



综述 Reviews

光信号调控植物响应非生物胁迫的研究进展

王美娇, 彭晶, 齐立娟, 李继刚*

中国农业大学生物学院植物生理学与生物化学国家重点实验室, 北京100193

*通信作者(jigangli@cau.edu.cn)

摘要: 光是植物重要的能量来源和环境信号, 对植物生长发育的多个过程都起着重要的调节作用。植物由于固着生长的特性, 必须时刻感知及监测周围环境变化, 以调整自身生长发育模式, 才能在自然界得以生存。近年的研究表明, 植物会根据环境的光信号调整其对非生物逆境胁迫信号的响应, 同时植物也要面对诸如强光、紫外线及遮荫等光胁迫信号。本文综述了近年来光信号调控植物响应非生物逆境胁迫(包括高低温、干旱、盐等)的研究进展, 并提出了未来研究的重要科学问题。深入揭示植物对光与非生物逆境胁迫信号的协同响应机制, 有助于进一步理解植物环境适应性的调控机制, 为提高作物的光能利用效率及抗逆性提供理论指导。

关键词: 光信号转导; 非生物逆境胁迫; 交互作用; 调控

Research advances on light control of plant responses to abiotic stresses

WANG Meijiao, PENG Jing, QI Lijuan, LI Jigang*

State Key Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

*Corresponding author (jigangli@cau.edu.cn)

Abstract: Light not only provides the energy source for photosynthesis, but also serves as an important environmental signal regulating many processes of plant growth and development. Due to the sessile nature, plants must constantly sense and monitor the changes in the surrounding environment, coordinately adjusting their growth and development to obtain a better chance of survival. Plants must deal with light stresses such as strong light, ultraviolet light and shade, and notably, accumulating evidence shows that plants adjust their responses to environmental stresses according to their light conditions. In this review, we summarize recent research progress on how plants respond to light stresses and how light regulates plant responses to abiotic stresses (including high or low temperatures, drought, and salinity). We also discuss the questions that are crucial for a further understanding of the crosstalk between light and abiotic stress response pathways in plants for future research. Undoubtedly, further investigation and ultimate elucidation of these questions and others will not only shed more light on how plants respond coordinately to their environmental signals, but also facilitate the molecular design and breeding of the crop varieties with improved solar energy utilization efficiency and enhanced stress tolerance.

Key words: light signal transduction; abiotic stress; interaction; regulation

收稿 2022-04-22 修定 2022-09-20

资助 国家自然科学基金青年科学基金(32200245)和中国博士后科学基金(2021M693432)。

光不仅是植物光合作用的能量来源, 还作为重要的环境信号, 调节植物生长和发育的多个过程。植物幼苗破土而出感知到光信号后, 迅速从暗形态建成转变为光形态建成, 实现出土后的光合自养生长。在这个过程中, 植物通过不同的光受体感知环境中不同波长的光, 通过光信号转导途径实现对生长发育的精准调控。

植物由于其固着生长的特性, 必须要时刻感知及监测周围环境的变化, 并且根据环境的变化调整自身的生长发育模式。非生物逆境胁迫严重制约植物生长发育, 导致作物减产甚至死亡。当面临多种逆境胁迫(如温度胁迫、盐胁迫、干旱胁迫、光胁迫等)时, 植物进化出更加精密复杂的机制调节自身发育以抵御外界恶劣环境。

近些年的研究发现, 季节更替及日夜更迭导致光信号与非生物逆境信号交互作用, 共同调节植物的生长发育。当植物面临非生物逆境胁迫时, 了解植物如何根据光信号调节植物对非生物逆境胁迫响应将有助于提高作物的光能利用率及抗逆性, 进而增强其对环境的适应能力。为了更全面地了解植物如何协同响应光信号与非生物逆境胁迫信号, 以及更深入地开展植物应对逆境胁迫的研究, 从而培育光能利用率高且抗逆性强的作物, 本文将对近年来光信号调控植物对逆境胁迫响应机制的研究, 特别是在转录水平上的调控研究进展进行概述, 并对该领域发展提出展望。

1 光信号转导途径

植物利用光受体感知周围的光环境, 包括光质、光强、光线方向和光周期。光敏色素(phytochromes, *phys*)是植物感知红光(R: 600~700 nm)和远红光(FR: 700~750 nm)的光受体。*phys*参与植物整个生命周期, 包括种子萌发、幼苗去黄化、昼夜节律和开花等过程(Cheng等2021; Franklin和Quail 2010; Legris等2019; Li等2011), 对于植物生长发育至关重要。拟南芥有5种光敏色素(*phyA*~*phyE*), 其中*phyA*属于I型(光不稳定型)光敏色素, *phyB*~*E*属于II型(光稳定型)光敏色素(Cheng等2021; Legris等2019; Li等2011)。光敏色素具有Pfr (活性)和Pr (非活性)2种可以转换的构象, 且均具有红光-远红光可逆性。

隐花色素(cryptochromes, CRYs)和向光素(phototropins, *phot*s)可以感知光谱中320~500 nm的区域, 即包括蓝光(B)和紫外光A (UV-A)。拟南芥中主要包括2个感受蓝光的受体隐花色素(CRY1和CRY2), CRY1主要负责介导蓝光诱导的光形态建成, 而CRY2主要参与光周期调控的开花时间和蓝光调控的生物钟节律(Ahmad和Cashmore 1993; Guo等1998; Wang和Lin 2020; Millar 2016)。CRYs在黑暗条件下以不具备生理活性的单体形式存在, 蓝光照射后, CRYs被激活形成同源二聚体或寡聚体, 增强了其与靶蛋白的亲性和, 进而调控蓝光信号介导的基因表达及光形态建成(Wang等2017)。此外, 拟南芥中有2个基因编码向光素, 分别为*PHOT1* (*phototropin 1*)和*PHOT2*, 其响应植物一系列发育过程, 包括向光性、叶绿体运动、光诱导的气孔打开和叶片扩张(Briggs等2001; Christie 2007; Christie等1999)。F-box蛋白家族成员ZTL (*zeitlupe*)、FKF (*flavin binding, kelch repeat, F-box protein 1*)和LKP2 (*LOV kelch protein 2*)被发现具有与向光素高度相似的LOV结构域(Christie等1998)。ZTL通过LOV结构域结合黄素单核苷酸(作为发色团)而参与蓝光感知。ZTL/FKF1/LKP2作为蓝光受体通常介导靶蛋白以蓝光依赖的方式经由泛素蛋白酶体途径降解, 进而参与调控植物的生长发育(Nelson等2000; Somers等2000)。UV-B (280~320 nm)的光受体UVR8 (*UV resistance locus 8*)于12年前发现(Rizzini等2011), UVR8被光激活后, 由非活性形式的同源二聚体解聚为生理活性的单体, 启动UV-B光依赖的光形态建成。值得注意的是, 从藻类到被子植物, UVR8介导的UV-B信号通路在功能上均是保守的(Han等2019c; Podolec等2021b; Qi等2022)。

在光照条件下, *phys*和CRYs通过抑制两类光形态建成的关键抑制因子的活性, 即COP1/SPA (*constitutively photomorphogenic 1/suppressor of phyA-105*)复合物和PIFs (*phytochrome interacting factors*)来促进光形态建成(Jiao等2007; Lau和Deng 2010)。COP1是一个进化上高度保守的E3泛素连接酶, 参与植物生长发育的多个过程(包括器官发育、开花、昼夜节律等)。在黑暗条件下COP1与SPA蛋白形成复合物, 通过26S蛋白酶体途径降解光形态建成促进

因子, 如HY5 (elongated hypocotyl 5), 从而抑制光形态建成(Deng等1992; Hoecker等1999; Osterlund等2000; Zhu等2008)。HY5作为bZIP (basic leucine zipper)家族转录因子, 是光形态建成的核心促进因子(Gangappa和Botto 2016; Koornneef等1980; Oyama等1997; Ulm等2004; Xu 2020)。HY5与COP1的相互作用是拟南芥光信号转导途径的关键调控中心。HY5可直接结合靶基因启动子上的ACEs (ACGT-containing elements)或G-box元件(Bursch等2020; Gangappa和Botto 2016; Li等2011), 从而调控下胚轴生长。PIFs属于bHLH (basic helix-loop-helix)家族转录因子, 在黑暗中大量积累, 是光形态建成的关键抑制因子; 在光照条件下, phys与PIFs发生物理相互作用并诱导其快速磷酸化和降解, 从而解除其对光形态建成的抑制作用(Castillon等2007; Khanna等2004; Leivar等2008; Leivar和Quail 2011)。此外, 光能够介导CRYs与PIFs相互作用, 抑制PIFs的转录活性, 从而调节下胚轴的生长(Ma等2016; Pedmale等2016)。因此, 光激活的phys和CRYs抑制了COP1/SPA复合物的招募合成及其活性, 从而促进光形态建成正调控因子如HY5蛋白的积累并启动下游光信号通路, 同时降低PIFs的蛋白丰度或抑制其转录活性, 以迅速改变光响应基因的表达(Cheng等2021; Lau和Deng 2010; Li等2011; Paik和Huq 2019; Qi等2022)。在黑暗中, Pr形式的phys定位于细胞质中, PIF1与COP1/SPA1 E3泛素连接酶复合物相互作用, 并增强其E3泛素连接酶活性以降解HY5。而在光照条件下, SPA1作为丝氨酸/苏氨酸激酶, 可以直接磷酸化PIF1。SPA1对于PIF1的光诱导磷酸化、泛素化和随后的降解是必需的。此外, Pfr形式的phys迁移到细胞核中, phys与PIF1和SPA1相互作用, 增强PIF1的募集和快速磷酸化。COP1/SPA1复合物招募磷酸化形式的PIF1, 使其快速泛素化并通过26S蛋白酶体途径降解, 从而促进光形态建成(Zhu等2015; Paik等2019)。

2 光信号调控植物对低温和高温的响应

2.1 光与温度的关系

光和温度是植物整个生命周期中协调植物生长和生存的2个核心环境因子。太阳不仅为植物提

供了光和能量, 其能量高低所造成的温度差异也会影响植物的生长发育。因此, 自然界中的植物会时刻感受光与温度周期变化来调节自身的生长发育(Casal和Balasubramanian 2019)。此外, 由于周围高大植物的遮挡, 低处的植物不仅接收到光强和光质发生改变(Qi等2022), 而且其周围环境的温度也相应降低。植物接收的光强变弱时, 往往意味着需要同时适应环境温度降低的复杂环境。越来越多的证据表明, 植物进化出了能够同时感知和响应环境光、温信号的机制以更好地适应光与温度的动态变化。

2.2 光信号调控植物对低温的响应

低温是严重影响植物生长发育和作物产量的非生物胁迫之一。冷胁迫影响植物的细胞膜渗透率和活性氧(ROS)积累等一系列生理过程, 很大程度上限制了作物的空间分布和农业生产力。植物已经进化出了冷驯化机制以适应低温环境, 而光则是冷驯化所必需的, 因此低温信号和光信号的交互作用对于增强植物耐冷性至关重要。

低温能够迅速激活植物的冷信号通路, 其中CBFs (C-repeat binding factors)是植物冷信号途径中的关键转录因子。当植物响应低温胁迫时, CBFs激活COR基因表达, 以启动下游冷响应基因的表达, 增强植物对低温胁迫的耐受能力(Ding等2020; Shi等2018)。与拟南芥不同的是, 水稻的低温感受器COLD1 (chilling tolerance divergence 1)与钙离子信号通路交互从而增强水稻的耐冷性(Ma等2015)。bHLH家族转录因子ICE1 (inducer of CBF expression 1)与其E3泛素连接酶HOS1 (high expression of osmotically responsive gene 1)分别作为CBF基因表达的正调控和负调控因子, 从而影响植物的对低温胁迫的耐受能力(Chinnusamy等2003; Dong等2020; Qi等2022)。

2.2.1 光信号组分参与冷信号调控植物生长

光受体在植物冷驯化过程中发挥重要的作用, 例如光敏色素可以诱导冷驯化相关的基因表达, 增强植物的耐冷性(Olsen等1997)。其中phyB作为主要的光受体, 通过C/DRE (C-repeat/dehydration responsive element)顺式作用元件介导光信号对低温诱导基因的表达(Kim等2002), 同时提高植物体内不饱

和脂肪酸的含量从而增强其耐冷性(Arico等2019b)。低R:FR比例处理时,番茄以phyA依赖性方式诱导HY5的积累,上调的HY5与ABI5启动子直接结合,触发RBOH1 (respiratory burst oxidase homolog 1)依赖性H₂O₂的产生来增强脱落酸(abscisic acid, ABA)信号,从而改善了番茄对寒冷的耐受性(Wang等2018)。蓝光能够诱导CRY2蛋白降解,蓝光激活后,磷酸化形式的CRY2蛋白在22°C时很不稳定(Shalitin等2002),而最近有研究表明温度也调控CRY2蛋白稳定性,CRY2在16°C时极不稳定(Ma等2021),但在冷胁迫下却保持稳定(Li等2021)。此外,CRY1和CRY2对植物耐冷性调控存在功能冗余,CRY1能够调控植物冷驯化前和冷驯化后的耐冷性,而CRY2则特异性地介导冷驯化后的耐冷性(Li等2021)。因此,CRY1和CRY2调控植物耐冷性中的作用有待进一步研究。研究发现,UV-B光受体UVR8的单体与二聚体形式的转变也受温度的调控。在低温环境(8~10°C)下,单体形式的UVR8水平较高(Findlay和Jenkins 2016)。以上结果均表明,环境温度会影响光受体活性,从而将光信号与低温信号整合以调控下游基因表达。

