



陈紫媚,孙小媛,王韞慧,等.拟南芥中CBF介导的低温信号转导途径研究进展[J].黑龙江农业科学,2020(7):139-144.

拟南芥中 CBF 介导的低温信号转导途径研究进展

陈紫媚,孙小媛,王韞慧,王一帆,刘宝辉,李美娜

(广州大学 生命科学学院,广东 广州 510006)

摘要:低温胁迫影响植物生长发育,严重时会导致植物死亡。为适应环境,植物逐渐进化出相应的机制抵御低温伤害。CBF (C-repeat-Binding Factor)介导的低温信号转导途径是目前研究比较清楚的植物响应低温胁迫的信号通路。研究发现,植物光敏色素 B(PHYB)感知环境温度变化,同时参与植物低温响应。本文对 CBF 介导的低温信号转导途径研究进展进行总结,阐述了植物对光和温度的感知及其信号通路间的关联,为今后进一步研究提供参考。

关键词:低温胁迫;CBF 信号转导途径;光信号通路

植物固着生长,面对环境变化不能随意移动,因此不可避免受到各种不利环境因素的影响。干旱、高盐、高温、低温等非生物因素造成的不利影响被称为非生物胁迫。其中,低温这一非生物胁迫因素对于植物生长发育的影响十分严重。伴随着全球气候变化,每年由于低温寒害造成世界各地农作物大面积减产甚至绝产的现象屡见不鲜,这种自然灾害给世界粮食生产带来了巨大冲击。因此,研究植物如何感受低温以及抵御低温胁迫的分子机制对基础理论研究及农业生产实践具有重要意义。

目前,植物低温响应中 CBF/DREB1 (C-repeat-Binding Factor/Drought Responsive Element Binding Protein 1)介导的低温信号转导机制的研究取得了较大进展。低温下,CBFs 转录因子被迅速激活,诱导下游一系列冷响应基因表达,增强植物抗冻能力^[1]。研究发现,低温下 CBFs 的表达受到如昼夜节律^[2]、植物激素^[3-5]等多种上游调控因子的精细调控。此外,近年的研究表明植物对高温和光的感受以及信号传递存在很多交集,且光敏色素互作因子(PIFs)^[6-8]参与 CBF 介导的低温响应。本文综述了植物低温响应中 CBFs 表达调控的研究进展,以及植物在温度响应,尤其是 CBF 依赖的低温响应中与光信号

感知的交互作用关系,为今后的相关研究提供参考依据。

1 低温胁迫对植物的影响

为区分低温胁迫对植物的影响,将低温导致的植物伤害分为冷害和冻害。其中,0~15℃的低温伤害称为冷害(Chilling injury),0℃以下的低温伤害称为冻害(Freezing injury)^[1,9]。低温胁迫对植物的主要不良影响表现为细胞膜的损伤。植物细胞膜由脂质和蛋白质组成,其中脂质由饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸比例发生变化,饱和脂肪酸含量的增加导致细胞膜凝固速度加快,质膜从半流体状态转变为半晶体状态,细胞膜通透性改变,细胞内外离子平衡被打破,最终影响植物的正常代谢功能^[9-12]。而零下温度导致植物体内结冰是造成植物伤害的真正原因。植物体内结冰可分为细胞内结冰和细胞外结冰。细胞内结冰是由于外界环境急剧降温,细胞内水分不能及时外渗,直接在细胞内的液泡和细胞质中形成冰晶,从而导致植物细胞内结冰^[13-14]。细胞内结冰会对细胞膜、各种细胞器及细胞器膜造成机械损伤,从而对植物造成不可逆转的致命性伤害^[15]。而细胞外结冰,则是伴随外界温度缓慢降温到 0℃以下时,细胞膜脂成分发生变化,膜通透性增强,导致细胞内的水分外渗到细胞间隙形成冰晶。此过程中,植物若过度脱水将导致细胞破裂,组织坏死;而温度上升后,细胞间隙中的冰晶化成水,容易导致植物过度吸胀,使细胞膨胀裂解死亡^[16]。此外,低温胁迫下,植物体内产生过量的活性氧 ROS,将对植物产生毒害作用。这种毒害作用不仅造成生物膜的伤害,还会影响光合效率和各种酶的活性^[17-19]。低温胁迫还会影响 RNA 和蛋白等功能

