

综述 Review

光敏色素作用因子PIFs参与植物激素信号转导的分子机制

任小芸, 吴美琴, 陈建民, 张冬平, 高勇*

扬州大学生物科学与技术学院, 江苏扬州225009

摘要: 光敏色素作用因子(PIFs)属于bHLH转录因子家族, 在植物的生长发育中起到重要调节作用。作为一个关键的胞内信号调控组分, PIFs扮演着整合不同激素信号通路“枢纽”的角色。现有研究表明, PIFs能影响GA、ABA、IAA等激素的合成, 调控GA、BR、JA、IAA、ABA、乙烯等激素的信号传递。本文重点阐述PIFs在植物激素信号中调控功能的研究进展, 以期为进一步探索PIFs的功能及机制提供帮助。

关键词: 光敏色素作用因子; 植物激素; 植物生长发育

光敏色素作用因子(phytochrome interacting factors, PIFs)和PILs因子(phytochrome interacting factor-like), 位于细胞核中, 属于bHLH (basic helix-loop-helix)转录因子家族的第15亚族(Toledo-Ortiz等2003), 它们能直接与光敏色素(phytochrome, Phy)相互作用。在光照条件下, Phy由非生理活性的红光吸收型Pr形式转化为具有生理活性的远红光吸收性Pfr形式, 且由细胞质转移到细胞核中, 介导PIFs泛素化降解(Quail 2000)。PIFs蛋白序列中保守的bHLH结构域能特异性地与启动子中的G-box元件结合, 从而调控靶基因的表达(Hornitschek等2009)。Ni等(1998)利用酵母双杂交技术筛选与光敏色素B (PhyB)的C端相互作用的蛋白时发现第一个PIFs转录因子——PIF3, 随后研究者在拟南芥中共发现7个PIFs成员: PIF1 (PIL5)、PIF3、PIF4、PIF5 (PIL6)、PIF6 (PIL2)、PIF7、PIF8 (UNE10) (Huq等2004; Khanna等2004; Oh等2007; Leivar等2009; Leivar和Quail 2011)。

PIFs作为光信号转导途径中的负调控因子, 对植物生长发育的多个过程如: 种子萌发、胚轴伸长、叶绿素生物合成、避荫反应、昼夜节律等都有调控作用(Oh等2007; Bae和Choi 2008; Lorrain等2008; de Lucas等2008; Seo等2009; Zhang等2014; 江薇等2014)。高等植物生长发育过程受内外多种信号转导系统的调控, 外部环境因素包括光照、气温、种间关系、胁迫等; 内部因素包括植物生长状况、激素、昼夜节律、糖代谢等(Nemhauser等2006)。一方面外部环境信号通过植物受体传递至植物内部影响植物内源激素水平, 另一方面内源激素水平又能影响植物的应答反应途径, 从而

形成复杂的信号转导网络, 共同调节植物生长发育。近年来对环境和激素信号在分子水平上的交叉作用及协同调控研究中, PIFs蛋白家族被认为起到“枢纽”的作用(Lau和Deng 2010)。PIFs通过参与多种激素信号, 如赤霉素(gibberellins, GAs)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)、茉莉酸(jasmonate, JA)、生长素(auxin)、乙烯(ethylene)的合成或信号传导, 从而协同调控植物的生长发育(Leivar和Monte 2014)。

1 PIFs参与赤霉素(GA)信号响应

赤霉素(gibberellins, GAs)是一种四环二萜类激素(李保珠等2011)。它不仅能够促进植物组织的生长发育(Achard等2009), 而且还能影响某些生长发育关键阶段如种子打破休眠(Seo等2009)、幼苗成熟(Sun 2010), 以及营养发育向生殖发育转变(Eriksson等2006)等。近年来, 在PIF1/PIL5下游鉴定出2个直接靶基因——*SOM* (*somnus*)和*DAG1* (*dof affecting germination*)。其中, *SOM*编码一种核定位的CCCH型锌指蛋白, 能抑制GA合成基因(*GA3ox1*和*GA3ox3*)的表达, 激活GA代谢基因(*GA2ox2*)的表达(Kim等2008)。赤霉素和脱落酸是种子休眠和萌发过程中两种最主要的调控激素(于敏等2016)。而Lau和Deng (2010)发现, PIF1可以通过*SOM*对GA和ABA代谢相关基因的调控作用, 间接促进ABA合成和GA分解, 从而抑制种子萌发。另一个直接靶基因*DAG1*作为种子萌发中的负调

