

ASPECTS RELATED TO THE RELATIONSHIP BETWEEN PHYTOCHROME AND PHYTOHORMONES

Bianca-Alexandra BÎLC*, Mărioara-Raluca LUCHIAN

West University of Timisoara, Faculty of Chemistry, Biology, Geography, Department
of Biology-Chemistry, Pestalozzi 16, Timișoara

*Corresponding author e-mail: bianca.bilc98@e-uvt.ro

Received 2 May 2020; accepted 5 June 2020

ABSTRACT

The phenomenon by which plants adapt to changes in environmental conditions is called plasticity. Light is the main factor that influences the changes in the cellular activity of the plant, which materializes through germination, growth, flowering, morphogenesis, etc. Excitation of phytochrome by light results in the secretion of abscisic acid (ABA), which controls germination. Phytohormones regulate cellular activities (cell division, elongation, differentiation and reproduction) and can influence stages such as flowering, fruit ripening and senescence. Light and phytohormones collaborate in order to achieve the physiological processes of the plant, ensuring its optimal development.

KEYWORDS: *phytohormones, phytochrome, plant pathogen, flowering time*

INTRODUCERE

Istoria descoperirii fitocromului a fost acoperită pe larg într-o carte captivantă (Sage, 1992). Pigmentul fitocrom a fost descoperit de Sterling Hendricks și Harry Borthwick în perioada cuprinsă între sfârșitul anilor 1940 și începutul anilor '60. Au descoperit că lumina roșie era foarte eficientă pentru promovarea germinării sau declanșarea răspunsurilor înfloririi. Răspunsurile la lumina roșie au fost reversibile cu lumină roșie îndepărtată, care indicau prezența unui pigment fotoreversibil. Pigmentul fitocrom a fost identificat cu ajutorul unui spectrofotometru în 1959, de către biofizicul Warren Butler și biochimistul Harold Siegelman. Butler a fost, de asemenea, responsabil pentru numele dat pigmentului (Butler et al., 1959). În 1983, Peter Quail și Clark Lagarias au raportat purificarea chimică a moleculei intacte de fitocrom, iar în 1985, prima secvență de gene a fost publicată de Howard Hershey și Peter Quail.

Fitocromii sunt fotoreceptori identificați la plante, bacterii și ciuperci. Fitocromul este un pigment important care reglează aspecte fotomorfo genetice ale creșterii și dezvoltării plantelor, precum germinarea semințelor, alungirea

tulpinii, extinderea frunzelor, formarea anumitor pigmenți, dezvoltarea cloroplastelor și înflorirea (Grudnicki & Ianovici, 2014).

Fiind organisme sesile, plantele trebuie să se adapteze continuu și să își modeleze rata de creștere și dezvoltare în concordanță cu schimbările condițiilor de mediu, fenomen numit plasticitate. Plasticitatea la plante este un proces foarte complex care implică o interacțiune foarte bine coordonată între diferitele căi de semnalare, implicarea spațio-temporală a fitohormonilor și condițiile de mediu. Deși cercetări au fost realizate de-a lungul anilor pentru a înțelege modul cum plantele percep semnalele de schimbare a condițiilor de mediu și activarea plasticității, aceste aspecte rămân incomplet deslușite (Ianovici, 2016; Datcu et al, 2017; Lympelopoulos et al, 2018; Datcu et al, 2018;).

Dintre toate condițiile de mediu, lumina pare să fie principalul factor ce influențează creșterea și dezvoltarea plantelor. De-a lungul evoluției, plantele au dezvoltat sisteme de semnalare foarte bine dezvoltate care permit reglarea atât cantitativă cât și calitativă a luminii percepute. Lumina influențează schimbări esențiale în dezvoltarea plantelor de la germinare ori tranziție, la înflorire, fotomorfogeneză, cât și schimbări în răspunsul la schimbările de intensitate (umbră) și arhitecturale care apar o dată cu fototropismul. Acidul abscisic (ABA) controlează germinarea semințelor și secreția acestuia este reglată de către lumină. Mai mult de atât, ciclul circadian este un element de reglare suplimentar în creșterea plantei, prin integrarea semnalelor luminoase cu diferite căi hormonale.

Fitocromul este cel mai important senzor din plante, aparținând unei familii de gene de fotoreceptori. Fitocromul este parte dintr-o familie de cromoproteine cu o structură liniară tetrapirolică. Acesta are două forme fotointerconvertibile; forma Pr și forma Pfr. Această familie de receptori luminoși există în două conformații termic stabile, în R (Pr) și FR (Pfr) a formelor de absorbție a luminii inactiv la 660 nm și activ la 730 nm (de Lucas & Prat, 2014). Acesta poate detecta și procesa sursele de lumină R și FR din mediu care susține creșterea și dezvoltarea plantelor. Este capabil să măsoare raportul luminii R/FR și să evalueze extensia lumini active fotosintetice și de asemenea activează un răspuns în vederea evitării umbririi, atunci când este necesar (Rockwell et al., 2006). Phys poate transmite informații despre plantele din imediata apropiere și accesibilitatea la energia fotosintetică (Chen & Chory, 2011).

