生物技术通报
·综述与专论· BIOTECHNOLOGY BULLETIN 2024, 40(8):1-12

光信号和昼夜节律调控植物感知冷胁迫的研究进展

李文萃 彭羽佳 刘勇波
（中国环境科学研究院 国家环境保护区域生态过程与功能评估重点实验室，北京 100012）

摘 要： 温度和光是调节植物生长发育的重要环境因子，植物感知温度变化并通过改变基因表达模式等响应低温环境，这些响应受到光信号和昼夜节律等因素的影响。然而，光信号诱导昼夜节律调控植物响应冷胁迫的分子调控网络尚不清楚。本文聚焦光信号和昼夜节律在植物感知冷胁迫中的作用。光信号参与冷胁迫主要通过光敏色素诱导 *CBF* 基因途径激活冷基因的表达，这主要有两种途径，一是光敏色素受体通过直接调控 *CBF* 和 *COR* 基因表达而调节植株抗冷性；二是光依赖性信号转导的正调控因子 HY5 激活冷驯化 *COR* 基因。昼夜节律参与冷胁迫主要是通过昼夜节律的组分 CCA1/LHY 和 RVE4/RVE8 介导 DREB1 下游基因在冷胁迫下的表达。明确植物中光信号和昼夜节律在冷信号感知及传导途径中的作用，不仅有助于更好地理解植物抗冷的机制和功能，还有助于植物生长与温度胁迫反应之间的权衡，为提升植物应对昼夜温差变化提供理论基础。

关键词： 冷感知；抗冷基因；光信号；昼夜节律
DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2024-0234

Research Progress in Light Signal and Circadian Rhythm Regulating the Perception of Plants to Cold Stress

LI Wen-cui PENG Yu-jia LIU Yong-bo
（*State Environment Protection Key Laboratory of Regional Ecological Process and Functional Assessment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing* 100012）

Abstract: Temperature and light are important environmental factors in regulating plant growth and development, and plants perceive temperature changes and respond to cold stress by altering gene expression patterns and other responses. The responses are affected by light signal and circadian rhythms. However, the molecular regulatory networks involved in plant response to cold stress are not well understood. This review focuses the roles of light signal and circadian rhythms in the perception of plants to cold stress. Light signal is involved in cold stress mainly through photopigment-induced *CBF* gene pathways to activate the expressions of cold genes. It includes two main pathways: one is that photosensitive pigments directly regulate cold tolerance by modulating *CBF* and *COR* gene expression; the other is the activation of *COR*（*COLD REGULATED*）genes by HY5, a positive regulator factor. Circadian rhythms are involved in cold stress mainly through their components, CCA1/LHY and RVE4/RVE8, regulating the expression of DREB1 downstream gene. Clarifying the roles of light signal and circadian rhythms in cold perception and conduction pathways not only contributes to a better understanding of the mechanisms of cold resistance in plants, but also helps in the trade-offs between plant growth and stress responses. It provides a theoretical basis for enhancing the response sensitivities of plants to diurnal and nocturnal temperature variations.

Key words: cold perception; cold resistance genes; light signal; circadian rhythm

温度是决定植物地理分布的主要环境因子，影响植物生长发育和产量[1]。据统计，冷胁迫、干旱等非生物胁迫导致全球 51%-82% 的作物损失产量[2]。为了应对冷胁迫，植物进化出一系列机制以

收稿日期：2024-03-10
基金项目：国家自然科学基金项目（31200288）
作者简介：李文萃，女，硕士研究生，研究方向：生物多样性与生物安全；E-mail: 2796057166@qq.com
通信作者：刘勇波，男，博士，研究员，研究方向：生物多样性与生物安全；E-mail: liuyb@craes.org.cn

适应寒冷环境，例如调整新陈代谢过程[3]、改变基因表达模式[4]、合成渗透调节物质[5]、调控表观遗传[6-7]等。

植物响应冷胁迫的过程包括冷感知[8-9]、信号传导[10-11]、转录因子和应激反应基因的激活和表达[12-14]等。冷应激导致细胞膜流动性下降、膜蛋白构象改变、渗透调节物质及其含量改变、代谢物的积累和细胞内氧化还原状态的改变[15-16]。转录因子CBFs（c-repeat binding factors）在冷适应中起关键作用[17-19]。CBFs激活冷调节基因*COR*，从而合成可溶性糖、脯氨酸和蛋白质等提高植物对冷胁迫的耐受性[5]。

冷感知是植物响应冷胁迫的第一步，在整个冷响应过程中具有重要作用。植物不仅可以通过质膜感知冷信号[20-21]，还可以通过光信号来感知冷信号，并进一步调控CBF表达[13]。光和温度是与植物生长紧密相关的信号，光伴随着温暖，黑暗伴随着较冷的温度[22-23]。植物能够整合光和温度信号来调节生长和发育以适应环境变化[24-25]。植物主要通过光敏色素（phytochromes，phys）来感受环境温度和光照的变化，从而调节植物在逆境下的生长[26]。尽管已比较清楚光信号在植物抗冷性调控中的作用，但光信号通路如何与冷应激通路联系起来，以及冷胁迫如何调控光信号组分仍不十分清楚。

此外，与光信号相关的昼夜节律也可以调节昼夜因子的表达来平衡昼夜温差对生长发育的影响[27-28]。昼夜节律的主要组成部分CCA1（circadian clock-associated 1）和LHY（late elongated hypocotyl）与*CBF*基因启动子结合并调控其功能[29-30]，从而提高*CBF*表达以抵抗冷胁迫。尽管昼夜节律关键基因参与了植物冷响应，比如微调*CBF*基因的表达[31]，但这些昼夜节律组分如何调节植物的耐冷调控途径却知之甚少。

虽然植物应对冷胁迫的机制开展了大量研究[1, 32-33]，但是缺少综合分析光信号和昼夜节律在调控植物响应冷胁迫中的作用。因此，本文聚焦光信号和昼夜节律参与调节冷信号的感知来综述它们如何参与植物响应冷胁迫的分子机制。

1 冷信号感知中的光信号调节

植物对冷信号的感知受光周期和光质的调节。大多数植物通过感知光周期减少和温度降低之间的复杂相互作用来获得冷驯化[34]。例如，光周期差异能改变植物*CBF*和*COR*基因的表达，有研究发现短日照下生长的植物比长日照下生长的植物更耐寒[19]。红光与远红光比值（R/FR）的降低增加了*CBF*表达[25]。黑暗中生长的植物，在红光暴露下导致寒冷环境中*CBF1*转录水平降低，远红光下则相反[35]。但植物在冷驯化过程中如何应对光质的变化，特别是R/FR和环境信号，目前还不清楚[25]。

植物主要通过光敏色素来感受光信号的变化。冷胁迫下，光敏色素从细胞质迅速转移到细胞核，与光敏色素相互作用因子（phytochrome interacting factors，PIFs）一起相互作用参与光信号感知[36]。这种相互作用促进PIF的快速磷酸化和降解，从而启动光敏色素介导的光响应[37-38]。PIFs作为光信号通路的感受器，参与植物生长发育的糖和激素信号调节，并介导植物对环境变化的适应和防御反应[39]。光照影响冷应激反应的*CBF*调控，一是光敏色素通过*CBF*途径激活冷诱导的基因表达[40]；二是光通过低温反应元件Z-box介导冷驯化[41-42]。低温反应元件的激活需要功能性HY5（elongated hypocotyl 5）的参与[43]，HY5是光依赖性信号转导的正调控因子，由COP1（constitutive photomorphogenic 1）诱导和调控[44]。