收稿 2016-08-25 修定 2016-09-30

资助 国家自然科学基金(31101093)、江苏省自然科学基金(BK20161334)和农业部转基因重大专项(2014ZX0800205B)。

* 通讯作者(E-mail: gaoyong@yzu.edu.cn)。

控转录因子, 则可以抑制*GA3ox1*的转录, 使GA的合成减少, 抑制种子萌发(Gabriele等2010)。

PIFs不仅影响GA的合成, 也能参与GA信号转导。在绿色植物中, GA信号传递的主要路径是: GA受体GID1 (gibberellin insensitive dwarf 1)感知GA信号并与之结合, 形成GA-GID1复合体, 此复合体可与GA信号抑制因子DELLA蛋白结合并使之泛素化降解, 从而激活GA下游信号(Dill等2011; Hirano等2008; Sun 2010)。研究发现, DELLA蛋白能与PIFs的bHLH结构域互作, 抑制其对下游基因的转录活性, 如拟南芥中DELLAs蛋白GAI (ga-insensitive)和RGA (repressor of gal-3)能够与PIF3与PIF4互作, 从而抑制PIF3和PIF4介导的细胞伸长生长(Feng等2008; de Lucas等2008)。有实验证明, 将幼苗从黑暗中移到光照下, Phy的Pfr形式会抑制GA生物合成基因(如*GA3ox1*、*GA20ox1*、*GA20ox2*和*GA20ox3*)的表达, 促进GA代谢基因(如*GA2ox1*和*GA2ox2*)的表达, 从而降低生物体内的GA含量, GA诱导的伸长生长受到抑制。通过核定位发现, 在光照条件下, 光敏化的PhyB与PIF3或PIF4相结合, 导致它们泛素化降解(Feng等2008; de Lucas等2008)。因此, 在黑暗环境下, Pfr形式的光敏色素含量低, GAs和PIFs蛋白积累, GA与其受体GID1形成复合体, 此复合体与DELLAs蛋白结合, 诱导DELLAs蛋白降解, 进一步促使自由的PIFs蛋白水平升高, 推动PIFs与靶基因启动子的结合, 促进PIFs下游基因表达, 导致PIFs诱导的细胞伸长; 而光照条件下, Pfr形式的光敏色素含量升高, 大量PIFs蛋白被降解, 且GAs的合成受到抑制, DELLA蛋白积累并与PIFs相互作用, 影响了PIFs与靶基因启动子的结合, 从而抑制了PIFs诱导的细胞伸长。这就解释了为什么*della*突变体具有较长的下胚轴, 而*pif*突变体下胚轴伸长被抑制(Achard等2007)。此外, 研究发现DELLAs蛋白与非生物胁迫关系密切, DELLA蛋白的积累可以减轻因盐胁迫而产生的ROS引起的生理伤害(Achard等2008)。干旱等非生物胁迫的关键基因如*MYB*、*WRKY27*的表达, 也受DELLA蛋白调控(Zentella等2007; Hedden和Thomas 2012)。但具体作用过程尚不明晰, 而PIFs作为DELLA蛋白的直接互作因子, 是否在其中发挥作用, 其作用机制如何, 还需进一步探究。

2 PIFs参与油菜素内酯(BR)信号响应

油菜素内酯(brassinosteroids, BRs)是一种甾醇内酯类的植物激素, 不仅影响植物细胞伸长与细胞分裂、微管分化、生殖生长及开花、形态建成等, 还在增强植物对生物与非生物胁迫的耐受性、增加作物产量等方面具有重要作用(Clouse等1996; Clouse和Sasse 1998; Krishna 2003)。BRs是植物暗形态建成的促进激素, 在黑暗条件下促进下胚轴伸长生长, 负调控光形态发生, 表现为拟南芥BR缺陷或不敏感突变植株黑暗条件下下胚轴长度缩短, 而光照条件下则会出现矮化的表型(Salchert等1998)。

BZR1 (brassinazole resistant 1)是BRs信号转导路径中的关键转录因子, 拟南芥获得型功能突变体*bzr1-1D*能显著积累非磷酸化的BZR1, 在黑暗或缺乏BR条件下表现出黄化表型(Tang等2010)。在早期的BR功能研究中, 基于基因组图谱发现BZR1下游调控基因与光信号下游基因有广泛重叠(Sun等2010)。基于转录组聚类分析发现, 50%受BZR1调控的基因也受到PIF4的调控, 并且它们共用这些基因的启动子。Pull-down实验与双分子荧光互补(bimolecular fluorescence complementation, BiFC)实验证明BZR1在体外或体内均能够与PIF4特异互作, 形成异源二聚体共同调控多个基因表达, 促进植物生长(Oh等2012)。推断在黑暗条件下, PIF4和有活性的BZR1积累且相互作用, 共同激活参与细胞伸长及响应生长素和GA的目标基因的表达, 促进下胚轴伸长生长。在光照条件下, 拟南芥四突变体*pif1pif3pif4pif5* (即*pifq*)对外源BR的敏感性低于野生型, 在BZR1因磷酸化而失去活性的突变体*bri 1-116*中过表达PIF4会产生矮化表型; 而在*pifq*背景下引入*bzr1-1D*突变体即使在黑暗或缺乏BR信号的情况下也不会出现黄化表型, 且*bzr1-1D*的促生长能力被抑制, 说明PIFs需要BR信号来促进细胞伸长, BZR1的促生长作用也需要有生物活性的PIFs的激活(Bai等2012a; Gallego-Bartolomé等2012)。近期的研究发现, PIF4与BES1/BZR1特异性结合形成异源二聚体, 以此激活下游靶基因的表达(de Lucas和Prat 2014)。有趣的是, DELLA被发现能与BZR1直接互作, 抑制BZR1与其他目的基因作用(Bai等2012a; Gallego-Bartolomé等2012)。