Germinația semințelor, arhitectura frunzelor pe plantă, fotomorfogeneza, perioada de înflorire, ori calitatea fructului necesită în esență o foarte bună orchestrare a activării diferiților fotoreceptori pentru a contribui în mod normal la randamentul plantelor *per se* (Mawphlang & Kharshiing, 2017).

Fitocromul și semnalele luminoase

Lumina este unul dintre factorii esențiali care alimentează fotosinteza și face plantele să crească și să se dezvolte (Liu et al., 2013c). Plantele utilizează lumina ca un semn informațional pentru reacții cum ar fi expresia genelor și modificarea proteinelor (Kong & Okajima, 2016). Unele rezultate ale unor asemenea reacții sunt germinarea frunzelor, expansiunea frunzelor, mișcarea organitelor, creșterea direcționată, de-etiolarea răsădiului, elongarea celulelor stem, evitarea umbririi, înflorirea și senescența.

La *Arabidopsis*, cinci fitocromi bine definiți, numerotați de la phyA la phyE, au funcții distincte în creșterea și dezvoltarea plantelor (Tabelul 1). Atât phyA cât și phyB sunt prezenți la monocotiledonate și dicotiledonate și sunt considerate încrângături majore în duplicarea genelor după evoluția timpurie a plantelor cu semințe (Sheerin & Hiltbrunner, 2017).

PhyB mediază răspunsurile reversibile R/FR și este unul din cei patru fotocromi stabili la lumină (Li și colab., 2011). Singurul fotocrom lumino-labil, phyA, mediază în principal reacțiile fotomorfogenetice în lumină FR (Li et al., 2011). PhyA induce înflorirea și reglează germinarea, fotomorfogeneza răsădului și acumularea de antociani, cât și ca supresor al creșterii hipocotilului și inhibă umbrirea puternică a coronamentului (Sheerin & Hiltbrunner, 2017).

Tabelul 1. Răspunsul fotosenzorilor și caracteristicile funcționale ale fitocromilor în creșterea și dezvoltarea fiziologică la *Arabidopsis thaliana*.

Fitocromii	Fotosenzorii	Caracteristicile funcționale
phyA	Răspuns variat la LF	Grăbește procesul de germinare sub un spectru larg de condiții luminoase (UV, vizibil, FR)
	Răspuns la FR-HI	Deetiologia răsădului sub flux continuu de FR; promovează înflorirea sub LD
phyB	Răspuns la LF	Germinarea semințelor sub flux continuu de R
	Răspuns la R-HI	Deetiologia răsădului sub flux continuu de R
	ED-FR (raport R/FR)	Evitarea umbririi (elongarea petiolului și a internodurilor, înflorirea)
phyC	Răspuns la R-HI	Deetiologia răsădului în CR
phyD	ED-FR (raport R/FR)	Invazia umbroasă (înflorire, elongația petiolului și a internodurilor)
phyE	Răspuns la LF	Germinația semințelor
	ED-FR (raport R/FR)	Invazia umbroasă (înflorire, elongația petiolului și internodului)

(Sursă: Li et al., 2011). R-lumină roșie; CR-lumină roșie continuă; FR-lumină roșie îndepărtată; CFR-lumină roșie îndepărtată continuă; ED-sfârșitul zilei; HI-iluminare puternică; LD-condiții cu lumină într-o zi lungă; LF-frecvență joasă; UV-ultraviolet)

Factorii interacționali ai fitocromului (PIFs)

Lumina, temperatura, ciclul circadian și fitohormonii incluzând giberelinele și brasinosteroidii (BR) reglează creșterea și dezvoltarea plantelor după emergența răsădului (Toledo-Ortiz et al., 2010; Liu et al., 2013c). Mai important, disponibilitatea luminii după germinație, și de-a lungul tranziției prin

suprafața solului, determină calea de dezvoltare a răsadului cu fitomorfogeneza apărută sub lumina și scotomorfogeneza (etiolare) sub condiții de întuneric (Quail, 2002; Chen et al., 2004). Răsadurile etiolate, ce se extind și elongează în timp ce caută lumina, acumulează pigmenți precursori în plastide (etioplaste) inclusiv precursori ai clorofilei, adică proclorofilida (Pchl_{id}), precum și precursorii ai carotenoizilor (Park et al., 2002; Rodríguez-Villalón et al., 2009). La expunere luminoasă, răsadul suferă o dezvoltare fotomorfogenică cu etioplastele diferențiate în cloroplaste, acompaniate de producția și acumularea de clorofilă și carotenoizi și asamblarea rapidă a sistemului funcțional fotosintetic (Toledo- Ortiz et al., 2010; Liu et al., 2013c).