多年的研究证明PIFs在光照和黑暗条件下均能促进植物下胚轴伸长(Leivar和Monte 2014; Leivar等2012; Nozue等2007; Nusinow等2011),并且其蛋白丰度和转录活性受光和温度信号的共同调控。有趣的是,PIFs (PIF1、PIF3、PIF4、PIF5和PIF7)是冷信号转导途径的负调控因子(Jiang等2017; Kidokoro等2009; Li等2012),其中PIF3、PIF4和PIF7通过直接靶向CBF1~CBF3基因的启动子,在冷驯化过程中抑制其基因表达(Jiang等2017; Kidokoro等2009; Lee和Thomashow 2012)。在苹果愈伤组织和拟南芥中过表达MdPIF3降低了其对冷胁迫的耐受能力,苹果MdPIF3在转录和翻译后水平也能够共同响应光和冷信号(Zheng等2021)。在冷胁迫发生时,PIFs蛋白之间稳定性存在差异,冷胁迫会稳定PIF3的蛋白水平,但会促进PIF1、PIF4和PIF5的蛋白降解(Jiang等2020)。原因有两方面:其一,在冷胁迫过程中,介导PIF3降解的2个F-box蛋白EBF1/2 (EIN3-binding f-box1/2)被降解(Jiang等2017);其二,冷诱导的CBFs与PIF3特异结合,阻碍了PIF3与phyB

相互作用,从而稳定了PIF3蛋白水平,同时也阻止了phyB的负反馈降解(Jiang等2020)。被稳定的phyB进一步促进PIF1、PIF4和PIF5的蛋白降解,从而诱导COR基因的表达,最终提高了植物的耐冷性(Jiang等2020)。然而,PIF3也会负调控CBFs基因的表达,这可能是为了防止CBFs过量表达和冷胁迫下生长迟缓(Jiang等2017)。总之,植物的CBFs-PIF3互作模式,不仅巧妙地消除了其他PIFs对冷信号转导的抑制作用,同时也防止了CBFs的过量表达,保证了植物在冷胁迫下具有耐冷性的同时还能正常生长(Qi等2022)。

众所周知, COP1-HY5互作模块是光信号转导途径的核心部分,对于植物生长发育至关重要(Ang等1998; Gangappa和Botto 2016; Osterlund等2000; Xu 2020)。研究表明, HY5是冷信号转导途径的正调控因子,通过结合Z-box和其他顺式作用元件正调控冷诱导基因CAB1 (chlorophyll A/B binding protein 1)等表达,介导了植物冷驯化过程,增强了植物耐冷性(Catala等2011)。然而,植物不论在光照还是黑暗的寒冷环境中, HY5的基因表达都是通过独立于CBFs和ABA信号转导途径被调节,并且在黑暗条件下低温通过抑制COP1的入核从而稳定HY5的蛋白水平,最终正调控植物的耐冷性(Catala等2011)。此外,为防止低温条件下ROS大量积累, HY5还可以诱导花青素的生物合成(Catala等2011)。在蓝光下,激活的蓝光受体CRYs与COP1互作(Wang等2001),而低温可以增强CRY2的活性,活性增强的CRY2与COP1的互作会竞争COP1与HY5的互作,从而进一步促进HY5在低温条件下的蛋白稳定性(Li等2021)。因此,在光照或黑暗条件下,低温通过不同的调控机制抑制COP1的活性,从而促进HY5的稳定,最终增强了冷信号途径的转导。

BBXs (B-box proteins)是光信号转导途径中重要的转录因子。研究表明, HY5与BBXs协同调控光信号转导途径(Bursch等2020; Gangappa和Botto 2014; Song等2020; Xu 2020)。最近的研究表明,冷胁迫过程中HY5直接靶向BBX7和BBX8启动子的ACE元件,从而正调其基因表达(Li等2021)。而BBX7和BBX8在调控COR (CBF不依赖性)基因和花青素生物合成基因的表达上存在功能冗余,从而

协同促进植物的冷驯化过程(Li等2021)。值得注意的是, BBX7和BBX8可以在不影响CBFs基因表达的情况下下调植物的耐冷性, 表明HY5不局限于调控经典的CBFs介导的冷信号途径, 还可以介导BBX7和BBX8整合光 and 冷信号转导途径(Li等2021), 因此深入研究其机制将会为光信号和冷信号如何协同响应提供新的见解。

2.2.2 冷信号组分参与光信号调控植物生长

如前文所述, 部分PIFs在冷胁迫下会抑制CBF1~CBF3基因的表达来响应冷信号(Jiang等2017; Kidokoro等2009; Lee和Thomashow 2012), 而冷诱导的CBFs也能反过来调节PIFs蛋白的稳定性, 抑制PIF3和phyB的共降解, 因此, 低温诱导的CBFs蛋白通过反馈调节机制精细调控低温信号, 从而使植物能够抵御低温环境(Jiang等2020)。研究表明, ICE1可以调控拟南芥的胚乳分解(Denay等2014), 并通过激活FLC (*flowering locus C*)的表达来介导低温下的延迟开花(Lee等2015)。CO (constans)是通过直接激活FT (*flowering locus T*)表达从而介导光周期调控开花的关键因子(An等2004; Corbesier等2007; Tamaki等2007; Tiwari等2010; Valverde等2004), 而E3泛素连接酶HOS1介导CO通过26S蛋白酶体途径降解, 从而整合了光和冷信号以协同调控拟南芥开花时间(Jung等2012; Lazaro等2012)。COR27 (*cold-regulated gene 27*)和COR28为冷响应基因(Fowler和Thomashow 2002; Mikkelsen和Thomashow 2009), 其表达受低温诱导而受蓝光抑制。有趣的是, COR27和COR28负调控植物耐冷性, 但正调控植物开花, 表明COR27和COR28在权衡冷胁迫下植物的开花时间发挥了重要作用(Li等2016)。最新结果表明, COR27和COR28在黑暗中与COP1相互作用从而被COP1降解, 光信号通过抑制COP1从而释放COR27/28和HY5的活性, 同时COR27与HY5直接结合, 抑制其转录活性, 在黑暗中微调暗形态建成, 在光照下调控光形态建成(Li等2020)。另外, COR27也参与整合光信号和生物钟节律, 进而调控植物的生长发育。在白天COR27蛋白逐渐积累, 晚上COR27蛋白活性受到抑制。积累的COR27抑制HY5结合靶基因的活性, 并且COR27能够结合PIF4的启动子区域, 促进PIF4及其下游靶基因的表达, 最终促进了植物下

胚轴的生长(Zhu等2020)。这些研究表明, 冷信号途径中的关键调节因子参与整合光 and 低温信号, 协同调节植物在冷胁迫时的耐冷性和开花时间, 以保证植物的正常生长。

2.3 光信号调控植物对高温的响应

近期全球变暖趋势可能对植物生长和发育产生不利影响。高温会损伤植物细胞(Larkindale和Knight 2002; Pospíšil 2016), 影响膜的流动性和通透性(Sangwan等2002), 改变酶活性导致代谢失衡(Kampana等1995), 从而抑制植物生长发育, 导致作物减产。

植物在非致死高温条件下, 光合作用过程中的PSII电子传输和D1修复周期受到影响, 热休克因子(heat shock factors, HSFs)被诱导激活, 如HSP70 (heat shock protein 70), 从而防止蛋白质变性(Mittler等2012)。HSFs的表达会随着昼夜交替而发生改变, 在中午达到峰值, 而在黎明时达到低谷(Han等2019a; Roeber等2021)。这种光信号调控耐热性组分的表达是由叶绿体到细胞核的信号成分(如ROS或质体醌库的氧化还原状态[PQ])诱导的(图1)。

Han等(2019a, b)在2019年观察到红光激活的phyB导致ROS去氧化对植物耐热尤为重要, phyB通过调节HSFA1 (heat shock factor A1)转录因子从而诱导ROS清除酶基因APX2的表达增强植物的耐热性。phyB还充当分子开关, 在不同的光照条件下开启/关闭一系列热激反应响应基因, 从而使植物产生耐热性(Song等2017)。在低R:FR比例下phyB活性的减弱会导致PIFs蛋白丰度的增加, 从而也能够提高植物耐热性(Arico等2019a) (图1)。同时在较高的温度下PIF7蛋白积累, 这是由于PIF7具有RNA发夹结构, 增强了其转录活性。PIF7的RNA发夹结构同时促进了HSFs的转录活性, 从而提高了耐热性(Roeber等2021)。此外, 对植物进行热激处理(37°C处理1.5 h)能够抑制COP1在细胞核中的积累, 从而进一步促进红光下HY5蛋白的积累(Karayekov等2013) (图1)。这表明热激条件下COP1核定位的调控机制与正常温度条件下有所不同。另外, 遮荫条件下或phyB突变体中, phyB对PIFs抑制作用消失, 脂肪脱氢酶(fatty acid desaturase, FAD)的转录水平降低, 导致脂肪酸更趋向于形成饱和脂肪酸(Arico

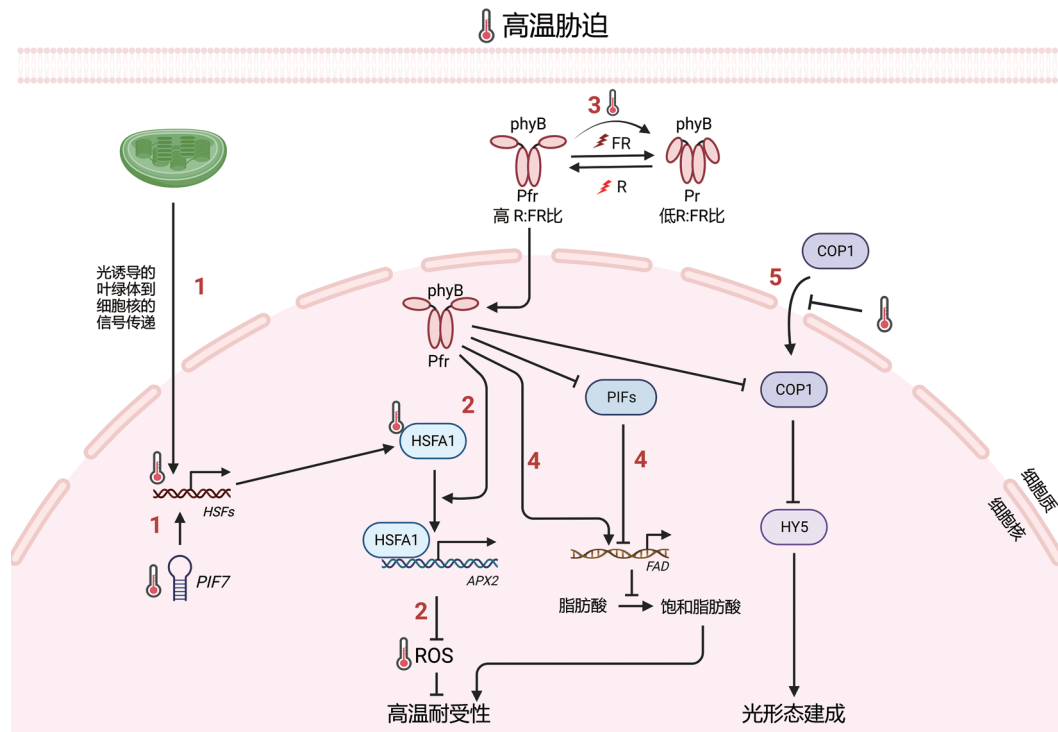


图1 光信号调控植物对高温胁迫的响应

Fig. 1 Light signal regulates plant response to high temperature stress

1: 在非致死高温条件下, 光合作用受到影响, 叶绿体到细胞核的信号转导启动, *HSFs*被激活, 从而防止蛋白质变性; 由于 *PIF7*具有RNA发夹结构, 其转录活性在高温条件下增强, *PIF7*蛋白积累, 促进了 *HSFs*的转录活性, 从而提高了植物的耐热性; 2: 红光激活的 *phyB*通过调节转录因子 *HSFA1*从而诱导活性氧清除酶基因 *APX2*的表达, 介导ROS去氧化从而增强植物的耐热性; 3: 高温会导致 *phyB*倾向于非活性形式转变; 4: 在遮荫条件下, *phyB*对 *PIFs*抑制作用消失, *FAD*基因的转录水平降低, 导致脂肪酸更趋向于形成饱和脂肪酸, 通过减少氧化损伤, 最终增强植物的耐热性; 5: 高温能够抑制 *COP1*在细胞核中的积累, 从而进一步促进红光下 *HY5*蛋白的积累, 促进光形态建成。

等2019b), 而热激所产生的ROS可以促进不饱和脂肪酸的过氧化(Anjum等2016), 因此遮荫可以通过减少氧化损伤, 增强植物的耐热性(Arico等2019a; Roeber等2021) (图1)。由于植物的形态建成对高温的响应和遮荫的响应非常相似, 说明高温应激和遮荫响应之间极有可能存在某种内在联系, 因此其机理值得进一步去探索。

3 光信号调控植物对干旱胁迫的响应

干旱胁迫是制约植物生长发育的重要环境因素, 在干旱条件下, 植物的气孔打开, 蒸腾作用增加, 导致体内水分严重散失, 从而限制了植物的生长。干旱胁迫会激活特定的信号通路, 使植物对外界胁迫

做出适应性反应, 以优化对水的利用效率(Fahad等2017; Nakashima等2014)。ABA是一种重要的植物激素, 而干旱胁迫能够诱导植物内源ABA含量上升近50倍(Li等2017)。植物通过依赖或独立于ABA的信号级联反应调控与抗旱相关基因的表达, 以调节植物的生长发育以及对非生物逆境胁迫的响应(Joshi等2016; Kim等2012; Mahmood等2020)。例如, ABA受体 *PYL9* (pyrabactin resistance 1-like 9)不仅通过抑制蒸腾作用导致的水分流失来增强植物的抗旱性, 而且还在严重干旱条件下引起类休眠反应, 抑制成熟叶片的衰老和幼嫩组织的生长。RNA-Seq数据分析表明, 植物存在干旱与光协同调控的下游基因 *HvLRX* (*Hordeum vulgare* light resp-

onsive X) (Liang等2021), 证明植物干旱胁迫信号与光信号存在交互作用, 共同调节植物的生长发育。

ABA通过诱导气孔闭合来防止水分流失, 在植物应对干旱胁迫时发挥重要作用, 从而提高植物的抗旱能力(Cutler等2010; Hauser等2011; Lin和Tang 2014)。除了ABA能调控气孔开度外, 温度(Tallman 2004)和光照(Matthews等2020)同样也能够调节气孔开度。尽管光和干旱胁迫都可以调控气孔开度, 但对于光信号与干旱胁迫信号协同调控气孔开度的内在联系知之甚少。