收稿日期:2020-05-11

基金项目:国家自然科学基金(31871648);广东省农业生物蛋白质功能与调控重点实验室开放课题(PFRAO201802);中山大学有害生物控制与资源利用国家重点实验室开放课题(2019SKLBC-KF01)。

第一作者:陈紫媚(1994-),女,硕士,从事植物光温信号转导研究。E-mail:zimei_chen@foxmail.com。

通信作者:李美娜(1977-),女,博士,副教授,从事生物钟与环境互作和植物光信号转导研究。E-mail:limeina@gzhu.edu.cn。

大分子的结构、活性及稳定性^[20]。因此,在长期的自然选择过程中植物进化出相应的抵御机制尽量减轻低温胁迫造成的伤害。冷驯化或冷锻炼(Cold acclimation)是目前发现的一个非常重要的机制,指暴露在非冷冻温度一段时间后,植物体内发生一系列生理生化变化,包括膜脂不饱和脂肪酸含量增加、渗透调节物质增加、合成保护物质以及清除 ROS 的能力增强,以及一些冷响应相关基因如 *CORs* (Cold responsive) 等被激活表达,从而增强植物抵抗低温的能力^[1,17,21]。

2 植物响应低温的信号转导机制

自然界中温度随昼夜及季节交替而变化,植物需要感受到温度的变化才能做出相应的抵御机制。目前对于植物如何感受温度仍无具体的定论。但目前普遍认可的是,细胞膜是感受温度最初始的位置。研究表明,钙离子通道^[22]、双组分磷酸系统^[23]、水稻中的 *COLD1*^[24]、*H2A.Z* 型组蛋白核小体^[25]、光受体 *PHYB*^[26-27] 和 *PHOTs*^[28] 均参与了植物对温度变化的感知。

植物在感受低温之后,通过低温信号转导途径将冷信号传递给下游调控因子,诱导一系列冷响应基因的表达,增强植物对低温的耐受力,并最终使植物适应低温的生长环境。植物中 CBF 介导的低温信号转导途径主要通过 ICE1-CBF-COR 转录级联信号传递。*ICE1* (*Inducer of CBF Expression* 1) 基因编码一个 MYC 类 bHLH 转录因子,植物感受低温后,ICE1 蛋白被活化,活性形式的 ICE1 直接结合在 *CBFs* 基因的启动子区激活 *CBFs* 基因表达,*CBFs* 表达产物结合下游一系列称为 *COR* 基因的 CRT/DRE 元件,诱导 *COR* 基因表达,从而增强植物的耐低温能力^[1,29]。CBF 是一类含 AP2/ERF 结构域的转录因子^[30-31],其功能和基因序列非常保守,在拟南芥、小麦、玉米、水稻等植物中均存在,在植物抵抗低温中发挥重要作用^[32-35]。拟南芥中参与低温信号转导途径的 CBF 基因有 3 个:*CBF1/DREB1B*、*CBF2/DREB1C* 和 *CBF3/DREB1A*,它们在 4 号染色体上串联排列,三者间具有高度相似的氨基酸序列,但存在一定的功能冗余^[31,36]。*CBFs* 的表达对低温十分敏感,低温处理 15 min 就可以检测到 *CBFs* 表达量升高,而处理 3 h 后 *CBFs* 表达量达到峰值,随后开始下降至本底水平^[31,37]。过表达 CBF 基因的拟南芥植株中,*COR* 基因受低温诱导水平显著提升,植物耐寒能力增强^[38-39]。近年,通过 CRISPR/Cas9

技术获得了 *cbf1cbf2cbf3* (*cbfs*) 三突变体,*cbfs* 冷驯化前后其抗冻能力与野生型相比均大幅下降,呈冻敏感表型^[40-41]。由此可见,CBF 介导的低温信号转导途径在植物应对低温胁迫中起重要作用。