Funcțiile biologice ale proteinelor PIF

Analizele genetice ale mutanților și liniilor de supraexpresie au confirmat rolul PIFs în reglarea variatelor procese intermediare de lumină, inclusiv controlul dezvoltării stomatelor, represia asupra germinăției și dezvoltarea fotomorfogenetică în condiții de întuneric și promovează scotomorfogeneza răsadului și evitarea zonelor de umbră (Casson et al., 2009; de Lucas & Prat, 2014). Studiile au arătat funcțiile redundante ale PIF1, PIF3, PIF4 și PIF 5 în elongarea hipocotilului ca răspuns la condiții de lumină roșie (Shin et al., 2009). În întuneric, mutanții monogenici ai *A. thaliana pif* au afișat fenotipuri constitutive fotomorfogenice, inclusiv cotiledoane nude, hipocotili scurți, gravitropism perturbat și acumularea de cantități mari de Pchl_{id} (Leivar et al., 2008; Park et al., 2012). Când răsadurile mutante au fost transferate la lumină, s-au decolorat sever (Shin et al., 2009). Mutantul cvadruplu *pif* a afișat hipocotili cu 40% mai scurți decât plantele de tip sălbatic și au arătat suprareglarea genelor induse de lumină, chiar și în condiții de întuneric (Shin et al., 2009; Park et al., 2012). În contrast, supraexpresia PIFs la *A. thaliana* a rezultat în fenotipuri scotomorfogenice chiar și sub condiții normale de lumină (Lorrain et al., 2008; Xie et al., 2017). Răsadul mutant a afișat constitutiv hipocotili lungi, gravitropism negativ, cotiledoane acoperite și inhibarea biosintezei de clorofilă (de Lucas & Prat, 2014). În plus, liniile care supraexprimă PIFs au afișat un sindrom de evitare al umbrei chiar și în condiții de lumină roșie sau lumină roșie îndepărtată (Xie et al., 2017).

La *A. thaliana* mai multe gene au fost identificate ca ținte pentru PIF TFs, care leagă specific de promotori mai multe gene care răspund la lumină prin folosirea elementelor reglatoare *cis*, acționând precum „cutiile” G și „cutiile” E (Shin et al., 2007; Rosado et al., 2016). PIF1 și PIF3 suprimă dezvoltarea cloroplastelor și sinteza de clorofilă și carotenoizi în condiții de întuneric, prin reducerea expresiei de reglare a cheii fotosintetice și genelor biosintetizatoare de pigment (Stephenson et al., 2009; Toledo-Ortiz et al.,

2010). Genele clorofilene biosintetice, inclusiv GUN5 codifică prima enzimă de-a lungul căii tetrapirolice (Mochizuki et al., 2001), care este reglată foarte bine în răsadurile mutante PIF3. Expresia fotosintetică a genelor precum LHCA1 și PSAE1 este de asemenea descoperită ca fiind reglată foarte bine de mutantele PIF3 (Shin et al., 2009). PIF3 suprimă biosinteza clorofilei și genele fotosintetice prin recrutarea și interacțiunea directă cu deacetilaza histonică HDA15, care reduce nivelul acetilării histonelor și descrește transcripția genelor (Liu et al., 2013b). PIF1 reglează negativ germinația semințelor, cu o singură mutantă PIF1 demonstrând că germinația este dependentă de lumină (Oh et al., 2004).

PIF3, ori PIFs precum PIF4 și PIF5, reglează negativ răspunsul variat la lumină al plantelor (Huq & Quail, 2002; Fujimori et al., 2004). PIF4 suprimă expresia genelor menținătorului activității cloroplastelor GLK1 și GLK2, prin legarea de regiunile sale promotoare (Song et al., 2014). De-a lungul senescentei induse de întuneric, PIF4 și PIF5 reglează la un nivel înalt expresia genei care codifică enzimele de degradare a clorofilei (SGR1 și NYC1), prin legarea direct de regiunile superioare (Rosado et al., 2016). PIF4 și PIF5 afectează negativ inhibarea mediată de fitocrom pentru răspunsul la evitarea zonelor de umbră (Lorrain et al., 2008; Shin et al., 2009) și participă activ la fototropismul indus de lumina albastră (de Luca & Prat, 2014). La umbră simulată, acumularea de proteine PIF4 și PIF5 a reglat expresia pentru mai multe gene care codifică biosinteza auxinelor și sunt implicate în elongația pețiolului și a expansiunii frunzelor (Leivar & Quail, 2011; de Luca & Prat, 2014). În aceste condiții PIFs suprimă expresia pentru mai multe gene ARNmt conservate (MIR156), rezultând alterarea arhitecturii plantei (Axtell & Bowman, 2008; Xie et al., 2017). PIF6 este exprimat de multe ori de-a lungul dezvoltării seminței și pierderii funcției mutației rezultând creșterea dormanței seminței (de Lucas & Prat, 2014). În final, PIF7 prezintă o stabilitate mai mare față de celelalte PIFs, totuși fosforilată sub lumină (Leivar et al., 2008), modulează nivelul de auxine din cotiledoane (Li et al., 2012) și joacă un rol minor în elongația hipocotilului (Shin et al., 2009).