1.1 光感受器在感知光和温度信号中的双重作用

光感受器参与冷信号的感知和响应，目前发现的光感受器有光敏色素（phys）、隐花色素（cryptochromes，CRYs）、向光素（phototropins，PHOTs）、ZTL（zeitlupe），以及UVR8（UV resistance locus 8）等[45]（表1）。

目前发现了5种光敏色素（phys），其中phyB是植物生长的主要光感受器，其蛋白质状态会随着环境温度的改变而发生变化[68]，而且phyB可以充当温度传感器，以温度依赖的方式直接与关键靶基因的启动子结合[69-70]，这也进一步证明了光和温度信号通路的紧密关系（图1）。phyB在植物细胞中

表 1　参与植物冷感知的光信号和昼夜节律的因子

Table 1　Factors of light signal and circadian rhythm involved in plant cold perception

基因 / 蛋白 Genes/Proteins	调控机制 Regulation mechanisms	物种 Species	参考文献 Reference
光敏色素 A（phyA）Phytochrome A	远红光激活 phyA 诱导 ABA 信号传导，触发 JA 信号传导，激活 CBF 途径	拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 番茄 *S. lycopersicum*	[46] [47]
光敏色素 B（phyB）Phytochrome B	phyB 与 PIF4 和 PIF7 相互作用，负调控 CBF 表达和冷冻耐受性	拟南芥 *A. thaliana* 番茄 *S. lycopersicum* 水稻 *Oryza sativa*	[36] [35] [48]
光敏色素 D（phyD）Phytochrome D	介导 CBF 调控的表达，phyD 突变体耐冷性增加	拟南芥 *A. thaliana*	[25]
向光素（PHOTs）Phototropins	蓝光传感器，在蓝光光激发时自磷酸化，激活 C- 末端激酶结构域，调控其他蛋白质	地钱 *Marchantia polymorpha*	[49]
F-box 蛋白 Zeitlupe（ZTL）Zeitlupe	ZTL 属于 LOV 结构域光感受器，与热休克伴侣蛋白 HSP 90 相互作用从而正调控 CBF 表达	拟南芥 *A. thaliana*	[27]
隐花色素 1（CRY1）Cryptochrome 1	蓝光下 CRY1 对温度响应对下胚轴伸长具有强烈的抑制作用，同时也抑制 PIF4 的转录	拟南芥 *A. thaliana*	[50]
隐花色素 2（CRY1）Cryptochrome 2	CRY2-COP1 相互作用减弱 COP1 与 HY5 的相互作用，从而增强 HY5 在冷胁迫下的光稳定性	拟南芥 *A. thaliana* 水稻 *O. sativa*	[51] [52]
UVR8 感受器（UVR8） UV resistance locus 8	UVR8 单体通过降低 PIF4 表达水平和抑制 PIF4 蛋白的转录活性来抑制下胚轴伸长	拟南芥 *A. thaliana*	[53]
光敏色素相互作用因子 3（PIF3） Phytochrome interacting factor 3	抑制 CBF 表达负调控抗冷性	拟南芥 *A. thaliana*	[54]
光敏色素相互作用因子 4（PIF4） Phytochrome interacting factor 4	长日照下，PIF4 和 PIF7 与 CBF 基因启动子结合抑制其表达	拟南芥 *A. thaliana* 番茄 *S. lycopersicum*	[55] [56]
光敏色素相互作用因子 7（PIF7） Phytochrome interacting factor 7	长日照下，PIF4 和 PIF7 与 CBF 基因启动子结合抑制其表达	拟南芥 *A. thaliana*	[57]
昼夜节律核心蛋白（CCA1） Circadian clock-associated 1	CCA1 与 CBF 启动子结合，通过选择性剪接机制增强冷适应	拟南芥 *A. thaliana*	[29] [58]
昼夜节律核心蛋白（LHY） Late elongated hypocotyl	正调控 CBFs 及其下游 *COR* 基因的表达和植物的抗冷性	拟南芥 *A. thaliana* 草莓 *Fragaria ananassa* 茶树 *Camellia sinensis*	[31] [59] [30]
伪应答调控蛋白 5/7/9（PRR5/7/9） Pseudo response regulator 5/7/9	CBF 途径的负调控因子	拟南芥 *A. thaliana*	[60]
昼夜节律因子（*TOC1*） *Timing of cab expression*	与 CBF2 转录阻遏物的 phyB 一起发挥作用	拟南芥 *A. thaliana*	[61]
伸长下胚轴 5（HY5） Elongated hypocotyl 5	HY5 通过 Z-box/LTRE 正向调控冷诱导基因表达	拟南芥 *A. thaliana* 番茄 *S. lycopersicum* 油菜 *Brassica napus*	[62] [63] [43]
核心时钟蛋白（GI）Gigantea	通过 CBF 非依赖性途径正调控抗冷性	拟南芥 *A. thaliana*	[64]
生物钟核心基因（*LUX*）*Lux arrhythmo*	*LUX* 被 CBF1 正调控，表达上调，正向调控植物抗冷性	拟南芥 *A. thaliana*	[65]
生物钟组分 RVE4/RVE8	RVE4/RVE8 迅速从细胞质转移到细胞核中的冷应激反应，并作为 DREB 1 表达的直接转录激活因子	拟南芥 *A. thaliana*	[66]
生物钟组分 LNK1/2	LNK1/2 是转录辅激活因子，与 RVE4 和 RVE8 相互作用	拟南芥 *A. thaliana*	[67]

以两种光互变异构体存在，通过从活性 P_{FR}（far-red light-absorbing form）状态到非活性的 P_R（red light-absorbing form）状态参与温度感知[22]。植物中的光和温度由共同的受体 phyB 感知[22, 70]，phyB 自发地进行相分离组装成液滴，不同信号成分选择性地结合到 phyB 液滴中形成浓缩的微反应器，通

过相变对 phyB 信号传导活动进行控制。phyB 分别通过变构变化和自发相分离分别读出光和温度信号[70-71]。拟南芥（*Arabidopsis thaliana*）和番茄（*Solanum lycopersicum*）中的光敏色素受体通过调控 *CBF* 和 *COR* 基因表达而调节耐寒性[25]。phyC 和 phyD 通过抑制 *CBF* 途径基因的转录来调节冷信号[72]。phyA 参与了植物的冷胁迫反应[35, 73]，但 phyA 在冷胁迫反应中的具体作用尚不完全清楚。

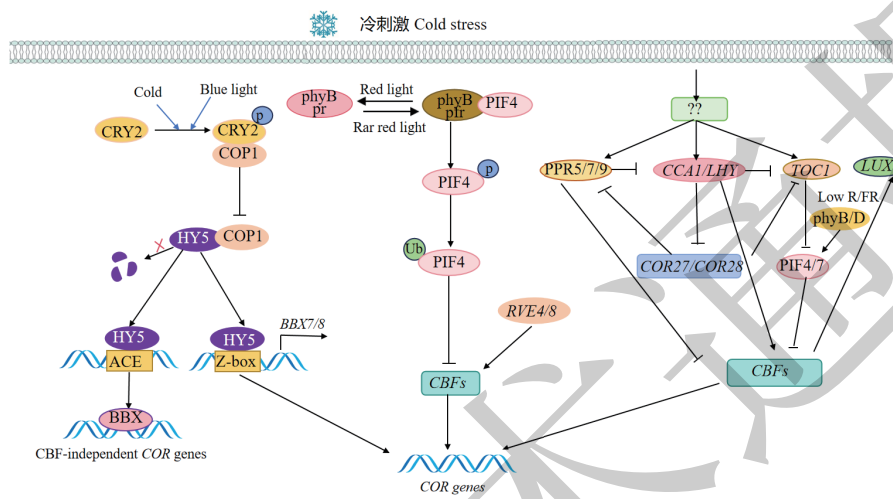

图 1　光信号和昼夜节律参与植物响应冷胁迫的调控网络

Fig. 1　Regulation networks of light signal and circadian rhythm in plant response to cold