而且, 双突变体*pifqbzr1-1D*对GA不敏感, 推测PIFs可能通过BZR1整合BR和GA信号(Bai等2012b)。

有研究发现, BRs信号通路中的一个负调控因子——BIN2 (brassinosteroid-insensitive 2)可以将PIF4磷酸化, 该研究将转基因植株PIF4 1A中PIF4与BIN2结合区的关键位点突变, 结果发现PIF4的磷酸化和降解都明显受到抑制, 证明BIN2是BR信号路径和光信号的一个交叉位点, 而且PIF4的磷酸化对于其调节周期性的下胚轴生长也非常重要(Bernardo-Garcia等2014)。但截至目前, 已知的可以磷酸化PIFs的激酶还很少, 所以尚需要进一步研究。

3 PIFs参与茉莉酸类(JA)信号响应

茉莉酸类物质(jasmonates, JAs)是茉莉酸(jasmonic acid, JA)及其挥发性甲酯衍生物茉莉酸甲酯(methyl-jasmonate, MeJA, 也称为甲基茉莉酸)和氨基酸衍生物的统称。它的功能不仅包括与植物生长发育相关的种子萌发、器官发育、植株衰老、光合作用, 也包括与自身的防御系统相关的对外界机械创伤、病虫害、环境胁迫等的免疫和应激反应(刘庆霞等2012)。

植物抵御胁迫往往会引起显著的生长抑制, JA介导的防御信号激活会制约植物生长就是一个典型例子。研究发现, JA信号通路中的负调控因子JAZ (jasmonate-zim-domain protein 1)蛋白, 能与DELLA蛋白互作(Hou等2010)。当JA缺乏时, JAZ9积累, JAZ9能与DELLA蛋白反应, 阻碍DELLA蛋白与PIFs结合, 使自由的PIFs积累, 实现其促进生长的效应(Yang等2012)。当植株受到生物或非生物胁迫时, JA含量急剧上升, JAZ9降解, 与DELLA蛋白互作减少, DELLA蛋白与PIFs互作增加, PIFs活性受阻, 植株生长受到抑制(Yang等2012)。根据这一实验证据, 不难推测: PIFs的过表达能在一定程度上克服JA诱导的生长抑制, 然而*pifq*突变体却并没有响应JA介导的生长抑制, 因此其具体机制如何还需研究者们进一步探索。另外, JAZ蛋白家族中的JAZ1也是PIF1/PIL5的直接靶基因之一(Oh等2009), 说明JAZ蛋白与PIFs之间并非单线关系, 还存在反馈调节。

4 PIFs参与生长素信号响应

以3-吲哚乙酸(IAA)为代表的生长素(auxin),

在植物生长发育的许多方面都起作用: 如植物向地性和向光性反应、器官发生和形态建成、组织分化、顶端优势等, 因此, 缺乏活力的幼苗几乎都缺乏生长素(Simon和Petrášek 2011; 王家利等2012)。

将拟南芥从阳光直照转移到遮荫环境中, PIF4、PIF5、PIF7迅速去磷酸化, 并使子叶中的IAA水平显著升高, 下胚轴及叶柄明显伸长(Franklin等2011; Sun等2012; Hornitschek等2012; Li等2012)。研究表明, PIF4、PIF5和PIF7调控植物的伸长生长是通过调控编码生长素生物合成基因和其信号途径中的基因表达来实现。PIF4可以直接调控生长素合成基因*TAA* (tryptophan amino transferase of *Arabidopsis*)及生长素响应基因*IAA19*、*IAA29*的表达(Franklin等2011; Sun等2013); 一些含有G-box的生长素响应基因(*IAA2*、*IAA4*、*IAA19*、*IAA29*、*YUC8*)是PIFs的直接靶基因(Leivar等2012); 编码生长素生物合成的限速酶基因*YUCCA* (*YUC*)的启动子上具有PIF5的结合位点, PIF5能调控其表达, 进而影响生长素的生理效应(Hornitschek等2012); PIF7能与*TAA*直接互作, 影响生长素的合成, 还能调控运输蛋白基因的表达, 使生长素运入下胚轴及其他组织中, 产生避荫反应(Li等2012)。PIFs参与生长素信号转导的研究还比较少。基于对PIF1下游基因的GO (gene ontology)分析发现, PIF1能调控生长素运输载体蛋白基因(*PIN1*、*PIN2*、*PIN3*、*PIN7*)、生长素转运蛋白基因(*AUX1*)以及其他生长素响应基因的表达(Shi等2013)。