先前的研究表明气孔开度可以由2种不同的光信号途径驱动: 红光受体phyB以及蓝光受体向光素特异介导保卫细胞调控气孔开度(Kinoshita等2001)。CRY1已被证明以COP1依赖性方式与向光素协同

响应蓝光调节气孔开度(Lin和Tang 2014; Mao等2005) (图2); 而phyB则通过以COP1或PIF3/PIF4依赖性的方式响应红光介导气孔开度(Wang等2010)。研究表明, *cry1 cry2*双突变体比野生型更耐旱, *CRY1*过表达植物表现为水分严重流失的表型, 由于COP1是气孔开放的负调控因子, 并位于CRY1信号转导途径的下游发挥功能, 而CRY1又能抑制COP1的活性, 从而使*CRY1*过表达植物表现为气孔打开的表型, 对于干旱敏感(Mao等2005)。有趣的是, 在高R:FR比例条件下, phyB可以通过增加气孔密度和气孔指数来加速水分的消耗促使植物适应高光强环境(Boccalandro等2009); 然而, 强光照增加的水分消耗也作为胁迫信号导致植物内源ABA含量增多, 气孔又迅速关闭(Gonzalez等2012)。

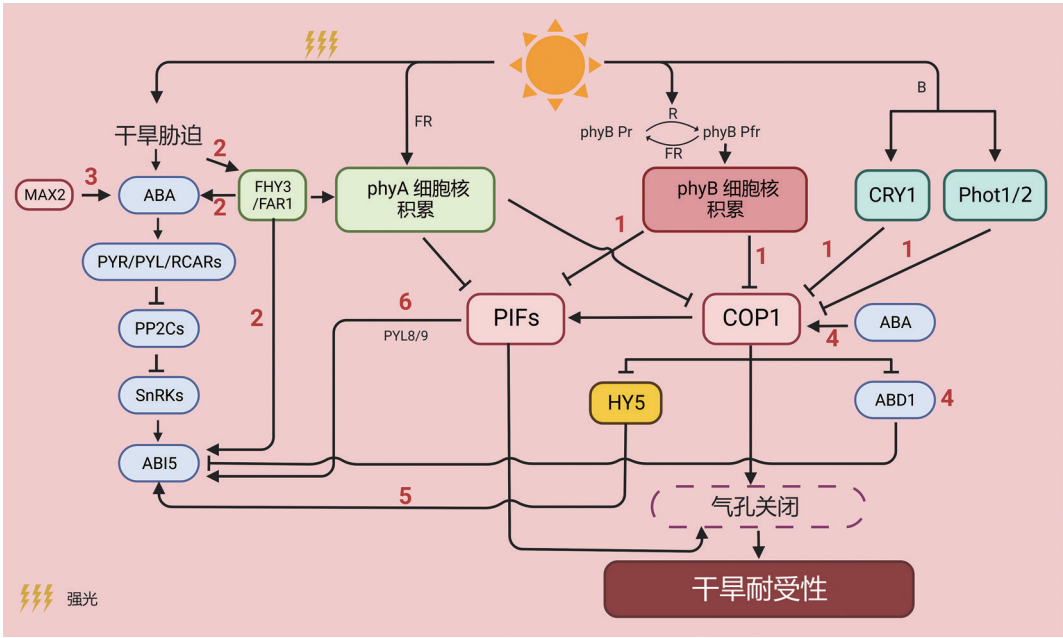


图2 光信号调控植物对干旱胁迫的响应
Fig. 2 Light signal regulates plant response to drought stress

1: CRY1与向光素协同抑制了COP1对气孔关闭的促进作用, 从而响应蓝光调节气孔开度, phyB则通过以COP1或PIF3/PIF4依赖性的方式响应红光介导气孔开度, 从而调节植物对干旱的响应; 2: *FHY3*和*FAR1*转录水平受到ABA和干旱胁迫信号的诱导, 干旱胁迫条件下, *FHY3*在保卫细胞中高度表达, 抑制了保卫细胞运动, 从而诱导ABA的产生, 同时*FHY3/FAR1*也能够结合*ABI5*启动子序列, 放大ABA信号使植物的抗旱性增强; 3: MAX2可以促进与ABA生物合成、分解代谢、运输以及信号转导相关基因的表达, 从而增强植物抗旱性; 4: 在黑暗条件下ABA信号促进COP1在细胞核中快速积累, 介导ABD1蛋白的泛素化降解, 从而促进ABI5蛋白稳定性来放大ABA信号; 5: HY5直接与*ABI5*的启动子结合并促进其基因表达, 从而正调控ABA信号转导途径; 6: PIFs与ABA受体相互作用, 通过直接与*ABI5*启动子上的G-box元件结合, 在黑暗中协同正调控*ABI5*基因表达来响应ABA信号。

已有研究证明*fhy3* (*far-red elongated hypocotyl 3*)和*far1* (*far-red impaired response 1*)突变体的气孔开度比野生型更大, 失水更快, 表现出对干旱胁迫更敏感的表型, 因此FHY3和FAR1可以协助植物更好的适应干旱胁迫的环境(Lin和Tang 2014; Tang等2013)。其原因可能是由于干旱胁迫条件下, FHY3在保卫细胞中高度表达, 抑制了保卫细胞运动, 从而诱导ABA的产生使植物的抗旱性增强(Tang等2013)。此外, 植物激素独脚金内酯(strigolactone)信号途径的重要组分MAX2 (more axillary growth 2)在调节气孔运动方面起着与FHY3/FAR1类似的作用。在*max2*突变体中, 与ABA生物合成、分解代谢、运输以及信号转导相关基因的表达均受到抑制, 因此*max2*突变体对ABA诱导的气孔关闭不敏感, 并且表现出水分流失增加和对干旱敏感的表型(Bu等2014; Lin和Tang 2014) (图2)。

在遮荫条件下, 加纳树木的存活率高于强光照, 这是由于遮荫可以增强干旱胁迫条件下植物的抗逆性(Amissah等2015)。同时, 在大豆种植中进行遮荫预处理, 会增强与渗透调节相关的酶以及抗氧化剂的活性, 这暗示在干旱地区将大豆进行一定的密集种植, 将有助于增强作物抗逆性, 最终提高产量(Asghar等2020)。在拟南芥中过表达*DREB1A* (*dehydration-responsive element binding 1A*)和*OsPIL1* (*rice phytochrome-interacting factor-like 1*)会激活细胞壁生长调控基因的表达从而增强其抗旱性(Kudo等2017)。综上所述, 光信号途径中的重要组分在植物应对干旱胁迫中发挥关键的调控作用。

自然条件下生长的植物会经历昼夜交替, 生长在黑暗中的植物根系最先感受到水分胁迫从而诱导植物内源ABA快速积累。以往对ABA信号转导途径的研究大多是在光照条件下进行, 黑暗下ABA的信号转导途径是否与光照条件下不同, 以及是否存在黑暗下特异的ABA信号途径组分, 先前并不清楚。最近的研究表明, *cop1*和*pifq*突变体在黑暗下对ABA具有更强的耐受性(Peng等2022; Qi等2020)。有趣的是这两种突变体在黑暗条件下均表现为组成型光形态建成表型, 这意味着生长在光下的植物对ABA可能具有更强的耐受性。与此猜想一致的是, 该研

究比较了生长在光下和暗下的野生型拟南芥对不同浓度ABA的响应, 发现光照条件下生长的拟南芥对ABA具有更强的耐受性(Peng等2022)。在2006年研究者发现, 拟南芥在一天中随着昼夜节律变化, 内源ABA含量也发生改变。在正午时分, ABA含量达到峰值, 夜晚ABA含量回降(Lee等2006)。这表明植物会根据环境的光信号调节其内源ABA信号途径, 从而平衡自身发育和对逆境的耐受性。因此, 当植物幼苗在黑暗的土壤中遭遇干旱胁迫时, COP1-PIFs在生长和ABA的耐受性之间的权衡发挥着核心的作用, 以保证其在黑暗下的存活。

COP1是光信号转导途径的负调控因子, 在黑暗下主要定位于细胞核中, 照光后迁移至细胞质中。COP1进出核的机制目前尚不清楚, 但是研究报道了COP1在结构上包含有细胞质定位信号(CLS)和细胞核定位信号(NLS), 因此COP1能在细胞质和细胞核间穿梭可能与其本身的NES和NLS有关。不仅光照可以调控其核质分布, 多种环境或激素信号同样也可以调节COP1的核质分布。近期的研究发现, 在黑暗条件下ABA信号促进COP1在细胞核中快速积累, 介导ABD1 (ABA-hypersensitive DCAF 1)蛋白的泛素化降解, 从而促进ABI5 (abscisic acid-insensitive 5)蛋白稳定性来放大ABA信号(Peng等2022) (图2)。ABI5是ABA信号通路的关键调控因子, 负责监测植物自养生长之前土壤环境的渗透状态, 保证植物在适宜的环境下萌发生长。因此在种子萌发及幼苗萌发后生长的过程中, 其基因表达及蛋白水平都受到ABA的严格调控, 而COP1通过稳定ABI5的蛋白水平在黑暗条件下增强ABA对萌发后幼苗建成的抑制作用, 从而增强植物的抗旱性(图2)。ABI5基因不仅依赖于ABA信号通路发挥功能, 还可以将光与ABA信号通路进行整合。HY5、FHY3/FAR1、BBX21 (B-box 21)和HRB2 (hypersensitive to red and blue 2)等光信号途径中的重要转录因子均可以通过调控ABI5基因表达进而参与ABA信号途径(Tang等2013; Xu等2014)。其中HY5直接与ABI5的启动子结合并促进其基因表达, 从而正调控ABA信号转导途径(Chen等2008; Anjum等2016) (图2)。而BBX21通过与ABI5和HY5互作, 干扰它们在ABI5启动子上的结合, 从而抑制HY5和

ABI5对ABI5的激活(Xu等2014)。FHY3和FAR1转录水平也受到ABA和干旱胁迫信号的诱导, FHY3/FAR1能够结合ABI5启动子序列, 其突变体对ABA抑制的幼苗建成表现出不敏感的表型(Tang等2013)。因此, HY5和FHY3/FAR1位于ABI5的上游在幼苗早期生长过程中整合光和ABA信号通路。

同样, 黑暗条件下, PIFs在幼苗发育过程中是ABA信号的正调控因子(Castillon等2007; Leivar和Monte 2014; Leivar和Quail 2011; Xu等2015)。PIFs与ABA受体相互作用, 通过直接与ABI5启动子上的G-box元件结合, 在黑暗中协同正调控ABI5基因表达来响应ABA信号(Qi等2020) (图2)。在其他物种中, PIFs也同样参与ABA信号途径以及在调控植物的耐旱性中起到了重要作用。ZmPIF1通过介导ABA诱导玉米的气孔关闭, 以控制水分流失增强其抗旱能力, 最终提高玉米的产量(Krzymuski等2014)。除此之外, 在拟南芥中过表达密罗木的*MjPIF1*基因, 在干旱和ABA处理后其过表达植株气孔孔径变小, ABA生物合成和ABA应答基因(包括*NCED3*、*P5CS*和*RD29A*)的表达均明显升高(Qiu等2020)。因此, 深入研究光信号与ABA信号的交互作用将有助于理解植物如何根据光环境更好地适应逆境胁迫, 同时也为提升作物的光能利用率和抗逆性提供理论指导。

4 光信号调控植物对盐的耐受性

干旱与高盐均会导致植物对水的利用率降低, 引发渗透胁迫, 限制植物生长发育, 甚至降低生存能力导致作物减产。随着世界盐碱地面积增加, 增强植物的耐盐性已然成为当下农业生产面临的巨大挑战。 Na^+ 被认为是造成盐渗透胁迫的主要离子, 植物具有精细的体系吸收 Na^+ 或者排出 Na^+ , 以缓解自身高盐或低盐渗透胁迫伤害(Benito等2014; Qiu等2002; Saito和Uozumi 2020) (图3)。

根据已有研究表明, 光信号与盐信号通路存在紧密而复杂的联系。最近研究发现, 光信号转导途径中的核心调控因子可以响应盐信号调控种子萌发。COP1作为光信号转导途径的重要抑制因子, 在盐胁迫下通过负调控HY5和ABI5蛋白水平, 从而促进拟南芥的种子萌发(图3)。同时光和盐信号均

可调控COP1的亚细胞定位(Von Arnim和Deng 1995; Yu等2016), 表明光信号与盐信号可能存在交互作用, 协同调控植物生长发育。Fernando等(2018)发现, 光形态建成抑制因子*det1* (*de-etiolated 1*)突变体对盐胁迫更加敏感, 表现出种子萌发率降低的表型, 其原因可能是在*det1*突变体中, HY5蛋白水平的增加促进了ABI5基因表达, 从而抑制了种子萌发(图3)。脯氨酸是盐胁迫下植物代谢反应的重要产物, Kovács等(2019)发现HY5作为关键调节因子能够协同光信号和应激信号从而促进脯氨酸的生物合成。同时, HY5与组蛋白去乙酰化酶HDA15 (*histone deacetylase 15*)相互作用, 促进了ABA生物合成基因9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶*NCED3b* (*9-cis-epoxycarotenoid dioxygenases*)的表达, 进而ABA合成增加, 增强了植株对盐胁迫的耐受性(Tr-uong等2021)。生物钟调控因子ELF3 (*early flowering 3*)在盐胁迫中通过抑制花期调控因子GI (*gigantea*)蛋白积累和*PIF4*基因表达, 从而激活下游盐胁迫响应基因的应答, 增强植物对盐胁迫的耐受性(Nusinow等2011; Sakuraba等2017) (图3)。

作为盐信号途径中的关键激酶, SOS2 (*salt overly sensitive 2*)也被证明参与光信号转导途径, 其在红光下的幼苗去黄化过程中发挥一定作用(Trupkin等2017)。在正常环境条件下, 花期调控因子GI与SOS2互作并抑制其激酶活性; 当植物受到盐胁迫时, GI蛋白被降解, 从而释放了SOS2激酶活性。Verslues等人利用酵母系统证明SOS2与光信号途径正调控因子NDPK2 (*nucleoside diphosphate kinase 2*)存在互作, NDPK2通过抑制SOS2的自磷酸化, 从而加强其激酶活性(Choi等1999; Verslues等2007) (图3)。以上研究结果表明, 光信号与盐信号的协同作用机制非常精密复杂, 因此SOS2可能作为盐与光信号关键整合点, 协同调控植物在复杂逆境条件下的生长。