此外，光敏色素的激活可能通过脱落酸（abscisic acid，ABA）和茉莉酸（jasmonic acid，JA）的相互作用来调节植物的耐冷性[74]。光敏色素介导的 ZIM 结构域 JAZ 蛋白表达变化可能与 JA 功能有关。而 JAZ1/4 是 JA 信号传导的阻遏物，通过与 ICE1/2 相互作用并抑制其转录来负调控 CBF 表达[54]。Wang 等[47]发现 phyA 和 phyB 的功能是拮抗性的，诱导番茄耐冷反应。远红光激活 phyA 诱导 ABA 信号传导，ABA 信号传导可以触发 JA 信号传导，导致番茄中 *CBF* 途径的激活[47, 75]。

向光素 PHOTs 也可充当温度感知分子，感知植物中的温度波动[49]。向光素作为蓝光传感器，在蓝光激发时自磷酸化，激活 C- 末端激酶结构域，进而调控蛋白质表达[76-77]。在地钱（*Marchantia polymorpha*）中，通过 *MpPHOT* 的发色团感知温度来指导叶绿体定位以优化植物的光合作用[49]。隐花色素 CRYs 是一种蓝光感受器，有 CRY1 和 CRY2 两种。CRYs 不仅参与蓝光感应，还参与温度响应[78]。CRY1 在蓝光下抑制温度响应的下胚轴伸长，同时也抑制 PIF4 的转录[79]；而 CRY2 是蓝光依赖性冷驯化所必需的组成部分，在低温下 CRY2 蛋白通过 26S 蛋白酶体介导进行降解[80]。CRY2 在低温表现出高水平的泛素化，E3 泛素连接酶底物 LRB 与 CRY2 互作，通过调节其泛素化和蛋白质的稳定性来响应环境温度[78]。

ZTL 家族属于 LOV 结构域光感受器，在控制昼夜节律组分的稳定性和光周期控制中具有重要作用[81]。ZTL 与热休克伴侣蛋白 HSP90 相互作用来正调控 CBF 表达[27]。UVR8 在没有 UV-B 光的情况下以二聚体形式存在，吸收 UV-B 后从二聚体解离为单体；单体 UVR8 与 COP1 相互作用启动 UV-B 信号转导[82]。在较低温度下，UVR8 单体的相对水平增加[53]，单体 UVR8 通过降低 PIF4 表达水平和抑制 PIF4 蛋白的转录活性来抑制下胚轴伸长[83]。UVR8 还可以直接结合转录因子来抑制油菜内酯（brassinosteroid，BR）的合成[84]，以及抑制生长素诱导的根分枝[85]。

虽然前期研究发现这些光感受器是否直接参与冷感知尚不清楚，但是大量证据表明它们间接参与了植物对冷信号的感知。主要有两种调控途径：

（1）通过 CBF 途径激活冷诱导基因表达的光敏色素相互作用因子 PIFs 途径；（2）光通过低温反应元件 Z-box 介导冷驯化的 COP1-HY5 途径。

1.2　PIFs是调控光和冷信号通路的中心枢纽

光敏色素相互作用因子 PIFs 是一种碱性螺旋 – 环 – 螺旋（basic helix-loop-helix，bHLH）转录因子，是植物感知环境信号和发育信号的重要调节中枢[39]，通过与其他蛋白质相互作用或调节激素水平来激活或抑制下游基因的表达[86]（图 1）。

PIFs 作为光和低温信号通路的中心枢纽，有两种机制参与植物抗冷。第一种是通过调控 *CBFs* 间接参与植物抗冷。PIFs 在低温环境下抑制 *CBF* 基因的表达，有助于植物避免过度的冷反应和生长迟缓[36]。PIF3、PIF4 和 PIF7 通过直接与 *CBF* 启动子结合，负调控 *CBF* 基因的表达[19, 54]。phyB 在红光 / 远红光下调控 PIF4 活性，phyB 在远红光下以不活跃的 Pr 形式存在，在红光下转化为具有生物活性的 Pfr 形式并与 PIF4 相互作用，从而启动 PIF4 磷酸化、泛素化[87]。光敏色素 phyB 与 PIF4 和 PIF7 相互作用，在长日照和昼夜节律控制下 phyB 与 *CBF1* 和 *CBF2* 启动子中的 G-box 以及 *CBF3* 启动子中的 E-box 结合，负调控 *CBF* 表达[19, 88]。PIF4 受光敏色素 phys 和 DELLA 蛋白控制，直接结合 3 种 *CBF* 的启动子，在长日照生长条件下抑制其表达[89]。PIF3 也可以抑制 *CBF* 的转录[36]。*CBF* 在光照和黑暗中响应冷信号而降解，从而允许 PIF3 蛋白在冷胁迫下积累；反过来，PIF3 直接抑制 *CBF* 基因的表达，这有助于防止 *CBF* 的过度积累而影响植物生长[54]。这些结果表明，CBF-PIF3 相互作用不仅巧妙地消除了 PIFs 对植物耐冷性的抑制作用，同时也避免了 *CBF* 抗冷途径的失效。

第二种是 PIFs 通过直接控制 *COR* 基因的转录来负调控植物的耐冷性[26]。phyB 促进低温胁迫下 PIF1、PIF4 和 PIF5 蛋白的降解，从而诱导 *COR* 基因的表达并提高植物的抗冷性[36]。说明 PIFs 可以控制植物的抗冷性，但它们的作用方式不同。研究发现 *COR* mRNA 在低温和无光条件下积累，但没有提高抗冷性，表明这些冷诱导的 mRNA 需要光信号的参与[90]。

PIFs 作为光温信号的重要调节中枢，受激素信号级联调节，在冷刺激下与植物激素之间存在复杂的串扰现象[72, 91]。蛋白激酶 BIN2（brassinosteroid-insensitive 2）是油菜素内酯信号通路中重要的负调控因子，BIN2 下游的转录因子 BZR1、BES1 和 CESTA 与 *CBF* 启动子结合，并正调控 *CBF* 基因的表达和抗冷性[92–93]。BZR1-PIF4 相互作用控制核心转录网络，通过类固醇激素和环境信号共同调控植物生长[94]。BIC1 与 PIF4 相互作用，激活下游基因的表达，并通过与其共同靶点的启动子结合来促进下胚轴伸长[95]。赤霉素（gibberellic acid，GA）通过 PIF4 介导对 CBF 进行调控[96]，并直接与 *CBF* 的启动子结合，在长日照生长条件下抑制其表达[19]。EIN3 是参与乙烯信号传导的关键转录因子，是 *CBF* 表达和冷冻耐受性的负调控因子[97]。两种 F-box 蛋白，EIN3-BINDING F-Box1/2（EBF1/2），通过 26S 蛋白酶体途径介导 EIN3 和 PIF3 的降解，从而在冷胁迫下激活 *CBF* 表达[54]。

1.3　COP1-HY5模块在冷胁迫响应中的作用

光形态建成的两个中心调节因子 HY5 和 COP1 是参与植物光和低温信号通路的重要组分[98–99]（图 1）。植物对冷信号的应激诱导 HY5 表达，并通过 E3 泛素连接酶 COP1 的消耗促进 HY5 的稳定[100]。HY5 是参与光信号传导的 bZIP 转录因子，在宽波长范围内充当光形态发生的关键正调控因子，通过 *CBF* 非依赖性途径正调控 *COR* 基因的表达和耐冷性[42]。例如，HY5 可以诱导拟南芥中约 10% C*OR* 基因的表达[42]。HY5 直接激活一组 *COR* 基因的表达，例如叶绿素 a/b 结合蛋白 CAB1（chlorophyll a/b binding protein 1），这些基因的启动子包含 Z-box 结合位点[42]。研究发现 *COR27/28* 基因是调控 COP1-HY5 的枢纽，参与抗冷性和昼夜节律的调控，直接与 HY5 启动子相互作用，并负调控其他 *COR* 基因的转录[28]。