5 PIFs参与脱落酸(ABA)信号响应

脱落酸(abscisic acid, ABA)是一种倍半萜烯类植物激素。它一方面参与种子的休眠和萌发、根的生长以及花的发育(Yoshida等2006), 另一方面当植物遇到干旱、寒冷、盐渍等胁迫时会明显积累, 以响应胁迫, 因此ABA又称为“胁迫激素”(Pennisi 2009)。PIF1的直接靶基因*SOM*除了能调控GA的合成与代谢, 还能抑制ABA代谢基因(*CYP707A2*)的表达, 激活ABA合成基因(*ABA1*、*NCED6*、*NCED9*)的表达, 增加内源ABA含量。Kim等(2008)研究发现拟南芥*som*突变体在黑暗中就能萌发, 进一步研究推断在黑暗环境中, 自由的PIFs蛋白量高, 通过*SOM*的表达促进ABA合成及GA分解, 导致种子萌发受到抑制; 而在光照环境中, Phy与

PIF1互作使PIF1蛋白降解, *SOM*表达降低, 导致ABA水平降低、GA水平增加, 促进种子萌发。

植物体内源ABA通过与受体PYR/PYL/RCARs结合, 进一步与ABA负调控因子PP2C结合抑制其磷酸酶活性, 释放蛋白激酶SnRK2s活性, 激活下游转录因子(如ABI3、ABI4和ABI5), 从而实现ABA信号的调控(Cutler等2010)。Oh等(2009)通过ChIP-chip和基因芯片技术发现, PIF1/PIL5的直接靶基因还包括ABI3及ABI5。之后研究发现, ABI5与PIF1的DNA结合区有大量重叠, 包括基因*SOM*、*GAI*、*RGA*的启动子区, 而且ABI5能够与PIF1互作增强PIF1下游基因的表达(Lee等2012)。ABA信号通路中的ABI5能通过PIF1, 促进基因*SOM*的表达, 使ABA含量升高; ABI5还能增强*GAI*、*RGA*等DELLA蛋白的表达, 间接调控PIF1水平, 使ABA含量降低, 以此形成复杂的反馈调节网络。进一步研究发现, PIF1是通过识别ABI5中的GCEs (G-box coupling elements)位点与ABI5直接互作, 激活ABA下游信号通路(Kim等2016)。因此, PIFs即能够调节ABA的合成, 也能够参与ABA信号转导通路, 从而系统的调控ABA信号通路。

此外, 研究发现PIFs的上游调控蛋白——光敏色素B (PhyB)在ABA诱导的种子萌发过程中起着重要作用, PhyB能够增强植物对ABA的敏感度来调节植物水分散失, 起到节水耐旱作用(Staneloni等2008; Gonzalez等2012)。本实验室在水稻中过表达玉米PIFs基因*ZmPIF1*及*ZmPIF3*, 与野生型相比这2种转基因水稻对ABA更加敏感, 且有节水耐旱作用, 说明PIFs可能参与PhyB-ABA的过程。然而PhyB是否通过PIFs蛋白参与ABA信号调控还没有直接的证据。

6 PIFs参与乙烯信号响应

乙烯(ethylene)是一种仅含2个碳原子的简单烯烃, 也是已知的唯一的气体激素, 这使得它几乎参与了植物从种子萌发、幼苗生长、开花结果到衰老脱落的全部过程, 具有抑制茎的伸长生长, 促进根或茎的增粗和形成顶端弯钩的三重反应(Johnson和Ecker 1998)。除此之外, 乙烯在多种生物与非生物胁迫过程中也发挥着重要作用(Grennan 2008)。

拟南芥PIF5过表达株系幼苗的表型证明, PIF5能够促进顶端优势和乙烯升高所表现的三重反应, 进一步分析发现, 过表达*PIF5*的拟南芥幼苗

中, 乙烯合成所需的关键酶ACC合成酶(ACS4/ACS8)的水平明显升高, 这导致植物体内乙烯含量增加(Khanna等2007)。

在光照条件下, 乙烯的促生长能力依赖于它的核心转录因子EIN3 (ethylene-insensitive 3)和EIL1 (EIN3-like 1)。Zhong等(2012)发现*pif3*突变体在光下对乙烯不敏感, 且其表型与乙烯信号转导途径中双基因功能缺失突变体*ein3eil1*相似, 说明乙烯诱导的生长依赖于PIF3。随后又通过*ein3eil1pif3*三突变体证明乙烯通过促进EIN3/EIL1与PIF3基因启动子上特异序列EBS (5'-CTCTGC-3')的结合, 激活PIF3基因的表达, 促进光下植物的胚轴伸长反应(Zhong等2012)。在乙烯促进幼苗顶端弯钩的形成过程中, DELLAs能直接与EIN3/EIL1的DNA结合结构域互作, 抑制EIN3/EIL1下游下游基因*HOOKLESS1* (*HLS1*)的表达, 而且DELLAs的存在会干扰EIN3/EIL1促进PIF3表达的能力(An等2012)。基于这些证据, PIF3可能在启动子水平整合乙烯和GA信号, 诱导光、GA、乙烯共同调控的基因的表达, 达到促进下胚轴生长的效果, 当然, 这一推论还需要验证(Leivar和Monte 2014)。