低温下 *CBFs* 的表达受到了上游调控因子的精细调控。2003 年首先发现了 ICE1 转录因子通过直接结合 *CBFs* 启动子上的 MYC 元件,调控 *CBFs* 的表达^[29]。*ICE1* 突变导致 *CBFs* 的表达量降低,拟南芥抗冻能力减弱;而在野生型背景下过表达 *ICE1* 则增强 *CBFs* 表达水平,植株抗冻能力增强^[29]。近期研究发现,ICE1 上游的 SUMO E3 连接酶 SIZ1 和蛋白激酶 SnRK2.6/OST1 通过调控 ICE1 蛋白稳定性参与植物低温响应^[42-43]。低温胁迫下,SIZ1 通过使 ICE1 在 Lys393 位点发生 SUMO 化,从而增强 ICE1 的稳定性,减轻 HOS1 对 ICE1 的泛素化修饰后降解作用。因此,SIZ1 功能丧失后,*CBFs* 表达被抑制,植株表现为冻敏感表型^[42]。而低温下 OST1 激酶活性被激活,一方面,通过与 ICE1 互作使 ICE1 磷酸化并调控其转录活性;另一方面,OST1 通过与泛素连接酶 HOS1 互作,抑制 HOS1 对 ICE1 的泛素化降解,从而维持 ICE1 的稳定性,进而调控下游低温应答基因的表达。*ost1* 突变体植株中 *CBFs* 基因和其下游 *COR* 基因的表达水平下降,呈冻敏感表型;而过表达 OST1 植株耐寒能力增强^[43]。进一步研究发现 OST1 可不通过 ICE1,直接磷酸化 BTF3s 和 PUB25/26 参与植物低温应答^[44-45]。BTFs 是对 BTF3 (Basic transcription factor 3) 和 BTF3L (BTF3-like protein) 的统称,二者构成 NAC (Nascent polypeptide-associated complex) 的 β 亚基。受低温激活的 OST1 使 BTF3s 发生磷酸化,磷酸化后的 BTF3s 与 CBF 蛋白互作,促进 *CBFs* 的转录及增强其蛋白稳定性,从而提高植物的抗冻性^[44];而 PUB25/26 是两种 U-box 型的 E3 泛素连接酶,OST1 磷酸化 PUB25/26,通过两者的 E3 泛素连接酶活性进一步增强对下游的 MYB15 的泛素降解,从而减轻 MYB15 对 *CBFs* 转录的抑制作用,正调控植物低温耐受力^[32,45]。此外,ICE1 还分别被蛋白激酶 MPK3/6、BIN2 以及类受体激酶 CRPK1 磷酸化,负调控 *CBFs* 表达参与植物低温应答^[46-48]。其中,蛋白激酶 MPK3/6 和 BIN2 通过磷酸化 ICE1,促使 ICE1 蛋白降解以及降低与下游靶基因的结合能力,MPK3/6 主要在低温应激的早期阶段起作用,而 BIN2 的激酶活性在早

期阶段被抑制,在温度回升阶段才逐渐被激活^[46-47]。类受体激酶 CRPK1 则是通过磷酸化 14-3-3 蛋白,磷酸化的 14-3-3 蛋白进入细胞核与 CBF 互作,负调控 CBF 蛋白稳定性,导致下游 COR 基因表达减弱和植物抗冻能力下降^[48]。以上结果表明,植物中存在多种蛋白激酶通过直接或间接调节 ICE1 和 CBFs 转录水平及其蛋白稳定性,进而调控植物对低温的响应。

低温导致膜流动性和渗透性发生改变,触发 Ca^{2+} 内流,进而激活低温响应基因的表达,增强植物对低温适应能力^[49]。COLD1 是水稻 (*Oryza sativa*) 中起冷感受器作用的跨膜蛋白,通过与 RGA1(G-protein α subunit 1) 相互作用,触发细胞内 Ca^{2+} 内流,激活 G 蛋白 GTPase 的活性,进而诱导下游冷诱导基因表达,增强水稻低温适应性^[24]。然而,目前对于 COLD1 介导的钙离子信号通路参与植物响应低温胁迫的机制仍未知。前期研究发现,拟南芥钙调素结合转录激活因子 CAMTA(calmodulin-binding transcription activator) 家族成员(CAMTA1-5),通过激活 CBFs 的表达,增强植株抗冻能力^[50-52]。CAMTA3 是最早发现的通过直接结合 CBF2 启动子,激活 CBF2 基因表达,参与低温应答的钙调素结合转录激活因子^[50]。CAMTA3 和 CAMTA5 对 CBF1 的转录调控,只能对快速降温条件产生应答,而不能响应逐渐降温环境^[52]。因此,低温应激下 Ca^{2+} 快速内流与 CAMTA 参与调控 CBFs 的表达,提示 CAMTA 可能是联系 Ca^{2+} 内流信号与 CBFs 表达调控而参与植物低温响应的桥梁^[53]。