前期研究表明 COP1-HY5 模块参与了植物中的光和温度信号通路[80, 101–102]。*HY5* 正调控植物冷驯化，并且 *HY5* 的转录水平在光照和黑暗中通过 ABA 和 CBF 非依赖性途径由低温快速诱导[42]。HY5 还能调节低温诱导的花青素生物合成，防止低温下活性氧

的大量积累[42]。磷酸化的隐花色素 CRY1 和 CRY2 直接与 COP1 相互作用，CRY2-COP1 相互作用减弱 COP1-HY5 的相互作用，从而增强 HY5 在冷胁迫下的光稳定性，由此在低温下积累了 HY5[103]。活性 UVR8 单体与 COP1 相互作用，从而防止 HY5 的降解[104]。因此，在冷胁迫下，CRYs 和 UVR8 通过抑制 COP1 活性来促进 HY5 的稳定表达[80]。HY5 直接与 *BBX7*（*b-box domainprotein 7*）和 *BBX8* 启动子中的 ACE（含 ACGT 元件）序列结合，编码转录因子，调控一组 *CBF* 非依赖性 *COR* 基因的表达[80]。HY5 还通过与 Z-box 结合来激活 *COR* 基因的表达[27]。此外，COP1 和 DET1（de-etiolated 1）作为 phyB 下游的两个温度感知调节器，在长日照和短日照条件下均促进 HY5 降解和 *PIF4* 转录[44, 105]。HY5 和 PIF1/3 直接相互作用，并且在光照射时拮抗性地调节活性氧物质应答基因的表达[106]。这些研究表明低温和光信号之间存在联系，低温信号和光信号的感知和调控对协调植物的抗冷过程至关重要。

2 冷信号感知中的昼夜节律调节

昼夜节律作为植物调控领域的关键因子，已被证实在植物生长发育和逆境胁迫响应中发挥着重要作用。植物昼夜节律与外界环境越适应，对非生物胁迫的耐受力越高。昼夜节律是植物接受光信号后形成的内源振荡体系将生物体生理和代谢过程的时间协调到一天中的特定时间，从而增强植物环境适应性[107]。植物整合外部环境信号与内部调控途径的能力对其生存至关重要[54]。大多数生物体通过昼夜节律调控使其生理和代谢过程与昼夜和季节变化同步[108]。

昼夜节律与冷胁迫响应密切相关，与冷胁迫密切相关的 *CBFs* 基因表达呈现昼夜节律模式。这种节律由生物钟核心组成部分控制，其中日间表达的关键基因包括 *CCA1*、*LHY*、*PRRs*（*pseudo response regulators*）、*REVEILLE*（*REV4/6/8*） 和 *LNK1/LNK2*（*night light-inducible and clock-regu-lated*）[109]；傍晚表达的关键基因包括 *LUX*（*lux arrhythmo*）、*ELFs*（*early flowering*）、*ZTL*（*zeitlupe*）和 *GI*（*gigantea*）[110]（表 1）。CCA1 和 LHY 直接结合 *CBF* 启动子，正调控 *CBFs* 及其下游 *COR* 基因的表达和植物的抗冷性[31, 60]。例如，在拟南芥 *cca1 lhy* 双突变体中 *CBF* 的冷诱导表达显著降低[31]。但 *CCA1/LHY* 功能还存在争议，例如 Kidokoro 等[66] 发现 *CCA1/LHY* 在响应冷胁迫时特异性地快速降解，并且在非胁迫条件下抑制 *DREB1/CBF* 的表达[66]。*CCA1* 基因有两个剪接变体 *CCA1α* 和 *CCA1β*，*CCA1β* 的产生受低温调控，将昼夜节律与冷驯化联系起来；*CCA1β* 通过形成非功能性 *CCA1α-CCA1β* 和 *LHY-CCA1β* 异源二聚体，竞争性抑制功能性 *CCA1α* 和 *LHY* 转录因子的活性[58]。低温抑制了 *CCA1β* 的产生，解除 *CCA1β* 对 *CCA1α* 活性的抑制[58]。*CCA1α* 转基因植物表现出强抗冷性，*CCA1β* 转基因植物对寒冷敏感[58]。这些研究表明 *CCA1* 选择性剪接参与冷调控，并且 *CCA1* 作为昼夜节律和低温之间的连接器，有助于提高植物的抗冷性。调节昼夜节律的重要组分 *PRR5/7/9* 负调控 *CBF* 的表达，*PRR5/7/9* 突变会导致 *CBF* 表达上调[60]。*PRR5/7/9* 可以抑制 *CCA1/LHY* 的表达[111-112]。*CBF* 基因表达的昼夜节律调控可能有助于植物适应昼夜循环中的温度波动。同时，植物体内不同的节律基因可以构成多重反馈环路，*CCA1* 和 *LHY* 能形成同源或异源二聚体进而抑制 *PRR*、*LUX*、*ELF3* 和 *ELF4* 的转录过程，*LUX-ELF3-ELF4* 反过来抑制 *CCA1/LHY* 和 *PRR9/PRR7* 的表达[113-114]。*RVE4/RVE6/RVE8* 还可以作为转录激活因子与 *LNK1/LNK2* 等形成转录复合体，激活一些时钟基因的表达，例如 *TOC1*、*PRR* 和夜间复合体基因[67, 115-116]。而且，*RVE4/RVE8* 参与冷信号传递，RVE4/LCL1（reveille4/lhy-cca1-like 1）和 RVE8/LCL5 蛋白在冷胁迫条件下从细胞质快速转移到细胞核，激活冷反应的主要调节因子 *DREB1/CBF* 转录因子的表达[66, 117]。

此外，与昼夜节律相关的生物钟组分的表达也受冷信号因子的影响，例如一个重要的生物钟组分 *LUX* 基因，在其启动子区域内包含 CRT/DRE 和夜晚元件 EE（evening element），并参与温度调控，可以直接被 *CBF1* 调控。反过来，*COR27* 和 *COR28* 会影响昼夜组分，如抑制 *PRR* 基因的表达[65, 118]。*CBF1* 过表达则导致 *LUX* 上调并改变其他时钟基因的转录，如 *PRR9*、*CCA1*、*LHY* 和 *TOC1* 等[65]。这表明生物钟参与冷信号响应的途径包括一个对冷信号的反馈回路，即通过 *CBF* 和其他相关基因的表达诱导昼夜

节律。核心时钟蛋白 GI 由冷胁迫诱导并通过 *CBF* 非依赖性途径正向调控抗冷性[64]；例如，拟南芥突变体 *gi-3* 显示较低的耐寒性[64]。这些结果表明，昼夜节律和生物钟参与植物响应冷信号的调控是一个复杂的调控网络，特别是昼夜节律与光信号的变化密切相关。