此外, 有研究证明土壤中 Na^+ 水平降低很大程度上抑制了植物对避荫反应的响应。这是由于植物感受到低盐环境后, 首先激活ABA信号通路, 抑制了遮荫条件下因PIFs积累而激活的*BSK5* (*brassinosteroid signaling kinase 5*)基因表达, 从而抑制下胚轴伸长(Hayes等2019) (图3)。在BR信号途径中,

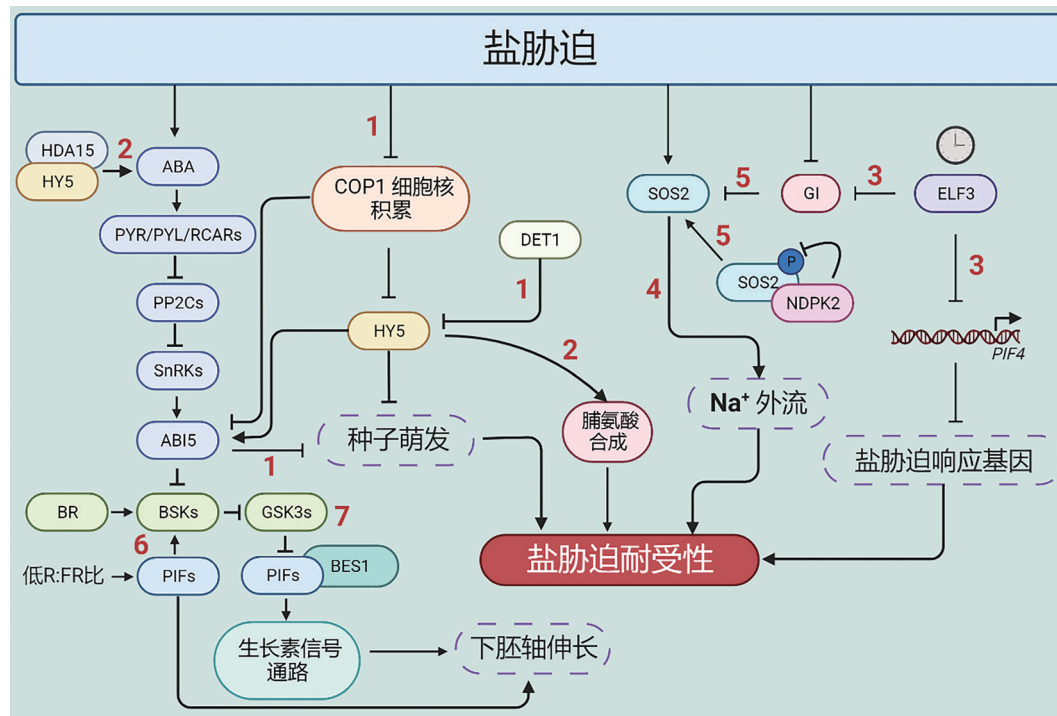


图3 光信号调控植物对盐的耐受性

Fig. 3 Light signal regulates plant response to salt stress

1: 盐信号抑制COP1的核定位, COP1和DET1在盐胁迫下通过负调控HY5和ABI5蛋白水平, 从而促进拟南芥的种子萌发, 进一步增强植物的耐盐性; 2: HY5能够协同光信号和盐信号从而促进脯氨酸的生物合成, 同时, HY5与组蛋白去乙酰化酶HDA15相互作用, 促进了ABA生物合成基因*NCED3*的表达, 进而ABA合成增加; 3: ELF3在盐胁迫中通过抑制花期调控因子GI蛋白积累和*PIF4*基因表达, 从而激活下游盐胁迫响应基因的表达, 增强植物对盐胁迫的耐受性; 4: SOS2促进 Na^+ 外排, 从而增强植物的耐盐性; 5: 在盐胁迫下, GI蛋白被降解, 从而解除了GI对SOS2激酶活性的抑制作用; NDKP2通过与SOS2互作从而抑制SOS2的自磷酸化, 加强其激酶活性; 6: 低盐环境下, ABA信号通路被激活, 抑制了遮荫条件下因PIFs积累而激活的*BSK5*基因表达, 从而抑制下胚轴伸长; 7: 在BR信号途径中, *BSK5*抑制GSK3类蛋白激酶的活性, 从而释放BES1的活性, 促进生长素信号传导, 使植物的下胚轴伸长。而低盐胁迫可以激活ABA信号, 促使*ABI5*转录活性增强, 阻碍*BSK5*上调, 释放GSK3类蛋白激酶的活性, 从而阻碍了PIF:BES1信号, 使植物生长迟缓。

BSK5抑制GSK3类蛋白激酶的活性, 从而释放BES1的活性, 促进PIF:BES1信号, 使下胚轴伸长。而低盐环境下ABA信号激活, AREBs (ABA-responsive element-binding)会阻碍BSK5上调, 从而使植物生长迟缓(Hayes等2019; 图3)。研究人员在水稻中发现OsPIL14-SLR1转录模块整合光和赤霉素(gibberellin, GA)信号, 以调控盐胁迫下的幼苗生长, 从而增强作物对盐胁迫环境的适应能力(Mo等2020)。植物感受到盐信号后其体内PIFs蛋白水平会发生变化, PIFs下游与生长素相关基因的表达可能也会发生变化, 因此生长素信号可能也会介导盐与光信号的交互作用。由此看来, 盐胁迫信号和光信号通路

的关系十分密切且复杂, 而且ABA、油菜素内酯(brassinosteroids, BR)、GA和生长素(auxin, IAA)信号可能也参与其中。然而, 目前对于其精细调控机制知之甚少, 进一步地深入研究并解析其中的调控机理, 将为增强盐碱地植物耐受性、培育耐盐碱作物新品种和提高作物产量奠定坚实的理论基础。

5 光胁迫反应的调控机制

5.1 强光

阳光作为植物昼夜变化和季节更替的信号, 对植物生长发育作出精细的调控。由于自然条件的多变性, 光强和光质也在不断发生变化(Casal 2013)。

多项研究表明高光胁迫会导致氧化应激反应,造成光抑制和ROS积累,破坏植物的光系统II (photosystem II complex, PSII complex)。因此光也会对植物造成胁迫而植物又能够对光胁迫作出响应(Ganguly等2018; Roeber等2021)。

植物进化出多种机制提高对强光的耐受性。当光强超过光合作用的能量需求时,强光会对光系统(PSII)造成损伤,从而导致光抑制现象的产生。D1是PSII体系的核心部分,是光抑制的主要靶蛋白之一(Edelman和Mattoo 2008)。植物通过降解和清除光损伤PSII中的D1蛋白,同时合成D1蛋白的前体来实现PSII的恢复(Li等2018)。而D1蛋白存在修复周期(Baena-Gonzalez和Aro 2002),当光损伤速率超过D1修复能力时,会发生光抑制。为了响应短期阳光直射造成的强光胁迫(如正午时分),植物通过向光性,将叶绿体移动至与光平行的位置(叶绿体避光反应),以避免吸收过多的光照。其中PHOT2与CHUP1 (chloroplast unusual positioning 1)在该过程中起到了关键的作用(Oikawa等2003; Roeber等2021)。然而,在持续强光下生长的植物,叶绿体避光反应不能发挥作用(Higa和Wada 2016),叶绿体避光反应是相对快速的适应性反应,通常在几分钟内发生,只能将光吸收量减少10%~20%。而且大液泡和其他细胞器会限制叶绿体的运动,因此光合作用机制中的强光应激反应存在一定的局限性(Ruban 2009)。

为了避免氧化应激反应,植物一方面通过ROS清除酶和抗氧化剂来抑制ROS积累(Mittler等2004);另一方面,植物可以通过非光化学淬灭机制(NPQ)将吸收的多余的光能以热能(q_E)的形式消散(Holt等2004),该过程可被类囊体薄膜上的pH梯度激活,通过VAZ循环(紫黄质-无血黄质-玉米黄质循环)形成玉米黄质,从而实现光淬灭(Kulasek等2016; Roeber等2021; Ruban 2016)。

强光应激反应会导致一些基因转录水平的变化(Li等2018),全基因组分析表明,植物通过激素调节、光合作用和苯丙素途径对强光胁迫进行响应,而ABA和PIFs都是强光响应所必需的(Huang等2019)。研究表明,在强光条件下,miRC18、miRC27-5p和miRC27-3p的表达水平显著升高,而miRC19和miRC28

的表达水平降低,因此miRNA在调节植物对强光应激介导的细胞水平上的响应发挥关键作用(Flores-Sandoval等2016; Yang等2019)。此外,ROS的积累会激活CRY1,CRY1以叶绿体非依赖性的形式促进叶片中可溶性酚类化合物的积累,从而改善了植物对强光胁迫的耐受性,提高了光合效率(Brelsford等2019; Consentino等2015; Jourdan等2015; Roeber等2021)。全基因组分析结果显示,在强光应激响应基因中,77个基因依赖于CRY1,25个基因依赖于HY5。CRY1以蓝光强度依赖的方式介导ELIP1 (early light-induced protein 1)和ELIP2的表达,并且诱导花青素的产生(Kleine等2007)。以上结果表明,CRY1通过2种方式参与强光胁迫反应:其一,CRY1通过氧化应激系统被激活,以叶绿体非依赖的形式参与强光应激反应;其二,CRY1以光信号途径的方式激活HY5,以COP1/SPA1/HY5依赖的方式调控下游靶蛋白,增强植物对强光的耐受性。

最近的研究表明,光周期的变化,特别是光周期的延长会引起光周期应激反应(Roeber等2021)。光周期应激会诱导标记基因ZAT12和BAP1的表达,夜间ROS积累增加,在白天到来后,PSII最大量子效率(F_v/F_m)显著降低,并且伴随着凋亡,过氧化物酶活性增强和过氧化氢酶活性降低,引发子叶的程序性细胞死亡(Abuelsoud等2020)。细胞分裂素信号受损突变体和cca1/lhy突变体对光周期应激更加敏感(Frank等2020; Nitschke等2016),表明激素信号和生物钟参与了对光周期应激的响应。有趣的是,在光周期应激后期,植物对其应激响应下降,表明植物可能已经适应了被延长的光周期(Roeber等2021)。

5.2 UV-B胁迫

植物将UV-B视为环境信号和潜在的非生物胁迫因素。低强度的UV-B可以调节植物光形态建成,包括下胚轴变短、子叶打开和类黄酮积累(Favory等2009; Yadav等2020);而高强度的UV-B会造成植物DNA损伤,触发ROS积累,导致细胞死亡和异常枯萎,并损害光合作用(Hideg等2013; Shi和Liu 2021),这被称之为UV-B胁迫。植物为了减少和修复高强度UV-B引起的损伤并适应这种条件,可以通过部署抗氧化防御并积累“防晒”类黄酮(包括黄

烷醇、花青素和原花青素)以增强对UV-B胁迫的耐受性(Shi和Liu 2021)。

光受体UVR8是介导UV-B光形态建成和对胁迫耐受性所必需的(Jenkins2014; Rizzini等2011; Tilbrook等2013)。UVR8介导HY5和HYH (HY5-homolog)来激活下游基因表达(Feher等2011; Shi和Liu 2021; Stracke等2010)。UV-B通过诱导HY5表达可以抑制下胚轴伸长,而UVR8和HY5还会协同促进类黄酮生物合成基因(*PFG-MYB*)的转录,以调节对UV-B胁迫的耐受性,并且这一功能在多种陆生植物中具有保守性,这可能是植物作为陆生生物的早期适应现象(Shi和Liu 2021; Yang等2018)。光激活UVR8与COP1相互作用从而抑制COP1对HY5的降解可有效地触发植物对UV-B胁迫的耐受性。RUP1 (repressor of UV-B photomorphogenesis 1)和RUP2在高强度UV-B的胁迫反应中发挥负调控作用(Gruber等2010; Shi和Liu 2021)。与此同时,RUPs的表达可以被UV-B以UVR8-COP1-HY5依赖的方式诱导,而RUP1和RUP2又对UV-B反应进行负反馈调控,抑制了植物对UV-B的过度响应(Gruber等2010; Shi和Liu 2021)。与*cry1 uvr8*和*phyB uvr8*双突变体相比*uvr8*单突变体对UV-B信号更敏感,同时*uvr8 cry1 cry2*多突变体存在致死表型,因此光受体对植物的生存以及生长发育至关重要,并且CRYs和phys通过COP1-HY5-RUPs模块调节UVR8活性,有助于增强对UV-B胁迫的适应(Rai等2020; Ren等2019; Tissot和Ulm 2020)。在衣藻中,UVR8信号通过诱导非光化学物质的淬灭来保护光合器官免受强UV-B胁迫伤害(Allorent等2016)。活跃的UVR8与CrCOP1相互作用,释放下游转录因子CrCO和NF-Y (nuclear factor Y),从而防止光损伤(Podolec等2021a; Tokutsu等2019)。

2018年研究发现UVR8可与BR信号转导途径组分BES1 (BRI1 EMS suppressor 1)和BIM1 (BES1-interacting MYC-like 1)互作,从而抑制下胚轴伸长(Liang等2018)。BES1还以BR信号依赖性形式与*PFG-MYBs*启动子结合以抑制其基因表达,从而阻碍黄酮醇生物合成,负调控了植物对UV-B胁迫的耐受性(Liang等2020)。因此,BES1是权衡植物生长与UV-B胁迫耐受之间平衡的关键因素。BES1在高强度UV-B条件下受BR调节,BR促进BES1的

去磷酸化以促进其与*PFG-MYBs*启动子的结合(Shi和Liu 2021)。值得注意的是,在水稻(*Oryza sativa*)和玉米(*Zea mays*)中同样发现BR缺陷突变体比野生型对UV-B胁迫耐受性更强,这表明BR调节黄酮醇生物合成和UV-B耐受性的机制可能在不同物种中相对保守(Liang等2020; Shi和Liu 2021)。