除以上介绍的调控 CBF 表达的低温应答元件,植物激素也协同低温信号通路参与低温响应,平衡植物抗逆与生长发育。油菜素内酯信号转导途径中的转录因子 CES(CESTA)和 BZR1(brassinazole-resistant 1)在调控低温诱导 CBFs 基因表达中起重要作用^[3-4]。CES 和 BZR1 通过正调控 CBFs 及下游 COR 基因的表达参与植物低温响应,其功能获得型突变体 *ces-D* 和 *bzr1-1D* 中 CBFs 和其下游 COR 基因的表达水平升高,植物表现为抗冻表型^[3-4]。在乙烯信号通路中发现 EIN3(ethylene-insensitive 3)通过结合 CBFs 上游启动子负调控 CBFs 表达及植物抗冻能力^[5]。

CBF 启动子中不仅含有冷调控基因结合元件,同时存在生物钟基因结合位点。常温下 CBFs 表达峰值出现在黎明后 8 h(ZT8,植物见光后 8 h),而在黎明后 4 h(ZT4)开始低温处理,

CBFs 表达比其他时间表达量会更高^[2]。生物钟基因 PRRs(Pseudo response regulator) 负调控 CBFs 基因的表达。低温胁迫下, *prrr5prrr7prrr9* 三突变体植株中 CBFs 表达上调,表现为抗冻表型^[54]。同时,生物钟核心元件 LHY(Late Elongated Hypocotyl) 和 CCA1(Circadian Clock Associated 1)响应低温信号正调控 CBFs 表达。在 *cca1 lhy1* 双突变体中,CBFs 基因的表达下调,导致植株抗冻能力下降^[55]。前期研究发现,CBF1 过表达植株生长受抑制,呈矮化、晚花表型^[56],由此可见,CBFs 表达受生物钟基因调控可能是植物在胁迫环境下协调自身生长发育的需要。在低温胁迫条件下,CCA1 和 LHY 在清晨通过结合 CBF 启动子激活 CBFs 的转录,增强植物抵抗低温的能力;在夜晚时 CCA1 和 LHY 表达水平较低,同时通过 PRRs 对 CBFs 的抑制作用,防止 CBFs 表达产物过量造成对植物生长的抑制。因此,低温信号通路与昼夜节律的整合可能是一个重要的进化事件,有助于植物适应寒冷的环境。

3 植物温度响应与光信号通路的联系

光和温度是为植物提供昼夜及季节变换信息的环境线索。通过感知光或温度的变化,植物能够做出相应的判断,调节自身的生长发育。研究发现,植物光受体光敏色素 B(PHYB)和向光素(PHOTs)同时也是感知环境温度变化的传感器^[26-28]。其中,PHYB 是植物光形态建成的重要调控因子^[57]。2016 年的两篇文章同时报道,PHYB 可通过控制其黑暗中由 Pfr 形式转变为 Pr 形式的速率,响应环境温度变化,发挥热传感器的功能,在夜间整合温度信号,调控植物生长发育^[26-27]。进一步研究发现,PHYB 在白天的温度感知中同样发挥重要作用,PHYB 感受日间温度升高后,介导光形态建成基因 HMR 与光敏色素互作因子 PIF4(Phytochrome-interacting factor 4) 相互作用,促进高温依赖的 PIF4 蛋白的积累,激活与热响应生长相关基因的表达,参与植物生长发育调控^[58]。最新研究发现,温度升高同时影响 PHYB 光小体(Photobody)的数量,Hahm 等^[59]利用 PBG(*phyB-GFP*) 和 PBC(*phyB-CFP*) 观察温度变化对光小体形成的影响,发现随温度升高,光小体数量减少,这一研究结果与前期研究 PHYB Pfr 水平随温度升高而下降的结果一致。