3　光信号与昼夜节律参与冷胁迫响应

昼夜节律的变化伴随着温度和光的变化，因此光信号、昼夜节律调节共同参与调控植物响应冷胁迫（图 1）。*COR27* 和 *COR28* 受光和温度信号以及昼夜节律的调控，它们是整合外部光、温度信号和内部昼夜节律的关键组件[118]。*COR27* 和 *COR28* 是冷响应基因，是抗冷的负调控因子[119]，而且 *COR27* 和 *COR 28* 的转录受到蓝光和红光抑制[79, 118]。*COR27* 和 *COR28* 与 HY5 相互作用，调控光响应基因的表达，并直接与 PIF4 启动子结合，上调其在光下的表达[28, 120]。*COR27* 和 *COR28* 可以直接与 phyB 相互作用，在 phyB 介导的光形态建成中充当负调节因子[121]。

COR27 和 *COR28* 还与昼夜节律调节有关，例如，拟南芥中 *cor27 cor28* 突变导致昼夜输出节律的周期延长，冷响应基因 *COR27* 和 *COR28* 参与调节生物钟的周期长度，并影响昼夜节律调节基因的表达[118]。*COR27* 和 *COR28* 的表达和蛋白质合成受昼夜节律调节，*C0R27* 和 *C0R28* 的表达直接受 *CCA1* 抑制[118, 122]。蓝光调控的 *COR27/28* 通过与 *CCA1* 和 *PRR5* 的串扰负调控 CBF 的表达[118, 122]。*COR27* 和 *COR28* 与昼夜节律因子 *TOC1*（*timing of cab expression 1*）和 *PRR5* 的染色质区域结合，抑制它们的转录，从而影响生物钟的周期[118]。此外，高水平表达的 *TOC1* 和 *PRR5* 可拮抗 PIF 的表达，从而抑制下胚轴的生长[123]。由此可见，*COR27/COR28* 受光照、昼夜节律和温度的调节，它们是综合调控这些信号通路的重要因子，对植物适应胁迫环境具有关键作用[121]。

昼夜节律基因 *CCA1* 和 *LHY* 被光照激活，启动基因 *PRR7* 和 *PRR9* 的表达，而 *PRR7* 和 *PRR9* 能负调控 *CCA1* 和 *LHY* 的表达[124]。*CCA1* 和 *LHY* 都与 *TOC1* 启动子中的一个区域结合，负调控 *TOC1* 的表达[125]。例如拟南芥核心生物钟基因（如 *CCA1*、*TOC1*、*LHY* 和 *PRR7*）的表达在冷胁迫下发生改变[107]。通过光敏色素 phyB 和 phyD 感知红光 / 远红光比率的变化，PIF4 和 PIF7 驱动 *CBF* 基因的转录激活[55]。PIF4 和 PIF5 能激活昼夜节律基因 *TOC1*、*ELF4* 和 *LUX*[60]。昼夜节律因子 TOC1 蛋白与 PIF4 启动子结合，并与 PIF7 蛋白发生相互作用[126]。PIF7 活性由 TOC1 调控，与作为 *CBF2* 转录阻遏物的 phyB 一起发挥作用[61]。PIF4 和 PIF7 通过 phyB 调控 *CBF* 基因表达介导的冷驯化[40]。由此可见，*CBF* 区域受昼夜节律和 PIF 转录因子调控[36, 39]。除了 PIF 蛋白作为 *LHY* 和 *CCA1* 的转录调节因子直接连接光和昼夜调节网络外[127]，昼夜调节信号通路和光信号通路之间的另一种调节网络是 phyB 和夜间复合蛋白 ELF3 之间的相互作用[128–129]。ELF3 还与 PIF4 结合以抑制 PIF4 功能来调节下胚轴伸长的光信号传导[130]。PRR 蛋白和夜间复合物也被证明可直接结合 PIF3 和 PIF4 并抑制其激活转录的能力来调节 PIF 的转录[131]。因此，ELF3 和 PRR 蛋白都能抑制生长调节因子 PIF 的功能和表达，并促进昼夜节律和光调节之间的进一步联系。

4　展望

寒冷是植物生存受到的非生物胁迫之一。为了更好地理解植物的耐冷机制，必须在环境中考虑不同因素的综合影响，特别是光信号的影响，因为光和温度是调节植物生长发育的两个重要环境信号。之前的研究在理解植物如何协调感知和响应环境中的光和温度信号方面取得了重要进展。例如光敏色素作为温度传感器在环境温度下的分子表征揭示了在植物光温通路的密切关系；光敏色素可以对光信号变化作出反应，通过抑制 *CBF* 途径基因的转录来调节冷信号。在未来的研究中，建议优先关注以下几方面：第一，解析光信号参与冷感知的详细机制，例如光感受器是否直接参与冷感知，光感受器如何获得感知温度的能力，光感受器是先进化出光感受功能还是温度感受功能。第二，光信号和 PIF 介导的一部分植物激素对冷胁迫的响应方面已取得一定的进展，但与其他植物激素的串扰及其机制尚未完全了解。第三，光信号、昼夜节律信号和冷信号之

间的相互作用可能会为植物如何精确协调生长和抗冷性提供新的见解，阐明光信号参与植物生长与温度胁迫反应之间的权衡机制将是重要方向。

此外，由于全球气候变化，极端温度更加频繁，严重威胁植物生长。因此，利用基因组学和基因敲除策略等新技术揭示植物对低温的适应性，确定其他转录因子、功能或调控机制尚不明确的基因，并探索它们之间的潜在关系，有利于加深对抗冷相关基因的转录网络的理解。随着现代生物技术的快速发展，利用转基因育种、基因编辑、合成生物学等方法设计和开发耐热和耐寒的作物品种，对解决气候变化背景下的全球粮食安全问题具有重要意义。

参 考 文 献

[1] Ritonga FN, Chen S. Physiological and molecular mechanism involved in cold stress tolerance in plants [J]. Plants, 2020, 9 (5): 560.

[2] Yadav RK, Yadav G, Prajapat K. Management strategies for abiotic stresses in crops under different agro-ecological situations [J]. Indian Journal of Agronom, 2023, 68 (22): 170-86.

[3] Theocharis A, Clément C, Barka EA. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures [J]. Planta, 2012, 235 (6): 1091-1105.

[4] Zhu JH, Dong CH, Zhu JK. Interplay between cold-responsive gene regulation, metabolism and RNA processing during plant cold acclimation [J]. Curr Opin Plant Biol, 2007, 10 (3): 290-295.

[5] Dirk LMA, Abdel CG, Ahmad I, et al. Late embryogenesis abundant protein-client protein interactions [J]. Plants, 2020, 9 (7): 814.

[6] Liu JY, Shi YT, Yang SH. Insights into the regulation of C-repeat binding factors in plant cold signaling [J]. J Integr Plant Biol, 2018, 60 (9): 780-795.

[7] Ding YL, Shi YT, Yang SH. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J]. Mol Plant, 2020, 13 (4): 544-564.

[8] Zhu JK. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. Cell, 2016, 167 (2): 313-324.

[9] Wang JC, Ren YL, Liu X, et al. Transcriptional activation and phosphorylation of OsCNGC9 confer enhanced chilling tolerance in rice [J]. Mol Plant, 2021, 14 (2): 315-329.

[10] Iqbal Z, Shariq Iqbal M, Singh SP, et al. Ca^{2+}/calmodulin complex triggers CAMTA transcriptional machinery under stress in plants: signaling cascade and molecular regulation [J]. Front Plant Sci, 2020, 11: 598327.

[11] Kim SH, Kim HS, Bahk S, et al. Phosphorylation of the transcriptional repressor MYB15 by mitogen-activated protein kinase 6 is required for freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Nucleic Acids Res, 2017, 45 (11): 6613-6627.

[12] Shi YT, Ding YL, Yang SH. Molecular regulation of CBF signaling in cold acclimation [J]. Trends Plant Sci, 2018, 23 (7): 623-637.

[13] Song Y, Zhang XY, Li MZ, et al. The direct targets of CBFs: in cold stress response and beyond [J]. J Integr Plant Biol, 2021, 63 (11): 1874-1887.