Reglarea funcțiilor PIF în germinarea semințelor

Chiar dacă lumina stimulează producția fotosintezei, încetinește elongația hipocotilului o dată ce fotoreceptorii sunt activați, mai ales fotoreceptorii pentru lumina albastră și roșie, numiți criptocromi (crys) și phys (Vandenbussche et al., 2005). S-a demonstrat că reglează funcții distincte fotomorfogenetice, inclusiv germinația semințelor (Castillon et al., 2007; Stewart et al., 2011). De exemplu, PIF6 reglează germinația semințelor, în timp ce PIF3, PIF4 și PIF5 influențează elongația hipocotilului. PIF1 poate

regla atât germinația semințelor cât și elongația hipocotilului (Oh et al., 2004; Penfield & Hall, 2009; Piskurewicz et al., 2009). Similar, adăugând lumină verde peste lumina albastră, are loc o inhibare a elongației hipocotilului datorată expunerii la lumina albastră (Li et al., 2011). La plantele mutante numite mutante PIFq, cărora le lipsesc funcții pentru combinare de PIF1, PIF3, PIF4 și PIF5, chiar și atunci când acestea cresc în întuneric complet, prezintă fenocopii transcripționale și reacții morfologice ca ale plantelor crescute la lumină (Stewart et al., 2011).

Germinația plantelor este o primă decizie adaptativă (Penfield & King, 2009). La *Arabidopsis*, pentru a induce o germinație eficientă a semințelor aflate în dormanță, este necesar un tratament rece și activarea cu lumină a sistemului fotocromului (Oh et al., 2007; Penfield et al., 2005). Atunci când acționează sinergic, lumina și temperaturile scăzute induc germinația în semințe, o reacție reglată de factorul SPATULA (SPT) care este stabil la lumină (Penfield et al., 2005). Germinația la întuneric ori lumină este inhibată de PIF1 și SPT, factorul bHLH (Leivar & Quail, 2011).

PIF3-LIKE5 sau PIL5 au efecte diferite asupra genelor giberelinice. PIL5 inhibă germinarea semințelor la *Arabidopsis* (Oh et al., 2004). Mai mult, PIF1 stimulează genele pentru biosinteza de ABA și suprimă genele pentru catabolizarea ABA, ducând la creșterea nivelurilor de ABA, fără a se lega de GA și promotorii metabolici ai ABA, dar aderând direct la promotorii GA-intensiv și represor al GA (Oh et al., 2007). În germinația seminței, biosinteza GA este asociată cu un nivel de nitrat care este gestionat de ABA embrionic (Osuna et al., 2015).

PIF1 inhibă germinarea semințelor prin armonizarea semnalelor hormonilor și ajustarea proprietăților pereților celulari în semințe imbibate și prin biosinteza atât de GA cât și de ABA (Oh et al., 2009).

Rezultatele unei analize temporale privind germinarea semințelor care implică zaharoza, sugerează că rețele de semnale fotomorfogenetice cunoscute se pot modifica datorită disponibilității de carbon. Zaharoza a prelungit numărul de zile în care plantele au suferit elongații rapide ale hipocotilului, rezultând o remarcabilă creștere a lungimii răsadului final și alterarea timpului de creștere de peste zi, maxima expunând dinamici ale creșterii plastice (Stewart și colab., 2011).

Implicarea PIFs în semnalarea hormonală

Încât hormonii contribuie în mod esențial la creșterea și dezvoltarea plantelor, acestea au mecanisme variate care armonizează procesele conduse de hormoni precum hormonii care modulează sintezele la fel ca și transportul și semnalarea. Aceste procese constau în numeroase căi

hormonale care sunt adesea reglate de lumină (Ljung et al., 2015). Studii recente au demonstrat interacțiunile mecanismelor moleculare afectate de lumină pe cale hormonală. PIF3 și PIF4 la *Arabidopsis* influențează fotomorfogeneza răsadului, în mod particular integrarea luminii cu semnalarea GA (Ljung et al., 2015). În afară de funcțiile în creștere, în metabolismul ABA și GA, PIFs sunt esențiale pentru inducerea de expresii genice legate de eliberarea de hormoni în etapa germinativă (Penfield et al., 2005; Oh et al., 2006) și afectează nivelele GAI și RGA (Oh et al., 2007).

Fitohormonii

Factorii de mediu, cum ar fi seceta, temperatura, frigul, agenții patogeni și salinitatea afectează creșterea și dezvoltarea plantelor. Timp de mai mulți ani, oamenii de știință au studiat rolul fitohormonilor ca regulatori ai plantelor. Hormoni vegetali sau fitohormoni sunt cunoscuți ca fiind molecule mici. Ele sunt transportate în interiorul țesuturilor, prin spațiul intercelular și prin fasciculele vasculare. Răspunsurile fiziologice ale plantelor sunt influențate de hormonii plantelor, de mesagerii chimici care includ auxine, citokinine, ABA și gibereline. Hormonii plantelor sau fitohormonii pot afecta unele etape din viața plantelor, cum ar fi înflorirea, maturarea fructelor și senescența. Fitohormonii pot regla activitățile celulare, cum ar fi diviziunea celulară (controlată în principal de citokinine), alungirea celulelor (controlată în principal de auxine) și diferențierea, reproducerea și răspunsurile la stresul abiotic și biotic.

Auxinele controlează diferențierea meristemului în țesutul vascular și favorizează dezvoltarea frunzelor. Există diverse auxine sintetice care au fost utilizate ca erbicide, însă o auxină care prezintă activitate fiziologică este acidul indolacetic (IAA). Auxinele reprezintă o clasă de fitohormonilor responsabili de fototropism și gravitropism. ABA joacă un rol esențial în plante prin răspunsul și adaptarea la stresul de mediu (Alexan & Ianovici, 2018; Boboescu & Ianovici, 2018).