PHYB 在植物低温响应中同样发挥重要作用。2002 年 Kim 等^[60]的研究发现,光照条件下

CBFs 和 *COR15a* 的受冷诱导程度强于黑暗条件,同时 *phyB* 突变体中冷响应报告基因 *4C/DRE-GUS* 不能被诱导表达,说明光敏色素介导的光信号转导途径参与植物低温响应。然而,后期一些研究团队发现,生长在 16 °C 低红光/远红光比率的拟南芥,其 CBFs 及下游 *COR* 基因的表达及抗冻能力都明显高于正常条件下生长的植物;同时 *phyB* 突变体中 *COR15a* 的表达显著高于野生型,表明 PHYB 介导的 CBF 对下游 *COR15a* 的调控可能通过 CRT/DRE 之外的元件^[61]。2012 年 Lee 等^[7]发现,生长在短日照条件下的植株抗冻能力明显强于长日照条件,且 22 °C 长日照条件下,*phyB* 突变体中 CBFs 及其下游基因 *COR15a*、*GolS3* 的表达显著高于野生型,因而提出 PHYB 负调控植物基础耐寒性。然而,近期 Jiang 等^[62]发现红光或白光长日照条件下,*phyB* 突变体呈冻敏感表型,过表达 *PHYB* 后植株的抗冻能力提升,表明 PHYB 正调控植物抗冻能力;转录组分析发现 PHYB 通过调控胁迫应激及生长相关基因的表达正调控植物的抗冻能力。以上结果表明,PHYB 可能不直接参与 CBFs 的转录调控,而是通过与其他调控因子作用间接影响 CBFs 及其下游 *COR* 基因的表达。

光敏色素互作因子 PIFs 可通过负调控 CBFs 表达,避免植物对低温过度响应造成植物生长迟缓。研究表明 PIF4 和 PIF7 直接结合 *CBF1* 和 *CBF2* 启动子区的 G-box 或 *CBF3* 的 E-box,抑制 CBFs 在长日照条件下的表达^[6-7];而 PIF3 则是通过结合 CBFs 启动子中的 G-box 和 E-box 元件,在低温和黑暗条件下抑制它们的表达,负调控植物抗冻能力^[8]。同时,乙烯信号途径中 EIN3 结合蛋白 EBF1/2 (Ein3-binding F box protein 1/2)通过负调控 PIF3 的蛋白稳定性,增强植物抗冻性^[8]。近期研究表明,低温胁迫下,CBFs 可通过与 PIF3 相互作用增强 PIF3 蛋白稳定性,同时发现 *cbfs* (*cbf1 cbf2 cbf3*)突变体中 PHYB 蛋白水平低于野生型,提出 CBFs 通过与 PIFs 互作抑制 PHYB-PIF3 的共降解,增强植物低温适应性^[62]。然而,关于 CBFs 与 PIF3 互作如何调控 PHYB-PIF3 稳定性的作用机制仍不清楚。

4 结语与展望

尽管目前关于 CBF 依赖的低温信号转导途径研究较为广泛,但仍存在一些问题有待解决,如目前发现多种蛋白激酶通过调控 ICE 转录因子

稳定性参与 CBFs 的转录调控,而低温下 CBFs 蛋白自身稳定性知之甚少,有待于进一步探索。此外,早期拟南芥 CBFs 过表达转基因植株以及近期有研究人员通过 CRISPR/Cas9 手段构建拟南芥 *cbfs* 三突变体的转录组分析结果发现只有 10%~20% 冷响应基因的表达依赖于 CBF 低温信号转导途径^[37,40-41],表明可能存在多种不依赖于 CBF 的调控因子参与植物低温响应。进一步探索不依赖于 CBF 的低温信号转导途径,将有助于阐明植物参与低温应答的分子机制。

光敏色素介导的光信号通路与植物低温响应密切相关。然而,目前仍存在许多问题没有阐明,比如,光受体 PHYB 如何感受低温信号及其在植物低温应答途径的具体作用机制,以及是否存在其他光信号通路元件参与植物低温响应。虽然研究发现红光/远红光受体 PHYB 和蓝光受体 PHOTs 参与感知环境温度变化,但尚不知其他光受体是否存在类似的功能参与感知极端温度的变化。因此,植物对光和温度的感知以及光温信号转导之间的关联仍有待于进一步探索。

参考文献:

- [1] Thomashow M F. Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50(1): 571-599.
- [2] Fowler S G, Cook D, Thomashow M F. Low temperature induction of *Arabidopsis* CBF1, 2, and 3 is gated by the circadian clock[J]. Plant Physiology, 2005, 3(137): 961-968.
- [3] Eremina M, Unterholzner S J, Rathnayake A I, et al. Brassinosteroids participate in the control of basal and acquired freezing tolerance of plants[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2016, 113(40): E5982-E5991.
- [4] Li H, Ye K, Shi Y, et al. BZR1 positively regulates freezing tolerance via CBF-dependent and CBF-independent pathways in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2017, 4(10): 545-559.
- [5] Shi Y, Tian S, Hou L, et al. Ethylene signaling negatively regulates freezing tolerance by repressing expression of CBF and type-A ARR genes in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2012, 24(6): 2578-2595.
- [6] Kidokoro S, Maruyama K, Nakashima K, et al. The phytochrome-interacting factor PIF7 negatively regulates *DREB1* expression under circadian control in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2009, 151(4): 2046-2057.
- [7] Lee C M, Thomashow M F. Photoperiodic regulation of the C-repeat binding factor (CBF) cold acclimation pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2012, 109(37): 15054-15059.
- [8] Jiang B, Shi Y, Zhang X, et al. PIF3 is a negative regulator of the CBF pathway and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2017, 114(32): E6695-E6702.