7 结论与展望

众所周知, 激素对植物生长发育的调节不是单独发挥作用, 而是依赖各激素在合成及应答水平上复杂的相互作用。随着激素路径中的组分被逐渐鉴定, 各激素交叉反应机制的研究也取得了较大进展。PIFs最初只是以光敏色素的互作蛋白被鉴定出来, 之后几十年的研究发现PIFs参与植物生长发育的许多过程, 在这些生物过程中植物激素起着重要作用。进一步研究发现PIFs与GAs、ABA、BRs、JA、生长素及乙烯多种激素信号相关联, 推测PIFs是整合植物生长发育外部信号与内部信号的关键节点。

目前针对PIFs的研究主要依赖双子叶模式植物拟南芥, 在其他作物(如单子叶植物水稻、小麦、玉米等)中的研究还非常少, 单子叶植物中是否存在与拟南芥相似的PIFs参与的信号机制还不清楚。本实验室研究发现, 过表达*ZmPIF3*能增强水稻的耐旱性及耐盐性(Gao等2015), 其具体机制尚在研究中。然而PIFs作为信号路径中的关键组分, 极有可能通过调控作物体内的激素水平和激

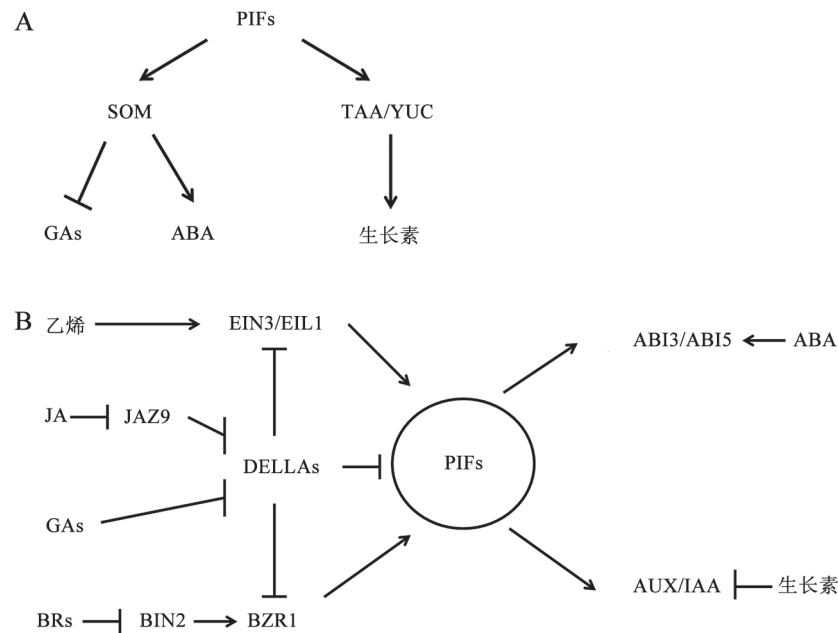


图1 PIFs主要参与的激素信号转导的分子机制

Fig. 1 The major molecular mechanisms of phytochrome interacting factors (PIFs) in phytohormone signaling transduction

A: PIFs影响GAs、ABA、生长素的合成与代谢; B: PIFs调控GA、BR、JA、IAA、ABA、乙烯等激素的信号传递。

素平衡, 提高作物的抗逆性, 这意味着PIFs在作物改良上有广阔的应用前景。

参考文献

- Achard P, Gusti A, Cheminant S, Alioua M, Dhondt S, Coppens F, Beemster GT, Genschik P (2009). Gibberellin signaling controls cell proliferation rate in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 19 (14): 1188–1193
- Achard P, Liao L, Jiang C, Desnos T, Bartlett J, Fu XP (2007). DELLAs contribute to plant photomorphogenesis. *Plant Physiol*, 143 (3): 1163–1172
- Achard P, Renou JP, Berthome R, Harberd NP, Genschik P (2008). Plant DELLAs restrain growth and promote survival of adversity by reducing the levels of reactive oxygen species. *Curr Biol*, 18 (9): 656–660
- An F, Zhang X, Zhu Z, Ji Y, He W, Jiang Z, Li M, Guo H (2012). Coordinated regulation of apical hook development by gibberellins and ethylene in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *Cell Res*, 22 (5): 915–927
- Bae G, Choi G (2008). Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 281–311
- Bai MY, Fan M, Oh E, Wang ZY (2012a). A triple helix-loop-helix/basic helix-loop-helix cascade controls cell elongation downstream of multiple hormonal and environmental signaling pathways in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (12): 4917–4929
- Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun TP, Wang ZY (2012b). Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in *Arabidopsis*. *Nat Cell Biol*, 14 (8): 810–817
- Bernardo-Garcia S, de Lucas M, Martinez C, Espinosa-Ruiz A, Daviere JM, Prat S (2014). BR-dependent phosphorylation modulates PIF4 transcriptional activity and shapes diurnal hypocotyl growth. *Genes Dev*, 28 (15): 1681–1694
- Clouse SD, Langford M, McMorris TC (1996). A brassinosteroid-insensitive mutant in *Arabidopsis thaliana* exhibits multiple defects in growth and development. *Plant Physiol*, 111: 671–678
- Clouse SD, Sasse JM (1998). BRASSINOSTEROIDS: essential regulators of plant growth and development. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 49: 427–451
- Cutler SR, Rodriguez PL, Finkelstein RR, Abrams SR (2010). Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu Rev Plant Biol*, 61 (1): 651–679
- de Lucas M, Daviere JM, Rodriguez-Falcon M, Pontin M, Iglesias-Pedraz JM, Lorrain S, Fankhauser C, Blazquez MA, Titarenko E, Prat S (2008). A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature*, 451 (7177): 480–484
- de Lucas M, Prat S (2014). PIFs get BRright: PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS as integrators of light and hormonal signals. *New Phytol*, 202 (4): 1126–1141
- Dill A, Jung HS, Sun TP (2011). The DELLA motif is essential for gibberellin-induced degradation of RGA. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (24): 14162–14167
- Eriksson S, Bohlenius H, Moritz T, Nilsson O (2006). GA₄ is the active gibberellin in the regulation of *LEAFY* transcription and

