



植物非生物逆境学科发展综述

赵杨¹, 杨永青², 丁杨林², 张衡³, 谢彦杰⁴, 赵春钊¹, 刘林川⁵, 王鹏程^{6,*}

¹中国科学院分子植物科学卓越创新中心/上海植物逆境生物研究中心, 上海200032

²中国农业大学生物学院, 北京100193

³上海交大学生命科学技术学院, 上海200240

⁴南京农业大学生命科学学院, 南京210095

⁵华南农业大学林学与风景园林学院, 广州510642

⁶南方科技大学前沿生物技术研究院, 广东深圳518055

*通信作者(wangpc@sustech.edu.cn)

摘要: 干旱、盐碱和极端温度等非生物胁迫严重抑制植物的生长和发育, 是影响农业生产的主要环境因素。植物应答环境胁迫的分子机制一直是植物生物学的热点研究领域。本文邀请在非生物胁迫应答分子机制领域非常活跃的青年科学家, 简要综述相关研究领域近年来的主要研究进展, 并展望未来这一领域值得深入研究的一些科学问题, 希望能引起对这一领域的更多的关注和思考。

关键词: 非生物胁迫; 感受; 信号转导; 分子机制

Plant abiotic stress biology: a decade update

ZHAO Yang¹, YANG Yongqing², DING Yanglin², ZHANG Heng³, XIE Yanjie⁴, ZHAO Chunzhao¹, LIU Linchuan⁵, WANG Pengcheng^{6,*}

¹CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences/Shanghai Center for Plant Stress Biology, Shanghai 200032, China

²College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

³School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China

⁴College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

⁵School of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

⁶Institute of Advanced Biotechnology and School of Life Sciences, Southern University of Science and Technology, Shenzhen, Guangdong 518055, China

*Corresponding author (wangpc@sustech.edu.cn)

Abstract: Drought, salinity, and extreme temperatures severely inhibit plant growth and development, and are major environmental factors that limit agricultural production. Understanding the molecular mechanisms underlying plant responses to these abiotic stresses is a hot topic in plant biology. In this review, we invited young scientists who are actively researching in this field to provide a concise overview of recent advances in sensing and signal transduction of abiotic stresses, as well as the major scientific questions that require further investigation in the future.

Key words: abiotic stress; sensing; signal transduction; molecular mechanism

收稿 2023-04-07 修定 2023-04-10

资助 国家重点研发计划(2021YFA1300400)、科技创新2030-重大项目(2023ZD040710X)和上海市中央引导地方科技发展基金项目(YDZX20203100003927)。

非生物环境逆境胁迫(包括干旱、盐碱和极端温度等)严重影响植物的生长和发育,是农作物减产的主要因素。我国20.23亿亩耕地面积中旱地占54.4%。水资源的极度匮乏又进一步加剧了耕地的盐渍化,约10%的耕地受到土壤盐渍化的影响。受全球气候变化影响,近年来我国高温事件明显增多,降水分布不均衡加剧,区域性和阶段性干旱增加。气候灾害导致年均直接经济损失超过3 500亿元。因此,改善农业生态环境,提高干旱和盐碱地的利用效率,增加作物在不良环境下的产量,是保障我国农业可持续发展的必然选择。

由于植物不能移动,它们必须对环境胁迫做出迅速和特异的反应,以适应持续变化的环境。植物抗逆是一个极为复杂的生物学过程,通常由多基因协作完成。一个在植物抗逆性状中起重要作用的基因缺失会使植物对逆境非常敏感,但增加这个基因的表达通常并不能增强植物的抗逆性。近年来,植物抗逆的分子机理研究取得了长足的发展,一些介导盐、渗透和氧化胁迫感受的蛋白也被报道,但距离揭示植物抗逆的本质,有效提高作物的逆境耐受能力还有极大的差距。我国从事植物抗逆研究的科学家群体较大,部分也能和世界的先进水平同步发展,但整体研究能力和成果仍需进一步的提升。本文主要总结植物逆境生物学领域近年来的重要研究进展,并对相关科学问题做一些展望,希望引起同行的更多关注和思考。

1 植物响应干旱和渗透胁迫的分子机制

干旱导致土壤中水分减少,使得植物根际环境中水势降低,引起渗透胁迫。渗透胁迫包括高渗胁迫和低渗胁迫。在动物细胞中,低渗胁迫导致细胞吸水膨胀和破裂;植物细胞由于有细胞壁的保护,低渗环境难以对其造成伤害。因此,植物中渗透胁迫通常特指高渗胁迫。植物对渗透胁迫的响应主要包括以下几方面:(1)胁迫信号的感受和上游信号传导;(2)钙离子信号;(3)脱落酸(abscisic acid, ABA)的积累与信号;(4)下游胁迫应答(Chen等2020a)。在达尔文时代,植物生理学家就已经发现植物根尖逃避渗透胁迫,趋向水分生长(Dietrich 2018)。1963年分离出胁迫激素ABA (Eagles和Wa-

reing 1963; Ohkuma等1963),之后逐步发现ABA的合成和信号通路,并于2009年鉴定到ABA受体PYR1/PYLs/RCARs (Ma等2009; Park等2009)。在对渗透胁迫下早期磷酸化级联反应的研究中,发现了渗透胁迫激活的两类蛋白激酶RAF和SnRK2组成的激酶级联途径(Li和Assmann 1996; Boudsocq等2004; Kobayashi等2004; Saruhashi等2015; Lin等2020)。近年来,研究者尝试解析渗透胁迫的感知和传导机制,鉴定到一个潜在的渗透受体OS-CA1.1 (Yuan等2014),以及早期信号元件BON1 (Chen等2020a)。在作物抗旱研究中,也取得了诸多进展,解析了作物抗旱的部分遗传机理(Yang和Qin 2023)。

1.1 植物对渗透信号的感知机制

渗透信号是一种物理信号,不能与细胞内的组分进行直接作用,只能引起植物体内微观的生物物理或生物化学变化来激活渗透信号。目前认为渗透胁迫可能造成植物细胞多方面的生物物理变化,例如膨压降低、细胞壁完整性破坏、膜张力变化、细胞损伤、大分子聚集等。然而目前对于其中何种变化可以激活胞内渗透信号尚不清楚(Zhu 2016; Lamers等2020; Nongpiur等2020)。近年来,研究者报道了植物感知部分生物物理变化的潜在机制,推动了该领域的发展。

细胞壁完整性和质膜变化均可能引起质膜相关蛋白的变化。因此,目前普遍认为细胞膜是渗透信号的感知位置之一(Waadt等2022; Zhang等2022b)。这一假设被基于钙离子信号的正向遗传筛选所支持,研究者鉴定到两类质膜定位的蛋白介导渗透诱导的钙离子信号。其中,潜在的渗透感受器OSC-A1.1是典型的机械离子通道,可能参与渗透或者机械刺激引起的质膜张力变化的感知(Yuan等2014; Jojoa-Cruz等2018; Murthy等2018; Ououliu等2018; Maity等2019); Ca^{2+} 响应的磷脂结合蛋白BON1作为上游信号中的关键元件,介导植物整体渗透胁迫应答,调控胁迫下的 Ca^{2+} 信号、基因表达、ABA积累和植物生长等过程,并抑制胁迫下激活的NLR信号通路(Ariga等2017; Chen等2020a)。近期关于植物受体蛋白激酶RLK的研究也支持该假设:CLE25小肽可能通过受体样激酶BAM1和BAM3激活ABA合成限速酶NCED3表达,介导胁迫下ABA

积累和植物抗旱(Takahashi等2018); QSK1响应渗透胁迫发生亚细胞定位变化, 富集于胞间连丝(Grison等2019); LRR1和KIN7正调控干旱胁迫应答(Chen等2021); BAK1通过磷酸化修饰质膜质子泵AHA2介导气孔关闭(Pei等2022)。此外, 关于质膜纳米结构域的研究也支持该假设: 渗透胁迫诱导RhoGTP酶ROP6和2个NADPH氧化酶RBOHD/F(respiratory burst oxidase homolog protein D/F)的结合, 在2 min内形成质膜纳米结构域, 介导细胞间ROS的产生(Smokvarska等2020)。这些研究暗示, 植物中可能存在定位于质膜的蛋白复合体, 在渗透胁迫下形成特殊的纳米结构域, 介导胁迫下质膜相关信号的感知与传导。

渗透胁迫下, 细胞失水导致的细胞体积下降, 引起大分子聚集和相分离等生物物理变化(Fiol和Kultz 2007), 诱导应激颗粒(stress granule)和P小体(processing body)等无膜细胞器的形成(Alberti等2019)。液-液相分离(liquid-liquid phase separation, LLPS)是细胞内形成无膜细胞器的基础, 其发生高度依赖溶液中生物大分子的浓度, 以及溶液的其他参数, 例如温度、pH、盐离子浓度以及其他生物大分子等(Alberti等2019)。通常认为, 可发生相分离的蛋白具有内在无序区(intrinsically disordered region, IDR), 包括朊病毒样结构域(Prion-like domains, PrLD)。近年来动物细胞中的研究发现, 多价蛋白快速响应高渗胁迫介导的细胞体积下降, 发生相分离, 参与调控转录终止和离子转运等过程(Jalihal等2020; Boyd-Shiwarski等2022)。在植物中研究发现FLOE1蛋白含有PrLD结构域, 响应低渗发生凝聚, 参与调控种子萌发(Dorone等2021); LEA4-5也含有IDR结构域, 响应大分子聚集信号发生相分离, 但是否介导下游响应并不清楚(Cuevas-Velazquez等2021)。最近研究表明, 转录调节蛋白SEUSS也含有IDR结构域, 可以响应大分子聚集信号, 在细胞核迅速凝聚成液体状凝聚体, 参与调控高渗胁迫下的转录调控和植物生长(Wang等2022)。此外, 渗透胁迫还诱导核心激酶RAF和SnRK2中部分成员在P小体中的富集与互作, 调控胁迫下mRNA降解(Soma等2017, 2020)。这些研究表明, 高渗介导的相分离对细胞体积下降信号的

感知在动植物中相对保守, 植物可能通过多种元件共同响应胁迫下细胞质和细胞核的体积变化。

近年来渗透胁迫的早期信号研究取得了一些进展, 但距离其感知机制的解析还需要开展很多工作, 部分结果仍然难以阐释。其核心问题在于, 多数元件突变体中胁迫相关表型不够明确。这可能是由于渗透胁迫信号输入的复杂性和感知过程的冗余性、拮抗性和协同性所共同导致的, 也意味着尚有核心的渗透信号感受机制未被发现。因此, 渗透胁迫的感知机制仍然是领域内的研究难点与热点。

1.2 渗透胁迫激活的核心激酶

蛋白激酶及其介导的磷酸化级联反应在渗透胁迫信号传导中起着核心作用。SnRK2激酶在渗透胁迫和ABA信号中均起着核心作用, 模式植物拟南芥SnRK2家族10个成员中, 除SnRK2.9外, 都可以被渗透胁迫迅速激活(Boudsocq等2004; Kobayashi等2004)。其中SnRK2.2/3/6还参与ABA信号途径, SnRK2.6/OST1主要调控气孔关闭, 而SnRK2.2和SnRK2.3主要调控种子萌发。对拟南芥*snrk2*的十重突变体的分析证实SnRK2介导多种渗透胁迫应答, 包括基因表达、ABA积累和植物生长等(Fujii等2011)。

通过正反向遗传筛选以及定量磷酸化蛋白组学技术, 多个研究组在拟南芥和小立碗藓中鉴定到SnRK2的上游激酶B-RAF。B-RAF能磷酸化修饰SnRK2位于激活环(activation loop)上的磷酸化位点, 介导SnRK2的激活(Saruhashi等2015; Stevenson等2016; Lin等2020; Soma等2020; Takahashi等2020)。在拟南芥中, B4亚组RAF特异磷酸化ABA不依赖的SnRK2, 而B2和B3亚组RAF特异磷酸化SnRK2.2/3/6 (Lin等2020)。虽然ABA不能激活RAF激酶, 然而B2和B3亚组RAF蛋白激酶的本底活性对于ABA处理下SnRK2的激活至关重要(Takahashi等2020; Lin等2021)。拟南芥和小立碗藓中*raf*缺失的突变体表现出ABA不敏感表型以及干旱和渗透超敏感表型(Saruhashi等2015; Stevenson等2016; Lin等2020, 2021)。有研究表明小立碗藓中组氨酸激酶(Histidine kinase, HK)突变体*hk5/13/20/24*中, ABA和甘露醇诱导的B-RAF的激活消失(Toriyama等2022)。尽管也有报道表明, 高等植物中HK参与渗

透胁迫的感受(Urao等1999), 但HK与B-RAF-SnRK2激酶级联的关系仍不清楚。B-RAF作为渗透信号中的关键激酶如何被渗透信号激活是下一个需要解决的核心问题。

1.3 ABA信号核心通路

干旱、高盐、低温等非生物胁迫诱导植物激素ABA含量的增加。ABA促进休眠、减少水分散失、抑制植物生长、诱导胁迫相关基因的表达等促进植物对胁迫环境的适应, 是植物最重要的“抗逆激素”(Chen等2020b)。在非胁迫条件下, A组PP2C家族的蛋白磷酸酶结合并去磷酸化SnRK2, 阻断ABA信号途径和逆境响应(Umezawa等2009; Vlad等2009)。干旱等胁迫环境诱导ABA的产生或者释放。ABA与受体PYR1/PYLs/RCARs蛋白结合形成复合体, 结合并抑制PP2C, 从而将SnRK2从PP2C抑制的状态中释放出来(Ma等2009; Park等2009)。具有本底活性的RAF蛋白激酶通过磷酸化介导SnRK2的自激活启动SnRK2的活化过程(Lin等2021)。活化的SnRK2磷酸化下游底物, 激活ABA信号通路和胁迫应答过程(Umezawa等2013; Wang等2013)。当胁迫解除后, TOR激酶磷酸化ABA受体使其丧失受体功能, 从而阻断ABA信号以恢复植物生长(Wang等2018)。拟南芥ABA受体PYL的十二重突变体*pyl112458379101112*, 以及*snrk2.2/3/6*三突变体、B2/3家族RAF多突变体*OK¹⁰⁰-nonu*在SnRK2激活、气孔关闭、下游基因表达、种子萌发抑制、生长抑制和叶片衰老等多方面对高浓度ABA不敏感, 进一步证明PYL、SnRK2、RAF介导ABA信号核心通路(Zhao等2018b; Lin等2021)。

胁迫激活的SnRK2磷酸化多种底物介导下游应答, 最近的蛋白质磷酸化组学分析鉴定到1 049个SnRK2.4的潜在底物以及1 656个SnRK2.6的潜在底物(Wang等2020a)。SnRK2通过磷酸化ABF等转录因子, 进行转录调节, 控制种子萌发、生长抑制和叶片衰老等过程(Furhata等2006; Zhao等2016); 通过磷酸化阴离子通道SLAC1和转录因子SPCH, 促进气孔关闭, 并抑制气孔发育, 从而减少叶片失水(Li等2000; Geiger等2009; Yang等2022); 通过磷酸化RAPTOR抑制TOR活性, 从而抑制生长, 增强抗逆(Wang等2018); 通过磷酸化微管结合蛋白SP2L,