Cutler și colaboratorii (2010) au evidențiat importanța ABA în creșterea controlată a rădăcinilor în condiții de secetă. ABA este, de asemenea, renumit pentru efectul său în întreținere a mugurilor dorminzi și rolul său de inhibitor al germinării. Este hormonul cu capacitatea de a inversa efectul hormonilor care stimulează creștere, cum ar fi giberelinele și citokininele.

Un alt hormon vegetal foarte important, responsabil pentru latența semințelor, creșterea lăstarilor, germinarea semințelor și maturarea fructelor și a florilor sunt giberelinele. AG-urile stopează latența semințelor în momentul expunerii la frig sau lumină și permit semințelor să înceapă procesul de germinare. O aplicare exogenă de AG dezvăluie un fenotip de hiper-alungire la tulpini. De asemenea, AG are capacitatea de a interacționa cu alți fitohormoni într-un mod sinergic sau antagonic.

ABA joacă o funcție antagonistă acțiunilor AGs, deoarece induce latența seminței prin blocarea germinării și promovează sinteza proteinelor de stocare. Prin urmare, plantele se pot adapta la diferite climatele de temperatură, unde perioada de germinare necesită o perioadă mai lungă de timp la expunerea cu temperaturi scăzute. Acest mecanism oferă o capacitate de protecție a plantelor tinere de la reproducerea prea timpurie.

Răspunsul de apărare al plantelor

Pe lângă implicarea semnalării luminoase în fotomorfogeneză și fotosinteză, dovezi recente au identificat semnalarea luminii ca factor determinant în interacțiunile plantă-patogen (Ballaré et al., 2012; Erb et al., 2012). Criptocrom 2 (Cry2) și Fototropin 2 (PHOT2) au fost identificate ca mediatori ai platformei de apărare împotriva agenților patogeni virali prin interacțiunea cu proteina de rezistență (Jeong et al., 2010). În plus, fitocromii și UVR8 au fost implicați, de asemenea, având un rol în răspunsul de apărare (Mazza & Ballaré, 2015; Gommers et al., 2017). Răspunsul de apărare exercitat de fotoreceptori este facilitat prin reglarea căilor de semnalizare hormonală precum acidul salicilic (AS) și acidul jasmonic (AJ) (Xie et al., 2011; Moreno & Ballaré, 2014; Ciobanu & Ianovici, 2018). În viitorul apropiat, mai multe cercetări privind integrarea căilor de semnalare a luminii și hormonilor ne vor ajuta să obținem mai multe informații asupra mecanismului care guvernează modul în care lumina interacționează cu semnalarea hormonală pentru a influența trăsăturile agronomice ale plantelor.

ABA- închidere stomatală reglată în răspunsul patogen

Închiderea stomatelor mediată de acidul abscisic pentru conservarea apei, nu este doar un mecanism de protecție împotriva stresului osmotic, dar servește și ca mecanism de apărare împotriva atacului patogen. O suprapunere semnificativă a fost observată între căile de semnalare ale rezistenței la patogeni și toleranța la stresul abiotic. ABA nu doar facilitează apărarea împotriva unui agent patogen, prin promovarea închiderii stomatale, dar este implicat și în apariția hormonală (Melotto et al., 2008; Mosher et al., 2010; Ianovici, 2010). Deși plantele au bariere fizico-chimice, agenții patogeni au mecanisme prin care le pot depăși cu ușurință, inclusiv peretele celular, putând produce astfel infecția. Studiile efectuate de-a lungul anilor au identificat că agenții patogeni fungici pot pătrunde în celula vegetală prin utilizarea enzimelor degradante ale peretelui celular sau a presiunii mecanice. Agenții patogeni bacterieni necesită o trecere pentru a intra în hidratode, stomate și lenticele asemănătoare celulelor (van Kan, 2006; Ton et al., 2009).

Modelul molecular asociat cu agentul patogen (PAMP) a declanșat răspunsurile imune la plante incluzând o închidere stomatală care restricționează intrarea patogenului în celulă (Melotto et al., 2006). Analiza mutațiilor *ost1* (stomata deschisă) și *aba3-1*, care sunt fie insensibili, fie ABA-deficienți, au arătat că PAMP nu a reușit să inițieze închiderea stomatală (Melotto et al., 2006). Aceste observații sugerează astfel că răspunsul imun indus de PAMP este mediat de ABA prin inducerea închiderii stomatelor.