- Arabidopsis* floral initiation. *Plant Cell*, 18 (9): 2172–2181
- Feng SH, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou JL, Wang F, Chen LY, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S, et al (2008). Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 451 (7177): 475–480
- Franklin KA, Lee SH, Patel D, Kumar SV, Spartz AK, Gu C, Ye S, Yu P, Breen G, Cohen JD, et al (2011). Phytochrome-interacting factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proc Natl Acad Sci USA*, 108 (50): 20231–20235
- Gabriele S, Rizza A, Martone J, Circelli P, Costantino P, Vittorioso P (2010). The Dof protein DAG1 mediates PIL5 activity on seed germination by negatively regulating GA biosynthetic gene *AtGA3ox1*. *Plant J*, 61 (2): 312–323
- Gallego-Bartolomé J, Minguet EG, Grau-Enguix F, Abbas M, Locascio A, Thomas SG, Alabadí D, Blázquez MA (2012). Molecular mechanism for the interaction between gibberellin and brassinosteroid signaling pathways in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (33): 13446–13451
- Gao Y, Jiang W, Dai Y, Xiao N, Zhang CQ, Li H, Lu Y, Wu MQ, Tao XY, Deng DX, et al (2015). A maize phytochrome-interacting factor 3 improves drought and salt stress tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 87 (4-5): 413–428
- Gonzalez CV, Ibarra SE, Piccoli PN, Botto JF, Boccalandro HE (2012). Phytochrome B increases drought tolerance by enhancing ABA sensitivity in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 35 (11): 1958–1968
- Grennan AK (2008). Ethylene response factors in jasmonate signaling and defense response. *Plant Physiol*, 146 (4): 1457–1458
- Hedden P, Thomas SG (2012). Gibberellin biosynthesis and its regulation. *Biochem J*, 444 (1): 11–25
- Hirano K, Ueguchi-Tanaka M, Matsuoka M (2008). GID1-mediated gibberellin signaling in plants. *Trends Plant Sci*, 13 (4): 192–199
- Hornitschek P, Kohnen MV, Lorrain S, Rougemont J, Ljung K, López-Vidriero I, Franco-Zorrilla JM, Solano R, Trevisan M, Pradervand 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 (5): 699–711
- Hornitschek P, Lorrain S, Zoete V, Michielin O, Fankhauser C (2009). Inhibition of the shade avoidance response by formation of non-DNA binding bHLH heterodimers. *EMBO J*, 28 (24): 3893–3902
- Hou X, Lee LY, Xia K, Yan Y, Yu H (2010). DELLAs modulate jasmonate signaling via competitive binding to JAZs. *Dev Cell*, 19 (6): 884–894
- Huq E, Al-Sady B, Hudson M, Kim C, Apel K, Quail PH (2004). Phytochrome-interacting factor 1 is a critical bHLH regulator of chlorophyll biosynthesis. *Science*, 305 (5692): 1937–1941
- Jiang W, Xiao N, Lu Y, Dai Y, Wu MQ, Chen JM, Gao Y (2014). Biological function of phytochrome-interacting factors in plant. *Plant Physiol J*, 50 (6): 698–706 (in Chinese with English abstract) [江薇, 肖宁, 陆怡, 戴毅, 吴美琴, 陈建民, 高勇(2014). 植物光敏色素作用因子PIFs的生物学功能. *植物生理学报*, 50 (6): 698–706]