调节微管排布重定向, 控制根尖转换区的细胞延伸方向和避盐性, 增强植物适应逆境的能力(Yu等2022a); 可能通过影响AHA2的磷酸化修饰, 影响根尖两侧质子的不对称分泌, 从而驱动了根的向水性(Dietrich等2017; Miao等2021); 通过磷酸化NAC转录因子SiVOZ1, 调控胁迫下的开花时间(Chong等2022)。SnRK2还影响植物水分和养分的远距离运输, 可以通过磷酸化蔗糖转运蛋白SWEET, 调控蔗糖从地上部分向根中的转运, 促进根系生长, 提高植物根冠比和抗旱性(Chen等2022b); 通过磷酸化转录因子NST1, 调控拟南芥次生细胞壁的形成和木质素沉积, 保障水和养分的长距离传导(Liu等2021a)。此外, SnRK2可能通过磷酸化多种潜在底物, 调控囊泡转运、染色体重组、胚胎发育等多种过程(Wang等2020a)。

2 盐碱胁迫感受和应答

盐碱胁迫作为一种主要的不利环境因素严重限制农作物的生产, 全球约20%的耕种土地受到盐碱的影响。钠盐是造成土壤中盐分过高的主要因素, 钠盐主要以氯化钠(NaCl)和硫酸钠(Na₂SO₄)的形式为主, 而当土壤中含有碳酸钠(Na₂CO₃)、碳酸氢钠(NaHCO₃)的盐类会呈现碱性称为碱土。在自然界, 盐和碱往往伴随存在, 因此称这样的土壤为盐碱地, 当植物生长于盐碱土壤中, 对植物造成盐碱胁迫。盐碱胁迫通常对植物造成以下几方面的危害: 离子毒害、渗透胁迫和次生伤害等(Yang和Guo 2018)。土壤中高浓度的单一/几种离子会影响其他离子/营养元素的吸收, 影响了植物细胞的离子稳态及pH稳态, 造成植物营养不足, 代谢紊乱, 植物体内各种大分子的合成以及酶活性等方面受到抑制, 而在盐碱胁迫下, 植物进化出相应的抵御机制应答盐碱胁迫, 维持细胞离子稳态。

2.1 Na⁺的感受

盐胁迫信号如何被植物细胞所感受一直是领域内比较关注的问题。较早研究发现, 盐胁迫下植物细胞内的钙离子浓度会上升, Ca²⁺作为胞内第二信使触发下游信号途径(Knight等1996)。Jiang等(2019)基于Ca²⁺成像的正向遗传筛选, 筛选到了钙信号缺陷型突变体*mocal* (monocation-induced [Ca²⁺]_i),

increases 1), MOCA1作为肌醇磷酸神经酰胺葡萄糖醛基转移酶(*inositol phosphorylceramide glucuronosyltransferase 1*, IPUT1), 将GlcA从UDP-GlcA转移到IPC, 在肌醇磷酸神经酰胺(GIPC)的合成中发挥重要作用(Rennie等2014)。GIPC感受细胞外的 Na^+ , 与植物细胞膜上的 Ca^{2+} 通道偶联, 导致细胞质膜去极化, 引起 Ca^{2+} 内流, 进而激活下游一系列应答盐胁迫的信号通路, 减轻 Na^+ 对细胞的伤害(Jiang等2019)。

2.2 离子稳态的维持

盐胁迫给植物带来离子胁迫, 会破坏植物细胞内的离子稳态。植物应对盐胁迫的方式主要有3种: 拒盐、排盐和将盐离子区域化于液泡。目前研究最清楚的植物排盐通路为SOS (salt overly sensitive)途径。在拟南芥中SOS途径是典型的维持离子稳态的信号传导系统(Yang和Guo 2018)。

盐碱胁迫下, 植物细胞质膜的负膜电位导致 Na^+ 通过被动运输进入细胞。目前还未发现只对 Na^+ 具有选择性的转运系统, Na^+ 主要通过不同的通道进入根部细胞, 比如非选择性阳离子通道(non-selective cation channels, NSCC)、电压非依赖型通道(voltage-independent channel, VIC)、高亲和力和 K^+ 转运通道(high-affinity K^+ transporter, HKT)、低亲和力和 K^+ 通道(low-affinity K^+ transporter, LKT)、非选择性外向整流电导通道(nonselective outward-rectifying conductance, NORC) (Yang和Guo 2018)和水通道蛋白(aquaporins) (Byrt等2017)等。

由SOS3/SCaBP8-SOS2-SOS1组成的信号转导系统在 Na^+ 外排中起着十分重要的作用。SOS3/SCaBP8是EF-hand的钙离子结合蛋白, 解码并传递钙信号。接收信号之后的SOS3/SCaBP8与SOS2蛋白C端调节结构域相互作用并激活SOS2, 形成SOS3/SCaBP8-SOS2复合物(Zhu 2016)。SOS3/SCaBP8-SOS2复合物通过磷酸化修饰激活质膜上的 Na^+/H^+ 反转运体SOS1, 促进 Na^+ 外排。盐胁迫下SOS3主要在根中发挥作用, 而ScaBP8/CBL10主要在地上部分发挥作用(Quan等2007)。SOS2对盐胁迫响应被多个蛋白精准调控。在正常条件下, 14-3-3蛋白和植物开花调节因子GIGANTEA (GI)均抑制SOS2的活性。SOS2类蛋白激酶PKS5磷酸化修饰SOS2,

使14-3-3与SOS2的结合更稳定(Yang等2019b)。近期发现, 磷酸酶PP2C D6和D7作为SOS1的负调控元件, 在正常情况下抑制SOS1的活性(Fu等2023a)。盐胁迫下, 14-3-3降解(Tan等2016), GI/14-3-3蛋白与SOS2的结合减弱, 释放出SOS2 (Kim等2013; Zhou等2014)。其中14-3-3同SOS3和SCaBP8一样, 可以结合钙离子。且钙离子可以通过14-3-3蛋白对SOS2活性进行调节(Yang等2019b)。质膜 H^+ -ATPase可为SOS1跨膜反向运输提供驱动力, 其活性调控与SOS途径表现出协同效应。在正常条件下, PKS5负调控质膜质子泵(PM H^+ -ATPase), 通过磷酸化质膜质子泵AHA2 C末端调节结构域Ser-931抑制其活性(Fuglsang等2007), SOS3同家族蛋白SCaBP3通过促进PKS5与AHA2的相互作用, 以及直接与AHA2的相互作用, 抑制 PM H^+ -ATPase活性, 使该酶的活性保持基础水平(Yang等2019a)。而在盐碱胁迫条件下, J3 (DnaJ homolog 3; heat shock protein 40-like)通过抑制PKS5的激酶活性使 PM H^+ -ATPase保持活性(Yang等2010)。另外, BIN2-类糖合成激酶(GSK3) 激酶也被发现是拟南芥在盐胁迫后恢复生长的分子开关。BIN2通过与SOS途径中SOS3/SCaBP8和SOS2相互作用, 调节盐胁迫反应和生长恢复过程(Li等2020a)。AtANN4是SOS途径中重要的调控因子, 参与盐胁迫下特异 Ca^{2+} 信号的调控和SOS途径的激活, 即信号通路的下游组分SCaBP8-SOS2可以通过形成负反馈调控环调控AtANN4的活性, 最终形成盐胁迫下特异的 Ca^{2+} 信号, 参与植物盐胁迫响应(Ma等2019)。近期研究发现, 小分子物质也参与SOS信号通路以及 PM H^+ -ATPase活性响应盐碱胁迫。正常条件下, 拟南芥磷脂酰肌醇(phosphatidylinositol, PI)结合并调节 PM H^+ -ATPase活性, 而在盐碱胁迫下, PI代谢成磷脂酰肌醇4-磷酸水平(PI_4P)激活质膜 Na^+/H^+ 反向转运蛋白活性, 维持离子稳态(Yang等2021b)。研究发现, HKT1是另一重要的离子转运蛋白, 它具有排出 Na^+ 和维持 K^+/Na^+ 平衡的功能。ZmHKT1功能的丧失会导致木质部汁液 Na^+ 浓度增加并使根到茎 Na^+ 传递增加, 表明ZmHKT1通过对木质部汁液中 Na^+ 的提取来促进叶片中 Na^+ 的排出和耐盐性(Zhang等2018)。2C型蛋白磷酸酶PP2C 49与AtHKT1物理相互作用, 并抑

制HKT1对Na⁺的通透性, 导致植物盐敏感性增加(Chu等2021)。为了减少高盐对植物的危害, 植物也会选择将其区隔到液泡, 进而维持正常的细胞膨压和细胞内的离子平衡。植物细胞中Na⁺和Cl⁻的液泡分配是降低细胞质离子毒性的主要适应性机制(Wang等2019; Rozentsvet等2020)。

3 植物感知和应答低温胁迫的分子机制

随着全球气候的变化, 极端低温天气频发, 低温胁迫(cold stress)不仅影响植物的地理分布和生长发育, 还对农业生产造成严重威胁。植物迅速感知并传递低温信号, 诱导冷响应基因(*cold-regulated*, *COR*)表达, 从而调节细胞及代谢稳态。在拟南芥中, 研究者们发现了一个以转录因子CBFs/DREBs [C-repeat (CRT)-binding factors/dehydration-responsive element (DRE) binding factors]为核心的复杂低温信号调控网络(Thomashow 1999; Ding等2019b)。CBFs蛋白通过结合到其下游的冷响应基因的启动子区促进*COR*基因表达, 从而增强植物的抗冻能力(Jaglo-Ottosen等1998; Liu等1998)。前期, 研究人员在转录调控层面对低温下*CBF*基因表达进行了充分的研究。例如, 转录因子ICE1 (inducer of CBF expression 1)和CAMTAs (Calmodulin-binding transcription activators)正调控*CBF*基因表达(Chinnusamy等2003; Doherty等2009; Kidokoro等2017)。近年来的研究成果表明蛋白磷酸化修饰在植物响应低温胁迫中起着至关重要的作用。本章节将主要总结低温信号的感知机制和蛋白磷酸化修饰在植物低温应答中的作用机制进展。

3.1 植物感知低温信号的研究进展

细胞膜被认为是低温信号的初级感受器。低温导致的细胞膜固化可能被细胞上的蛋白(如离子通道蛋白)所感知, 从而激活下游如钙离子(calci-um, Ca²⁺)等第二信使分子, 进而级联传递低温信号(Zhu2016)。在老鼠(*Mus musculus*)等物种中, 离子通道蛋白TRP (transient receptor potential)被证实是一类重要的低温感受器(Mckemy等2002; Peier等2002)。然而, 植物中并未发现TRP同源蛋白, 暗示其他离子通道蛋白可能介导了植物低温信号的感知。事实上, 钙离子通道/转运蛋白如水稻(*Oryza*

sativa)中的OsCNGC9 (cyclic nucleotide-gated Ca²⁺ channel 9)和拟南芥中的AtANN1 (annexin 1)在植物低温诱导的钙离子信号的产生和低温应答中起着重要作用(Liu等2021b; Wang等2021), 但这些蛋白是否参与低温信号感知并不清楚。研究人员发现COLD1 (chilling tolerance divergence 1)蛋白是水稻的低温感受器(Ma等2015)。COLD1与G蛋白 α 亚基RGA1形成蛋白复合体介导低温下细胞质钙离子内流, 进而感知低温信号(Ma等2015)。然而, COLD1是如何感知低温信号的分子机制并未得到阐明。另外, 水稻中的蛋白激酶OsCIPK7 (CBL interacting protein kinase 7)可能参与低温信号感知。低温导致OsCIPK7构象发生改变, 进而增强其蛋白激酶活性并激发细胞质钙离子内流(Zhang等2019)。有趣的是, OsCIPK7的激酶活性受水稻中OsCRT3 (calreticulin 3)蛋白调控(Guo等2022)。低温同样诱导OsCRT3构象发生改变, 从而增强Os-CRT3与OsCIPK7的相互作用, 进而增强OsCIPK7的激酶活性(Guo等2022)。

近年来, 红光受体phyB (phytochrome B)、蓝光受体phototropin分别被报道参与拟南芥和地钱(*Marchantia polymorpha*)的温度感知(Jung等2016; Legris等2016; Fujii等2017; Chen等2022a)。然而, phyB的感知温度在12~27°C范围内(Jung等2016; Fujii等2017), 它是否参与植物低温信号的感知有待进一步研究。同时, 越来越多的证据表明, 光信号和低温信号存在紧密联系(Jiang等2017, 2020a; Dong等2020; Li等2021b)。因此, 进一步深入探究光信号与低温信号的之间的联系将有助于阐释植物低温感知机制。

3.2 蛋白磷酸化修饰在植物低温应答中的作用机制研究进展

近年来, 研究人员发现蛋白磷酸化修饰调控在植物应答低温信号起着重要作用。通过突变体筛选, 研究人员鉴定到多个蛋白激酶参与了植物的低温应答过程, 包括OST1、MPK3/6 (mitogen-activated protein kinase 3/6)、CRPK1 (cold responsive protein kinase 1)和BIN2 (brassinosteroid insensitive 2)。低温激活的OST1磷酸化ICE1, 从而增强ICE1在低温下的蛋白稳定性和转录活性, 进而增

强植物的耐冻性(Ding等2015)。另外, OST1磷酸化新生多肽链偶联蛋白复合体 β 亚基BTF3s (basic transcription factor 3), 促进BTF3s与CBF蛋白互作, 从而增强CBF蛋白在低温下的稳定性(Ding等2018)。OST1还磷酸化E3泛素连接酶PUB25和PUB26, 进而增强PUB25和PUB26的E3泛素连接酶活性, 最终加速负调控因子MYB15的降解(Wang等2019)。有意思的是, OST1还参与了低温下细胞质钙离子内流。OST1与AtANN1发生相互作用并磷酸化AtANN1, 进而增强AtANN1钙离子转运能力(Liu等2021b)。研究发现, PP2C型E家族蛋白磷酸酶家族EGR2和G家族蛋白磷酸酶PP2CG1/2参与OST1低温激活调控。在正常温度下, EGR2以豆蔻酰化形式存在, 从而抑制OST1的激酶活性。当植物遭受低温胁迫后, 植物合成大量新的非豆蔻酰化修饰的EGR2 (u-EGR2)。u-EGR2与OST1的互作减弱, 从而解除对OST1的抑制; 同时, 新合成的u-EGR2干扰m-EGR2与OST1的互作。以上双重作用使OST1被低温激活(Ding等2019a)。细胞质和细胞核定位的蛋白磷酸酶PP2CG1抑制OST1激酶活性。低温解除两者互作, 从而激活OST1。有意思的是, 低温激活的OST1磷酸化PP2CG1并抑制其磷酸酶活性, 从而放大低温信号(Lv等2021)。

不同于OST1, 蛋白激酶MPK3/6、CRPK1和BIN2负调控植物低温应答。MPK3/6和BIN2磷酸化ICE1, 并促进ICE1低温降解和削弱ICE1的转录活性, 降低植物的耐冻能力(Li等2017; Ye等2019)。然而, 水稻中的OsMPK3则增强OsICE1的稳定性并提高水稻的耐冷性(Zhang等2017)。细胞膜定位的CRPK1是一个类受体胞质激酶, 其激酶活性受低温诱导增强。当细胞膜感受低温后, CRPK1磷酸化细胞质中14-3-3蛋白, 促使14-3-3蛋白从细胞质中向细胞核迁移, 进而与CBF蛋白相互作用, 促使CBF蛋白通过26S蛋白酶体途径降解(Liu等2017)。尽管MPK3/6、CRPK1和BIN2的激酶活性受低温调控, 但是其具体调控机制并不清晰。

