ordinated expression of *HEMA1* and *Lhcb* during chloroplast development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 32 (4): 549–559
- Mullet JE (1993). Dynamic regulation of chloroplast transcription. *Plant Physiol*, 103 (2): 309–313
- Nadarajah KK (2020). ROS homeostasis in abiotic stress tolerance in plants. *Int J Mol Sci*, 21 (15): 5028
- Ouyang X, Li J, Li G, et al (2011). Genome-wide binding site analysis of FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 reveals its novel function in *Arabidopsis* development. *Plant Cell*, 23 (7): 2514–2535
- Pan F, Yan YF, Zhu YF, et al (2022). Advances in the biosynthesis of tetrapyrrole compounds. *Chin J Biotech*, 38 (4): 1307–1321 (in Chinese with English abstract) [潘斐, 严一凡, 朱逸凡等(2022). 四吡咯化合物生物合成研究进展. *生物工程学报*, 38 (4): 1307–1321]
- Pandey A, Sharma M, Pandey GK (2016). Emerging roles of strigolactones in plant responses to stress and development. *Front Plant Sci*, 7: 860
- Ren G, An K, Liao Y, et al (2007). Identification of a novel chloroplast protein AtNYE1 regulating chlorophyll degradation during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 144 (3): 1429–1441
- Ritter A, Iñigo S, Fernández-Calvo P, et al (2017). The transcriptional repressor complex FRS7-FRS12 regulates flowering time and growth in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 8: 15235
- Rösler J, Klein I, Zeidler M (2007). *Arabidopsis fhl/fhyl* double mutant reveals a distinct cytoplasmic action of phytochrome A. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (25): 10737–10742
- She YT, Ding Y (2022). Mechanism study of *STE20L4* in promoting hypocotyl elongation of *Arabidopsis thaliana*. *Chin J Trop Crops*, 43 (6): 1144–1151 (in Chinese with English abstract) [余玉婷, 丁勇(2022). *STE20L4*促进拟南芥下胚轴伸长的机制研究. *热带作物学报*, 43 (6): 1144–1151]
- Song YH, Zhang R (2021). Regulation mechanism of hypocotyl elongation in higher plants. *Chem Life*, 41 (6): 1116–1125 (in Chinese with English abstract) [宋雨函, 张锐(2021). 高等植物下胚轴伸长的调控机制. *生命的化学*, 41 (6): 1116–1125]
- Stirnberg P, Zhao S, Williamson L, et al (2012). FHY3 promotes shoot branching and stress tolerance in *Arabidopsis* in an *AXR1*-dependent manner. *Plant J*, 71 (6): 907–920
- Tan WB, Li YH, Xu QJ (2008). Regulatory mechanism of stem cell in plant shoot apical meristem. *Plant Physiol Commun*, (4): 811–816 (in Chinese) [谭文勃, 李玉花, 徐启江(2008). 植物茎端分生组织中的茎干细胞调控机制. *植物生理学通讯*, (4): 811–816]
- Tang W, Ji Q, Huang Y, et al (2013). FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 and FAR-RED IMPAIRED RESPONSE1 transcription factors integrate light and abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163 (2): 857–866
- Tang W, Wang W, Chen D, et al (2012). Transposase-derived proteins FHY3/FAR1 interact with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1 to regulate chlorophyll biosynthesis by modulating *HEMB1* during deetiolation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (5): 1984–2000
- Tian T, Ma L, Liu Y, et al (2020). *Arabidopsis* FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 integrates age and light signals to negatively regulate leaf senescence. *Plant Cell*, 32 (5): 1574–1588
- Wang H, Deng XW (2002). *Arabidopsis* FHY3 defines a key phytochrome A signaling component directly interacting with its homologous partner FAR1. *EMBO J*, 21 (6): 1339–1349
- Wang H, Wang H (2015). Multifaceted roles of *FHY3* and *FAR1* in light signaling and beyond. *Trends Plant Sci*, 20 (7): 453–461
- Wang Q, Liu M, Quan S, et al (2023). FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 increases leaf longevity by delaying senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 46 (5): 1582–1595
- Wang T, Ren L, Li C, et al (2021). The genome of a wild *Medicago* species provides insights into the tolerant mechanisms of legume forage to environmental stress. *BMC Biol*, 19 (1): 96
- Wang W, Tang W, Ma T, et al (2016). A pair of light signaling factors FHY3 and FAR1 regulates plant immunity by modulating chlorophyll biosynthesis. *J Integr Plant Biol*, 58 (1): 91–103
- Wei MM, Zeng X, An ZW, et al (2020). Advances in the maintenance and termination of floral meristem regulated by C-type floral organ gene *AGAMOUS* (*AG*). *Biotechnol Bull*, 36 (1): 135–143 (in Chinese with English abstract) [位明明, 曾霞, 安泽伟等(2020). C类花器官特征基因 *AGAMOUS* (*AG*)调控植物花分生组织维持与终止研究进展. *生物技术通报*, 36 (1): 135–143]
- Whitelam GC, Johnson E, Peng J, et al (1993). Phytochrome A null mutants of *Arabidopsis* display a wild-type phenotype in white light. *Plant Cell*, 5 (7): 757–768
- Xie Y, Liu Y, Ma M, et al (2020a). *Arabidopsis* FHY3 and

- FAR1 integrate light and strigolactone signaling to regulate branching. *Nat Commun*, 11 (1): 1955
- Xie Y, Ma M, Liu Y, et al (2021). *Arabidopsis* FHY3 and FAR1 function in age gating of leaf senescence. *Front Plant Sci*, 12: 770060
- Xie Y, Zhou Q, Zhao Y, et al (2020b). FHY3 and FAR1 integrate light signals with the miR156-SPL module-mediated aging pathway to regulate *Arabidopsis* flowering. *Mol Plant*, 13 (3): 483–498
- Yang DL, Dong WX, Zhang YY, et al (2013). Gibberellins modulate abiotic stress tolerance in plants. *Sci Sin Vitae*, 43 (12): 1119–1126 (in Chinese with English abstract)
- [杨东雷, 董伟欣, 张迎迎等(2013). 赤霉素调节植物对非生物逆境的耐性. *中国科学: 生命科学*, 43 (12): 1119–1126]
- Zhang JS, Wei H, Wang L (2022). The molecular networks of circadian clock-regulated plant growth and development. *Plant Physiol J*, 58 (1): 3–12 (in Chinese with English abstract) [张家硕, 魏华, 王雷(2022). 生物钟调控植物生长发育的研究进展. *植物生理学报*, 58 (1): 3–12]
- Zhou H, Zhang JJ, Huang YB (2006). Research advances of starch debranching enzymes. *J Henan Agric Sci*, (9): 5–8 (in Chinese) [周会, 张军杰, 黄玉碧(2006). 淀粉去分支酶研究进展. *河南农业科学*, (9): 5–8]