[14] Shi YT, Tian SW, Hou LY, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of CBF and type-a *ARR* genes in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2012, 24 (6): 2578-2595.

[15] Plieth C, Hansen UP, Knight H, et al. Temperature sensing by plants: the primary characteristics of signal perception and calcium response [J]. Plant J, 1999, 18 (5): 491-497.

[16] Orvar BL, Sangwan V, Omann F, et al. Early steps in cold sensing by plant cells: the role of actin cytoskeleton and membrane fluidity [J]. Plant J, 2000, 23 (6): 785-794.

[17] Ding YL, Jia YX, Shi YT, et al. OST1-mediated BTF3L phosphorylation positively regulates CBFs during plant cold responses [J]. EMBO J, 2018, 37 (8): e98228.

[18] Jin YN, Zhai SS, Wang WJ, et al. Identification of genes from the ICE-CBF-COR pathway under cold stress in *Aegilops- Triticum* composite group and the evolution analysis with those from *Triticeae* [J]. Physiol Mol Biol Plants, 2018, 24 (2): 211-229.

[19] Lee CM, Thomashow MF. Photoperiodic regulation of the C-repeat binding factor (CBF) cold acclimation pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2012, 109 (37): 15054-15059.

[20] Guo XY, Xu SJ, Chong K. Cold signal shuttles from membrane to nucleus [J]. Mol Cell, 2017, 66 (1): 7-8.

[21] Hirano S, Sasaki K, Osaki Y, et al. The localization of phototropin to the plasma membrane defines a cold-sensing compartment in *Marchantia polymorpha* [J]. PNAS Nexus, 2022, 1 (2): pgac030.

[22] Legris M, Klose C, Burgie ES, et al. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis* [J]. Science, 2016, 354 (6314): 897-900.

[23] Roeber VM, Bajaj I, Rohde M, et al. Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants [J]. Plant Cell Environ, 2021, 44 (3): 645-664.

[24] Song JY, Liu QJ, Hu BR, et al. Photoreceptor PhyB involved in *Arabidopsis* temperature perception and heat-tolerance formation [J]. Int J Mol Sci, 2017, 18(6): 1194.

[25] Franklin KA, Whitelam GC. Light-quality regulation of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Nat Genet, 2007, 39(11): 1410-1413.

[26] Xu DQ, Deng XW. CBF-phyB-PIF module links light and low temperature signaling [J]. Trends Plant Sci, 2020, 25(10): 952-954.

[27] Noren L, Kindgren P, Stachula P, et al. HSP90, ZTL, PRR5 and HY5 integrate circadian and plastid signaling pathways to regulate CBF and COR expression [J]. Plant Physiol, 2016: pp.00374.2016.

[28] Zhu W, Zhou H, Lin F, et al. COLD-REGULATED GENE27 integrates signals from light and the circadian clock to promote hypocotyl growth in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2020, 32(10): 3155-3169.

[29] Park MJ, Seo PJ, Park CM. CCA1 alternative splicing as a way of linking the circadian clock to temperature response in *Arabidopsis* [J]. Plant Signal Behav, 2012, 7(9): 1194-1196.

[30] Wu YD, Di TM, Wu ZJ, et al. CsLHY positively regulates cold tolerance by activating CsSWEET17 in tea plants [J]. Plant Physiol Biochem, 2024, 207: 108341.

[31] Dong MA, Farré EM, Thomashow MF. Circadian clock-associated 1 and late elongated hypocotyl regulate expression of the C-repeat binding factor (CBF) pathway in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(17): 7241-7246.

[32] Hwarari D, Guan YL, Ahmad B, et al. ICE-CBF-COR signaling cascade and its regulation in plants responding to cold stress [J]. Int J Mol Sci, 2022, 23(3): 1549.

[33] Aslam M, Fakher B, Ashraf MA, et al. Plant low-temperature stress: signaling and response [J]. Agronomy, 2022, 12(3): 702.

[34] Rapacz M, Ergon A, Höglind M, et al. Overwintering of herbaceous plants in a changing climate. Still more questions than answers [J]. Plant Sci, 2014, 225: 34-44.

[35] Wang F, Guo ZX, Li HZ, et al. Phytochrome A and B function antagonistically to regulate cold tolerance via abscisic acid-dependent jasmonate signaling [J]. Plant Physiol, 2016, 170(1): 459-471.

[36] Jiang BC, Shi YT, Peng Y, et al. Cold-induced CBF-PIF3 interaction enhances freezing tolerance by stabilizing the phyB thermosensor in *Arabidopsis* [J]. Mol Plant, 2020, 13(6): 894-906.

[37] Al-Sady B, Ni WM, Kircher S, et al. Photoactivated phytochrome induces rapid PIF3 phosphorylation prior to proteasome-mediated degradation [J]. Mol Cell, 2006, 23(3): 439-446.

[38] Bae G, Choi G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins [J]. Annu Rev Plant Biol, 2008, 59: 281-311.

[39] Leivar P, Monte E. PIFs: systems integrators in plant development [J]. Plant Cell, 2014, 26(1): 56-78.

[40] Maibam P, Nawkar GM, Park JH, et al. The influence of light quality, circadian rhythm, and photoperiod on the CBF-mediated freezing tolerance [J]. Int J Mol Sci, 2013, 14(6): 11527-11543.

[41] Guan YL, Hwarari D, Korboe HM, et al. Low temperature stress-induced perception and molecular signaling pathways in plants [J]. Environ Exp Bot, 2023, 207: 105190.

[42] Catalá R, Medina J, Salinas J. Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(39): 16475-16480.

[43] Jin JJ, Sun WC, Wu JY, et al. Hypocotyl elongation based on HY5 transcription factor in cold resistant winter rapeseed (*Brassica napus* L.) [J]. Oil Crop Sci, 2022, 7(1): 40-52.

[44] Delker C, Sonntag L, James GV, et al. The DET1-COP1-HY5 pathway constitutes a multipurpose signaling module regulating plant photomorphogenesis and thermomorphogenesis [J]. Cell Rep, 2014, 9(6): 1983-1989.

[45] Qi LJ, Shi YT, Terzaghi W, et al. Integration of light and temperature signaling pathways in plants [J]. J Integr Plant Biol, 2022, 64(2): 393-411.

[46] Prerostova S, Dobrev PI, Knirsch V, et al. Light quality and intensity modulate cold acclimation in *Arabidopsis* [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(5): 2736.

[47] Wang XB, Zeng WF, Ding YF, et al. Peach ethylene response factor PpeERF2 represses the expression of ABA biosynthesis and cell wall degradation genes during fruit ripening [J]. Plant Sci, 2019, 283: 116-126.

[48] He YN, Li YP, Cui LX, et al. Phytochrome B negatively affects cold tolerance by regulating *OsDREB1* gene expression through phytochrome interacting factor-like protein OsPIL16 in rice [J]. Front Plant Sci, 2016, 7: 1963.

[49] Fujii Y, Tanaka H, Konno N, et al. Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2017, 114(34): 9206-9211.

[50] Zhong M, Zeng BJ, Tang DY, et al. The blue light receptor CRY1 interacts with GID1 and DELLA proteins to repress GA signaling during photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. Mol Plant, 2021, 14(8): 1328-1342.

[51] Chen YD, Hu XH, Liu SY, et al. Regulation of *Arabidopsis* photoreceptor CRY2 by two distinct E3 ubiquitin ligases [J]. Nat Commun, 2021, 12(1): 2155.