低温能够迅速诱导细胞质中 Ca^{2+} 浓度增加, 产生特异的 Ca^{2+} 信号并调控下游冷响应基因的表达(Knight等1996)。然而, 植物是如何接收并传递低温诱导的特异 Ca^{2+} 信号还不清楚。最新研究结果

发现, 钙离子依赖蛋白激酶CPK28介导植物低温特异钙信号的感知和传递(Ding等2022)。CPK28的激酶活性被低温迅速(10 s以内)激活, 且其激酶活性依赖 Ca^{2+} 。激活的CPK28磷酸化细胞质定位的转录因子NLP7, 促使NLP7从细胞质转移到细胞核, 调节COR的表达, 这个过程依赖 Ca^{2+} (Ding等2022)。这些结果表明, CPK28-NLP7模块是植物感知和响应低温特异钙信号的重要组成部分。

4 植物响应高温胁迫的分子机制

高温会显著影响植物的生长发育乃至生存, 也是作物产量的主要威胁因素。对全球气候变化的预测表明, 高温天气出现的频率、强度、时间在未来都会显著增加。全球平均气温每上升 1°C , 主要粮食作物的产量就可能下降3.1%~7.4% (Zhao等2017)。在相对温和的高温下(高于其最适温度但不形成胁迫), 植物调整生长发育以适应温度变化, 这一过程称为热形态建成(thermomorphogenesis) (Quint等2016); 当环境温度升高至对植物的正常生长或功能造成不可逆的损害时, 形成高温胁迫。本章节主要讨论后者。在拟南芥等模式植物中, 环境温度高于其最适生长温度 10°C 以上时造成高温胁迫。高温胁迫对植物生长发育的各个阶段均有显著影响, 如抑制种子萌发, 加速叶片衰老, 干扰配子体发育和花粉活性, 影响种子灌浆等。一个以HsfA1转录因子(heat stress transcription factor A1s)为核心的转录调控网络在植物响应高温胁迫的过程中起关键作用, 其下游转录因子包括HsfA2、MBP1c、DREB2A等(Ohama等2017)。近年来的研究对这一转录调控网络解析得更为完善。例如, 植物在中午前后高温胁迫响应最为明显, 昼夜节律在转录和翻译水平上影响植物的热胁迫响应(Bonnot等2021; Bonnot 和Nagel 2021); 参与节律调控的转录因子RVE4/8独立于HsfA1调控热胁迫响应基因的表达(Li等2019)。在此基础上, 植物高温应答的早期信号和高温胁迫记忆的表现遗传调控机制取得了一定进展。

4.1 植物响应高温胁迫的早期信号与潜在感知机制

虽然高温可以同时影响植物细胞内众多生物大分子的理化性质和大部分细胞器的功能, 但不

同分子对高温的敏感性不同,目前尚不清楚哪些变化可以介导下游的高温胁迫响应。因此,植物中主要的高温感受器仍有待发现。在高温胁迫发生的数分钟内,可以监测到细胞质与叶绿体中钙离子浓度升高(Gong等1998; Lenzoni和Knight 2019)、过氧化氢(H_2O_2)水平上升(Volkov等2006)、 IP_3 等脂质信号分子的上调(Zheng等2012)以及特定蛋白质激酶的激活(Sangwan等2002)。这些早期信号可能相互调控,共同放大高温胁迫的信号。高温的一个主要危害是造成蛋白质变性聚集,因此细胞会合成大量的HSP (heat shock proteins)伴侣蛋白来帮助维持关键蛋白质的稳定性。动物和真菌中的研究表明,常温下HSP70/HSP90与HSF1 (HsfA1的同源蛋白)形成复合物并抑制其活性,高温胁迫导致的未折叠蛋白累积招募HSP70与HSP90等伴侣蛋白,从而释放HSF1进入细胞核,激活HSP等热激响应基因的表达(Vabulas等2010)。这一模型在植物中尚未经过严格的检验,但已报道的数据提示植物中也存在类似的机制(Hahn等2011; Ohama等2016)。

脂质双分子层的膜结构是细胞对高温最为敏感的大分子结构。高温会改变膜的理化性质,增强膜的流动性。值得注意的是,植物细胞的膨压和细胞壁-质膜连续体对质膜流动性有较大影响(Jaillais和Ott 2020),这可能造成植物细胞与动物细胞中基于质膜的信号转导存在差异。动物细胞中,很早就发现机械敏感性离子通道TRPV1 (transient receptor potential vanilloid channel 1)可以感知高温信号(Caterina等1997)。植物中并无TRPV1的同源蛋白,但多个环核苷酸门控离子通道(cyclic nucleotide gated channel, CNGC)蛋白可能起相似的作用。在小立碗藓中,定位于质膜上的CNGCb介导热激后细胞质钙离子浓度的升高和HSP基因的表达,且是小立碗藓耐热所必需的,其拟南芥同源蛋白CNGC2具有相似的功能(Saidi等2009; Finka等2012)。拟南芥的CNGC6通道活性受热诱导,缺失CNGC6影响HSP伴侣蛋白等受热诱导的表达水平(Gao等2012); CNGC16影响热胁迫条件下拟南芥花粉的萌发与花粉管生长,因此是高温胁迫下正常育性所必需的(Tunc-Ozdemir等2013)。此外,拟南芥膜连蛋白(annexin1, ANN1)也是高温胁迫诱导

的胞质钙信号所必需的(Wang等2015)。由于环核苷酸可能在激活钙通道过程中起作用,因此核苷酸环化酶也有可能是更直接的高温信号感受器。最近在玉米中报道了一个定位于线粒体上的RPP13-LK13蛋白质具有腺苷酸环化酶活性,并是脱落酸介导的耐热性所必需的,缺失RPP13-LK13后热激诱导的HSP伴侣蛋白表达显著降低(Yang等2021a)。

除了钙离子通道,近年还发现多个定位于质膜上的类受体激酶在植物耐热性中发挥重要作用。ERECTA (ER)决定了拟南芥Col-0和Ler (Landsberg erecta)生态型之间耐热性的差异,在水稻和番茄中过表达ER可以改进这些作物的耐热性(Shen等2015)。水稻中2个类受体激酶25L1和25L2调控高温下(26°C以上)水稻中的杂种劣势(Chen等2014)。富含亮氨酸的类受体激酶TMS10维持水稻花粉高温下的育性(Yu等2017)。对拟南芥151个RLK基因突变体的表型筛选发现,14个RLK突变体的耐热性都发生了变化(Li等2018)。

此外,一个在单子叶植物中保守的非典型Gγ蛋白TT2 (THERMOTOLERANCE 2)在包括高温胁迫在内的多种非生物胁迫中起重要作用。在缺失TT2功能的水稻中,高温胁迫引起的胞内 Ca^{2+} 信号减弱,蜡质合成显著增多,营养期和生殖期耐热性均增强(Kan等2022)。最近,林鸿宣课题组在非洲稻中克隆到位于同一位点上的2个基因TT3.1和TT3.2,其中TT3.1编码一个定位于质膜上的E3泛素连接酶TT3.1,在高温下TT3.1从质膜转移到内体(endosome)并泛素化叶绿体前体蛋白TT3.2,后者作为一个负调控因子介导高温胁迫下类囊体的稳定性(Zhang等2022a)。TT3.1和TT3.2在单子叶植物中高度保守,作为一个潜在的高温感受器,其感知高温的机制尚不清楚。

高温胁迫应答的早期信号还包括 IP_3 (inositol 1,4,5-triphosphate)等脂质分子。热激后2.5 min,植物细胞内 IP_3 即达到峰值(Zheng等2012),而且在 $plc3$ 和 $plc9$ 突变体中,热激后的 IP_3 水平、胞质内钙离子浓度以及HSP伴侣蛋白水平均较野生型显著降低(Zheng等2012; Gao等2014)。与此类似,热激诱导PA和PIP2的水平在热激后20~40 min内持续升高,PLD与PIPK分别介导热激后PA与PIP2的生成

(Mishkind等2009)。在保卫细胞中, IP₃会被快速转变为IP₆, 后者在体外可以有效诱导胞质钙离子浓度上升(Lemtiri-Chlich等2003)。但哪些脂质分子是直接的信号分子介导高温下钙离子浓度的上升尚需进一步研究(Munnik 2014)。

在热激数分钟内, 细胞内H₂O₂水平快速上升, 施加ROS清除剂会影响HSP基因的表达(Volkov等2006; Konigshofer等2008)。位于质膜上的NADPH氧化酶RBOHB和RBOHD主要介导高温胁迫下H₂O₂的生成(Larkindale等2005)。这一过程的上游信号尚不清楚, 但ROS作为信号分子可以诱导众多下游反应。一方面, H₂O₂可能通过MAPK级联信号通路促进下游胁迫响应基因的表达(Kovtun等2000; Evrard等2013; Perez-Salamo等2014; Andrasi等2019), 另一方面, H₂O₂可能作为系统信号的一部分, 促进植物的系统耐热性(Miller等2009; Suzuki等2013)。一般认为, 高温诱导的H₂O₂促进了一氧化氮(NO)的产生(Wang等2014), 后者也是维持植物耐热性所必需的。最近, 郭房庆课题组报道来自拟南芥茎尖部位的NO爆发, 以及随后形成的S-亚硝基谷胱甘肽(S-nitrosoglutathione, GSNO)作为信号分子介导植物的系统耐热性, 而转录因子GT-1可被GSNO修饰并促进HsfA2的系统性表达(He等2022)。除了RBOH, 承载大量氧化还原反应的叶绿体和线粒体也是高温胁迫下细胞内ROS的重要来源, 这些ROS可能对细胞内的大分子造成损伤, 需要被有效清除。2-C-甲基-D-赤藓醇-2,4-环二磷酸(methylerythritol cyclodiphosphate, MEcPP)作为一种叶绿体产生的逆行信号分子, 可以促进IRE1a和bZIP60等转录因子的表达, 促进内质网的未折叠蛋白反应(unfolded protein response, UPR) (Walley等2015; Benn等2016)。高温还可诱导叶绿体中维生素E的产生, 维生素E通过间接抑制核酸外切酶XRN活性促进耐热微RNA(miR398)的积累(Fang等2019)。

近年来, 相分离(phase separation)作为一种普遍存在的细胞内分子组织形式, 越来越受到重视, 相分离介导形成的多种无膜细胞器(membraneless organelle)在无数生物学过程中发挥重要作用。在植物细胞中, 高温胁迫可在10 min内导致应激颗粒(stress granule)的形成。在拟南芥中, 已有多个RNA

结合蛋白质发现参与应激颗粒的形成, 并且是其耐热性所必需的(Chantarachot和Bailey-Serres 2018)。最近发现富含甘氨酸的RNA结合蛋白RBDG2(RNA binding glycine-rich D2)和RBDG4通过其低复杂度结构域内的酪氨酸阵列介导蛋白质液-液相分离, RBDG2/4并不影响应激颗粒的形成, 但其相分离特性是维持植物耐热性所必需的(Zhu等2022)。拟南芥中至少有数百个蛋白质具有高温下相分离的能力(Chakrabortee等2016; Zhang等2023a), 其中是否存在主要的高温信号感受器有待进一步研究。

4.2 植物响应高温胁迫的表观遗传调控机制

植物耐热性可分为基础耐热性(basal thermotolerance)与获得耐热性(acquired thermotolerance), 前者指的是植物直接应对高温胁迫的能力, 而后者指植物经历一个前期较弱的高温胁迫后, 在一定时间内获得的更强的耐热性。获得耐热性的增强说明植物对前期的高温胁迫具有一定的记忆, 研究表明染色质修饰、自噬等通路在这一过程中起作用。在已知的热激转录因子中, HsfA2是获得耐热性所必需的(Charnng等2007)。在拟南芥中, 高温胁迫造成的伴侣基因HSA32高表达至少可持续3 d (Charnng等2006)。利用这一特性, Baurle课题组对维持胁迫后HSA32高表达的因子进行了遗传筛选, 发现具有记忆特性的基因上的核小体定位和组蛋白H3甲基化修饰(H3K4me2/3)是维持其胁迫后高表达水平的关键 (Brzezinka等2016; Lamke等2016a), 而HsfA2与HsfA3形成的转录因子复合物在这一过程中起重要作用(Lamke等2016b; Friedrich等2021)。获得耐热性中胁迫记忆的维持还需要维持叶绿体中的高HSP21蛋白水平(Sedaghatmehr等2016), 蛋白酶FtsH和自噬通路可能通过清除HSP21蛋白质来重置记忆(Sedaghatmehr等2016, 2019)。热胁迫条件下, HsfA2转录因子也会直接结合到FtsH基因启动子并激活其表达, 因此, HsfA2的激活强度与FtsH的活性共同决定了胁迫记忆的长度(Sedaghatmehr等2022)。

经历长期高温(30°C, 2周)处理的拟南芥在其后代中表现出早花与免疫降低, 这一记忆现象至少可持续2代(Liu和Li 2019)。研究发现HsfA2与组蛋白H3K27去甲基化酶REF6形成的正反馈回路是

维持记忆所必需的, 在后代植物中HsfA2通过激活E3泛素连接酶的表达, 促进SGS3蛋白降解, 减少tasiRNA的积累(Liu和Li 2019)。HsfA2-REF6模块与tasiRNA减少共同促进了*HTT5 (HEAT-INDUCED TASI TARGET 5)*的表达, 从而在高温胁迫后代中影响开花时间与免疫。

5 植物氧化胁迫响应的分子机制

干旱、盐碱、极端温度等非生物环境逆境胁迫下, 植物细胞内的氧化还原代谢平衡被打破, 这给植物带来了氧化胁迫(oxidative stress)次级伤害。随着氧化胁迫的持续, 植物细胞的氧化还原状态紊乱加剧, 功能大分子(如DNA、蛋白质、脂质等)发生不可逆的氧化损伤, 新陈代谢进一步被破坏, 甚至导致植物个体死亡。因此, 植物在应答各类非生物胁迫过程中, 既能产生特有的初级胁迫信号, 也需要产生包括氧化胁迫信号在内的通用次级信号(Mittler等2023)。

5.1 植物氧化还原稳态的维持机制

植物细胞的氧化还原稳态由氧化还原信号的“氧化产生”和“还原控制”2个系统来共同维持。其中, 氧化还原信号“氧化产生”系统与细胞内的新陈代谢密切相关, 它包含了几类具有氧化还原能力的活性亲电小分子, 如ROS、活性氮(reactive nitrogen species, RNS)和活性硫(reactive sulfur species, RSS)等(Mittler等2023)。植物细胞中的ROS主要包括过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)、超氧阴离子(super-oxide anion, O_2^-)、羟自由基(hydroxyl radical, $\cdot OH$)和单线态氧(singlet oxygen, 1O_2)等; RNS包括一氧化氮(nitrogen oxide, NO)及其活性衍生物, 如一氧化二氮、过氧亚硝基阴离子(peroxynitrite, ONOO⁻)和亚硝酰基阳离子(nitrosyl cation, NO⁺)等。RNS则是一类含有硫元素的活性分子, 它对胞内生物大分子的氧化还原起调节作用, 目前以硫化氢(hydrogen sulfide, H_2S)的研究最为普遍。在植物研究中, H_2O_2 、NO和 H_2S 是为人熟知的氧化还原活性小分子, 它们在不同的细胞器中有不同的产生方式(Zhou等2023)。多数ROS/RNS/RSS分子间能进一步发生化学反应, 生成其他种类的氧化剂。例如, NO可以与 O_2^- 反应生成ONOO⁻; 同样, ONOO⁻