- [9] Yadav S K. Cold stress tolerance mechanisms in plants[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2010, 30 (3): 515-527.
- [10] Uemura M, Steponkus P L. A contrast of the plasma membrane lipid composition of oat and rye leaves in relation to freezing tolerance [J]. *Plant Physiology*, 1994, 104: 479-496.
- [11] Kodama H, Horiguchi G, Nishiuchi T, et al. Fatty acid desaturation during chilling acclimation is one of the factors involved in conferring low-temperature tolerance to young tobacco leaves [J]. *Plant Physiology*, 1995, 107: 1177-1185.
- [12] Quinn P. Effects of temperature on cell-membranes[J]. *Society for Experimental Biology*, 1988, 42: 237-258.
- [13] Pearce R S. Extracellular ice and cell shape in frost-stressed cereal leaves: A low-temperature scanning-electron-microscopy study[J]. *Planta*, 1988, 175: 313-324.
- [14] Pearce R S, Ashworth E N. Cell shape and localisation of ice in leaves of overwintering wheat during frost stress in the field[J]. *Planta*, 1992, 188: 324-331.
- [15] Yu X, Griffith M. Antifreeze proteins in winter rye leaves form oligomeric complexes[J]. *Plant Physiology*, 1999, 11: 1361-1370.
- [16] Beck E, Schulze E, Senser M, et al. Equilibrium freezing of leaf water and extracellular ice formation in Afroalpine 'giant rosette' plants[J]. *Planta*, 1984, 162: 276-282.
- [17] Chinnusamy V, Zhu J, Zhu J K. Cold stress regulation of gene expression in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(10): 444-451.
- [18] Lyons J, Raison J. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury[J]. *Plant Physiology*, 1970, 45: 386-389.
- [19] Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, et al. ROS and redox signaling in the response of plants to abiotic stress[J]. *Plant Cell Environment*, 2012, 35: 259-270.
- [20] Ruelland E, Vaultier M-N, Zachowski A, et al. Cold signaling and cold acclimation in plants[J]. *Advances in Botanical Research*, 2009, 49: 35-150.
- [21] Shi Y, Ding Y, Yang S. Cold signal transduction and its interplay with phytohormones during cold acclimation[J]. *Plant Cell Physiology*, 2015, 56(1): 7-15.
- [22] Knight M R, Knight H. Low-temperature perception leading to gene expression and cold tolerance in higher plants[J]. *New Phytologist*, 2012, 195(4): 737-751.
- [23] Schaller G, Shiu S, Armitage J. Two-component systems and their co-option for eukaryotic signal transduction[J]. *Current Biology*, 2011, 27: R320-330.
- [24] Ma Y, Dai X, Xu Y, et al. COLD1 confers chilling tolerance in rice[J]. *Cell*, 2015, 160(6): 1209-1221.
- [25] Kumar S, Wigge P. H2A. Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in *Arabidopsis*[J]. *Cell*, 2010, 140: 136-147.
- [26] Legris M, Klose C, Burgie E S, et al. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2016, 354(6314): 897-900.
- [27] Jung J, Domijan M, Klose C, et al. Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J]. *Science*, 2016, 354(6314): 886-889.
- [28] Fujii Y, Tanaka H, Konno N, et al. Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2017, 114(34): 9206-9211.
- [29] Chinnusamy V, Ohta M, Kanrar S, et al. ICE1: A regulator of cold-induced transcriptome and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *Genes & Development*, 2003, 17(8): 1043-1054.
- [30] Liu Q, Kasuga M, Sakuma Y, et al. Two transcription factors, DREB1 and DREB2, with an EREBP AP2 DNA binding domain separate two cellular signal transduction pathways in drought- and low-temperature-responsive gene expression, respectively, in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 1998, 10: 1391-1406.
- [31] Shinwari Z K, Nakashima K, Miura S, et al. An *Arabidopsis* gene family encoding DRE/CRT binding proteins involved in low-temperature-responsive gene expression[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1998, 250: 161-170.
- [32] Agarwal M, Hao Y, Kapoor A, et al. A R2R3 type MYB transcription factor is involved in the cold regulation of *CBF* genes and in acquired freezing tolerance[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2006, 281: 37636-37645.
- [33] Badawi M, Danyluk J, Boucho B, et al. The *CBF* gene family in hexaploid wheat and its relationship to the phylogenetic complexity of cereal *CBFs*[J]. *Molecular Genetic Genomics*, 2007, 277: 533-554.
- [34] Qin F, Sakuma Y, Li J, et al. Cloning and functional analysis of a novel DREB1/CBF transcription factor involved in cold-responsive gene expression in *Zea mays* L. [J]. *Plant Cell Physiology*, 2004, 45: 1042-1052.
- [35] Ito Y, Maruyama K, Taji T, et al. Functional analysis of rice DREB1/CBF-type transcription factors involved in cold-responsive gene expression in transgenic rice [J]. *Plant Cell Physiology*, 2006, 47: 141-153.
- [36] Gilmour S, Fowler S, Thomashow M. *Arabidopsis* transcriptional activators CBF1, CBF2, and CBF3 have matching functional activities [J]. *Plant Molecular Biology*, 2004, 54: 767-781.
- [37] Fowler S, Thomashow M F. *Arabidopsis* transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway[J]. *The Plant Cell*, 2002, 8(14): 1675-1690.
- [38] Jaglo-Ottosen K, Gilmour S, Zarka D, et al. *Arabidopsis* *CBF1* overexpression induces *COR* genes and enhances freezing tolerance[J]. *Science*, 1998, 280: 104-106.
- [39] Gilmour S, Sebolt A, Salazar M, et al. Overexpression of the *Arabidopsis* *CBF3* transcriptional activator mimics multiple biochemical changes associated with cold acclimation[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124: 1854-1865.
- [40] Jia Y, Ding Y, Shi Y, et al. The *cbfs* triple mutants reveal the essential functions of CBFs in cold acclimation and allow the definition of CBF regulons in *Arabidopsis*[J]. *New Phytologist*, 2016, 212(2): 345-353.
- [41] Zhao C, Zhang Z, Xie S, et al. Mutational evidence for the critical role of CBF transcription factors in cold acclimation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(4):