[52] Singh S, Sharma P, Mishra S, et al. *CRY2* gene of rice (*Oryza sativa* subsp. *indica*) encodes a blue light sensory receptor involved in regulating flowering, plant height and partial photomorphogenesis in dark [J]. Plant Cell Rep, 2023, 42(1): 73-89.

[53] Findlay KMW, Jenkins GI. Regulation of UVR8 photoreceptor dimer/monomer photo-equilibrium in *Arabidopsis* plants grown under photoperiodic conditions [J]. Plant Cell Environ, 2016, 39(8): 1706-1714.

[54] Jiang BC, Shi YT, Zhang XY, et al. PIF3 is a negative regulator of the *CBF* pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2017, 114(32): E6695-E6702.

[55] Xu Y, Zhu ZQ. PIF4 and PIF4-interacting proteins: At the nexus of plant light, temperature and hormone signal integrations [J]. Int J Mol Sci, 2021, 22(19): 10304.

[56] Wang F, Chen XX, Dong SJ, et al. Crosstalk of PIF4 and DELLA modulates CBF transcript and hormone homeostasis in cold response in tomato [J]. Plant Biotechnol J, 2020, 18(4): 1041-1055.

[57] Lee BH, Kapoor A, Zhu JH, et al. STABILIZED1, a stress-upregulated nuclear protein, is required for pre-mRNA splicing, mRNA turnover, and stress tolerance in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2006, 18(7): 1736-1749.

[58] Seo PJ, Park MJ, Lim MH, et al. A self-regulatory circuit of CIRCADIAN CLOCK-ASSOCIATED1 underlies the circadian clock regulation of temperature responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2012, 24(6): 2427-2442.

[59] Zhang Y, Zhang YT, Lin YX, et al. A transcriptomic analysis reveals diverse regulatory networks that respond to cold stress in strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) [J]. Int J Genomics, 2019, 2019: 7106092.

[60] Nakamichi N, Kusano M, Fukushima A, et al. Transcript profiling of an *Arabidopsis* pseudo response regulator arrhythmic triple mutant reveals a role for the circadian clock in cold stress response [J]. Plant Cell Physiol, 2009, 50(3): 447-462.

[61] Kidokoro S, Maruyama K, Nakashima K, et al. The phytochrome-interacting factor PIF7 negatively regulates DREB1 expression under circadian control in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2009, 151(4): 2046-2057.

[62] Hayami N, Sakai Y, Kimura M, et al. The responses of *Arabidopsis* early light-induced Protein2 to ultraviolet B, high light, and cold stress are regulated by a transcriptional regulatory unit composed of two elements [J]. Plant Physiol, 2015, 169(1): 840-855.

[63] Zhang LY, Jiang XC, Liu QY, et al. The HY5 and MYB15 transcription factors positively regulate cold tolerance in tomato via the CBF pathway [J]. Plant Cell Environ, 2020, 43(11): 2712-2726.

[64] Cao SQ, Ye M, Jiang ST. Involvement of *GIGANTEA* gene in the regulation of the cold stress response in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell Rep, 2005, 24(11): 683-690.

[65] Chow BY, Sanchez SE, Breton G, et al. Transcriptional regulation of LUX by CBF1 mediates cold input to the circadian clock in *Arabidopsis* [J]. Curr Biol, 2014, 24(13): 1518-1524.

[66] Kidokoro S, Hayashi K, Haraguchi H, et al. Posttranslational regulation of multiple clock-related transcription factors triggers cold-inducible gene expression in *Arabidopsis* [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2021, 118(10): e2021048118.

[67] Xie QG, Wang P, Liu X, et al. LNK1 and LNK2 are transcriptional coactivators in the *Arabidopsis* circadian oscillator [J]. Plant Cell, 2014, 26(7): 2843-2857.

[68] Casal JJ. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade [J]. Annu Rev Plant Biol, 2013, 64: 403-427.

[69] Jung JH, Domijan M, Klose C, et al. Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J]. Science, 2016, 354(6314): 886-889.

[70] Chen D, Lyu MH, Kou XX, et al. Integration of light and temperature sensing by liquid-liquid phase separation of phytochrome B [J]. Mol Cell, 2022, 82(16): 3015-3029.e6.

[71] Burgie ES, Bussell AN, Lye SH, et al. Photosensing and thermosensing by phytochrome B require both proximal and distal allosteric features within the dimeric photoreceptor [J]. Sci Rep, 2017, 7(1): 13648.

[72] Franklin KA, Praekelt U, Stoddart WM, et al. Phytochromes B, D, and E act redundantly to control multiple physiological responses in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 2003, 131(3): 1340-1346.

[73] Debrieux D, Fankhauser C. Light-induced degradation of phyA is promoted by transfer of the photoreceptor into the nucleus [J]. Plant Mol Biol, 2010, 73(6): 687-695.

[74] Manohar M, Wang DK, Manosalva PM, et al. Members of the abscisic acid co-receptor PP2C protein family mediate salicylic acid-abscisic acid crosstalk [J]. Plant Direct, 2017, 1(5): e00020.

[75] Li H, Zhou YY, Qin XY, et al. Reconstitution of phytochrome A-mediated light modulation of the ABA signaling pathways in yeast [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2023, 120(34): e2302901120.

[76] Tokutomi S, Matsuoka D, Zikihara K. Molecular structure and reg-

ulation of phototropin kinase by blue light [J]. Biochim Biophys Acta, 2008, 1784(1): 133-142.

[77] Petroutsos D, Tokutsu R, Maruyama S, et al. A blue-light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis [J]. Nature, 2016, 537(7621): 563-566.

[78] Ma LB, Li X, Zhao ZW, et al. Light-Response Bric-A-Brack/Tramtrack/Broad proteins mediate cryptochrome 2 degradation in response to low ambient temperature [J]. Plant Cell, 2021, 33(12): 3610-3620.

[79] Ma DB, Li X, Guo YX, 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.

[80] Li YP, Shi YT, Li MZ, et al. The CRY2-COP1-HY5-BBX7/8 module regulates blue light-dependent cold acclimation in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2021, 33(11): 3555-3573.

[81] Song YH, Estrada DA, Johnson RS, et al. Distinct roles of FKF1, *Gigantea*, and Zeitlupe proteins in the regulation of Constans stability in *Arabidopsis* photoperiodic flowering [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2014, 111(49): 17672-17677.

[82] Podolec R, Lau K, Wagnon TB, et al. A constitutively monomeric UVR8 photoreceptor confers enhanced UV-B photomorphogenesis [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2021, 118(6): e2017284118.

[83] Hayes S, Sharma A, Fraser DP, et al. UV-B perceived by the UVR8 photoreceptor inhibits plant thermomorphogenesis [J]. Curr Biol, 2017, 27(1): 120-127.

[84] Liang T, Mei SL, Shi C, et al. UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. Dev Cell, 2018, 44(4): 512-523.e5.

[85] Yang Y, Zhang LB, Chen P, et al. UV-B photoreceptor UVR8 interacts with MYB73/MYB77 to regulate auxin responses and lateral root development [J]. EMBO J, 2020, 39(2): e101928.

[86] Ren YY, Jiao Y, Aldana JRV, et al. Ti: sapphire micro-structures by femtosecond laser inscription: guiding and luminescence properties [J]. Opt Mater, 2016, 58: 61-66.

[87] Huq E, Quail PH. PIF4, a phytochrome-interacting bHLH factor, functions as a negative regulator of phytochrome B signaling in *Arabidopsis* [J]. EMBO J, 2002, 21(10): 2441-2450.

[88] Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, et al. Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature [J]. Plant Cell, 2017, 29(4): 760-774.

[89] 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.

[90] Wisniewski M, Nassuth A, Teulières C, et al. Genomics of cold hardiness in woody plants [J]. Crit Rev Plant Sci, 2014, 33(2-3): 92-124.