和其他氧化剂(如 H_2O_2 和 O_2^-)可以与 H_2S 反应生成硫酸盐、多硫化物和元素硫。RSS间的反应程度取决于它们在胞内的局部浓度和近端的抗氧化能力, 它们是氧化胁迫信号特异动态调控的化学基础。此外, 植物细胞的“还原控制”系统主要指抗氧化防御系统, 它主要包括各种抗氧化物酶类、抗氧化剂、硫/谷氧还蛋白家族等。

5.2 植物氧化还原信号产生的分子机制

近10年的研究发现, 植物中ROS/RNS/RSS所引起的氧化还原信号主要是通过蛋白质氧化翻译后修饰(oxidative post-translational modifications, Ox-iPTMs)产生(Corpas等2022; Zhou等2023)。蛋白质半胱氨酸巯基具有亲核性, 对它的氧化还原修饰能可逆可控地调节蛋白质功能活性, 从而实现对信号通路和生物学进程的精细调控。例如, 半胱氨酸巯基很容易与 H_2O_2 发生反应, 蛋白质发生亚磺酰化(S-sulfenylation, R-SOH), 一种瞬时不稳定的蛋白质氧化还原修饰。例如, R-SOH能与其他半胱氨酸巯基反应产生二硫键, 也能与谷胱甘肽反应产生谷胱甘肽化修饰(S-glutathionylation, R-SSG), 它们进一步能被硫氧还蛋白(thioredoxin, Trx)和谷氧还蛋白(glutaredoxin, Grx)还原为巯基。在持续的氧化胁迫环境下, 亚磺酰化蛋白能进一步被氧化为次磺酰化(S-sulfinylation, R-SO₂H)和磺酰化(S-sulfonylation, R-SO₃H, S-磺酰化)蛋白。然而蛋白质磺酰化和次磺酰化的形成通常不可逆转, 这也意味着蛋白质功能丧失, 蛋白质面临着被降解的命运。但是, 有一些蛋白质发生次磺酰化后依然可以被还原, 例如, 有一些过氧化物酶在ATP存在下, 能被亚磺酸还原酶还原(Sevilla等2015)。

NO与ONOO⁻也能与蛋白质半胱氨酸巯基发生氧化还原反应, 导致蛋白质发生亚硝基化(nitrosylation, R-SNO; Borrowman等2023)。通常认为, 蛋白质发生亚硝基化的过程是非酶促的, 但存在一些蛋白可以将其携带的NO基团传递至另一个蛋白, 导致后者的亚硝基化修饰, 这一过程被称为转亚硝基化(transnitrosylation)。过氧化氢酶3(catalase3, CAT3)是植物中第一个被发现的转亚硝基化酶, 它的这一转亚硝基功能主要与其特异的Cys-343残基有关(Chen等2020c)。蛋白质巯基的亚硝

基化修饰也能被去除(去亚硝基化; denitrosylation)。目前发现, 蛋白质去亚硝基化存在酶促和非酶促两种途径, 分别与Trx和GSH有关(Kneeshaw等2014; Zhang等2020b)。此外, H_2S 也能与R-SOH或R-SNO发生反应, 这一过程被称为蛋白质过硫化/硫基化(S-persulfidation, R-SSH; Aroca等2017)。由于 H_2O_2 具有氧化巯基的特性, R-SSH能被进一步氧化产生多种氧化产物。最近在动物中的研究发现, R-SSH的所有氧化产物均能被Trx还原为R-SH, 这与R-SH的氧化还原方式并不相同(Filipovic等2018)。这些结果也暗示着过硫化可能是细胞应对蛋白质在氧化胁迫下发生不可逆氧化损伤而产生的一种保护策略, 然而这一机制在植物中是否存在还未得知。

植物细胞内参与ROS/RNS/RSS的代谢酶多数都是OxiPTMs的修饰靶标。例如, 亚硝基谷胱甘肽还原酶(S-nitrosoglutathione reductase, GSNOR)催化S-亚硝基谷胱甘肽(GSNO)还原为氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG)和 NH_3 , 从而调控胞内GSNO/SNO含量。R-SOH和R-SNO修饰均能抑制GSNOR活性, 实现对细胞的氧化状态和NO信号传递过程的微调(Kovacs等2016; Chen等2020c)。另外, 拟南芥RBOHD蛋白890位Cys在免疫反应过程中发生亚硝基化修饰, 活性受到抑制(Yun等2011); RBOHD的825和890位Cys过硫化修饰后活性增强, 进一步参与了ABA诱导的气孔关闭(Shen等2020)。半胱氨酸脱巯基酶(L-cysteine desulphydrase, DES1)是拟南芥细胞质 H_2S 的合成酶, 它的活性受44和205位Cys过硫化修饰正调控(Shen等2020)。植物细胞正是通过这些方式, 改变功能蛋白的氧化还原状态, 微调氧化还原信号的产生, 进一步放大/抑制氧化还原信号调控的下游胁迫应答。

5.3 植物氧化还原信号的感知与传递

在氧化还原信号中, ROS信号的感知一直备受关注。植物细胞可利用质膜上的NADPH氧化酶和胞外超氧化物歧化酶等在胞外产生 H_2O_2 , 并通过水通道蛋白进入细胞, 进一步诱导下游信号转导, 调控植物的生长发育及对外界刺激的响应。受体激酶能作为 H_2O_2 受体介导氧化还原信号的感应。拟南芥*hydrogen-peroxide-induced Ca^{2+} increases (HPCA1)*基因编码一种细胞表面的富亮氨酸重复受体激酶。

HPCA1的胞外结构域含有2对特殊的Cys残基, 它们是胞外 H_2O_2 氧化的靶标。氧化后的Cys形成2对二硫键, 导致HPCA1构象变化, 进而激活HPCA1胞内激酶活性和自磷酸化水平, 触发了 Ca^{2+} 通道激活和 Ca^{2+} 内流, 引发气孔关闭(Wu等2020)。

硫氧还蛋白过氧化物酶是一类广泛存在的过氧化物酶, 它能还原 H_2O_2 和一些氢过氧化物实现抗氧化作用。拟南芥硫氧还蛋白过氧化物酶(peroxiredoxin IIB, PRXIIB)能直接感知细胞内源产生的 H_2O_2 , 传递氧化信号给ABA信号负调节蛋白(ABA insensitive2, ABI2), 调控植物气孔免疫(Bi等2022)。在免疫系统激活后, 内源产生的 H_2O_2 使得PRXIIB的Cys51位R-SOH水平明显上升。氧化后的PRXIIB进一步通过分子间二硫键与磷酸酶ABI2进行结合, 实现氧化信号的传递并引起ABI2磷酸酶活性氧化失活。ABI2是气孔关闭的重要负调因子, 磷酸酶活性的降低促进了气孔关闭, 抑制了细菌病原菌的入侵。此外, 谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase)也能感知胞内 H_2O_2 , 并将氧化信号传递给ABI2(Miao等2006), 或者下游的转录因子, 从而介导水稻的渗透胁迫应答(Zhou等2022)。

内源产生的 H_2O_2 通过亚磺酰化靶标蛋白, 传递逆境下的氧化还原信号。目前发现, 生长素、水杨酸和油菜素内酯(brassinosteroid, BR)等激素代谢与信号转导的关键酶是内源 H_2O_2 氧化修饰的靶标。例如, 色氨酸合成酶TSB1是生长素合成途径中的关键酶。干旱或盐胁迫下, TSB1的308位Cys发生次磺酰化修饰, 导致色氨酸和IAA含量降低; 同时也解除了对BG1的抑制, 后者能水解ABA-葡萄糖酯为有活性ABA, 增强植物的ABA应答(Liu等2022b)。H₂O₂介导的TSB1的R-SOH修饰也参与了水杨酸信号转导途径(Yuan等2017)。H₂O₂通过氧化修饰BR信号的关键转录因子BRASSINAZOLE-RESISTANT1 (BZR1), 介导了BR信号转导过程(Tian等2018)。BR和H₂O₂信号也能相互依赖, 调节根尖干细胞平周分裂, 实现根系发育过程中的内源激素和环境适应信号的整合(Tian等2022)。在气孔中, BR也与H₂O₂存在相互作用。H₂O₂的氧化修饰进一步促进了BZR1与G-BOX BINDING FACTOR2转录因子相互作用, 从而提高BZR1的转录活性, 诱导

气孔中 β 淀粉酶(β -AMYLASE1, BAM1)的表达, 实现淀粉快速降解, 促进了气孔开放(Li等2020b)。这一结果也为气孔运动的“淀粉-糖”假说提供了有力的实验证据。此外, 多数参与糖酵解途径的蛋白能发生亚磺酰化修饰(Huang等2019; Wei等2020)。例如, 磷酸丙糖异构酶的Cys74发生R-SOH修饰后, 蛋白后活性受到抑制(Fu等2023b)。此外, H_2O_2 通过次磺酰化修饰烯醇化酶2 (ENOLASE2, ENO2)的Cys-408诱导其从细胞质进入细胞核, 并促进ENO2与CBF1基因的结合, 提高植物对低温的抗性(Liu等2022a)。同样地, 氧化还原信号也能调节CBFs的功能。低温下, 硫氧还蛋白会通过氧化还原变化诱导CBFs结构从高分子量低聚体形式向中等大小低聚体和单体形式转换, 实现功能激活, 从而提高植物抗冻能力(Lee等2021)。

6 细胞壁胁迫

植物细胞壁不仅起到支撑细胞和维持植株形态的作用, 还在植物响应环境胁迫中发挥重要的作用。植物细胞壁主要由纤维素、半纤维素、果胶和一些糖蛋白组成。纤维素是陆地维管植物中含量最高的有机物, 主要由 β -1,4糖苷键连接的长链葡聚糖组成(McFarlane等 2014)。半纤维素是多种不同的单糖组成的异质多聚体, 主要包括木葡聚糖(xyloglucans)、木聚糖(xylans)、甘露聚糖(mannans)和 β -(1,3;1,4)-葡聚糖(glucans)。半纤维素结合在纤维素的表面, 起到增强细胞壁强度和决定细胞壁延展性的作用(Park和Cosgrove 2015)。果胶是一类以 α -(1,4)连接的半乳糖醛酸为骨架的酸性多聚体, 在植物生长发育以及响应生物和非生物胁迫过程中均发挥重要的作用。果胶主要由三类组分组成, 包括同聚半乳糖醛酸(homogalacturonan, HG)、鼠李聚糖半乳糖醛酸-I (rhamnogalacturonan-I, RG-I)和鼠李聚糖半乳糖醛酸-II (RG-II) (Atmodjo等2013)。HG以甲酯化的形式分泌到胞外, 而果胶甲酯酶(pectin methyl esterases, PME)能够催化HG的去甲酯化, 进而促进其与钙离子结合形成egg-box样的交联网状结构, 最终增强细胞壁强度(Atmodjo等2013)。细胞壁糖蛋白主要包含一些羟基脯氨酸富集糖蛋白、脯氨酸富集蛋白、甘氨酸

富集蛋白和阿拉伯半乳聚糖蛋白(Showalter 1993)。细胞壁蛋白不仅参与细胞壁的合成, 也参与感受细胞壁的完整性。

在环境胁迫下, 细胞壁的组成和结构都会发生动态的变化, 而这些变化在一定程度上有助于植物更好地适应不良环境。在盐胁迫处理早期, 细胞膜上的纤维素合成酶复合体会发生内吞, 从而抑制纤维素的合成和细胞的扩张, 而当植株开始适应盐胁迫后, 纤维素合成酶复合体重新回到细胞膜上并合成新的纤维素(Endler等2015)。盐胁迫能增强果胶甲酯酶的活性, 进而增加细胞壁中去甲酯化形式的果胶的含量, 而果胶结构的变化是植物激活下游盐胁迫响应所需要的(Gigli-Bisceglia等2022)。非生物胁迫, 包括盐胁迫、低温胁迫和干旱胁迫, 均能诱导木质素的积累, 从而通过增加细胞壁的厚度来提高植物的耐逆性(Moura等2010; Kim等2022)。非生物胁迫除了影响细胞壁多聚体的组分, 还会改变胞外ROS的含量和pH。盐胁迫和干旱胁迫都能诱导胞外ROS的产生, 低含量的ROS可以作为信号分子来激活下游的胁迫响应(Miller等2010)。20世纪70年代提出的酸性生长理论阐明酸性的细胞外环境促进细胞生长, 而碱性的细胞外环境抑制生长(Rayle和Cleland 1970), 该理论的分子机制在最近被陆续揭示(Lin等2021; Liu等2022)。盐胁迫、干旱等环境胁迫均会造成胞外环境碱化, 从而抑制植物生长(Geilfus 2017)。研究表明位于细胞膜的 H^+ -ATPases (AHAs)在调控胞外pH方面发挥重要作用(Li等2022)。

环境胁迫会影响细胞壁组分, 而细胞壁合成是植物正常生长发育所需要的, 因此为了适应各种环境胁迫, 植物需要维持各种胁迫下细胞壁的完整性。研究表明, 细胞壁合成缺陷的植株对环境胁迫表现出敏感的表型。纤维素合成酶CESA1或者CESA6缺失导致植物在盐胁迫表现出根生长抑制和根尖细胞膨胀的表型(Vandavasi等2016; Zhang等2016)。编码fasciclin类阿拉伯半乳聚糖蛋白的SOS5基因或者编码纤维素合成酶类蛋白的SOS6基因突变都造成植株在盐胁迫下根生长受到抑制(Shi等2003; Zhu等2010)。基于基因共表达分析, Staffan团队发现2个纤维素合成酶伴侣蛋白CC1和

CC2参与调控盐胁迫下微管蛋白的合成,进而促进盐胁迫下纤维素合成酶复合体在细胞膜上的组装和移动(Endler等2015)。*MUR4*编码一个UDP-木糖异构酶,参与将UDP-木糖催化转变成UDP-阿拉伯糖。*mur4*突变体表现出UDP-阿拉伯糖含量降低以及对盐胁迫敏感的表型,表明UDP-阿拉伯糖的合成对于维持盐胁迫下细胞壁的完整性起重要的作用(Zhao等2019a)。*XTH19*编码一个木葡聚糖内切葡聚糖酶/水解酶(xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase),是半纤维素组分xyloglucan的主要修饰酶,该蛋白缺陷会降低植物耐低温的能力(Takahashi等2021)。在水稻中,COBRA类蛋白DROU-GHT1 (DROT1)通过增强纤维素的合成来正调控水稻的抗旱性(Sun等2022a)。以上这些结果都表明细胞壁合成对于提高植物的耐逆性具有非常广泛的重要作用。

为了维持逆境胁迫下细胞壁的完整性,植物进化出了感知细胞壁完整性的机制。FERONIA (FER)是*Catharanthus roseus* receptor-like kinase1-like (CrRLK1L)蛋白家族的重要成员,其胞外含有2个可以结合多聚糖的malectin结构域,被认为参与感受细胞壁的完整性(Franck等2018)。*FER*基因突变会显著降低植物对盐胁迫、低温胁迫和热胁迫的抗性(Chen等2016; Zhao等2018a),说明细胞壁完整性的感受和维持在植物响应和适应环境胁迫过程中起重要的作用。作为细胞膜上的受体类激酶,FER被发现是分泌多肽快速碱化因子(rapid alkalization factors, RALFs)的受体(Haruta等2014)。当过量表达*RALF22*或者*RALF23*时,植物也会表现出对盐胁迫敏感的表型(Zhao等2018a),说明RALFs多肽也参与植物对环境胁迫的响应。在植物细胞壁中存在一类糖蛋白leucine-rich repeat extensins (LRXs),该类蛋白主要由一个位于N端的LRR结构域和一个位于C端的阿拉伯糖修饰的extensin结构域组成(Baumberger等2003)。在拟南芥中存在11个LRX蛋白成员,其中*LRX3*、*LRX4*和*LRX5* 3个基因同时突变会导致植物表现出对盐胁迫敏感的表型(Zhao等2018a)。生化实验表明LRX3/4/5与RALFs以及FER都存在互作(Zhao等2018a; Takahashi等2021),表明这三个蛋白可能形成一个复合体来感受细胞壁的完整性,但是该复合体感受细胞壁完