高强度UV-B胁迫条件下,位于细胞核中的UVR8会与转录因子MYB13进行物理相互作用并上调其表达,被激活的MYB13靶向与类黄酮生物合成相关基因的启动子,从而调节其转录,介导生长素信号转导途径,并诱导子叶打开,增强UV-B胁迫耐受性(Qian等2020; Shi和Liu 2021)。其中MYB13直接结合的下游基因包括查尔酮合酶(CHS)基因、查尔酮黄烷酮异构酶(CHI)基因和黄酮醇合酶(FLS)基因(Qian等2020),并且该过程特异性依赖UVR8(Shi和Liu 2021)。但是前面提到BES1以UVR8非依赖性的方式调节黄酮醇生物合成和对UV-B胁迫耐受性,这表明植物存在多种机制来调节黄酮醇生物合成和对UV-B胁迫耐受性。

研究者在拟南芥中已经证明UVR8可以介导丝裂原活化蛋白激酶(mitogen-activated protein kinase, MAPK)途径来调节植物对UV-B胁迫的耐受性(Kalbina和Strid 2006; Ulm等2002, 2001)。MAPK级联通过磷酸化MAPK底物将外部刺激转换为细胞信号(Rodriguez等2010)。研究者发现*mpk3*和*mpk6*突变体对UV-B胁迫的耐受性相比于*mpk1*更强,说明高强度的UV-B信号会激活MAPK磷酸酶1(MKP1),MKP1通过抑制下游的MPK3和MPK6以促进植物对环境的适应性(Shi和Liu 2021)。其中MKP1主要负责响应快速的UV-B信号,而UVR8则对这一信号无响应。当快速的UV-B信号被高强度稳定的UV-B信号所代替时,类黄酮开始积累,DNA损伤修复酶被激活,而快速响应UV-B信号的MAPK级联反应被削弱(Shi和Liu 2021)。这说明当UVR8主导的UV-B应激耐受性不足以抵抗环境压力时,植物进化出了另外一条独立的途径,这有助于增强其在自然环境中对UV-B胁迫的耐受性(Besteiro等2011)。磷酸肌醇3-激酶类激酶家族蛋白ATR可以促进DNA合成,在UV-B胁迫引起的DNA损伤应激反应中起到重要作用(Culligan等2004; Sancar等2004)。

UV-B胁迫显著抑制了 atr 突变体初生根的伸长,但不能抑制地上部分生长,而 $mkp1$ 突变体的地上和地下部分均对UV-B胁迫敏感。在 atr 突变体的初生根中 $CYCBI;1$ ($CYCLIN B1;1$)转录水平升高(Culligan等2004),而在 $mkp1$ 突变体中则没有显著变化,但 $mkp1$ 突变体的子叶中 $CYCBI;1$ 转录却发生变化。这些结果均证明ATR和MKP1调节地下部分对UV-B的响应方式有所区别,并且地上部分的UV-B胁迫耐受性主要由MKP1介导的 $CYCBI;1$ 转录调控(Gonzalez Besteiro和Ulm 2013; Shi和Liu 2021)。

植物也可以通过其他途径调控对UV-B胁迫的耐受性。例如,抗氧化剂褪黑激素不仅可以直接清除自由基,还可以促进抗氧化剂的合成并降低氧化酶的合成,过表达褪黑激素生物合成基因的转基因植物会表现出对UV-B胁迫具有更强的耐受性,说明UV-B诱导褪黑激素的生物合成,褪黑激素去除过氧化物并调节UV-B响应基因表达,从而正调控UV-B信号转导和UV-B胁迫耐受性(Haskirli等2021; Shi和Liu 2021; Yao等2021)。CPD光解酶的活性是植物在UV-B胁迫下生存所必需的(Shi和Liu 2021),研究者们利用CPD光降解酶基因的自发多态性改变了酶的结构和活性,从而筛选出具有UV-B胁迫耐受性的农作物(Mmbando和Hidema 2021)。热休克蛋白(HSPs),也被称为分子伴侣,已知其存在于所有生命体中(Kim和Hwang 2015)。除了保护细胞免受环境胁迫外,热休克蛋白在调控蛋白质稳定和植物生长发育过程中发挥重要作用(Koo等2015; Pratt等2001)。2016年研究者在向日葵中证明了UV-B胁迫会使 $HSP17.7$ 的mRNA水平升高,说明在植物中存在可以调控多种逆境胁迫的基因(Buyuk等2016),这对于农业生物技术领域至关重要,因此可以通过改造与逆境响应相关的基因,从而改善植物对逆境的响应。

最近的研究表明,许多UV-B反应无需UVR8参与,例如UV-B直接诱导 $WRKY36$ 转录和抑制 $BESI$ 转录(Liang等2020; Yang等2018)。UV-B还能够诱导次级代谢物(芥子酸酯和类黄酮)的积累,但在 $uvr8$ 突变体中芥子酸酯的积累与野生型没有区别,并且在UV-B处理后黄酮类化合物的积累并未完全消除(Kliebenstein等2002)。这些现象表明,可能存在其

他的UV-B光受体感知UV-B信号并调节这些过程(Shi和Liu 2021)。进一步探索这些问题将丰富我们对UV-B信号通路的认知,并为提高植物对UV-B胁迫的耐受性提供新的见解。

5.3 遮荫

增加种植密度能够有效提高作物产量,但植物的种植过密会影响其接收到的光质与光强,从而影响了植物的生长发育。当植物种植密度过大时,上层植物会对下层植物进行遮挡,而上层植物吸收了大量的红光、蓝光以及UV-A,导致下层植物所感知到的R:FR比例降低,红光、蓝光以及UV-A强度降低,并且蓝光:绿光比例也会相应降低(Casal 2013; Yang和Li 2017)。当植物感知到低R:FR信号时,会发生避荫反应(SAS),主要表现为下胚轴、茎及叶柄伸长,开花提早,叶片下偏性减小,分枝减少,顶端优势明显,抗虫性及结实率降低(Casal 2013; Yang和Li 2017)。

5.3.1 光受体参与避荫反应

phyB是避荫反应的主要光受体,其突变体表现为组成型避荫反应(Somers等1991)。phyB在感知到低R:FR后,无活性形式的Pr与有活性形式的Pfr的动态转化,而Pfr转变成Pr的速率远高于Pr转变成Pfr,造成细胞核中有活性的phyB水平降低,从而解除了对PIF1、PIF3、PIF4和PIF5蛋白的抑制作用,PIFs活性增强,从而激活下游靶基因,促进下胚轴伸长(Casal 2013; Hersch等2014; Leivar和Monte 2014)。在遮荫条件下, $phyD$ 与 $phyE$ 单突变体没有明显的遮荫表型,但与phyB的双突变体($phyB phyD$ 和 $phyB phyE$)表现出比 $phyB$ 单突变体更加明显的避荫反应表型。这说明phyD、phyE和phyB之间存在功能冗余来共同调控避荫反应(Aukerman等1997; Devlin等1999; Franklin等2003)。phyA作为主要的远红光受体在避荫反应中也起到了不可忽视的作用。phyA在感知到极度遮荫条件时(R:FR<0.3),远红光信号增强,phyA与生长素信号途径关键调控因子AUX/IAA互作并稳定其蛋白水平,从而负调控生长素信号途径,抑制了下胚轴伸长,避免植物因遮荫条件而过度生长(Yang等2017)。上文提到,遮荫条件也会影响蓝光、绿光以及UV-A的比例及光辐射,因此隐花色素、向光素及UVR8在避荫反应中也势必起到

了不可忽视的作用。进而研究其在避荫反应中的作用将具有重要的意义。有研究表明CRY1/2与UVR8在遮荫条件下均可与PIF4/5互作调控其蛋白稳定性, 从而影响下胚轴的伸长(Keller等2011; Tavridou等2020)。UVR8可以促进HFR1和PIL1介导DELLA-PIFs新模块形成, 通过调控生长素和赤霉素信号途径, 抑制了PIFs的部分功能, 负调控植物的避荫反应(Hayes等2014; Sharma等2019)。而隐花色素则不会通过影响植物的激素信号途径来参与避荫反应, 因此隐花色素与光敏色素和UVR8调控遮荫反应有所差异(Ma等2016; Pedmale等2016)。

5.3.2 PIFs参与避荫反应

植物在响应遮荫反应时, 体内的激素信号无时无刻不在发生变化。有研究表明, 植物内源生长素响应低R:FR信号, 其含量在2 h内升高, 生长素相关基因(如*IAA1*、*IAA5*、*IAA19*、*IAA29*和*IAA30*)表达水平也相应升高(Casal 2013; Devlin等2003; Hornitschek等2012)。持续遮荫会激活生长素信号受体TIR1/AFBs (transport inhibitor response 1/auxin signaling F-box), 增强生长素信号感知与传递(Casal 2013; Iglesias等2018; Ma等2019)。与之相符的是, 遮荫条件下由于IAA19和IAA29通过抑制*IAA17*的转录从而诱导下胚轴的伸长, 因此功能获得性突变体*iaa17-1*表现为对遮荫不敏感的表型(Pucciariello等2018; Yang和Li 2017)。根据不同基因在生长素相关途径(包括生长素合成、结合、降解、运输、感知和信号传递)中的功能可以将其分为13个家族, 在这13个家族中有12个家族成员的启动子存在PIFs结合的位点。这些基因中大约45%是PIF4结合的靶基因, 约20%是PIF5结合的靶基因, 14%是PIF3结合的靶基因。其中53%的生长素相关基因是PIF4、PIF5和/或PIF3的结合靶基因(Iglesias等2018)。并且越来越多的实验证明在遮荫条件下, 生长素信号途径中的某些基因确实可以与PIFs结合(Iglesias等2018)。比如植物材料遮荫处理2 h后对PIF5进行全基因组分析, 发现结合序列中包含很多生长素响应基因; *pi4 pi5*双突变体中*YUC8* (*YUCCA8*)表达量显著降低; 遮荫会促进PIF7对组蛋白乙酰化的调控, 进而激活*YUC2*、*YUC5*、*YUC8*、*YUC9*、*IAA19*以及BR信号途径中调控细胞伸长的*PRE1*基因表

达, 并且促进生长素极性运输蛋白PIN3 (PIN-formed 3)和PIN4的表达(Hornitschek等2012; Peng等2018)。有趣的是, 在长时间遮荫处理后, 植物内源生长素含量下降到正常水平。但是持续遮荫的表型依旧体现为窄叶片和长叶柄, 这说明持续遮荫反应不会影响生长素的合成, 而是通过PIN7调控生长素的运输及不同部位对生长素的感知不同造成的表型差异(de Wit等2015)。此外, 低R:FR条件诱导PIF4和PIF5高表达, 继而直接抑制*MIR156*基因表达, *MIR156*靶向*SPL* (*squamosa-promoter binding protein-like*)家族基因, 维持植物在持续遮荫条件下的生长(Wei等2018; Xie等2017)。近几年研究发现, 遮荫处理可以快速诱导早期生长素响应基因*SAUR* (*small auxin up-regulated RNA*)的表达(Devlin等2003; Ren和Gray 2015), 但是对于其参与遮荫反应的具体机制尚不清晰, 目前猜测可能通过调节细胞壁的酸化和松散度而促进遮荫条件下的细胞伸长(Ren和Gray 2015; Spartz等2016)。

植物响应赤霉素的表型与遮荫表型极其相似, 并且低R:FR会诱导内源赤霉素含量升高, DELLA蛋白降解, 从而诱导避荫反应, 因此赤霉素信号途径对于植物的避荫反应也是至关重要的(Kurepin等2007)。B-box家族蛋白BBX24通过与DELLA蛋白互作, 解除了DELLA对PIFs的抑制作用, 正调控植物的避荫反应(Crocco等2015)。而PIF5会结合在DELLA和赤霉素降解酶基因*GA2ox6*的启动子上, 促进其基因表达(Casal 2013; de Wit等2015)。综上所述, 在遮荫条件下赤霉素通过降解DELLA蛋白释放了PIFs的活性, 从而正调控植物的避荫反应, 而被激活的PIFs会靶向赤霉素失活相关基因的表达, 形成负反馈调节机制。近几年的研究也发现BR信号途径也参与了植物的避荫反应。BZR1 (brassinazole-resistant 1)可以与PIF4互作, 靶向下游调控茎叶伸长的相关基因表达, 而PRE1 (paclobutrazol resistance 1)会与PAR1 (phytochrome rapidly regulated 1)互作, 阻碍PAR1与PIF4互作结合, 使PIF4活性得到释放(Bai等2012; Oh等2012), 而DELLA与BZR1的互作会抑制BZR1的活性, 负调控BR信号通路。DELLA-BZR1-PIFs形成了一个系统模块, 协同调控植物的生长发育(Bai等2012)。

bHLH转录因子PIL1 (PIF2)在短暂遮荫条件下可以被快速诱导,并与PIF4相互作用,正调控植物的避荫反应(Hornitschek等2012; Salter等2003);而在持续低R:FR比例条件下,光敏色素会靶向PIL1,从而负调控避荫反应(Roig-Villanova等2006)。其中,在短暂遮荫条件下,HD-ZIP家族转录因子*ATHB2*基因也会迅速表达,与PIFs互作通过生长素信号通路转导,实现下胚轴伸长,从而正调控植物的避荫反应(Li等2012; Salter等2003; Sessa等2018)。bHLH类转录因子HFR1可以与PIF4/5形成异源二聚体,抑制PIFs结合下游靶基因的启动子,极大程度上抑制了植物对避荫反应的响应(Galstyan等2011; Roig-Villanova等2007)。在这个过程中,PIF5还会进一步激活*HFR1*、*PAR1*和*PAR2*的基因表达,这可能是植物防止下胚轴过度伸长,避免过度避荫反应的机制(Leivar等2012)。