Interacțiunea ABA – alți hormoni în prezența patogenilor

Fitohormonii precum AS, AJ și etilena joacă un rol substanțial în răspunsul de apărare împotriva agenților patogeni. AS este legată de RDS (rezistența sistemică dobândită) și de rezistența biotrofică a patogenului, în timp ce AJ și etilena oferă rezistență la patogenul necrotrofic și rezistența sistemică indusă (RSI) (Ianovici et al, 2010; Lee & Luan, 2012). S-a raportat că ABA acționează fie în coordonare, fie antagonic cu AS, AJ sau etilena (Anderson et al., 2004; Mosher et al., 2010). Supraexpresia genelor de biosinteză ABA NCED2, NCED3 și NCED5 a dus la acumularea crescută de ABA, dar a favorizat creșterea semnificativă a bacteriilor. Observații similare au fost pentru analiza mutantului *Arabidopsis aba3-1* care a arătat rezistență la *Pseudomonas syringae*, dar a arătat o susceptibilitate sporită la agenții patogeni bacterieni la aplicarea ABA exogenă (Fan et al., 2009). Aceste observații sugerează că răspunsul agentului patogen mediat de AS este reglementat negativ de ABA. Mai mult, ABA este, de asemenea, raportat la reprimarea expresiei induse de AS de gene, suprimând RDS (Yasuda et al., 2008). Aceste rezultate sugerează că ABA este un regulator negativ al răspunsului de apărare indus de AS împotriva agenților patogeni. ABA reglementează negativ rezistența AJ-și etilen-dependentă împotriva agenților patogeni, așa cum s-a observat în analiza mutantului deficitar de ABA în *Arabidopsis*, care a arătat o inducție puternică a genelor markerului AJ și etilena și a reglementat un rezultat scăzut la tratamentul ABA exogen (Anderson et al, 2004). Supraexpresia proteinei kinază activată de mitogen (OsMPK5) în orez a dus la creșterea susceptibilității împotriva *Magnaporthe oryzae* și a patogenului bacterian *Burkholderia glumae*, datorită acumulării ABA crescută și reducerii simultane a nivelurilor de etilen (Xiong & Yang, 2003; Asselbergh et al., 2008).

ABA și răspunsul la stresul abiotic

Răspunsul la stres mediat de acidul abscisic are un rol crucial pentru a oferi protecție împotriva factorilor de mediu precum sarea, seceta sau temperatura (Ianovici, 2011; Ianovici et al, 2011; Sunitha et al., 2017).

Identificarea receptorilor ABA și identificarea căii de bază ABA-dependente este cel mai mare salt tehnologic din ultimul timp. PYR / PYL / RCAR- (PYLs) au fost identificați ca receptori ABA prin utilizarea geneticii chimice și studii privind interacțiunile proteină-proteină (Park et al., 2009;. Cutler et al., 2010.). PYL-urile se leagă de ABA în prezența PP2C-uri și, prin urmare, se poate spune că PP2C pot fi considerați coreceptori (Ma et al., 2009; Santiago et al., 2009). PP2Cs blochează activitatea chinazelor, în absența ABA, prin defosforilarea acestora (Soon et al., 2012). În prezența ABA, activitatea PP2C este inhibată de ABA-PYL-uri care la rândul lor eliberează SnRK2-urile care se activează prin autofosforilare și apoi duce la inducerea genelor din aval (Fujii et al., 2009; Park et al., 2009).

ABA în ritmul circadian

Reglarea circadiană a plantelor controlează multe aspecte ale dezvoltării, cum ar fi modelele de creștere și latența semințelor. Ritmul circadian sesizează durata zilei în cele patru anotimpuri diferite, permițând plantelor să se adapteze lent la tranziții (Dodd et al., 2005). În *Arabidopsis thaliana* au fost caracterizate mai multe componente ale ritmului circadian, cum ar fi gena TOC1, PRR7 și PRR9, CCA1 și ELF3 (Wang & Tobin, 1998). Aceste gene bine caracterizate au stabilit multe bucle de feedback transcripțional pentru a asigura o alternanță circadiană puternică.

Expresia ABA este efectuată și controlată de ritm. În timpul stresului provocat de secetă, răspunsurile ABA devin evidente în momentul asfințitului (Legnaioli et al., 2009). MYB96 este probabil o componentă moleculară responsabilă pentru reglarea bidirecțională între ABA și ritm. Pe lângă reglarea MYB96 de către ritmul circadian, proteina MYB96 influențează ulterior activitatea acestuia posibil prin TOC1. Rețeaua circadiană construită din MYB96 este deosebit de relevantă atunci când se aplică ABA. În prezența ABA, activarea MYB96 a TOC1 suprimă probabil expresia CCA1. Când ABA este aplicat la anumite ore ale zilei, altele decât la momentul asfințitului, modulul MYB96-TOC1 activat de ABA suprimă activitatea CCA1 pentru a sincroniza oscilația circadiană cu semnalul de mediu (Liu și colab., 2013a; Habte et al., 2014). Având în vedere că reducerea ABA depinde în mare măsură de MYB96, proteina MYB96 acționează ca un posibil regulator care mediază interacțiunea dintre ceasul circadian și semnalizarea ABA. S-a demonstrat, de asemenea, că acea expresie a genei TOC1 cu ciclul de bază este indusă de aplicarea ABA, care demonstrează modul de acțiune al ABA (Legnaioli et al., 2009).