整性以及调控盐胁迫响应的分子机制还需进一步研究。除了FER蛋白, CrRLK1L蛋白家族的另外两个成员THE1和HERK1也参与调控植物细胞壁的完整性和耐盐性(Gigli-Bisceglia等2022)。

7 细胞器胁迫与应答

植物在面对逆境胁迫时,从分子和细胞水平进行适应性调节。内质网、叶绿体、线粒体、过氧化物酶体和细胞核等不同细胞器可以通过物质交流与信息传递,共同维持细胞的活性和内稳态(Liu和Li 2019; Wang等2023)。

7.1 内质网胁迫

内质网作为细胞中分布最广泛的细胞器,参与了膜蛋白和分泌蛋白的合成、修饰和组装,同时植物内质网也是脂类物质和许多次生代谢物质合成的重要场所(Maricchiolo等2022)。植物在长期环境适应过程中形成了相对保守的蛋白质质量监控系统,对由自身生长发育缺陷或逆境胁迫下积累的错误折叠蛋白进行识别、修复和降解(Strasser 2018; Chen等2020d)。由内质网-细胞核介导的未折叠蛋白反应(unfolded protein response, UPR)是真核生物进化产生用于应对胁迫最为典型的多细胞器协同调节方式(Liu和Howell 2010)。植物中的UPR主要包括2个途径:一是由内质网定位的应激感受蛋白(inositol requiring enzyme1, IRE1)和转录因子bZIP60组成的信号通路,内质网胁迫(ER stress)激活的IRE1通过对bZIP60 mRNA剪接,产生截短的转录因子,入核调节UPR相关基因表达(Nagashima等2011)。同时激活的IRE1还可以通过RIDD (regulated IRE1-dependent decay)的方式对细胞质中mRNA进行降解,从而降低新合成蛋白质数量,以缓解对细胞产生的不利影响(Nagashima等2016)。另一个UPR途径是内质网胁迫引发高尔基体定位的蛋白酶S1P和S2P对内质网膜相关转录因子bZIP17和bZIP28的膜内结构域进行切割,而释放的截短的bZIP17和bZIP28蛋白进入细胞核参与下游基因的调控。近年来,植物特异性UPR机制被研究和发现,鉴定到一些参与UPR调节的植物NAC (NAM/ATAF/CUC)转录因子和DUF538家族蛋白(Liu等2022c; Yu等2022b)。此外,UPR还与内质网

相关蛋白质降解(ER-associated protein degradation, ERAD)和细胞自噬(autophagy)过程紧密关联, 共同维持内质网介导的细胞稳态调节(Reyes-Impellizzeri和Moreno 2021; Sun等2021)。

7.2 叶绿体胁迫

叶绿体是绿色植物进行光合作用的场所, 也是植物中重要的代谢中心, 在植物应对和适应逆境胁迫中发挥着重要作用。高光、低温、干旱等逆境条件下诱发叶绿体中产生大量代谢物和超氧阴离子、羟基自由基、过氧化氢和单线氧等ROS, 随后通过逆向信号(retrograde signaling)调控核基因对逆境胁迫产生应答。甲基赤藻糖醇(methylerythritol cyclodiphosphate, MEcPP)和3',5'二磷酸腺苷(3'-phosphoadenosine 5'-phosphate, PAP)是介导叶绿体逆向信号主要的代谢产物(Estavillo等2011; Xiao等2012), 由逆境胁迫导致的MEcPP积累可以通过钙调素结合转录因子(Calmodulin-binding transcription activator3, CAMTA3)激活下游胁迫响应基因表达(Benn等2016), 也可以通过改变植物激素和光信号通路调整植物的生长发育(Jiang等2018, 2020b)。由核苷酸磷酸酶(nucleotide phosphatase, SAL)和PAP组成的SAL-PAP途径也是一种重要的逆向信号, 主要通过抑制5'-3'-核糖核酸外切酶的活性来提高植物对干旱和高光强应答基因的表达(Zhao等2019b); 同时, SAL-PAP途径还与ABA信号途径共同参与了气孔开关的调控(Pornsiriwong等2017)。此外, 叶绿体中四吡咯类化合物、胡萝卜素衍生物、水杨酸等也被认为可以作为逆向信号发挥功能(Cazzonelli等2010; Woodson等2011), 然而它们的信号传导作用机制仍有待深入研究。EXECUTER1 (EX1)和EX2是叶绿体基粒边缘感知单线氧($^1\text{O}_2$)的重要蛋白, 在逆向信号传递中发挥了重要作用(Li和Kim 2022), 研究发现EX2可通过减轻EX1的氧化水平并减缓FtsH对EX1降解速率来减慢 $^1\text{O}_2$ 信号, 防止胁迫下叶绿体对 $^1\text{O}_2$ 的过度敏感而造成对植物的伤害(Dogra等2022)。近年来, 叶绿体蛋白质质量控制(chloroplast protein quality control, CPQC)和叶绿体UPR (chloroplast UPR, cpUPR)的研究为拓展叶绿体在蛋白水平应对逆境胁迫提供了新的线索。发现了由泛素介导的叶绿体相关蛋白降解系统

(chloroplast-associated protein degradation, CHLO-RAD) (Ling等2019), 对叶绿体中参与该过程的一些组分进行了功能鉴定(Li等2022; Sun等2022b)。同时, 对参与维持叶绿体蛋白折叠和降解的分子伴侣蛋白和相关水解酶开展了研究工作(Llamas和Pulido 2022; Xing等2022; Richter等2023)。

7.3 线粒体胁迫

线粒体是细胞能量代谢中心, 也是植物细胞响应逆境胁迫的主要细胞器。线粒体呼吸链组分介导了ROS的产生, 并通过调节细胞内氧化还原水平, 提高植物对胁迫的适应性(Barreto等2022)。同时, 线粒体中产生的一些代谢物和ROS, 也可以作为逆向信号分子发挥作用(Wang等2020b)。ROS引发的逆向信号通常诱导线粒体交替氧化酶(alternative oxidase, AOX)基因的表达, AOX作为一种预氧化防御蛋白, 在线粒体电子传递链受到阻碍时能够防止过多ROS的产生(Maxwell等1999)。由于线粒体和叶绿体中的代谢途径紧密关联, 许多蛋白共同参与了线粒体和叶绿体逆向信号的起始和传导(Wang等2020b), ABI4、SAL-PAP和CDKE1等蛋白在整合线粒体和叶绿体逆向信息传递中的分子机制被逐渐揭示(Crawford等2018)。此外, 线粒体和叶绿体在调节植物激素响应逆境胁迫中也发挥了重要作用(Bittner等2022), 相关的作用机制仍有待深入研究。

7.4 其他细胞器胁迫

植物在逆境胁迫下, 大量从头合成的蛋白进入分泌途径, 一些受损伤的细胞器组分需要被及时清除, 同时细胞通过信号的感知和传递动态维持细胞内离子和水分的平衡。因此, 由内膜系统参与的细胞适应性调节过程尤为重要。液泡通过形态的改变和平衡胞质中的离子强度来响应环境变化, 定位于液泡膜上的类钙调磷酸酶B样蛋白(Calcineurin B like protein, CBL)和丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶(CBL interacting protein kinase, CIPK)组成的CBL-CIPK复合体参与了液泡中 Mg^{2+} 和 K^{+} 的稳态调节(Tang等2015; Li等2023)。同时, 一些受逆境胁迫调节的囊泡分选机制被发现和报道。在ABA诱导和干旱胁迫下, 拟南芥中负责内质网到高尔基体正向运输的COPII小泡受到Sar1同源蛋白AtSar1a

的精准调控, 从而形成巨型囊泡, 运输受逆境胁迫调节产生的相关蛋白到达细胞中正确的位置(Li等2021a)。此外, 细胞自噬作为真核生物中普遍存在的分解代谢途径, 广泛参与了逆境胁迫的响应过程, 一些自噬相关基因(*autophagy-related genes*, *ATGs*)受胁迫诱导表达, 同时逆境下ATGs的活性和稳定性受到翻译后修饰的调控(Qi等2021)。

随着研究手段的不断进步, 利用多组学分析方法, 结合蛋白质邻近标记和超分辨显微成像技术, 深入研究细胞器对胁迫的响应机制和细胞器间的互作调控网络, 将为理解植物如何快速适应环境变化, 调节生长发育进程具有重要的意义。

8 植物抗逆技术

8.1 抗逆小分子物质

植物的抗逆性受到多基因控制并受到环境因素的影响, 其机制十分复杂, 通过杂交和遗传改良技术得到的抗旱农作物均因产量和品质降低而难以推广。ABA参与高等植物对多种环境胁迫的响应, 被称为“抗逆激素”。由于ABA合成纯化困难且在自然光下极易分解等缺点, 长期以来并未像其他植物激素一样通过田间外施的方式广泛应用于农业生产中。

加州大学河边分校(University of California, River Side)的Sean Cutler团队在通过化学遗传学的方法, 借助一种人工合成的种子萌发抑制剂pyrabactin筛选对其不敏感的突变体, 于2009年首次报道了ABA受体PYR1 (Park等2009)。朱健康研究组于2013年在国际上首次报道了可增强植物耐旱性的ABA功能类似物AM1 (ABA mimic 1; Cao等2013)。AM1具有稳定、高效、使用灵活简单、成本低、通用性强等明显优势, 喷施于植物后可以降低叶片的失水速率, 提高抗旱性。朱健康研究组开发的第二代小分子化合物AMF4与受体的亲和性较天然配体ABA高10倍以上(Cao等2017)。Cutler团队开发的小分子抗旱剂OP是迄今报道的活性最好的ABA功能类似物(Vaidya等2019)。最近, 西班牙Armando Albert和Pedro L. Rodriguez团队报道一种新的ABA受体激动剂iSB09, 可以与ABA受体CsPYL-15m高效结合, 提高植物抗旱性和存活率(Loza-

no-Juste等2023)。

8.2 提高植物逆境适应能力的遗传学策略

在不影响作物产(生物)量的前提下, 提高作物对于逆境的适应能力, 是逆境生物学的终极目标。但由于植物逆境适应本身即是一个高能量消耗的过程, 在长期进化过程中, 植物形成了生长发育与逆境胁迫应答的平衡(tradeoff)机制(Wang等2018; Zhang等2020a), 导致耐(抗)逆性的增加往往伴随着生长发育的抑制。目前为止, 成功提高作物逆境适应能力的成功例子不多。苗春波等人构建了水稻ABA受体的多突变体。其中*Ospyl1;4;6*三突变体的长势和产量得到显著提高, 通过敲除PYL1、PYL4和PYL6削弱ABA信号通路, 已在多个主栽品种上得到了验证(Miao等2018)。2022年, 周文斌团队报道在水稻中超表达单个基因*OsDRE-B1C*, 能够同时提高光合作用效率和氮素利用效率, 可提高作物产量30%以上(Wei等2022)。最近, 中国科学院遗传与发育生物学研究所谢旗团队利用高粱资源群体, 通过全基因组关联分析克隆到一个与高粱耐碱性显著相关的主效位点*AT1*, *AT1*编码一个异源三聚体G蛋白 γ 亚基($G\gamma$); 基于耐盐碱等位基因*AT1/GS3*改良的水稻、玉米、高粱和谷子在盐碱地均有效提高了20%~30%的产量和生物量(Zhang等2022b)。

FTO为动物中的RNA去甲基酶, 是动物中著名的肥胖基因。有报道在水稻和马铃薯中引入FTO, 可实现针对RNA修饰m⁶A去甲基化, 并大幅提高作物产量和生物量(Yu等2021)。过表达FTO的水稻和马铃薯产量和生物量增加了约50%。通过光遗传学, 科学家们将BLINK1 (光激活的合成K⁺通道)编码基因导入保卫细胞后, 使气孔与光照条件的变化更加同步, 实现了气孔性能和植物生产的同时改良(Papanatsiou等2019)。但目前为止, 这些基因是否能在作物主栽品种中实现增产, 以及可否推广至其他作物中仍不清楚。寻找可在不影响产量同时增加作物抗逆性的基因改良位点和遗传学手段, 仍是这一领域面临的最大的挑战。

9 展望

近年来, 关于植物应答非生物胁迫的分子机

制已有非常多的进展,关于渗透胁迫、冷、 Na^+ 和ROS等胁迫因子的可能感受器也有一些报道。但这些潜在受体的生物学功能及其与核心信号途径的关系仍有待进一步研究。例如GIPC可能为 Na^+ 的感受器感受质外体的 Na^+ 。在盐碱胁迫条件下,土壤中的 Na^+ 不可避免地通过位于质膜的离子通道进入细胞质,细胞质 Na^+ 浓度是如何被细胞感受的仍不清楚。也有报道表明,*ocsal*家族多个基因的缺失并不影响渗透胁迫对RAF-SnRK2级联途径的激活(Lin等2020),OSCA1调控的下游生物学过程仍需要进一步解析。

植物细胞如何感受冷、高温、渗透等物理刺激仍是亟待解决的重要科学问题。有报道表明细胞壁在这些胁迫的感受和响应过程中有重要作用。最近的工作初步显示,这些物理刺激造成的分子拥挤导致细胞质蛋白发生相分离,也可能是细胞感受这些物理刺激的重要方式。体外的结果显示很多蛋白都可以在体外高渗条件下发生相分离,且并不完全依赖于IDR或PrLD序列。这些蛋白在体内是否会发生相分离?参与特定蛋白相分离过程的伴侣分子有哪些?相分离产生的无膜细胞器如何将信号输出(Output),调控的下游的生理学过程仍需要进一步明确。细胞壁/膜感受的环境胁迫如何与细胞质、细胞器途径整合,也需要进一步的研究。目前的植物逆境应答分子机制的解析大部分还局限于整株或者组织(根、叶片等)水平,对于(除保卫细胞外)细胞特异的信号转导途径以及细胞间信号的传递过程仍研究较少。越来越多的证据表明植物非生物胁迫与免疫反应信号通路间存在复杂的cross-talk,这一领域值得更深入的研究。

此外,关于植物应答环境胁迫的分子机制研究主要是在实验室环境下完成,得到的数据是否能完全匹配大田环境并不清楚。如何打破胁迫应答对生长发育的制衡,实现在不影响产量的情况下,增加作物对干旱、高盐、极端温度的适应能力,是植物逆境生物学领域亟待解决的最重要的问题。

参考文献(References)