- 2744-2759.
- [42] Miura K, Jin J, Lee J, et al. SIZ1-mediated sumoylation of ICE1 controls CBF3/ DREB1A expression and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2007, 19: 1403-1414.
- [43] Ding Y, Li H, Zhang X, et al. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis* [J]. Developmental Cell, 2015, 32(3): 278-289.
- [44] Ding Y, Jia Y, Shi Y, et al. OST1-mediated BTF3L phosphorylation positively regulates CBFs during plant cold responses [J]. The EMBO Journal, 2018, 37(8): 1-14.
- [45] Wang X, Ding Y, Li Z, et al. PUB25 and PUB26 promote plant freezing tolerance by degrading the cold signaling negative regulator MYB15 [J]. Development Cell, 2019, 51(2): 222-235.
- [46] Ye K, Li H, Ding Y, et al. BRASSINOSTEROID-INSENSITIVE2 negatively regulates the stability of transcription factor ICE1 in response to cold stress in *Arabidopsis* [J]. The Plant Cell, 2019, 31(11): 2682-2696.
- [47] Zhao C, Wang P, Si T, et al. MAP kinase cascades regulate the cold response by modulating ICE1 protein stability [J]. Developmental Cell, 2017, 43: 618-629.
- [48] Liu Z, Jia Y, Ding Y, et al. Plasma membrane CRPK1-mediated phosphorylation of 14-3-3 proteins induce their nuclear import to fine-tune CBF signaling during cold response [J]. Molecular Cell, 2017, 66(1): 117-128.
- [49] Zhu J K. Abiotic stress signaling and responses in plants [J]. Cell, 2016, 167(2): 313-324.
- [50] Doherty C J, VanBuskirk H A, Myers S J, et al. Roles for *Arabidopsis* CAMTA transcription factors in cold-regulated gene expression and freezing tolerance [J]. The Plant Cell, 2009, 21(3): 972-984.
- [51] Kim Y, Park S, Gilmour S J, et al. Roles of CAMTA transcription factors and salicylic acid in configuring the low-temperature transcriptome and freezing tolerance of *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2013, 75(3): 364-376.
- [52] Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, et al. Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature [J]. The Plant Cell, 2017, 29(4): 760-774.
- [53] Ding Y, Shi Y, Yang S. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J]. Molecular Plant, 2020, doi:10.1016/j.molp.2020.02.004.
- [54] Nakamichi N, Kusano M, Fukushima A, et al. Transcript profiling of an *Arabidopsis* PSEUDO RESPONSE REGULATOR arrhythmic triple mutant reveals a role for the circadian clock in cold stress response [J]. Plant Cell Physiology, 2009, 50(3): 447-462.
- [55] Dong M A, Farre E M, Thomashow M F. Circadian clock-associated 1 and late elongated hypocotyl regulate expression of the C-repeat binding factor (CBF) pathway in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2011, 108(17): 7241-7246.
- [56] Achard P, Gong F, Cheminant S, et al. The cold-inducible CBF1 factor-dependent signaling pathway modulates the accumulation of the growth-repressing DELLA proteins via its effect on gibberellin metabolism [J]. The Plant Cell, 2008, 20(8): 2117-2129.
- [57] Reed J W, Nagpal P, Poole D S, et al. Mutations in the gene for the red/far-red light receptor phytochrome B alter cell elongation and physiological responses throughout *Arabidopsis* development [J]. The Plant Cell, 1993, 5: 147-157.
- [58] Qiu Y, Li M, Kim R, et al. Daytime temperature is sensed by phytochrome B in *Arabidopsis* through a transcriptional activator HEMERA [J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 1-13.
- [59] Hahn J, Kim K, Qiu Y, et al. Increasing ambient temperature progressively disassemble *Arabidopsis* phytochrome B from individual photobodies with distinct thermostabilities [J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 1660.
- [60] Kim H J, Kim Y K, Park J Y, et al. 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* [J]. The Plant Journal, 2002, 29(6): 693-704.
- [61] Franklin K A, Whitelam G C. Light-quality regulation of freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. Nature Genetics, 2007, 39(11): 1410-1413.
- [62] Jiang B, Shi Y, Peng Y, et al. Cold-induced CBF-PIF3 interaction enhances freezing tolerance by stabilizing the phyB thermosensor in *Arabidopsis* [J]. Molecular Plant, 2020, doi:10.1016/j.molp.2020.04.006.

Research Progress of CBF-mediated Cold Signaling Pathway in *Arabidopsis thaliana*

CHEN Zi-mei, SUN Xiao-yuan, WANG Yun-hui, WANG Yi-fan, LIU Bao-hui, LI Mei-na

(School of Life Sciences, Guangzhou University, Guangzhou 510006, China)

Abstract: Low temperature stress affects the growth and development of plants, which will lead to plant death. In order to adapt to the environment, plants gradually evolved corresponding mechanisms to resist low temperature injury. The low temperature signal transduction pathway mediated by CBF (c-repeat-binding factor) is a well-known signal pathway in response to low temperature stress in plants. It is found that phytochrome B (PHYB) can sense environmental temperature changes and participate in plant response to low temperature. In this paper, the research progress of CBF mediated low temperature signal transduction pathway was summarized, and the perception of light and temperature in plants and the relationship between signal pathways were elaborated, which provided reference for further research in the future.

Keywords: cold stress; CBF signaling pathway; light signaling pathway