Fotoreceptori care afectează dezvoltarea plantelor

Lumina naturală este compusă din diferite lungimi de undă care vor conduce la activarea simultană a mai multor fotoreceptori la plantele cultivate în condiții normale. Activarea diferiților fotoreceptori (FR) ar putea induce rețele de semnalizare care să conducă la o intersectare în care activitatea unui FR poate fi afectată de celălalt. Procesele de dezvoltare la plante sunt reglementate în mod normal de un semnal fotoreceptor dar, există studii în care s-a observat că perceperea stimulului luminos induce gene în aval de unul sau mai mulți FR-uri ale aceleiași sau diferite familii care participă coordonat pentru reglarea creșterii și dezvoltării, în mod eficient. Aceste procese de dezvoltare includ germinarea răsadurilor (Dechaine et al., 2009), construcția plantei și frunzelor (Kozuka et al., 2013), fotomorfogeneza (Weller et al., 2004), calitatea fructelor și înflorirea (González et al., 2015; Endo et al., 2016) care se concretizează în cele din urmă în productivitatea plantelor.

Interacțiunea fitohormonilor pentru morfogeneza fructului

Gineceul este compus din carpele care sunt organele reproducătoare femeiești care înconjoară ovulele. La baza carpelei se află ovarul care poate dezvolta mai multe structuri multiceulare cunoscute sub numele de ovule. Dezvoltarea gineceului este extrem de importantă și foarte provocatoare în cercetare pentru identificarea angiospermelor. Auxina joacă un rol crucial în reproducerea plantelor, deoarece reglează dezvoltarea atât a organelor reproducătoare bărbătești cât și femeiești. Un alt răspuns al auxinei este rolul său în dezvoltarea și creșterea fructelor. Pentru majoritatea plantelor, s-a dovedit că hormonul joacă un rol crucial în dezvoltarea gineceului și ovulelor (Pagnussat et al., 2009; Larsson et al., 2014; Panoli et al., 2015).

Studii recente de la Figueiredo și colaboratorii (2016), au arătat că auxina produsă de endosperm este vitală pentru diferențierea seminței și pentru creșterea fructelor fără fertilizare. Mai recent, Larsson și colaboratorii (2017) au detectat un senzor de auxină scăzut la ovule în preateză. Semnalele anti-dependente reprimă exportul de auxină din ovul în timpul procesului de anteză, prin floemul imatur din funicul. Este un proces care poate asigura o coordonare reușită a procesului de auto-fertilizare. Acumularea de auxină în interiorul ovulului după fertilizare poate stimula răspunsurile auxinei pentru coordonarea dezvoltării embrionului, semințelor și fructelor. Cu toate acestea, rămâne neclară originea auxinei transportată în celula apicală și rolul auxinei pentru alungirea zigotului. S-a demonstrat că celula ou detectează auxina înainte chiar de fertilizare (Larsson et al., 2017). Au fost observate două gene biosintetice de auxină (YUC2 și YUC5) exprimate în celula centrală înainte de fertilizare.

Două grupuri (Moubayidin & Ostergaard, 2014; Larsson et al., 2017) au arătat modelele de expresie ale diferitelor transportoare PIN auxină (PIN1, PIN3 și PIN7) în timpul dezvoltării gineceului, concentrându-se pe importanța PIN1. Tranzițiile dintre ovule și semințe, precum și între gineceu și fructe sunt cruciale pentru supraviețuirea plantelor. În timpul antezei, PIN1 devine mai interiorizat în întreaga vasculatură, în timp ce gineceul prezintă o dezvoltare întârziată pentru a oferi anterelor staminelor timpul de a intra în contact cu stigmatul pentru o fertilizare cu succes.

Citokinina (CK) are un rol important în reglementare și în dezvoltarea meristemelor (Su et al., 2011; El-Showk et al., 2013). S-a observat o reducere a formării ovulelor atunci când biosinteza citokininei este în deficiență (Werner et al., 2003; Higuchi et al., 2004). Studiile recente au arătat că un tratament cu citokinina exogenă la dezvoltarea florilor, a avut ca rezultat nu numai proliferarea structurilor din domeniu medial, ci și modificarea apical-bazalului în gineceu (Zuniga-Mayo et al., 2014). O cale încrucișată vorbește de semnalizarea între doi hormoni, auxina și citokinina, care joacă un rol vital în dezvoltarea meristemelor (Su et al., 2011; El-Showk et al., 2013). Prin tratamentul cu acid N-naftilftalamic (NPA), defectele apical-bazale observate au ca rezultat blocarea transportului de auxină, ceea ce sugerează că există o interacțiune în căile de semnalizare între auxină și citokinina. Citokininile promovează procesul de proliferare a celulelor la meristemele apicale (Leibfried et al., 2005).

CKX sunt enzimele responsabile de descompunerea CK, iar mutațiile în unele dintre aceste enzime au ca rezultat un randament crescut de semințe (Ashikari et al., 2005; Bartrina et al., 2011). S-a arătat că răspunsurile CK și auxină în gineceu au tipare de expresie complementare și au sugerat o relație antagonică între CK și auxină (Ostergaard, 2009; Marsch-Martínez et al., 2012)..

Timpul de înflorire

Timpul de înflorire este un aspect important care direcționează procesul de reproducere la plante. Fotoperioda sau lungimea zilei influențează timpul înfloririi. Plantele sunt clasificate în funcție de momentul înfloririi

- (i) plantele de zi lungă sunt cele care înfloresc atunci când lungimea zilei este mai mică decât lungimea critică,
- (ii) (ii) plantele de zi scurtă înfloresc atunci când au mai multă lumină de zi decât lungimea critică
- (iii) (iii) plantele neutre de zi care înfloresc independent de lungimea zilei.