- Alberti S, Gladfelter A, Mittag T (2019). Considerations and challenges in studying liquid-liquid phase separation and biomolecular condensates. *Cell*, 176: 419–434
- Andrasi N, Rigo G, Zsigmond L, et al (2019). The mitochondrial-activated protein kinase 4-phosphorylated heat shock factor A4A regulates responses to combined salt and heat stresses. *J Exp Bot*, 70: 4903–4918
- Ariga H, Katori T, Tsuchimatsu T, et al (2017). *NLR* locus-mediated trade-off between abiotic and biotic stress adaptation in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 3: 17072
- Aroca A, Benito JM, Gotor C, Romero LC (2017). Persulfidation proteome reveals the regulation of protein function by hydrogen sulfide in diverse biological processes in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 68: 4915–4927
- Barreto P, Koltun A, Nonato J, et al (2022). Metabolism and signaling of plant mitochondria in adaptation to environmental stresses. *Int J Mol Sci*, 23: 11176
- Baumberger N, Doesseger B, Guyot R, et al (2003). Whole-genome comparison of leucine-rich repeat extensins in *Arabidopsis* and rice. A conserved family of cell wall proteins form a vegetative and a reproductive clade. *Plant Physiol*, 131: 1313–1326
- Benn G, Bjornson M, Ke H, et al (2016). Plastidial metabolite MEcPP induces a transcriptionally centered stress-response hub via the transcription factor CAMTA3. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 8855–8860
- Bi G, Hu M, Fu L, et al (2022). The cytosolic thiol peroxidase PRXIIIB is an intracellular sensor for H_2O_2 that regulates plant immunity through a redox relay. *Nat Plants*, 8: 1160–1175
- Bittner A, Ciesla A, Gruden K, et al (2022). Organelles and phytohormones: a network of interactions in plant stress responses. *J Exp Bot*, 73: 7165–7181
- Bonnot T, Blair EJ, Cordingley SJ, et al (2021). Circadian coordination of cellular processes and abiotic stress responses. *Curr Opin Plant Biol*, 64: 102133
- Bonnot T, Nagel DH (2021). Time of the day prioritizes the pool of translating mRNAs in response to heat stress. *Plant Cell*, 33: 2164–2182
- Borrowman S, Kapuganti JG, Loake GJ (2023). Expanding roles for S-nitrosylation in the regulation of plant immunity. *Free Radic Biol Med*, 194: 357–368
- Boudsocq M, Barbier-Brygoo H, Laurière C (2004). Identification of nine sucrose nonfermenting 1-related protein kinases 2 activated by hyperosmotic and saline stresses in *Arabidopsis thaliana*. *J Biol Chem*, 279: 41758–41766
- Boyd-Shiwerski CR, Shiwerski DJ, Griffiths SE, et al (2022). WNK kinases sense molecular crowding and rescue cell volume via phase separation. *Cell*, 185: 4488–4506
- Brzezinka K, Altmann S, Czesnick H, et al (2016). *Arabidopsis* FORGETTER1 mediates stress-induced chromatin memory through nucleosome remodeling. *Elife*, 5: e17061
- Byrt CS, Zhao M, Kourghi M, et al (2017). Non-selective cation channel activity of aquaporin AtPIP2;1 regulated by Ca^{2+} and pH. *Plant Cell Environ*, 40: 802–815
- Cao M, Liu X, Zhang Y, et al (2013). An ABA-mimicking ligand that reduces water loss and promotes drought resistance in plants. *Cell Res*, 23: 1043–1054
- Cao MJ, Zhang YL, Liu X, et al (2017). Combining chemical and genetic approaches to increase drought resistance in plants. *Nat Commun*, 8: 1183

- Caterina MJ, Schumacher MA, Tominaga M, et al (1997). The capsaicin receptor: a heat-activated ion channel in the pain pathway. *Nature*, 389: 816–824
- Cazzonelli CI, Roberts AC, Carmody ME, et al (2010). Transcriptional control of SET DOMAIN GROUP 8 and CAROTENOID ISOMERASE during *Arabidopsis* development. *Mol Plant*, 3: 174–191
- Chakrabortee S, Kayatekin C, Newby GA, et al (2016). Luminidependens (LD) is an *Arabidopsis* protein with prion behavior. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 6065–6070
- Chantarachot T, Bailey-Serres J (2018). Polysomes, stress granules, and processing bodies: a dynamic triumvirate controlling cytoplasmic mRNA fate and function. *Plant Physiol*, 176: 254–269
- Chang YY, Liu HC, Liu NY, et al (2006). *Arabidopsis* Hsa32, a novel heat shock protein, is essential for acquired thermotolerance during long recovery after acclimation. *Plant Physiol*, 140: 1297–1305
- Chang YY, Liu HC, Liu NY, et al (2007). A heat-inducible transcription factor, HsfA2, is required for extension of acquired thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 143: 251–262
- Chen C, Chen H, Lin YS, et al (2014). A two-locus interaction causes interspecific hybrid weakness in rice. *Nat Commun*, 5: 3357
- Chen D, Lyu M, Kou X, et al (2022a). Integration of light and temperature sensing by liquid-liquid phase separation of phytochrome B. *Mol Cell*, 82: 3015–3029.e6
- Chen J, Yu F, Liu Y, et al (2016). FERONIA interacts with ABI2-type phosphatases to facilitate signaling cross-talk between abscisic acid and RALF peptide in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: E5519–E5527
- Chen K, Gao J, Sun S, et al (2020a). BONZAI proteins control global osmotic stress responses in plants. *Curr Biol*, 30: 4815–4825
- Chen K, Li GJ, Bressan RA, et al (2020b). Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants. *J Integr Plant Biol*, 62: 25–54
- Chen L, Wu R, Feng T, et al (2020c). Transnitrosylation mediated by the non-canonical catalase ROG1 regulates nitric oxide signaling in plants. *Dev Cell*, 53: 444–457
- Chen Q, Hu T, Li X, et al (2022b). Phosphorylation of SWEET sucrose transporters regulates plant root: shoot ratio under drought. *Nat Plants*, 8: 68–77
- Chen Q, Yu F, Xie Q (2020d). Insights into endoplasmic reticulum-associated degradation in plants. *New Phytol*, 226: 345–350
- Chen X, Wang T, Rehman AU, et al (2021). *Arabidopsis* U-box E3 ubiquitin ligase PUB11 negatively regulates drought tolerance by degrading the receptor-like protein kinases LRR1 and KIN7. *J Integr Plant Biol*, 63: 494–509
- Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al (2003). ICE1: a regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 17: 1043–1054
- Chong L, Xu R, Huang P, et al (2022). The tomato OST1-VOZ1 module regulates drought-mediated flowering. *Plant Cell*, 34: 2001–2018
- Chu M, Chen P, Meng S, et al (2021). The *Arabidopsis* phosphatase PP2C49 negatively regulates salt tolerance through inhibition of AtHKT1;1. *J Integr Plant Biol*, 63: 528–542
- Corpas FJ, González-Gordo S, Rodríguez-Ruiz M, et al (2022). Thiol-based oxidative posttranslational modifications (OxiPTMs) of plant proteins. *Plant Cell Physiol*, 63: 889–900
- Crawford T, Lehotai N, Strand A (2018). The role of retrograde signals during plant stress responses. *J Exp Bot*, 69: 2783–2795
- Cuevas-Velazquez CL, Vellosillo T, Guadalupe K, et al (2021). Intrinsically disordered protein biosensor tracks the physical-chemical effects of osmotic stress on cells. *Nat Commun*, 12: 8438
- Dietrich D (2018). Hydrotropism: how roots search for water. *J Exp Bot*, 69: 2759–2771
- Dietrich D, Pang L, Kobayashi A, et al (2017). Root hydrotropism is controlled via a cortex-specific growth mechanism. *Nat Plants*, 3: 17057
- Ding Y, Jia Y, Shi Y, et al (2018). OST1-mediated BTF3L phosphorylation positively regulates CBFs during plant cold responses. *EMBO J*, 37: e98228
- Ding Y, Li H, Zhang X, et al (2015). OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 32: 278–289
- Ding Y, Lv J, Shi Y, et al (2019a). EGR2 phosphatase regulates OST1 kinase activity and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 38: e99819
- Ding Y, Shi Y, Yang S (2019b). Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants. *New Phytol*, 222: 1690–1704
- Ding YL, Yang H, Wu SF, et al (2022). CPK28-NLP7 module integrates cold-induced Ca^{2+} signal and transcriptional reprogramming in *Arabidopsis*. *Sci Adv*, 8: eabn7901
- Dogra V, Singh RM, Li MP, et al (2022). EXECUTER2 modulates the EXECUTER1 signalosome through its singlet oxygen-dependent oxidation. *Mol Plant*, 15: 438–453
- Doherty CJ, Van Buskirk HA, Myers SJ, et al (2009). Roles for *Arabidopsis* CAMTA transcription factors in cold-regulated gene expression and freezing tolerance. *Plant Cell*, 21: 972–984
- Dong X, Yan Y, Jiang B, et al (2020). The cold response regulator CBF1 promotes *Arabidopsis* hypocotyl growth at ambient temperatures. *EMBO J*, 39: e103630
- Dorone Y, Boeynaems S, Flores E, et al (2021). A prion-like protein regulator of seed germination undergoes hydration-dependent phase separation. *Cell*, 184: 4284–4298.e27
- Eagles CF, Wareing PF (1963). Dormancy regulators in woody plants: experimental induction of dormancy in *Betula pubescens*. *Nature*, 199: 874–875
- Endler A, Kesten C, Schneider R, et al (2015). A mechanism for sustained cellulose synthesis during salt stress. *Cell*, 162: 1353–1364
- Estavillo GM, Crisp PA, Pornsiriwong W, et al (2011). Evidence for a SAL1-PAP chloroplast retrograde pathway that functions in drought and high light signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 23: 3992–4012

- Evrard A, Kumar M, Lecourieux D, et al (2013). Regulation of the heat stress response in *Arabidopsis* by MPK6-targeted phosphorylation of the heat stress factor HsfA2. *PeerJ*, 1: e59
- Fang X, Zhao G, Zhang S, et al (2019). Chloroplast-to-nucleus signaling regulates microRNA biogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 48: 371–382
- Filipovic MR, Zivanovic J, Alvarez B, et al (2018). Chemical biology of H₂S signaling through persulfidation. *Chem Rev*, 118: 1253–1337
- Finka A, Cuendet AF, Maathuis FJ, et al (2012). Plasma membrane cyclic nucleotide gated calcium channels control land plant thermal sensing and acquired thermotolerance. *Plant Cell*, 24: 3333–3348
- Fiol DF, Kultz D (2007). Osmotic stress sensing and signaling in fishes. *FEBS J*, 274: 5790–5798
- Franck CM, Westermann J, Burssner S, et al (2018). The protein phosphatases ATUNIS1 and ATUNIS2 regulate cell wall integrity in tip-growing cells. *Plant Cell*, 30: 1906–1923
- Friedrich T, Oberkofler V, Trindade I, et al (2021). Heteromeric HSFA2/HSFA3 complexes drive transcriptional memory after heat stress in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 12: 3426
- Fu H, Yu X, Jiang Y, et al (2023a). SALT OVERLY SENSITIVE 1 is inhibited by clade D protein phosphatase 2C D6 and D7 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 35: 279–297
- Fu ZW, Feng YR, Gao X, et al (2023b). Salt stress-induced chloroplastic hydrogen peroxide stimulates pdTPI sulfenylation and methylglyoxal accumulation. *Plant Cell*, 35: 1593–1616
- Fuglsang AT, Guo Y, Cuin TA, et al (2007). *Arabidopsis* protein kinase PKS5 inhibits the plasma membrane H⁺-ATPase by preventing interaction with 14-3-3 protein. *Plant Cell*, 19: 1617–1634
- Fujii H, Verslues PE, Zhu JK (2011). *Arabidopsis* decuple mutant reveals the importance of SnRK2 kinases in osmotic stress responses *in vivo*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 1717–1722
- Fujii Y, Tanaka H, Konno N, et al (2017). Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 9206–9211
- Furihata T, Maruyama K, Fujita Y, et al (2006). Absciscic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 1988–1993
- Gao F, Han X, Wu J, et al (2012). A heat-activated calcium-permeable channel—*Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated ion channel 6—is involved in heat shock responses. *Plant J*, 70: 1056–1069
- Geiger D, Scherzer S, Mumm P, et al (2009). Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by drought-stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 21425–21430
- Gigli-Bisceglia N, Van Zelm E, Huo W, et al (2022). *Arabidopsis* root responses to salinity depend on pectin modification and cell wall sensing. *Development*, 149: dev200363
- Gong M, van der Luit AH, Knight MR, et al (1998). Heat-shock-induced changes in intracellular Ca²⁺ level in tobacco seedlings in relation to thermotolerance. *Plant Physiol*, 116: 429–437
- Grison MS, Kirk P, Brault ML, et al (2019). Plasma membrane-associated receptor-like kinases relocate to plasmodesmata in response to osmotic stress. *Plant Physiol*, 181: 142–160
- Guo XY, Zhang DJ, Wang ZL, et al (2022). Cold-induced calreticulin OsCRT3 conformational changes promote OsCIPK7 binding and temperature sensing in rice. *EMBO J*, 42: e110518
- Hahn A, Buback D, Schleiff E, et al (2011). Crosstalk between Hsp90 and Hsp70 chaperones and heat stress transcription factors in tomato. *Plant Cell*, 23: 741–755
- He NY, Chen LS, Sun AZ, et al (2022). A nitric oxide burst at the shoot apex triggers a heat-responsive pathway in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 8 (4): 434–450
- Huang JJ, Willems P, Wei B, et al (2019). Mining for protein S-sulfenylation in *Arabidopsis* uncovers redox-sensitive sites. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 21256–21261
- Jaglo-Ottosen KR, Gilmour SJ, Zarka DG, et al (1998). *Arabidopsis* CBF1 overexpression induces COR genes and enhances freezing tolerance. *Science*, 280: 104–106
- Jaillais Y, Ott T (2020). The nanoscale organization of the plasma membrane and its importance in signaling: a proteolipid perspective. *Plant Physiol*, 182: 1682–1696
- Jalihal AP, Pitchaiya S, Xiao L, et al (2020). Multivalent proteins rapidly and reversibly phase-separate upon osmotic cell volume change. *Mol Cell*, 79: 978–990
- Jiang BC, Shi YT, Peng Y, et al (2020a). Cold-induced CBF-PIF3 interaction enhances freezing tolerance by stabilizing the phyB thermosensor in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 13: 894–906
- Jiang BC, Shi YT, Zhang XY, et al (2017). PIF3 is a negative regulator of the CBF pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: E6695–E6702
- Jiang J, Rodriguez-Furlan C, Wang JZ, et al (2018). Interplay of the two ancient metabolites auxin and MEcPP regulates adaptive growth. *Nat Commun*, 9: 2262
- Jiang J, Xiao Y, Chen H, et al (2020b). Retrograde induction of phyB orchestrates ethylene-auxin hierarchy to regulate growth. *Plant Physiol*, 183: 1268–1280
- Jiang Z, Zhou X, Tao M, et al (2019). Plant cell-surface GIPC sphingolipids sense salt to trigger Ca²⁺ influx. *Nature*, 572: 341–346
- Jojoa-Cruz S, Saotome K, Murthy SE, et al (2018). Cryo-EM structure of the mechanically activated ion channel OSCA1.2. *Elife*, 7: e41845
- Jung JH, Domijan M, Klose C, et al (2016). Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science*, 354: 886–889
- Kan Y, Mu XR, Zhang H, et al (2022). TT2 controls rice thermotolerance through SCT1-dependent alteration of wax biosynthesis. *Nat Plants*, 8: 53–67
- Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, et al (2017). Different cold-signaling pathways function in the responses to rap-