5.3.3 其他调控因子参与避荫反应

遮荫条件可以诱导COP1在细胞核中的重新积累,从而促进了细胞核内HFR1蛋白的降解,进一步阻碍HFR1与PIF4/5形成异源二聚体,解除了对PIFs的抑制作用,使其激活生长素响应基因的表达,最终促进了茎的伸长(Pacin等2016)。强遮荫条件下R:FR比例极低,促进了phyA在细胞核中的积累,活化的phyA抑制了COP1的核积累,导致其靶蛋白(如PIF4/5和HY5)的变化。在洋葱表皮细胞中发现,COP1招募避荫反应负调控因子BBX22入核,将其泛素化降解(Chang等2011; Crocco等2010)。以上研究表明,COP1通过两种可能机制促进植物避荫反应:其一,通过降解BBX22等避荫反应负调控因子从而正调控避荫反应;其二,黑暗条件下COP1可以促进PIFs的蛋白稳定性,暗示在遮荫条件下,COP1也能通过稳定PIFs从而正调控避荫反应(Bauer等2004; Casal 2013)。

6 结论与展望

植物由于其固着生长,已进化出精细的调控机制应对多变环境。在过去的十几年中,研究者在探究植物如何协同感知和响应环境中的光和逆境信号方面取得了重大进展。植物在光信号和不同的非生物胁迫信号途径之间进化出了复杂的交互

作用机制,以达到在恶劣环境中生存的目的。然而,仍然有很多重要的科学问题,有待进一步研究。

其一,植物光敏色素作为温度感受器参与植物对高温的响应,那隐花色素是否在该过程起作用以及如何发挥作用?在进化与发育方面,光敏色素作为光感受器与温度感受器,哪种功能最早被进化出来,值得深入探究。

其二,通过比较光下和暗下生长的拟南芥对不同浓度ABA的响应,发现光照条件下生长的拟南芥对ABA具有更强的耐受性(Peng等2022)。那么植物在光下对ABA耐受性增强的分子机制是什么?Yadukrishnan等(2020)的研究表明,*phyA*突变体对ABA不敏感,而*phyB*则表现为ABA超敏感表型,说明光信号对ABA信号的调控存在多种途径。阐明光和ABA信号通路之间交叉互作的分子机制,将有助于更好地理解植物如何根据光环境来调整对逆境的适应性,为培育抗逆作物提供理论指导。

其三,植物在面临遮荫条件及其他多种非生物逆境胁迫(如高低温、干旱、强光等)时,会表现一系列类似的响应机制,如开花提前,从而结束营养生长,完成繁育后代的使命(Kazan和Lyons 2016)。这些结果暗示,植物避荫反应与非生物逆境胁迫信号途径之间存在交叉互作。植物开花有5种调控途径:光周期途径、春化途径、自主开花途径、赤霉素途径和年龄途径(刘永平等2015),那么避荫反应与非生物逆境胁迫信号是否通过同一途径协同调控开花?通常遮荫条件伴随着环境温度下降,当遮荫环境形成时,环境温度的降低是否能够加速植物的避荫反应?这些问题都值得进一步研究。

深入研究植物对光信号和非生物逆境胁迫的协同响应机制,不仅具有重要的科学意义,还为培育具有耐密理想株型、抗逆、高光效的作物新品种奠定坚实的理论基础。

参考文献(References)

- Abuelsoud W, Cortleven A, Schmölling T (2020). Photoperiod stress alters the cellular redox status and is associated with an increased peroxidase and decreased catalase activity. *BioRxiv*, doi: 10.1101/2020.03.05.978270
- Ahmad M, Cashmore AR (1993). *HY4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light pho-

- toreceptor. *Nature*, 366: 162–166
- Allorent G, Lefebvre-Legendre L, Chappuis R, et al (2016). UV-B photoreceptor-mediated protection of the photosynthetic machinery in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 14864–14869
- Amissah L, Mohren GMJ, Kyereh B, et al (2015). The effects of drought and shade on the performance, morphology and physiology of ghanaiian tree species. *PLOS One*, 10: e0121004
- An HL, Roussot C, Suarez-Lopez P, et al (2004). CONSTANS acts in the phloem to regulate a systemic signal that induces photoperiodic flowering of *Arabidopsis*. *Development*, 131: 3615–3626
- Ang LH, Chattopadhyay S, Wei N, et al (1998). Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. *Mol Cells*, 1: 213–222
- Anjum NA, Khan NA, Sofo A, et al (2016). Editorial: redox homeostasis managers in plants under environmental stresses. *Front Environ Sci*, 4: 40
- Arico D, Legris M, Castro L, et al (2019a). Neighbour signals perceived by phytochrome B increase thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 42: 2554–2566
- Arico D, Legris M, Castro L, et al (2019b). Neighbour signals perceived by phytochrome B increase thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 42: 2554–2566
- Asghar MA, Du JB, Jiang HK, et al (2020). Shade pretreatment enhanced drought resistance of soybean. *Environ Exp Bot*, 171: 103952
- Aukerman MJ, Hirschfeld M, Wester L, et al (1997). A deletion in the *PHYD* gene of the *Arabidopsis* Wassilewskija ecotype defines a role for phytochrome D in red/far-red light sensing. *Plant Cell*, 9: 1317–1326
- Baena-Gonzalez E, Aro EM (2002). Biogenesis, assembly and turnover of photosystem II units. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 357: 1451–1459
- Bai MY, Shang JX, Oh E, et al (2012). Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 14: 810–817
- Bauer D, Viczian A, Kircher S, et al (2004). Constitutive photomorphogenesis 1 and multiple photoreceptors control degradation of phytochrome interacting factor 3, a transcription factor required for light signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 1433–1445
- Benito B, Haro R, Amtmann A, et al (2014). The twins K^+ and Na^+ in plants. *J Plant Physiol*, 171: 723–731
- Besteiro MAG, Bartels S, Albert A, et al (2011). *Arabidopsis* MAP kinase phosphatase 1 and its target MAP kinases 3 and 6 antagonistically determine UV-B stress tolerance, independent of the UVR8 photoreceptor pathway. *Plant J*, 68: 727–737
- Boccalandro HE, Rugnone ML, Moreno JE, et al (2009). Phytochrome B enhances photosynthesis at the expense of water-use efficiency in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 150: 1083–1092
- Brelsford CC, Morales LO, Nezval J, et al (2019). Do UV-A radiation and blue light during growth prime leaves to cope with acute high light in photoreceptor mutants of *Arabidopsis thaliana*? *Physiol Plant*, 165: 537–554
- Briggs WR, Beck CF, Cashmore AR, et al (2001). The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 13: 993–997
- Bu QY, Lv TX, Shen H, et al (2014). Regulation of drought tolerance by the F-Box protein MAX2 in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 164: 424–439
- Bursch K, Toledo-Ortiz G, Pireyre M, et al (2020). Identification of BBX proteins as rate-limiting cofactors of HY5. *Nat Plants*, 6: 921–928
- Buyuk I, Aras S, Cansaran-Dliman D (2016). Varied expression pattern of the small heat shock protein gene encoding HSP17.7 against UVA, UVB, Cu^{2+} and Zn^{2+} stresses in sunflower. *Plant Prot Sci*, 52: 99–106
- Casal JJ (2013). Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. *Annu Rev Plant Biol*, 64: 403–427
- Casal JJ, Balasubramanian S (2019). Thermomorphogenesis. *Annu Rev Plant Biol*, 70: 321–346
- Castillon A, Shen H, Huq E (2007). Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends Plant Sci*, 12: 514–521
- Catala R, Medina J, Salinas J (2011). Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108: 16475–16480
- Chang CSJ, Maloof JN, Wu SH (2011). COP1-mediated degradation of BBX22/LZF1 optimizes seedling development in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 156: 228–239
- Chen H, Zhang J, Neff MM, et al (2008). Integration of light and abscisic acid signaling during seed germination and early seedling development. *Proc Natl Acad Sci USA*, 105: 4495–4500
- Cheng MC, Kathare PK, Paik I, et al (2021). Phytochrome signaling networks. *Annu Rev Plant Biol*, 72: 217–244
- 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
- Choi G, Yi H, Lee J, et al (1999). Phytochrome signalling is mediated through nucleoside diphosphate kinase 2. *Nature*, 401: 610–613
- Christie JM (2007). Phototropin blue-light receptors. *Annu*

- Rev Plant Biol, 58: 21–45
- Christie JM, Reymond P, Powell GK, et al (1998). *Arabidopsis* NPH1: a flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*, 282: 1698–1701
- Christie JM, Salomon M, Nozue K, et al (1999). LOV (light, oxygen, or voltage) domains of the blue-light photoreceptor phototropin (nph1): binding sites for the chromophore flavin mononucleotide. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 8779–8783
- Consentino L, Lambert S, Martino C, et al (2015). Blue-light dependent reactive oxygen species formation by *Arabidopsis* cryptochrome may define a novel evolutionarily conserved signaling mechanism. *New Phytol*, 206: 1450–1462
- Corbesier L, Vincent C, Jang S, et al (2007). FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 316: 1030–1033
- Crocco CD, Holm M, Yanovsky MJ, et al (2010). AtBBX21 and COP1 genetically interact in the regulation of shade avoidance. *Plant J*, 64: 551–562
- Crocco CD, Locascio A, Escudero CM, et al (2015). The transcriptional regulator BBX24 impairs DELLA activity to promote shade avoidance in *Arabidopsis thaliana*. *Nat Commun*, 6: 6202
- Culligan K, Tissier A, Britt A (2004). ATR regulates a G2-phase cell-cycle checkpoint in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 16: 1091–1104
- Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, et al (2010). Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 651–679
- de Wit M, Ljung K, Fankhauser C (2015). Contrasting growth responses in lamina and petiole during neighbor detection depend on differential auxin responsiveness rather than different auxin levels. *New Phytol*, 208: 198–209
- Denay G, Creff A, Moussu S, et al (2014). Endosperm breakdown in *Arabidopsis* requires heterodimers of the basic helix-loop-helix proteins ZHOUP1 and INDUCER OF CBP EXPRESSION 1. *Development*, 141: 1222–1227
- Deng XW, Matsui M, Wei N, et al (1992). COP1, an *Arabidopsis* regulatory gene, encodes a protein with both a zinc-binding motif and a G-beta homologous domain. *Cell*, 71: 791–801
- Devlin PF, Robson PR, Patel SR, et al (1999). Phytochrome D acts in the shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis* by controlling elongation growth and flowering time. *Plant Physiol*, 119: 909–915
- Devlin PF, Yanovsky MJ, Kay SA (2003). A genomic analysis of the shade avoidance response in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 133: 1617–1629
- Ding YL, Shi YT, Yang SH (2020). Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. *Mol Plant*, 13: 544–564
- 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
- Edelman M, Mattoo AK (2008). D1-protein dynamics in photosystem II: the lingering enigma. *Photosyn Res*, 98: 609–620
- Fahad S, Bajwa AA, Nazir U, et al (2017). Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Front Plant Sci*, 8: 1147
- Favory JJ, Stec A, Gruber H, et al (2009). Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 28: 591–601
- Feher B, Kozma-Bognar L, Kevei E, et al (2011). Functional interaction of the circadian clock and UV RESISTANCE LOCUS 8-controlled UV-B signaling pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 67: 37–48
- Fernando VCD, Al Khateeb W, Belmonte MF, et al (2018). Role of *Arabidopsis* ABF1/3/4 during det1 germination in salt and osmotic stress conditions. *Plant Mol Biol Rep*, 97: 149–163
- Findlay KMW, Jenkins GI (2016). Regulation of UVR8 photoreceptor dimer/monomer photo-equilibrium in *Arabidopsis* plants grown under photoperiodic conditions. *Plant Cell Environ*, 39: 1706–1714
- Flores-Sandoval E, Dierschke T, Fisher TJ, et al (2016). Efficient and inducible use of artificial microRNAs in *Marchantia polymorpha*. *Plant Cell Physiol*, 57: 281–290
- Fowler S, Thomashow MF (2002). *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*, 14: 1675–1690
- Frank M, Cortleven A, Novák O, et al (2020). Root-derived trans-zeatin cytokinin protects *Arabidopsis* plants against photoperiod stress. *Plant Cell Environ*, 43: 2637–2649
- Franklin KA, Quail PH (2010). Phytochrome functions in *Arabidopsis* development. *J Exp Bot*, 61: 11–24
- Franklin KA, Praekelt U, Stoddart WM, et al (2003). Phytochromes B, D, and E act redundantly to control multiple physiological responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 131: 1340–1346
- Galstyan A, Cifuentes-Esquível N, Bou-Torrent J, et al (2011). The shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*: a fundamental role for atypical basic helix-loop-helix proteins as transcriptional cofactors. *Plant J*, 66: 258–267
- Gangappa SN, Botto JF (2014). The BBX family of plant transcription factors. *Trends Plant Sci*, 19: 460–470
- Gangappa SN, Botto JF (2016). The multifaceted roles of HY5 in plant growth and development. *Mol Plant*, 9:

- 1353–1365
- Ganguly DR, Crisp PA, Eichten SR, et al (2018). Maintenance of pre-existing DNA methylation states through recurring excess-light stress. *Plant Cell Environ*, 41: 1657–1672
- Gonzalez Besteiro MA, Ulm R (2013). ATR and MKP1 play distinct roles in response to UV-B stress in *Arabidopsis*. *Plant J*, 73: 1034–1043
- Gonzalez CV, Ibarra SE, Piccoli PN, et al (2012). Phytochrome B increases drought tolerance by enhancing ABA sensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 35: 1958–1968
- Gruber H, Heijde M, Heller W, et al (2010). Negative feedback regulation of UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 20132–20137
- Guo HW, Yang WY, Mockler TC, et al (1998). Regulations of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 279: 1360–1363
- Han SH, Park YJ, Park CM (2019a). Light primes the thermally induced detoxification of reactive oxygen species during development of thermotolerance in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol*, 60: 230–241
- Han SH, Park YJ, Park CM (2019b). Light priming of thermotolerance development in plants. *Plant Signal Behav*, 14: 1554469
- Han X, Chang X, Zhang ZH, et al (2019c). Origin and evolution of core components responsible for monitoring light environment changes during plant terrestrialization. *Mol Plant*, 12: 847–862
- Haskirli H, Yilmaz O, Ozgur R, et al (2021). Melatonin mitigates UV-B stress via regulating oxidative stress response, cellular redox and alternative electron sinks in *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 182: 112592
- Hauser F, Waadt R, Schroeder JI (2011). Evolution of abscisic acid synthesis and signaling mechanisms. *Curr Biol*, 21: R346–R355
- Hayes S, Pantazopoulou CK, van Gelderen K, et al (2019). Soil salinity limits plant shade avoidance. *Curr Biol*, 29: 1669
- Hayes S, Velanis CN, Jenkins GI, et al (2014). UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 11894–11899
- Hersch M, Lorrain S, Wit Md, et al (2014). Light intensity modulates the regulatory network of the shade avoidance response in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111: 6515–6520
- Hideg E, Jansen MAK, Strid A (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci*, 18: 107–115
- Higa T, Wada M (2016). Chloroplast avoidance movement is not functional in plants grown under strong sunlight. *Plant Cell Environ*, 39: 871–882
- Hoecker U, Tepperman JM, Quail PH (1999). SPA1, a WD-repeat protein specific to phytochrome A signal transduction. *Science*, 284: 496–499
- Holt NE, Fleming GR, Niyogi KK (2004). Toward an understanding of the mechanism of nonphotochemical quenching in green plants. *Biochemistry*, 43: 8281–8289
- Hornitschek P, Kohnen MV, Lorrain S, et al (2012). Phytochrome interacting factors 4 and 5 control seedling growth in changing light conditions by directly controlling auxin signaling. *Plant J*, 71: 699–711
- Huang J, Zhao X, Chory J (2019). The *Arabidopsis* transcriptome responds specifically and dynamically to high light stress. *Cell Rep*, 29: 4186–4199
- Iglesias MJ, Sellaro R, Zurbriggen MD, et al (2018). Multiple links between shade avoidance and auxin networks. *J Exp Bot*, 69: 213–228
- Jenkins GI (2014). Structure and function of the UV-B photoreceptor UVR8. *Curr Opin Struct Biol*, 29: 52–57
- Jiang BC, Shi YT, Peng Y, et al (2020). 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
- Jiao YL, Lau OS, Deng XW (2007). Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nat Rev Genet*, 8: 217–230
- Joshi R, Wani SH, Singh B, et al (2016). Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions. *Front Plant Sci*, 7: 1029
- Jourdan N, Martino CF, El-Esawi M, et al (2015). Blue-light dependent ROS formation by *Arabidopsis* cryptochrome-2 may contribute toward its signaling role. *Plant Signal Behav*, 10: e1042647
- Jung JH, Seo PJ, Park CM (2012). The E3 ubiquitin ligase HOS1 regulates *Arabidopsis* flowering by mediating CONSTANS degradation under cold stress. *J Biol Chem*, 287: 43277–43287
- Kalbina I, Strid A (2006). The role of NADPH oxidase and MAP kinase phosphatase in UV-B-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ*, 29: 1783–1793
- Kampinga HH, Brunsting JF, Stege GJJ, et al (1995). Thermal protein denaturation and protein aggregation in cells made thermotolerant by various chemicals role of heat-shock proteins. *Exp Cell Res*, 219: 536–546
- Karayekov E, Sellaro R, Legris M, et al (2013). Heat shock-in-

- duced fluctuations in clock and light signaling enhance phytochrome B-mediated *Arabidopsis* deetiolation. *Plant Cell*, 25: 2892–2906
- Kazan K, Lyons R (2016). The link between flowering time and stress tolerance. *J Exp Bot*, 67: 47–60
- Keller MM, Jaillais Y, Pedmale UV, et al (2011). Cryptochrome 1 and phytochrome B control shade-avoidance responses in *Arabidopsis* via partially independent hormonal cascades. *Plant J*, 67: 195–207
- Khanna R, Huq E, Kikis EA, et al (2004). A novel molecular recognition motif necessary for targeting photoactivated phytochrome signaling to specific basic helix-loop-helix transcription factors. *Plant Cell*, 16: 3033–3044
- Kidokoro S, Maruyama K, Nakashima K, et al (2009). The phytochrome-interacting factor PIF7 negatively regulates DREB1 expression under circadian control in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 151: 2046–2057
- Kim HJ, Kim YK, Park JY, et al (2002). Light signalling mediated by phytochrome plays an important role in cold-induced gene expression through the C-repeat/dehydration responsive element (C/DRE) in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 29: 693–704
- Kim JS, Mizoi J, Kidokoro S, et al (2012). *Arabidopsis* GROWTH-REGULATING FACTOR7 functions as a transcriptional repressor of abscisic acid and osmotic stress responsive genes, including *DREB2A*. *Plant Cell*, 24: 3393–3405
- Kim NH, Hwang BK (2015). Pepper heat shock protein 70a interacts with the type III effector AvrBsT and triggers plant cell death and immunity. *Plant Physiol*, 167: 307–322
- Kinoshita T, Doi M, Suetsugu N, et al (2001). Phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, 414: 656–660
- Kleine T, Kindgren P, Benedict C, et al (2007). Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for CRYPTOCHROME1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance. *Plant Physiol*, 144: 1391–1406
- Kliebenstein DJ, Lim JE, Landry LG, et al (2002). *Arabidopsis* UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1. *Plant Physiol*, 130: 234–243
- Koo HJ, Park SM, Kim KP, et al (2015). Small heat shock proteins can release light dependence of tobacco seed during germination. *Plant Physiol*, 167: 1030–1038
- Koornneef M, Rolff E, Spruit CJP (1980). Genetic control of light-inhibited hypocotyl elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Zeitschrift Fur Physik*, 100: 147–160
- Kovacs H, Aleksza D, Baba AI, et al (2019). Light control of salt-induced proline accumulation is mediated by ELONGATED HYPOCOTYL 5 in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 10: 1584
- Krzymuski M, Cerdan PD, Zhu L, et al (2014). Phytochrome A antagonizes PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 1 to prevent over-activation of photomorphogenesis. *Mol Plant*, 7: 1415–1428
- Kudo M, Kidokoro S, Yoshida T, et al (2017). Double overexpression of DREB and PIF transcription factors improves drought stress tolerance and cell elongation in transgenic plants. *Plant Biotechnol*, 15: 458–471
- Kulasek M, Bernacki MJ, Ciszak K, et al (2016). Contribution of PsbS function and stomatal conductance to foliar temperature in higher plants. *Plant Cell Physiol*, 57: 1495–1509
- Kurepin LV, Emery RJN, Pharis RP, et al (2007). Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *J Exp Bot*, 58: 2145–2157
- Larkindale J, Knight MR (2002). Protection against heat stress-induced oxidative damage in *Arabidopsis* involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid. *Plant Physiol*, 128: 682–695
- Lau OS, Deng XW (2010). Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Curr Opin Plant Biol*, 13: 571–577
- Lazaro A, Valverde F, Pineiro M, et al (2012). The *Arabidopsis* E3 ubiquitin ligase HOS1 negatively regulates CONSTANS abundance in the photoperiodic control of flowering. *Plant Cell*, 24: 982–999
- Lee CM, Thomashow MF (2012). Photoperiodic regulation of the C-repeat binding factor (CBF) cold acclimation pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 15054–15059
- Lee JH, Jung JH, Park CM (2015). INDUCER OF CBF EXPRESSION 1 integrates cold signals into FLOWERING LOCUS C-mediated flowering pathways in *Arabidopsis*. *Plant J*, 84: 29–40
- Lee KH, Piao HL, Kim HY, et al (2006). Activation of glucosidase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid. *Cell*, 126: 1109–1120
- Legris M, Ince YC, Fankhauser C (2019). Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants. *Nat Commun*, 10: 5219
- Leivar P, Monte E (2014). PIFs: systems integrators in plant development. *Plant Cell*, 26: 56–78
- Leivar P, Quail PH (2011). PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci*, 16: 19–28
- Leivar P, Monte E, Cohn MM, et al (2012). Phytochrome signaling in green *Arabidopsis* seedlings: impact assessment

- of a mutually negative phyB-PIF feedback loop. *Mol Plant*, 5: 734–749
- Leivar P, Monte E, Oka Y, et al (2008). Multiple phytochrome-interacting bHLH transcription factors repress premature seedling photomorphogenesis in darkness. *Curr Biol*, 18: 1815–1823
- Li BJ, Gao K, Ren HM, et al (2018). Molecular mechanisms governing plant responses to high temperatures. *J Integr Plant Biol*, 60: 757–779
- Li J, Lin R, Qi L (2011). Phytochrome signaling mechanisms. *Arabidopsis Book*, 9: e0148
- Li J, Wu Y, Xie Q, et al (2017). Absciscic acid: hormone metabolism and signaling in plants. Elsevier Ltd: 161–202
- Li QF, Wang CM, Jiang L, et al (2012). An interaction between BZR1 and DELLAs mediates direct signaling crosstalk between brassinosteroids and gibberellins in *Arabidopsis*. *Sci Signal*, 5: ra72
- Li X, Liu C, Zhao Z, et al (2020). COR27 and COR28 are novel regulators of the COP1-HY5 regulatory hub and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 32: 3139–3154
- Li X, Ma DB, Lu SX, et al (2016). Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the *Arabidopsis* circadian clock. *Plant Cell*, 28: 2755–2769
- Li Y, Shi Y, Li M, et al (2021). The CRY2-COP1-HY5-BBX7/8 module regulates blue light-dependent cold acclimation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 33: 3555–3573
- Liang JJ, Zhang HL, Yi L, et al (2021). Identification of HvL-RX, a new dehydration and light responsive gene in Tibetan hulless barley. *Genes Genomics*, 43: 1445–1461
- Liang T, Mei SL, Shi C, et al (2018). UVR8 interacts with BES1 and BIM1 to regulate transcription and photomorphogenesis in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 44: 512–523
- Liang T, Shi C, Peng Y, et al (2020). Brassinosteroid-activated BRI1-EMS-SUPPRESSOR 1 inhibits flavonoid biosynthesis and coordinates growth and UV-B stress responses in plants. *Plant Cell*, 32: 3224–3239
- Lin R, Tang W (2014). Cross talk between light and ABA signaling. In: Zhang DP (ed). *Abscisic Acid: Metabolism, Transport and Signaling*. Springer: Dordrecht, 255–269
- Liu YP, Yang J, Yang MF (2015). Pathways of flowering regulation in plants. *Chin J Biotech*, 31: 1553–1566 (in Chinese with English abstract) [刘永平, 杨静, 杨明峰(2015). 植物开花调控途径. *生物工程学报*, 31: 1553–1566]
- Ma DB, Li X, Guo YX, et al (2016). Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light. *Proc Natl Acad Sci USA*, 113: 224–229
- Ma L, Ye JM, Yang YQ, 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 LB, Li X, Zhao ZW, et al (2021). Light-response Bric-A-Brack/Tramtrack/Broad proteins mediate cryptochrome 2 degradation in response to low ambient temperature. *Plant Cell*, 33: 3610–3620
- Ma Y, Dai XY, Xu YY, et al (2015). COLD1 confers chilling tolerance in rice. *Cell*, 160: 1209–1221
- Mahmood T, Khalid S, Abdullah M, et al (2020). Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells*, 9: 105
- Mao J, Zhang YC, Sang Y, et al (2005). A role for *Arabidopsis* cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 12270–12275
- Matthews JSA, Vialet-Chabrand S, Lawson T (2020). Role of blue and red light in stomatal dynamic behaviour. *J Exp Bot*, 71: 2253–2269
- Mikkelsen MD, Thomashow MF (2009). A role for circadian evening elements in cold-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *Plant J*, 60: 328–339
- Millar AJ (2016). The intracellular dynamics of circadian clocks reach for the light of ecology and evolution. *Annu Rev Plant Biol*, 67: 595–618
- Mittler R, Finka A, Goloubinoff P (2012). How do plants feel the heat? *Trends Biochem Sci*, 37: 118–125
- Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, et al (2004). Reactive oxygen gene network of plants. *Trends Plant Sci*, 9: 490–498
- Mmbando GS, Hidema J (2021). The trade-off between UVB sensitivity and tolerance against other stresses in African rice species. *Turk J Bot*, 45: 601–612
- Mo WP, Tang WJ, Du YX, et al (2020). PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR-LIKE14 and SLENDER RICE1 interaction controls seedling growth under salt stress. *Plant Physiol*, 184: 506–517
- Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K (2014). The transcriptional regulatory network in the drought response and its crosstalk in abiotic stress responses including drought, cold, and heat. *Front Plant Sci*, 5: 170
- Nelson DC, Lasswell J, Rogg LE, et al (2000). FKF1, a clock-controlled gene that regulates the transition to flowering in *Arabidopsis*. *Cell*, 101: 331–340
- Nitschke S, Cortleven A, Iven T, et al (2016). Circadian stress regimes affect the circadian clock and cause jasmonic acid-dependent cell death in cytokinin-deficient *Arabidopsis* plants. *Plant Cell*, 28: 1616–1639
- Nozue K, Covington MF, Duek PD, et al (2007). Rhythmic growth explained by coincidence between internal and external cues. *Nature*, 448: 358–361
- Nusinow DA, Helfer A, Hamilton EE, et al (2011). The ELF4-