- Johnson PR, Ecker JR (1998). The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective. *Annu Rev Genet*, 32 (4): 227–254
- Khanna R, Huq E, Kikis EA, Al-Sady B, Lanzatella C, Quail PH (2004). A novel molecular recognition motif necessary for targeting photoactivated phytochrome signaling to specific basic helix-loop-helix transcription factors. *Plant Cell*, 16 (11): 3033–3044
- Khanna R, Shen Y, Marion CM, Tsuchisaka A, Theologis A, Schafer E, Quail PH (2007). The basic helix-loop-helix transcription factor PIF5 acts on ethylene biosynthesis and phytochrome signaling by distinct mechanisms. *Plant Cell*, 19 (12): 3915–3929
- Kim DH, Yamaguchi S, Lim S, Oh E, Park J, Hanada A, Kamiya Y, Choi G (2008). SOMNUS, a CCCH-type zinc finger protein in *Arabidopsis*, negatively regulates light-dependent seed germination downstream of PIL5. *Plant Cell*, 20 (5): 1260–1277
- Kim J, Kang H, Park J, Kim W, Yoo J, Lee N, Kim J, Yoon TY, Choi G (2016). PIF1-interacting transcription factors and their binding sequence elements determine the *in vivo* targeting sites of PIF1. *Plant Cell*, 28 (6): 1388–1405
- Krishna P (2003). Brassinosteroid-mediated stress responses. *J Plant Growth Regul*, 22 (4): 289–297
- Lau OS, Deng XW (2010). Plant hormone signaling lightens up: integrators of light and hormones. *Curr Opin Plant Biol*, 13 (5): 571–577
- Lee KP, Piskurewicz U, Tureckova V, Carat S, Chappuis R, Strnad M, Fankhauser C, Lopez-Molina L (2012). Spatially and genetically distinct control of seed germination by phytochromes A and B. *Genes Dev*, 26 (17): 1984–1996
- Leivar P, Monte E (2014). PIFs: systems integrators in plant development. *Plant Cell*, 26 (1): 56–78
- Leivar P, Monte E, Cohn MM, Quail PH (2012). Phytochrome signaling in green *Arabidopsis* seedlings: impact assessment of a mutually negative PhyB-PIF feedback loop. *Mol Plant*, 5 (3): 734–749
- Leivar P, Quail PH (2011). PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci*, 16 (1): 19–28
- Leivar P, Tepperman JM, Monte E, Calderon RH, Liu TL, Quail PH (2009). Definition of early transcriptional circuitry involved in light-induced reversal of PIF-imposed repression of photomorphogenesis in young *Arabidopsis* seedlings. *Plant Cell*, 21 (11): 3535–3553
- Li BZ, Zhao X, An GY (2011). Recent advances in research of gibberellin. *Chin Ag Sci Bull*, 27 (1): 1–5 (in Chinese with English abstract) [李保珠, 赵翔, 安国勇(2011). 赤霉素的研究进展. *中国农学通报*, 27 (1): 1–5]
- Li L, Ljung K, Breton G, Schmitz RJ, Pruneda-Paz J, Cowing-Zitron C, Cole BJ, Ivans LJ, Pedmale UV, Jung HS, et al (2012). Linking photoreceptor excitation to changes in plant architecture. *Genes Dev*, 26 (8): 785–790
- Liu QX, Li MS, Guo J (2012). Regulation of jasmonic acid biosynthesis and jasmonic acid signaling pathway. *Plant Physiol J*, 48 (9): 837–844 (in Chinese with English abstract) [刘庆霞, 李梦莎, 国静(2012). 茉莉酸生物合成的调控及其信号通路. *植物生理学报*, 48 (9): 837–844]
- Lorrain S, Allen T, Duek PD, Whitelam GC, Fankhauser C (2008).

- Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. *Plant J*, 53 (2): 312–323
- Nemhauser JL, Hong F, Chory J (2006). Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell*, 126 (3): 467–475
- Ni M, Tepperman JM, Quail PH (1998). PIF3, a phytochrome-interacting factor necessary for normal photoinduced signal transduction, is a novel basic helix-loop-helix protein. *Cell*, 95 (5): 657–667
- Oh E, Kang H, Yamaguchi S, Park J, Lee D, Kamiya Y, Choi G (2009). Genome-wide analysis of genes targeted by phytochrome interacting factor 3-LIKE5 during seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (2): 403–419
- Oh E, Yamaguchi S, Hu JH, Yusuke J, Jung B, Paik I, Lee HS, Sun TP, Kamiya Y, Choi G (2007). PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the *GAI* and *RGA* promoters in *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 19 (4): 1192–1208
- Oh E, Zhu JY, Wang ZY (2012). Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental response. *Nat Cell Biol*, 14 (8): 802–809
- Pennisi E (2009). Stressed out over a stress hormone. *Science*, 24 (5930): 1012–1013
- Quail PH (2000). Phytochrome-interacting factors. *Semin Cell Dev Biol*, 11 (6): 457–466
- Salchert K, Bhalerao R, Koncz-Kalman Z, Bhalerao R (1998). Control of cell elongation and stress responses by steroid hormones and carbon catabolic repression in plants. *Trans Biol*, 353 (1374): 1517–1520
- Seo M, Nambara E, Choi G, Yamaguchi S (2009). Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol Biol*, 69 (4): 463–472
- Shi H, Zhong S, Mo X, Liu N, Nezames CD, Deng XW (2013). HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (10): 3770–3784
- Simon S, Petrášek J (2011). Why plants need more than one type of auxin. *Plant Sci*, 180 (3): 454–460
- Staneloni RJ, Rodriguez-Batiller MJ, Casal JJ (2008). Abscisic acid, high-light, and oxidative stress down-regulate a photosynthetic gene via a promoter motif not involved in phytochrome-mediated transcriptional regulation. *Mol Plant*, 1 (1): 75–83
- Sun J, Qi L, Li Y, Chu J, Li C (2012). PIF4-mediated activation of *YUCCA8* expression integrates temperature into the auxin pathway in regulating *Arabidopsis* hypocotyl growth. *PLoS Genet*, 8 (3): e1002594
- Sun J, Qi L, Li Y, Zhai Q, Li C (2013). PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (6): 2102–2114
- Sun TP (2010). Gibberellin-GID1-DELLA: a pivotal regulatory module for plant growth and development. *Plant Physiol*, 154 (2): 567–570
- Sun Y, Fan XY, Cao DM, Tang WQ, He K, Zhu JY, He JX, Bai MY, Zhu SW, Oh E, et al (2010). Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Dev Cell*, 19: 765–777
- Tang W, Deng Z, Wang ZY (2010). Proteomics shed light on the brassinosteroid signaling mechanisms. *Curr Opin Plant Biol*. 13 (1): 27–33
- Toledo-Ortiz G, Huq E, Quail PH (2003). The *Arabidopsis* basic/helix-loop-helix transcription factor family. *Plant Cell*, 15 (8): 1749–1770
- Wang JL, Liu DC, Guo XL, Zhang AM (2012). Research advances in auxin biosynthesis. *Chin Bull Bot*, 47 (3): 292–301 (in Chinese with English abstract) [王家利, 刘冬成, 郭小丽, 张爱民(2012). 生长素合成途径的研究进展. *植物学报*, 47 (3): 292–301]
- Yang DL, Yao J, Mei CS, Tong XH, Zeng LJ, Li Q, Xiao LT, Sun TP, Li J, Deng XW, et al (2012). Plant hormone jasmonate prioritizes defense over growth by interfering with gibberellin signaling cascade. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109 (19): 1192–1200
- Yoshida R, Umezawa T, Mizoguchi T, Takahashi S, Takahashi F, Shinozaki K (2006). The regulatory domain of SRK2E/OST1/SnRK2.6 interacts with ABI1 and integrates abscisic acid (ABA) and osmotic stress signals controlling stomatal closure in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 281 (8): 5310–5318
- Yu M, Xu H, Zhang H, Zhu Y (2016). Regulation of plant hormones on seed dormancy and germination. *Plant Physiol J*, 52 (5): 599–606 (in Chinese with English abstract) [于敏, 徐恒, 张华, 朱英(2016). 植物激素在种子休眠与萌发中的调控机制. *植物生理学报*, 52 (5): 599–606]
- Zentella R, Zhang ZL, Park M, Thomas SG, Endo A, Murase K, Fleet CM, Jikumaru Y, Nambara E, Kamiya Y, et al (2007). Global analysis of della direct targets in early gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 19 (10): 3037–3057
- Zhang X, Zhu Z, An F, Zhang X, Zhu ZQ, An FY, Hao DD, Li PP, Song JH, Yi CQ, et al (2014). Jasmonate-activated MYC2 represses ETHYLENE INSENSITIVE3 activity to antagonize ethylene-promoted apical hook formation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 26 (3): 1105–1117
- Zhong S, Shi H, Xue C, Wang L, Xi Y, Li J, Quail PH, Deng XW, Guo H (2012). A molecular framework of light-controlled phytohormone action in *Arabidopsis*. *Curr Biol*, 22 (16): 1530–1535

The molecular mechanisms of phytochrome interacting factors (PIFs) in phytohormone signaling transduction

REN Xiao-Yun, WU Mei-Qin, CHEN Jian-Min, ZHANG Dong-Ping, GAO Yong*

College of Bioscience and Biotechnology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China

Abstract: Phytochrome interacting factors (PIFs) belonging to basic helix-loop-helix (bHLH) transcription factors family, play an important role in plant growth and development. As the hubs of signal network in plant, PIFs integrate multiple plant hormone signals to regulate the transcriptional network. Existing research shows that PIFs can not only affect the synthesis of GA, ABA and IAA, but also regulate signal transmission of GA, BR, JA, IAA, ABA and ethylene. This review summarizes the research progress of function of PIFs in plant hormone, and provides help for the further study of PIFs.

Key words: phytochrome interacting factors; phytohormone; plant growth and development

Received 2016-08-25 Accepted 2016-09-30

This work was supported by National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31101093), Natural Science Foundation of the Jiangsu Province (Grant No. BK20161334), and Genetically Modified Organisms Breeding Major Projects (Grant No. 2014ZX0800205B).

*Corresponding author (E-mail: gaoyong@yzu.edu.cn).