- id and gradual decreases in temperature. *Plant Cell*, 29: 760–774
- Kim IK, Park SM, Cho HJ, et al (2013). 14-3-3 sigma attenuates RhoGDI2-induced cisplatin resistance through activation of Erk and p38 in gastric cancer cells. *Oncotarget*, 4: 2045–2056
- Kneeshaw S, Gelineau S, Tada Y, et al (2014). Selective protein denitrosylation activity of thioredoxin-h5 modulates plant immunity. *Mol Cell*, 56: 153–162
- Knight H, Trewavas AJ, Knight MR (1996). Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation. *Plant Cell*, 8: 489–503
- Kobayashi Y, Yamamoto S, Minami H, et al (2004). Differential activation of the rice sucrose nonfermenting1-related protein kinase2 family by hyperosmotic stress and abscisic acid. *Plant Cell*, 16: 1163–1177
- Königshofer H, Tromballa HW, Loppert HG (2008). Early events in signalling high-temperature stress in tobacco BY2 cells involve alterations in membrane fluidity and enhanced hydrogen peroxide production. *Plant Cell Environ*, 31: 1771–1780
- Kovacs I, Holzmeister C, Wirtz M, et al (2016). ROS-mediated inhibition of S-nitrosoglutathione reductase contributes to the activation of anti-oxidative mechanisms. *Front Plant Sci*, 7: 1669
- Kovtun Y, Chiu WL, Tena G, et al (2000). Functional analysis of oxidative stress-activated mitogen-activated protein kinase cascade in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 2940–2945
- Lamers J, Van Der Meer T, Testerink C (2020). How plants sense and respond to stressful environments. *Plant Physiol*, 182: 1624–1635
- Lamke J, Brzezinka K, Altmann S, et al (2016a). A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory. *EMBO J*, 35: 162–175
- Lamke J, Brzezinka K, Baurle I (2016b). HSFA2 orchestrates transcriptional dynamics after heat stress in *Arabidopsis thaliana*. *Transcription*, 7: 111–114
- Larkindale J, Hall JD, Knight MR, et al (2005). Heat stress phenotypes of *Arabidopsis* mutants implicate multiple signaling pathways in the acquisition of thermotolerance. *Plant Physiol*, 138: 882–897
- Lee ES, Park JH, Wi SD, et al (2021). Redox-dependent structural switch and CBF activation confer freezing tolerance in plants. *Nat Plants*, 7: 914–922
- Legris M, Klose C, Burgie ES, et al (2016). Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis*. *Science*, 354: 897–900
- Lenzoni G, Knight MR (2019). Increases in absolute temperature stimulate free calcium concentration elevations in the chloroplast. *Plant Cell Physiol*, 60: 538–548
- Lemtiri-Chlieh F, MacRobbie EA, Webb AA, et al (2003). Inositol hexakisphosphate mobilizes an endomembrane store of calcium in guard cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 10091–10095
- Li B, Gao K, Ren H, et al (2018). Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. *J Integr Plant Biol*, 60: 757–779
- Li B, Gao Z, Liu X, et al (2019). Transcriptional profiling reveals a time-of-day-specific role of REVEILLE 4/8 in regulating the first wave of heat shock-induced gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 31: 2353–2369
- Li B, Zeng Y, Cao W, et al (2021a). A distinct giant coat protein complex II vesicle population in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Plants*, 7: 1335–1346
- Li H, Ding Y, Shi Y, et al (2017). MPK3- and MPK6-mediated ICE1 phosphorylation negatively regulates ICE1 stability and freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 43: 630–642
- Li J, Assmann SM (1996). An abscisic acid-activated and calcium-independent protein kinase from guard cells of fava bean. *Plant Cell*, 8: 2359–2368
- Li J, Wang XQ, Watson MB, et al (2000). Regulation of abscisic acid-induced stomatal closure and anion channels by guard cell AAPK kinase. *Science*, 287: 300–303
- Li J, Yuan J, Li Y, et al (2022). The CDC48 complex mediates ubiquitin-dependent degradation of intra-chloroplast proteins in plants. *Cell Rep*, 39: 110664
- Li J, Zhou H, Zhang Y, et al (2020a). The GSK3-like Kinase BIN2 is a molecular switch between the salt stress response and growth recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Dev Cell*, 55: 367–380
- Li JG, Fan M, Hua W, et al (2020b). Brassinosteroid and hydrogen peroxide interdependently induce stomatal opening by promoting guard cell starch degradation. *Plant Cell*, 32: 984–999
- Li KL, Tang RJ, Wang C, et al (2023). Potassium nutrient status drives posttranslational regulation of a low-K response network in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 14: 360
- Li M, Kim C (2022). Chloroplast ROS and stress signaling. *Plant Commun*, 3: 100264
- Li YP, Shi YT, Li MZ, et al (2021b). The CRY2-COP1-HY5-BBX7/8 module regulates blue light-dependent cold acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 33: 3555–3573
- Lin Z, Li Y, Wang Y, et al (2021). Initiation and amplification of SnRK2 activation in abscisic acid signaling. *Nat Commun*, 12: 2456
- Lin Z, Li Y, Zhang Z, et al (2020). A RAF-SnRK2 kinase cascade mediates early osmotic stress signaling in higher plants. *Nat Commun*, 11: 613
- Ling QH, Broad W, Trosch R, et al (2019). Ubiquitin-dependent chloroplast-associated protein degradation in plants. *Science*, 363: eaav4467
- Liu C, Yu H, Rao X, et al (2021a). Abscisic acid regulates secondary cell-wall formation and lignin deposition in *Arabidopsis thaliana* through phosphorylation of NST1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118: e2010911118
- Liu J, Feng L, Gu X, et al (2019). An H3K27me3 demethylase-HSFA2 regulatory loop orchestrates transgenerational thermomemory in *Arabidopsis*. *Cell Res*, 29 (5): 379–390
- Liu JX, Howell SH (2010). Endoplasmic reticulum protein quality control and its relationship to environmental stress responses in plants. *Plant Cell*, 22: 2930–2942
- Liu L, Li J (2019). Communications between the endoplasmic

- reticulum and other organelles during abiotic stress response in plants. *Front Plant Sci*, 10: 749
- Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al (1998). Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP/AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 1391–1406
- Liu QB, Ding YL, Shi YT, et al (2021b). The calcium transporter ANNEXIN1 mediates cold-induced calcium signaling and freezing tolerance in plants. *EMBO J*, 40: e104559
- Liu WC, Song RF, Qiu YM, et al (2022a). Sulfenylation of ENOLASE2 facilitates H₂O₂-conferred freezing tolerance in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 57: 1883–1898
- Liu WC, Song RF, Zheng SQ, et al (2022b). Coordination of plant growth and abiotic stress responses by tryptophan synthase beta subunit 1 through modulation of tryptophan and ABA homeostasis in *Arabidopsis*. *Mol Plant*, 15: 973–990
- Liu Y, Lv Y, Wei A, et al (2022c). Unfolded protein response in balancing plant growth and stress tolerance. *Front Plant Sci*, 13: 1019414
- Liu Z, Jia Y, Ding Y, et al (2017). Plasma membrane CRPK1-mediated phosphorylation of 14-3-3 proteins induces their nuclear import to fine-tune CBF signaling during cold response. *Mol Cell*, 66: 117–128
- Llamas E, Pulido P (2022). A proteostasis network safeguards the chloroplast proteome. *Essays Biochem*, 66: 219–228
- Lozano-Juste J, Infantes L, Garcia-Maquilon I, et al (2023). Structure-guided engineering of a receptor-agonist pair for inducible activation of the ABA adaptive response to drought. *Sci Adv*, 9: eade9948
- Lv J, Liu J, Ming Y, et al (2021). Reciprocal regulation between the negative regulator PP2CG1 phosphatase and the positive regulator OST1 kinase confers cold response in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 63: 1568–1587
- Ma L, Ye J, Yang Y, et al (2019). The SOS2-SCaBP8 complex generates and fine-tunes an AtANN4-dependent calcium signature under salt stress. *Dev Cell*, 48: 697–709
- Ma Y, Dai X, Xu Y, et al (2015). *COLD1* confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 160: 1209–1221
- Ma Y, Szostkiewicz I, Korte A, et al (2009). Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science*, 324: 1064–1068
- Maity K, Heumann JM, Mcgrath AP, et al (2019). Cryo-EM structure of OSCA1.2 from *Oryza sativa* elucidates the mechanical basis of potential membrane hyperosmolality gating. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 14309–14318
- Maricchiolo E, Panfili E, Pompa A, et al (2022). Unconventional pathways of protein secretion: mammals vs. plants. *Front Cell Dev Biol*, 10: 895853
- Maxwell DP, Wang Y, McIntosh L (1999). The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 8271–8276
- Mckemy DD, Neuhausser WM, Julius D (2002). Identification of a cold receptor reveals a general role for TRP channels in thermosensation. *Nature*, 416: 52–58
- Miao C, Xiao L, Hua K, et al (2018). Mutations in a subfamily of abscisic acid receptor genes promote rice growth and productivity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 6058–6063
- Miao R, Yuan W, Wang Y, et al (2021). Low ABA concentration promotes root growth and hydrotropism through relief of ABA INSENSITIVE 1-mediated inhibition of plasma membrane H⁺-ATPase 2. *Sci Adv*, 7: eabd4113
- Miao Y, Lv D, Wang P, et al (2006). An *Arabidopsis* glutathione peroxidase functions as both a redox transducer and a scavenger in abscisic acid and drought stress responses. *Plant Cell*, 18: 2749–2766
- Miller G, Schlauch K, Tam R, et al (2009). The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli. *Sci Signal*, 2: ra45
- Mishkind M, Vermeer JE, Darwish E, et al (2009). Heat stress activates phospholipase D and triggers PIP accumulation at the plasma membrane and nucleus. *Plant J*, 60: 10–21
- Mittler R, Zandalinas SI, Fichman Y, et al (2022). Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 23: 663–679
- Munnik T (2014). PI-PLC: phosphoinositide-phospholipase C in plant signaling. In: Wang X (ed). *Phospholipases in Plant Signaling*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, 27–54
- Murthy SE, Dubin AE, Whitwam T, et al (2018). OSCA/TMEM63 are an evolutionarily conserved family of mechanically activated ion channels. *Elife*, 7: e41844
- Nagashima Y, Iwata Y, Mishiba K, et al (2016). *Arabidopsis* tRNA ligase completes the cytoplasmic splicing of bZIP60 mRNA in the unfolded protein response. *Biochem Biophys Res Commun*, 470: 941–946
- Nagashima Y, Mishiba K, Suzuki E, et al (2011). *Arabidopsis* IRE1 catalyses unconventional splicing of bZIP60 mRNA to produce the active transcription factor. *Sci Rep*, 1: 29
- Nongpiur RC, Singla-Pareek SL, Pareek A (2020). The quest for osmosensors in plants. *J Exp Bot*, 71: 595–607
- Ohama N, Kusakabe K, Mizoi J, et al (2016). The transcriptional cascade in the heat stress response of *Arabidopsis* is strictly regulated at the level of transcription factor expression. *Plant Cell*, 28: 181–201
- Ohama N, Sato H, Shinozaki K, et al (2017). Transcriptional regulatory network of plant heat stress response. *Trends Plant Sci*, 22: 53–65
- Ohkuma K, Lyon JL, Addicott FT, et al (1963). Abscisin II, an abscission-accelerating substance from young cotton fruit. *Science*, 142: 1592–1593
- Ououliu X, Wang J, Sun L (2018). Structure of the hyperosmolality-gated calcium-permeable channel OSCA1.2. *Nat Commun*, 9: 5060
- Papanatsiou M, Petersen J, Henderson L, et al (2019). Optogenetic manipulation of stomatal kinetics improves carbon assimilation, water use, and growth. *Science*, 363: 1456–1459
- Park SY, Fung P, Nishimura N, et al (2009). Absciscic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science*, 324: 1068–1071
- Pei D, Hua DP, Deng JP, et al (2022). Phosphorylation of the plasma membrane H⁺-ATPase AHA2 by BAK1 is re-

- quired for ABA-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 34: 2708–2729
- Peier AM, Moqrich A, Hergarden AC, et al (2002). A TRP channel that senses cold stimuli and menthol. *Cell*, 108: 705–715
- Perez-Salamo I, Papdi C, Rigo G, et al (2014). The heat shock factor A4A confers salt tolerance and is regulated by oxidative stress and the mitogen-activated protein kinases MPK3 and MPK6. *Plant Physiol*, 165: 319–334
- Pornsiriwong W, Estavillo GM, Chan KX, et al (2017). A chloroplast retrograde signal, 3'-phosphoadenosine 5'-phosphate, acts as a secondary messenger in abscisic acid signaling in stomatal closure and germination. *Elife*, 6: 23361
- Qi H, Xia FN, Xiao S (2021). Autophagy in plants: physiological roles and post-translational regulation. *J Integr Plant Biol*, 63: 161–179
- Quan R, Lin H, Mendoza I, et al (2007). SCABP8/CBL10, a putative calcium sensor, interacts with the protein kinase SOS2 to protect *Arabidopsis* shoots from salt stress. *Plant Cell*, 19: 1415–1431
- Quint M, Delker C, Franklin KA, et al (2016). Molecular and genetic control of plant thermomorphogenesis. *Nat Plants*, 2: 15190
- Rennie EA, Ebert B, Miles GP, et al (2014). Identification of a sphingolipid alpha-glucuronosyltransferase that is essential for pollen function in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26: 3314–3325
- Reyes-Impellizzeri S, Moreno AA (2021). The endoplasmic reticulum role in the plant response to abiotic stress. *Front Plant Sci*, 12: 755447
- Richter AS, Nagele T, Grimm B, et al (2023). Retrograde signaling in plants: a critical review focusing on the GUN pathway and beyond. *Plant Commun*, 4: 100511
- Saidi Y, Finka A, Muriset M, et al (2009). The heat shock response in moss plants is regulated by specific calcium-permeable channels in the plasma membrane. *Plant Cell*, 21: 2829–2843
- Sangwan V, Orvar BL, Beverly J, et al (2002). Opposite changes in membrane fluidity mimic cold and heat stress activation of distinct plant MAP kinase pathways. *Plant J*, 31: 629–638
- Saruhashi M, Kumar Ghosh T, Arai K, et al (2015). Plant Raf-like kinase integrates abscisic acid and hyperosmotic stress signaling upstream of SNF1-related protein kinase2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: E6388–E6396
- Sedaghatmehr M, Mueller-Roeber B, Balazadeh S (2016). The plastid metalloprotease FtsH6 and small heat shock protein HSP21 jointly regulate thermomemory in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 7: 12439
- Sedaghatmehr M, Stuwe B, Mueller-Roeber B, et al (2022). Heat shock factor HSFA2 fine-tunes resetting of thermomemory via plastidic metalloprotease FtsH6. *J Exp Bot*, 73: 6394–6404
- Sedaghatmehr M, Thirumalaikumar VP, Kamranfar I, et al (2019). A regulatory role of autophagy for resetting the memory of heat stress in plants. *Plant Cell Environ*, 42: 1054–1064
- Sevilla F, Camejo D, Ortiz-Espín A, et al (2015). The thioredoxin/peroxiredoxin/sulfiredoxin system: current overview on its redox function in plants and regulation by reactive oxygen and nitrogen species. *J Exp Bot*, 66: 2945–2955
- Shen H, Zhong X, Zhao F, et al (2015). Overexpression of receptor-like kinase ERECTA improves thermotolerance in rice and tomato. *Nat Biotechnol*, 33: 996–1003
- Shen J, Zhang J, Zhou M, et al (2020). A persulfidation-based modification of cysteine desulfhydrase and NADPH oxidase RBOHD controls guard cell abscisic acid signaling. *Plant Cell*, 32: 1000–1017
- Shi H, Kim Y, Guo Y, et al (2003). The *Arabidopsis* SOS5 locus encodes a putative cell surface adhesion protein and is required for normal cell expansion. *Plant Cell*, 15: 19–32
- Smokvarska M, Francis C, Platre MP, et al (2020). A plasma membrane nanodomain ensures signal specificity during osmotic signaling in plants. *Curr Biol*, 30: 4654–4664
- Soma F, Mogami J, Yoshida T, et al (2017). ABA-unresponsive SnRK2 protein kinases regulate mRNA decay under osmotic stress in plants. *Nat Plants*, 3: 16204
- Soma F, Takahashi F, Suzuki T, et al (2020). Plant Raf-like kinases regulate the mRNA population upstream of ABA-unresponsive SnRK2 kinases under drought stress. *Nat Commun*, 11: 1373
- Stevenson SR, Kamisugi Y, Trinh CH, et al (2016). Genetic analysis of *Physcomitrella patens* identifies ABSCISIC ACID NON-RESPONSIVE, a regulator of ABA responses unique to basal land plants and required for desiccation tolerance. *Plant Cell*, 28: 1310–1327
- Strasser R (2018). Protein quality control in the endoplasmic reticulum of plants. *Annu Rev Plant Biol*, 69: 147–172
- Sun JL, Li JY, Wang MJ, et al (2021). Protein quality control in plant organelles: current progress and future perspectives. *Mol Plant*, 14: 95–114
- Sun X, Xiong H, Jiang C, et al (2022a). Natural variation of DROT1 confers drought adaptation in upland rice. *Nat Commun*, 13: 4265
- Sun Y, Yao Z, Ye Y, et al (2022b). Ubiquitin-based pathway acts inside chloroplasts to regulate photosynthesis. *Sci Adv*, 8: eabq7352
- Takahashi D, Johnson KL, Hao P, et al (2021). Cell wall modification by the xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase XTH19 influences freezing tolerance after cold and sub-zero acclimation. *Plant Cell Environ*, 44: 915–930
- Takahashi F, Suzuki T, Osakabe Y, et al (2018). A small peptide modulates stomatal control via abscisic acid in long-distance signalling. *Nature*, 556: 235–238
- Takahashi Y, Zhang J, Hsu PK, et al (2020). MAP3Kinase-dependent SnRK2-kinase activation is required for abscisic acid signal transduction and rapid osmotic stress response. *Nat Commun*, 11: 12
- Tan T, Cai J, Zhan E, et al (2016). Stability and localization of 14-3-3 proteins are involved in salt tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 92: 391–400
- Tang RJ, Zhao FG, Garcia VJ, et al (2015). Tonoplast CBL-CIPK calcium signaling network regulates magnesium homeostasis in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: 3134–3139