[91] Li XY, Ma MH, Shao WX, et al. Molecular cloning and functional analysis of a UV-B photoreceptor gene, BpUVR8 (UV Resistance Locus 8), from birch and its role in ABA response [J]. Plant Sci, 2018, 274: 294-308.

[92] Eremina M, Unterholzner SJ, Rathnayake AI, et al. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 2016, 113(40): E5982-E5991.

[93] Li H, Ding YL, Shi YT, et al. MPK3- and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Dev Cell, 2017, 43(5): 630-642.e4.

[94] Martínez C, Espinosa-Ruíz A, de Lucas M, et al. PIF4-induced BR synthesis is critical to diurnal and thermomorphogenic growth [J]. EMBO J, 2018, 37(23): e99552.

[95] Yang ZJ, Yan BQ, Dong HX, et al. BIC1 acts as a transcriptional coactivator to promote brassinosteroid signaling and plant growth [J]. EMBO J, 2021, 40(1): e104615.

[96] 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.

[97] Liu X, Fu LS, Qin P, et al. Overexpression of the wheat trehalose 6-phosphate synthase 11 gene enhances cold tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Gene, 2019, 710: 210-217.

[98] Fang HC, Dong YH, Yue XX, et al. MdCOL4 interaction mediates crosstalk between UV-B and high temperature to control fruit coloration in apple [J]. Plant Cell Physiol, 2019, 60(5): 1055-1066.

[99] Wang F, Wu N, Zhang LY, et al. Light signaling-dependent regulation of photoinhibition and photoprotection in tomato [J]. Plant Physiol, 2018, 176(2): 1311-1326.

[100] Osterlund MT, Hardtke CS, Wei N, et al. Targeted destabilization of HY5 during light-regulated development of *Arabidopsis* [J]. Nature, 2000, 405(6785): 462-466.

[101] Bhatnagar A, Singh S, Khurana JP, et al. HY5-COP1: the central module of light signaling pathway [J]. J Plant Biochem Biotechnol, 2020, 29(4): 590-610.

[102] Xu DQ. COP1 and BBXs-HY5-mediated light signal transduction in plants [J]. New Phytol, 2020, 228(6): 1748-1753.

[103] Wang H, Ma LG, Li JM, et al. Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development [J].

Science, 2001, 294(5540): 154-158.

[104] Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, et al. Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein [J]. Science, 2011, 332(6025): 103-106.

[105] Gangappa SN, Kumar SV. DET1 and HY5 control PIF4-mediated thermosensory elongation growth through distinct mechanisms [J]. Cell Rep, 2017, 18(2): 344-351.

[106] Chen DQ, Xu G, Tang WJ, et al. Antagonistic basic helix-loop-helix/bZIP transcription factors form transcriptional modules that integrate light and reactive oxygen species signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2013, 25(5): 1657-1673.

[107] Pruneda-Paz JL, Kay SA. An expanding universe of circadian networks in higher plants [J]. Trends Plant Sci, 2010, 15(5): 259-265.

[108] Wijnen H, Young MW. Interplay of circadian clocks and metabolic rhythms [J]. Annu Rev Genet, 2006, 40: 409-448.

[109] Creux N, Harmer S. Circadian rhythms in plants [J]. Cold Spring Harb Perspect Biol, 2019, 11(9): a034611.

[110] Huang H, Nusinow DA. Into the evening: complex interactions in the *Arabidopsis* circadian clock [J]. Trends Genet, 2016, 32(10): 674-686.

[111] Wang L, Kim J, Somers DE. Transcriptional corepressor TOPLESS complexes with pseudoresponse regulator proteins and histone deacetylases to regulate circadian transcription [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2013, 110(2): 761-766.

[112] Jang J, Lee S, Kim JI, et al. The roles of circadian clock genes in plant temperature stress responses [J]. Int J Mol Sci, 2024, 25(2): 918.

[113] Sanchez SE, Rugnone ML, Kay SA. Light perception: a matter of time [J]. Mol Plant, 2020, 13(3): 363-385.

[114] Nohales MA, Kay SA. Molecular mechanisms at the core of the plant circadian oscillator [J]. Nat Struct Mol Biol, 2016, 23(12): 1061-1069.

[115] Farinas B, Mas P. Functional implication of the MYB transcription factor RVE8/LCL5 in the circadian control of histone acetylation [J]. Plant J, 2011, 66(2): 318-329.

[116] Hsu PY, Devisetty UK, Harmer SL. Accurate timekeeping is controlled by a cycling activator in *Arabidopsis* [J]. eLife, 2013, 2: e00473.

[117] Trösch R. A cold and a hot clock [J]. Nat Plants, 2023, 9: 677.

[118] Li X, Ma DB, Lu SX, et al. Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the *Arabidopsis* circadian clock [J]. Plant Cell, 2016, 28(11): 2755-2769.

[119] Song YH, Shim JS, Kinmonth-Schultz HA, et al. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves [J]. Annu Rev Plant Biol, 2015, 66: 441-464.

[120] Li X, Liu CC, Zhao ZW, et al. COR27 and COR28 are novel regulators of the COP1-HY5 regulatory hub and photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2020, 32(10): 3139-3154.

[121] Kahle N, Sheerin DJ, Fischbach P, et al. COLD REGULATED 27 and 28 are targets of CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC 1 and negatively affect phytochrome B signalling [J]. Plant J, 2020, 104(4): 1038-1053.

[122] Wang P, Cui X, Zhao CS, et al. COR27 and COR28 encode nighttime repressors integrating *Arabidopsis* circadian clock and cold response [J]. J Integr Plant Biol, 2017, 59(2): 78-85.

[123] Martín G, Rovira A, Veciana N, et al. Circadian waves of transcriptional repression shape PIF-regulated photoperiod-responsive growth in *Arabidopsis* [J]. Curr Biol, 2018, 28(2): 311-318.e5.

[124] Nakamichi N, Kiba T, Henriques R, et al. PSEUDO-RESPONSE REGULATORS 9, 7, and 5 are transcriptional repressors in the *Arabidopsis* circadian clock [J]. Plant Cell, 2010, 22(3): 594-605.

[125] Alabadí D, Oyama T, Yanovsky MJ, et al. Reciprocal regulation between TOC1 and LHY/CCA1 within the *Arabidopsis* circadian clock [J]. Science, 2001, 293(5531): 880-883.

[126] Huang W, Pérez-García P, Pokhilko A, et al. Mapping the core of the *Arabidopsis* circadian clock defines the network structure of the oscillator [J]. Science, 2012, 336(6077): 75-79.

[127] Martínez-García JF, Huq E, Quail PH. Direct targeting of light signals to a promoter element-bound transcription factor [J]. Science, 2000, 288(5467): 859-863.

[128] Liu XL, Covington MF, Fankhauser C, et al. ELF3 encodes a circadian clock-regulated nuclear protein that functions in an *Arabidopsis* PHYB signal transduction pathway [J]. Plant Cell, 2001, 13(6): 1293-1304.

[129] Huang H, Alvarez S, Bindbeutel R, et al. Identification of evening complex associated proteins in *Arabidopsis* by affinity purification and mass spectrometry [J]. Mol Cell Proteomics, 2016, 15(1): 201-217.

[130] Nieto C, López-Salmerón V, Davière JM, et al. ELF3-PIF4 interaction regulates plant growth independently of the evening complex [J]. Curr Biol, 2015, 25(2): 187-193.

[131] Nusinow DA, Helfer A, Hamilton EE, et al. The ELF4-ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth [J]. Nature, 2011, 475(7356): 398-402.

(责任编辑 朱琳峰)