- ELF3-LUX complex links the circadian clock to diurnal control of hypocotyl growth. *Nature*, 475: 398–402
- Oh E, Zhu JY, Wang ZY (2012). Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses. *Nat Cell Biol*, 14: 802–809
- Oikawa K, Kasahara M, Kiyosue T, et al (2003). CHLOROPLAST UNUSUAL POSITIONING1 is essential for proper chloroplast positioning. *Plant Cell*, 15: 2805–2815
- Olsen JE, Junttila O, Nilsen J, et al (1997). Ectopic expression of oat phytochrome A in hybrid aspen changes critical daylength for growth and prevents cold acclimatization. *Plant J*, 12: 1339–1350
- Osterlund MT, Hardtke CS, Wei N, et al (2000). Targeted destabilization of HY5 during light-regulated development of *Arabidopsis*. *Nature*, 405: 462–466
- Oyama T, Shimura Y, Okada K (1997). The *Arabidopsis* HY5 gene encodes a bZIP protein that regulates stimulus-induced development of root and hypocotyl. *Genes Dev*, 11: 2983–2995
- Pacin M, Semmoloni M, Legris M, et al (2016). Convergence of CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENESIS 1 and PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR signalling during shade avoidance. *New Phytol*, 211: 967–979
- Paik I, Huq E (2019). Plant photoreceptors: multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Semin Cell Dev Biol*, 92: 114–121
- Pedmale UV, Huang SSC, Zander M, et al (2016). Cryptochromes interact directly with pifs to control plant growth in limiting blue light. *Cell*, 164: 233–245
- Peng J, Wang M, Wang X, et al (2022). COP1 positively regulates ABA signaling during *Arabidopsis* seedling growth in darkness by mediating ABA-induced ABI5 accumulation. *Plant Cell*, 34: 2286–2308
- Peng ML, Li ZP, Zhou N, et al (2018). Linking PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR to histone modification in plant shade avoidance. *Plant Physiol*, 176: 1341–1351
- Podolec R, Demarsy E, Ulm R (2021a). Perception and signaling of Ultraviolet-B radiation in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 72: 793–822
- Podolec R, Lau K, Wagnon TB, et al (2021b). A constitutively monomeric UVR8 photoreceptor confers enhanced UV-B photomorphogenesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 118: e2017284118
- Pospišil P (2016). Production of reactive oxygen species by photosystem II as a response to light and temperature stress. *Front Plant Sci*, 7: 1950
- Pratt WB, Krishna P, Olsen LJ (2001). Hsp90-binding immunophilins in plants: the protein movers. *Trends Plant Sci*, 6: 54–58
- Pucciariello O, Legris M, Rojas CC, et al (2018). Rewiring of auxin signaling under persistent shade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 115: 5612–5617
- Qi LJ, Liu S, Li C, et al (2020). PHYTOCHROME-INTERACTING FACTORS interact with the ABA receptors PYL8 and PYL9 to orchestrate ABA signaling in darkness. *Mol Plant*, 13: 414–430
- Qi LJ, Shi YT, Terzaghi W, et al (2022). Integration of light and temperature signaling pathways in plants. *J Integr Plant Biol*, 64: 393–411
- Qian CZ, Chen ZR, Liu Q, et al (2020). Coordinated transcriptional regulation by the UV-B photoreceptor and multiple transcription factors for plant UV-B responses. *Mol Plant*, 13: 777–792
- Qiu JR, Xiang XY, Wang JT, et al (2020). MfPIF1 of resurrection plant *Myrothamnus flabellifolia* plays a positive regulatory role in responding to drought and salinity stresses in *Arabidopsis*. *Int J Mol Sci*, 21: 3011
- Qiu QS, Guo Y, Dietrich MA, et al (2002). Regulation of SOS1, a plasma membrane Na^+/H^+ exchanger in *Arabidopsis thaliana*, by SOS2 and SOS3. *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 8436–8441
- Rai N, O'Hara A, Farkas D, et al (2020). The photoreceptor UVR8 mediates the perception of both UV-B and UV-A wavelengths up to 350 nm of sunlight with responsivity moderated by cryptochromes. *Plant Cell Environ*, 43: 1513–1527
- Ren H, Gray WM (2015). SAUR proteins as effectors of hormonal and environmental signals in plant growth. *Mol Plant*, 8: 1153–1164
- Ren H, Han JP, Yang PY, et al (2019). Two E3 ligases antagonistically regulate the UV-B response in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 116: 4722–4731
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 332: 103–106
- Rodriguez MCS, Petersen M, Mundy J (2010). Mitogen-activated protein kinase signaling in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 61: 621–649
- Roeber VM, Bajaj I, Rohde M, et al (2021). Light acts as a stressor and influences abiotic and biotic stress responses in plants. *Plant Cell Environ*, 44: 645–664
- Roig-Villanova I, Bou J, Sorin C, et al (2006). Identification of primary target genes of phytochrome signaling. Early transcriptional control during shade avoidance responses in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 141: 85–96
- Roig-Villanova I, Bou-Torrent J, Galstyan A, et al (2007). Interaction of shade avoidance and auxin responses: a role for two novel atypical bHLH proteins. *EMBO J*, 26: 4756–4767

- Ruban AV (2009). Plants in light. *Commun Integr Biol*, 2: 50–55
- Ruban AV (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol*, 170: 1903–1916
- Saito S, Uozumi N (2020). Calcium-regulated phosphorylation systems controlling uptake and balance of plant nutrients. *Front Plant Sci*, 11: 44
- Sakuraba Y, Bulbul S, Piao WL, et al (2017). *Arabidopsis* EARLY FLOWERING3 increases salt tolerance by suppressing salt stress response pathways. *Plant J*, 92: 1106–1120
- Salter MG, Franklin KA, Whitelam GC (2003). Gating of the rapid shade-avoidance response by the circadian clock in plants. *Nature*, 426: 680–683
- Sancar A, Lindsey-Boltz LA, Unsal-Kacmaz K, et al (2004). Molecular mechanisms of mammalian DNA repair and the DNA damage checkpoints. *Annu Rev Biochem*, 73: 39–85
- Sangwan V, Orvar BL, Beyerly 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
- Sessa G, Carabelli M, Possenti M, et al (2018). Multiple pathways in the control of the shade avoidance response. *Plants-Basel*, 7: 102
- Shalitin D, Yang HY, Mockler TC, et al (2002). Regulation of *Arabidopsis* cryptochrome 2 by blue-light-dependent phosphorylation. *Nature*, 417: 763–767
- Sharma A, Sharma B, Hayes S, et al (2019). UVR8 disrupts stabilisation of PIF5 by COP1 to inhibit plant stem elongation in sunlight. *Nat Commun*, 10: 4417
- Shi C, Liu HT (2021). How plants protect themselves from ultraviolet-B radiation stress. *Plant Physiol*, 187: 1096–1103
- Shi Y, Ding Y, Yang S (2018). Molecular regulation of CBF signaling in cold acclimation. *Trends Plant Sci*, 23: 623–637
- Somers DE, Schultz TF, Milnamow M, et al (2000). ZEITLUPE encodes a novel clock-associated PAS protein from *Arabidopsis*. *Cell*, 101: 319–329
- Somers DE, Sharrock RA, Tepperman JM, et al (1991). The *hy3* long hypocotyl mutant of *Arabidopsis* is deficient in phytochrome B. *Plant Cell*, 3: 1263–1274
- Song JY, Liu QJ, Hu BR, et al (2017). Photoreceptor phyB involved in *Arabidopsis* temperature perception and heat-tolerance formation. *Int J Mol Sci*, 18: 1194
- Song ZQ, Bian YT, Liu JJ, et al (2020). B-box proteins: pivotal players in light-mediated development in plants. *J Integr Plant Biol*, 62: 1293–1309
- Spartz AK, Lor VS, Ren H, et al (2016). Constitutive expression of *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA19 (SAUR19) in tomato confers auxin-independent hypocotyl elongation. *Plant Physiol*, 173: 1453–1462
- Stracke R, Favory JJ, Gruber H, et al (2010). The *Arabidopsis* bZIP transcription factor HY5 regulates expression of the PFG1/MYB12 gene in response to light and ultraviolet-B radiation. *Plant Cell Environ*, 33: 88–103
- Tallman G (2004). Are diurnal patterns of stomatal movement the result of alternating metabolism of endogenous guard cell ABA and accumulation of ABA delivered to the apoplast around guard cells by transpiration? *J Exp Bot*, 55: 1963–1976
- Tamaki S, Matsuo S, Wong HL, et al (2007). Hd3a protein is a mobile flowering signal in rice. *Science*, 316: 1033–1036
- Tang W, Ji Q, Huang Y, et al (2013). FHY3 and FAR1 transcription factors integrate light and abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 163: 857–866
- Tavridou E, Pireyre M, Ulm R (2020). Degradation of the transcription factors PIF4 and PIF5 under UV-B promotes UVR8-mediated inhibition of hypocotyl growth in *Arabidopsis*. *Plant J*, 101: 507–517
- Tilbrook K, Arongaus AB, Binkert M, et al (2013). The UVR8 UV-B photoreceptor: perception, signaling and response. *Arabidopsis Book*, 11: e0164
- Tissot N, Ulm R (2020). Cryptochrome-mediated blue-light signalling modulates UVR8 photoreceptor activity and contributes to UV-B tolerance in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 11: 1323
- Tiwari SB, Shen Y, Chang HC, et al (2010). The flowering time regulator CONSTANS is recruited to the FLOWERING LOCUS T promoter via a unique *cis*-element. *New Phytol*, 187: 57–66
- Tokutsu R, Fujimura-Kamada K, Matsuo T, et al (2019). The CONSTANS flowering complex controls the protective response of photosynthesis in the green alga *Chlamydomonas*. *Nat Commun*, 10: 4099
- Truong HA, Lee S, Trinh CS, et al (2021). Overexpression of the *HDA15* gene confers resistance to salt stress by the induction of *NCED3*, an ABA biosynthesis enzyme. *Front Plant Sci*, 12: 640443
- Trupkin SA, Auge GA, Zhu J-K, et al (2017). SALT OVERLY SENSITIVE 2(SOS2) and interacting partners sos3 and ABSCISIC ACID NSENSITIVE 2 (ABI2) promote red-light-dependent germination and seedling deetiolation in *Arabidopsis*. *Int J Plant Sci*, 178: 485–493
- Ulm R, Baumann A, Oravec A, et al (2004). Genome-wide analysis of gene expression reveals function of the bZIP transcription factor HY5 in the UV-B response of *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 1397–1402

- Ulm R, Ichimura K, Mizoguchi T, et al (2002). Distinct regulation of salinity and genotoxic stress responses by *Arabidopsis* MAP kinase phosphatase 1. *EMBO J*, 21: 6483–6493
- Ulm R, Revenkova E, di Sansebastiano GP, et al (2001). Mitogen-activated protein kinase phosphatase is required for genotoxic stress relief in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 15: 699–709
- Valverde F, Mouradov A, Soppe W, et al (2004). Photoreceptor regulation of CONSTANS protein in photoperiodic flowering. *Science*, 303: 1003–1006
- Verslues PE, Batelli G, Grillo S, et al (2007). Interaction of SOS2 with nucleoside diphosphate kinase 2 and catalases reveals a point of connection between salt stress and H₂O₂ signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Cell Biol*, 27: 7771–7780
- Von Arnim AG, Deng XW (1995). Light inactivation of *Arabidopsis* photomorphogenic repressor COP1 involves a cell-specific regulation of its nucleocytoplasmic partitioning. *Cell*, 79 (6): 1035–1045
- Wang F, Wu N, Zhang LY, et al (2018). Light signaling-dependent regulation of photoinhibition and photoprotection in tomato. *Plant Physiol*, 176: 1311–1326
- Wang FF, Lian HL, Kang CY, et al (2010). Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant*, 3: 246–259
- Wang HY, Ma LG, Li JM, et al (2001). Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development. *Science*, 294: 154–158
- Wang Q, Lin CT (2020). Mechanisms of cryptochrome-mediated photoresponses in plants. *Annu Rev Plant Biol*, 71: 103–129
- Wang X, Wang Q, Han YJ, et al (2017). A CRY-BIC negative-feedback circuitry regulating blue light sensitivity of *Arabidopsis*. *Plant J*, 92: 426–436
- Wei HB, Zhao YP, Xie YR, et al (2018). Exploiting *SPL* genes to improve maize plant architecture tailored for high-density planting. *J Exp Bot*, 69: 4675–4688
- Xie YR, Liu Y, Wang H, et al (2017). Phytochrome-interacting factors directly suppress *MIR156* expression to enhance shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 8: 348
- Xu DQ (2020). COP1 and BBXs-HY5-mediated light signal transduction in plants. *New Phytol*, 228: 1748–1753
- Xu DQ, Li JG, Gangappa SN, et al (2014). Convergence of light and ABA signaling on the ABI5 promoter. *PLOS Genetics*, 10: e1004197
- Xu X, Paik I, Zhu L, et al (2015). Illuminating progress in phytochrome-mediated light signaling pathways. *Trends Plant Sci*, 20: 641–650
- Yadav A, Singh D, Lingwan M, et al (2020). Light signaling and UV-B-mediated plant growth regulation. *J Integr Plant Biol*, 62: 1270–1292
- Yadukrishnan P, Rahul PV, Ravindran N, et al (2020). CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 promotes ABA-mediated inhibition of post-germination seedling establishment. *Plant J*, 103: 481–496
- Yang B, Tang J, Yu ZH, et al (2019). Light stress responses and prospects for engineering light stress tolerance in crop plants. *J Plant Growth Regul*, 38: 1489–1506
- Yang CW, Li L (2017). Hormonal regulation in shade avoidance. *Front Plant Sci*, 8: 1527
- Yang CW, Xie FM, Jiang YP, et al (2018). Phytochrome a negatively regulates the shade avoidance response by increasing auxin/indole acetic acid protein stability. *Dev Cell*, 44: 29–41
- Yang Y, Liang T, Zhang LB, et al (2018). UVR8 interacts with WRKY36 to regulate *HY5* transcription and hypocotyl elongation in *Arabidopsis*. *Nat Plants*, 4: 98–107
- Yao JW, Ma Z, Ma YQ, et al (2021). Role of melatonin in UV-B signaling pathway and UV-B stress resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 44: 114–129
- Yu YW, Wang J, Shi H, et al (2016). Salt stress and ethylene antagonistically regulate nucleocytoplasmic partitioning of COP1 to control seed germination. *Plant Physiol*, 170: 2340–2350
- Zheng PF, Yang YY, Zhang S, et al (2021). Identification and functional characterization of MdPIF3 in response to cold and drought stress in *Malus domestica*. *Plant Cell*, 144: 435–447
- Zhu DM, Maier A, Lee JH, et al (2008). Biochemical characterization of *Arabidopsis* complexes containing CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 and SUPPRESSOR OF PHYA proteins in light control of plant development. *Plant Cell*, 20: 2307–2323
- Zhu L, Bu Q, Xu X, et al (2015). CUL4 forms an E3 ligase with COP1 and SPA to promote light-induced degradation of PIF1. *Nat Commun*, 6: 7245
- Zhu W, Zhou H, Lin F, et al (2020). COLD-REGULATED GENE27 integrates signals from light and the circadian clock to promote hypocotyl growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 32: 3155–3169