- Thomashow MF (1999). Plant cold acclimation: freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 50: 571–599
- Tian Y, Fan M, Qin Z, et al (2018). Hydrogen peroxide positively regulates brassinosteroid signaling through oxidation of the BRASSINAZOLE-RESISTANT1 transcription factor. *Nat Commun*, 9: 1063
- Tian Y, Zhao N, Wang M, et al (2022). Integrated regulation of periclinal cell division by transcriptional module of BZR1-SHR in *Arabidopsis* roots. *New Phytol*, 233: 795–808
- Toriyama T, Shinozawa A, Yasumura Y, et al (2022). Sensor histidine kinases mediate ABA and osmotic stress signaling in the moss *Physcomitrium patens*. *Curr Biol*, 32: 164–175
- Tunc-Ozdemir M, Tang C, Ishka MR, et al (2013). A cyclic nucleotide-gated channel (CNGC16) in pollen is critical for stress tolerance in pollen reproductive development. *Plant Physiol*, 161: 1010–1020
- Umezawa T, Sugiyama N, Mizoguchi M, et al (2009). Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106: 17588–17593
- Umezawa T, Sugiyama N, Takahashi F, et al (2013). Genetics and phosphoproteomics reveal a protein phosphorylation network in the abscisic acid signaling pathway in *Arabidopsis thaliana*. *Sci Signal*, 6: rs8
- Urao T, Yakubov B, Satoh R, et al (1999). A transmembrane hybrid-type histidine kinase in *Arabidopsis* functions as an osmosensor. *Plant Cell*, 11: 1743–1754
- Vabulas RM, Raychaudhuri S, Hayer-Hartl M, et al (2010). Protein folding in the cytoplasm and the heat shock response. *Cold Spring Harb Perspect Biol*, 2: a004390
- Vaidya AS, Helander JDM, Peterson FC, et al (2019). Dynamic control of plant water use using designed ABA receptor agonists. *Science*, 366: eaaw8848
- Vandavasi VG, Putnam DK, Zhang Q, et al (2016). A structural study of CESA1 catalytic domain of *Arabidopsis* cellulose synthesis complex: evidence for CESA trimers. *Plant Physiol*, 170: 123–135
- Vlad F, Rubio S, Rodrigues A, et al (2009). Protein phosphatases 2C regulate the activation of the Snf1-related kinase OST1 by abscisic acid in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21: 3170–3184
- Volkov RA, Panchuk, II, Mullineaux PM, et al (2006). Heat stress-induced H₂O₂ is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis*. *Plant Mol Biol*, 61: 733–746
- Waadt R, Sella CA, Hsu PK, et al (2022). Plant hormone regulation of abiotic stress responses. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 23: 680–694
- Walley J, Xiao Y, Wang JZ, et al (2015). Plastid-produced interorganelle stress signal MEcPP potentiates induction of the unfolded protein response in endoplasmic reticulum. *Proc Natl Acad Sci USA*, 112: 6212–6217
- Wang BY, Zhang HH, Huai JL, et al (2022). Condensation of SEUSS promotes hyperosmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Nat Chem Biol*, 18: 1361–1369
- Wang JC, Ren YL, Liu X, et al (2021). Transcriptional activation and phosphorylation of OsCNGC9 confer enhanced chilling tolerance in rice. *Mol Plant*, 14: 315–329
- Wang L, Guo Y, Jia L, et al (2014). Hydrogen peroxide acts upstream of nitric oxide in the heat shock pathway in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol*, 164: 2184–2196
- Wang P, Duckney P, Gao E, et al (2023). Keep in contact: multiple roles of endoplasmic reticulum-membrane contact sites and the organelle interaction network in plants. *New Phytol*, 238: 482–499
- Wang P, Hsu CC, Du Y, et al (2020a). Mapping proteome-wide targets of protein kinases in plant stress responses. *Proc Natl Acad Sci USA*, 117: 3270–3280
- Wang P, Xue L, Batelli G, et al (2013). Quantitative phosphoproteomics identifies SnRK2 protein kinase substrates and reveals the effectors of abscisic acid action. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 11205–11210
- Wang P, Zhao Y, Li Z, et al (2018). Reciprocal regulation of the TOR kinase and ABA receptor balances plant growth and stress response. *Mol Cell*, 69: 100–112
- Wang X, Ding YL, Li ZY, et al (2019). PUB25 and PUB26 promote plant freezing tolerance by degrading the cold signaling negative regulator MYB15. *Dev Cell*, 51: 222–235
- Wang X, Ma X, Wang H, et al (2015). Proteomic study of microsomal proteins reveals a key role for *Arabidopsis* annexin 1 in mediating heat stress-induced increase in intracellular calcium levels. *Mol Cell Proteomics*, 14: 686–694
- Wang Y, Selinski J, Mao C, et al (2020b). Linking mitochondrial and chloroplast retrograde signalling in plants. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 375: 20190410
- Wei B, Willems P, Huang JJ, et al (2020). Identification of sulfenylated cysteines in *Arabidopsis thaliana* proteins using a disulfide-linked peptide reporter. *Front Plant Sci*, 11: 777
- Wei S, Li X, Lu Z, et al (2022). A transcriptional regulator that boosts grain yields and shortens the growth duration of rice. *Science*, 377: eabi8455
- Woodson JD, Perez-Ruiz JM, Chory J (2011). Heme synthesis by plastid ferrochelatase I regulates nuclear gene expression in plants. *Curr Biol*, 21: 897–903
- Wu F, Chi Y, Jiang Z, et al (2020). Hydrogen peroxide sensor HPCA1 is an LRR receptor kinase in *Arabidopsis*. *Nature*, 578: 577–581
- Xiao Y, Savchenko T, Baidoo EE, et al (2012). Retrograde signaling by the plastidial metabolite MEcPP regulates expression of nuclear stress-response genes. *Cell*, 149: 1525–1535
- Xing J, Pan J, Yi H, et al (2022). The plastid-encoded protein Orf2971 is required for protein translocation and chloroplast quality control. *Plant Cell*, 34: 3383–3399
- Yang H, Zhao Y, Chen N, et al (2021a). A new adenylyl cyclase, putative disease-resistance RPP13-like protein 3, participates in abscisic acid-mediated resistance to heat stress in maize. *J Exp Bot*, 72: 283–301
- Yang X, Gavya SL, Zhou ZM, et al (2022). Abscisic acid regulates stomatal production by imprinting a SnRK2 kinase-mediated phosphocode on the master regulator SPEECHLESS. *Sci Adv*, 8: eadd2063
- Yang Y, Guo Y (2018). Unraveling salt stress signaling in

- plants. *J Integr Plant Biol*, 60: 796–804
- Yang Y, Han X, Ma L, et al (2021b). Dynamic changes of phosphatidylinositol and phosphatidylinositol 4-phosphate levels modulate H^+ -ATPase and Na^+/H^+ antiporter activities to maintain ion homeostasis in *Arabidopsis* under salt stress. *Mol Plant*, 14: 2000–2014
- Yang Y, Qin Y, Xie C, et al (2010). The *Arabidopsis* chaperone J3 regulates the plasma membrane H^+ -ATPase through interaction with the PKS5 kinase. *Plant Cell*, 22: 1313–1332
- Yang Y, Wu Y, Ma L, et al (2019a). The Ca^{2+} sensor SCABP3/CBL7 modulates plasma membrane H^+ -ATPase activity and promotes Alkali tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 31: 1367–1384
- Yang Z, Qin F (2023). The battle of crops against drought: Genetic dissection and improvement. *J Integr Plant Biol*, 65: 496–525
- Yang Z, Wang C, Xue Y, et al (2019b). Calcium-activated 14-3-3 proteins as a molecular switch in salt stress tolerance. *Nat Commun*, 10: 1199
- Ye K, Li H, Ding Y, et al (2019). BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 31: 2682–2696
- Yu B, Zheng W, Xing L, et al (2022a). Root twisting drives halotropism via stress-induced microtubule reorientation. *Dev Cell*, 57: 2412–2425
- Yu CY, Cho Y, Sharma O, et al (2022b). What's unique? The unfolded protein response in plants. *J Exp Bot*, 73: 1268–1276
- Yu J, Han J, Kim YJ, et al (2017). Two rice receptor-like kinases maintain male fertility under changing temperatures. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 12327–12332
- Yu Q, Liu S, Yu L, et al (2021). RNA demethylation increases the yield and biomass of rice and potato plants in field trials. *Nat Biotechnol*, 39: 1581–1588
- Yuan F, Yang H, Xue Y, et al (2014). OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*. *Nature*, 514: 367–371
- Yuan HM, Liu WC, Lu YT (2017). CATALASE2 coordinates SA-mediated repression of both auxin accumulation and JA biosynthesis in plant defenses. *Cell Host Microbe*, 21: 143–155
- Yun B, Feechan A, Yin M, et al (2011). S-nitrosylation of NADPH oxidase regulates cell death in plant immunity. *Nature*, 478: 264–268
- Zhang CY, Zhang ZY, Li JH, et al (2017). OsMAPK3 phosphorylates OsBHLH002/OsICE1 and inhibits its ubiquitination to activate OsTPP1 and enhances rice chilling tolerance. *Dev Cell*, 43: 731–743.e735
- Zhang DJ, Guo XY, Xu YY, et al (2019). OsCIPK7 point-mutation leads to conformation and kinase-activity change for sensing cold response. *J Integr Plant Biol*, 61: 1194–1200
- Zhang H, Peng F, He C, et al (2023a). Large-scale identification of potential phase-separation proteins from plants using a cell-free system. *Mol Plant*, 16: 310–313
- Zhang H, Yu F, Xie P, et al (2023b). A Gy protein regulates alkaline sensitivity in crops. *Science*, 379: eade8416
- Zhang H, Zhao Y, Zhu JK (2020a). Thriving under stress: how plants balance growth and the stress response. *Dev Cell*, 55: 529–543
- Zhang H, Zhou J-F, Kan Y, et al (2022a). A genetic module at one locus in rice protects chloroplasts to enhance thermotolerance. *Science*, 376: 1293–1300
- Zhang HM, Zhu JH, Gong ZZ, et al (2022b). Abiotic stress responses in plants. *Nat Rev Genet*, 23: 104–119
- Zhang M, Cao Y, Wang Z, et al (2018). A retrotransposon in an HKT1 family sodium transporter causes variation of leaf Na^+ exclusion and salt tolerance in maize. *New Phytol*, 217: 1161–1176
- Zhang SS, Sun L, Dong X, et al (2016). Cellulose synthesis genes CESA6 and CSI1 are important for salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *J Integr Plant Biol*, 58: 623–626
- Zhang T, Ma M, Chen T, et al (2020b). Glutathione-dependent denitrosation of GSNOR1 promotes oxidative signalling downstream of H_2O_2 . *Plant Cell Environ*, 43: 1175–1191
- Zhao C, Liu B, Piao S, et al (2017). Temperature increase reduces global yields of major crops in four independent estimates. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 9326–9331
- Zhao C, Zayed O, Yu Z, et al (2018a). Leucine-rich repeat extensin proteins regulate plant salt tolerance in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 13123–13128
- Zhao C, Zayed O, Zeng F, et al (2019a). Arabinose biosynthesis is critical for salt stress tolerance in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 224: 274–290
- Zhao X, Huang J, Chory J (2019b). GUN1 interacts with MORF2 to regulate plastid RNA editing during retrograde signaling. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 10162–10167
- Zhao Y, Chan Z, Gao J, et al (2016). ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 1949–1954
- Zhao Y, Zhang Z, Gao J, et al (2018b). *Arabidopsis* duodecuple mutant of PYL ABA receptors reveals PYL repression of ABA-independent SnRK2 activity. *Cell Rep*, 23: 3340–3351
- Zheng SZ, Liu YL, Li B, et al (2012). Phosphoinositide-specific phospholipase C9 is involved in the thermotolerance of *Arabidopsis*. *Plant J*, 69: 689–700
- Zhou H, Huang JJ, Willems P, et al (2023). Cysteine thiol-based post-translational modification: what do we know about transcription factors? *Trends Plant Sci*, 28: 415–428
- Zhou H, Lin H, Chen S, et al (2014). Inhibition of the *Arabidopsis* salt overly sensitive pathway by 14-3-3 proteins. *Plant Cell*, 26: 1166–1182
- Zhou H, Zhang F, Zhai F, et al (2022). Rice GLUTATHIONE PEROXIDASE1-mediated oxidation of bZIP68 positively regulates ABA-independent osmotic stress signaling. *Mol Plant*, 15: 651–670
- Zhu J, Lee BH, Dellinger M, et al (2010). A cellulose synthase-like protein is required for osmotic stress tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J*, 63: 128–140
- Zhu JK (2016). Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell*, 167: 313–324
- Zhu S, Gu J, Yao J, et al (2022). Liquid-liquid phase separation of RBGD2/4 is required for heat stress resistance in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 57: 583–597 e586