În *Arabidopsis* și plantele de cultură phyA, phyB și cry2 au fost primele fotoreceptoare care au fost raportate pentru a regla timpul de înflorire. Mutațiile în PHYB sau PHYC în orez provoacă o ușoară modificare a înfloririi, dar o mutație simultană în PHYA, precum și PHYB sau PHYC, rezultă înflorirea timpurie (Takano et al., 2005). Rezultate similare au fost observate pentru ambele PHYC și PhyB mutații nuli din grâu (Chen et al., 2014; Pearce et al., 2016). PHYB joacă un rol esențial în biosinteza fitohormonilor precum BR, auxină, ABA și etilenă, care s-a sugerat a fi implicați în reglarea fotoperiodică a înfloririi (Pearce et al., 2016). Controlul exercitat în reglarea nivelurilor endogene de AG este cel mai important pentru înflorirea indusă de lumină. Reglarea în jos a biosintezei GA20OX care controlează AG a dus la o înflorire întârziată în mediul îmbogățit în FR, ceea ce indică participarea sa la înflorirea dependentă de fitocrom (Hisamatsu & King, 2008).

Studii recente efectuate cu mutante fotomorfozene sau linii transgenice de orez, tomate și *Arabidopsis* au furnizat informații valoroase cu privire la redundanța funcțională și interacțiunea diferiților fotoreceptori care participă la mai multe căi de semnalizare care contribuie la creșterea și dezvoltarea plantelor. Cercetările de-a lungul anilor au identificat rolul luminii în germinarea semințelor prin modularea căii de semnalizare ABA și AG prin interacțiunea dintre fitocrom și PIF1 (de Wit et al., 2016). PIFS a fost, de asemenea, estimat că este un contribuitor important în tranziția răsadurilor la fotomorfozene de la modul scotomorfogen, modulând nivelurile AG (de Wit et al., 2016). Mutantul policotiledonat de tomate (pct1-2) a arătat o înflorire secvențială și crescută, precum și un transport îmbunătățit al auxinei în comparație cu tipul sălbatic care înflorește în același timp cu mutantul (Al-Hammadi et al., 2003; Kharshing et al., 2010). Florile din mutații (pct1-2) au prezentat sterilitate masculină din cauza lipsei de dehiscență a anterelor. S-a raportat că transportatorii cu auxină ABCB1 și ABCB19 au fost implicați în reglarea dehiscenței anterelor la *Arabidopsis* (Cecchetti et al., 2008, 2015). Identificarea ABCB19 la *Arabidopsis* ca substrat pentru Phot1 justifică suprapunerea semnalizării hormonale și a fotoreceptorului în plante (Christie et al., 2011). Mai mult, s-a raportat că fitohormonii reglementează dezvoltarea și maturarea fructelor în tomate (Gupta et al., 2014).

Analiza mutantului de tomate *sh* (rădăcină scurtă) a arătat producția crescută de oxid nitric, al doilea mesager al căilor de semnalizare pentru mai mulți hormoni vegetali a dus ulterior la inhibarea creșterii fructelor și la maturare, ceea ce sugerează posibilitatea unei interacțiuni hormonale (Negi et al., 2010; Bodanapu et al., 2016). În stadiul actual al schimbărilor climatice globale, aceste interacțiuni fotoreceptoare devin foarte relevante. În viitor, cercetările axate pe caracterizarea funcțională a interacțiunii diferitelor

fotoreceptori va ajuta la contribuția unui randamentului îmbunătățit și a productivității plantelor de cultură pentru ambele utilizări alimentare și nealimentare.

CONCLUZII

Creșterea și dezvoltarea plantelor depinde de biosinteza fitohormonului și de transportul acestuia la țesuturile plantelor care necesită fitohormoni pentru creștere. Efectul unui hormon este bine stabilit de diferite căi care sunt organizate și conectate printr-o rețea complexă de reglare prin feedback. Procesele de germinare a semințelor și latența seminței sunt influențate de hormonii plantelor. Ambele procese pot afecta producția culturilor, iar fitohormonii care sunt produși prin interacțiuni sinergice între plante și bacterii din sol pot afecta germinarea semințelor. Unele gene, care sunt necesare pentru activitatea hormonilor vegetali și celelalte gene vegetale, sunt activate de hormonii vegetali.

ABA este un jucător important în rândul fitohormonilor care afectează evenimentele de dezvoltare și fiziologice din plante. O serie de studii au demonstrat importanța pe care ABA o are în inhibarea procesului de germinare a creșterii semințelor, limitând răspunsurile în timpul tensiunilor abiotice și rolul său în procesul important de semnalizare în timpul fosforilării. S-a demonstrat, de asemenea, că ABA inhibă creșterea lăstarilor în plantele udate. Deficitul de ABA la plantele stresate prin secetă poate provoca creșterea lăstarilor, creștere care poate fi confirmată cu acumularea ABA endogenă, aceasta fiind responsabilă pentru inhibarea creșterii plantelor. Dezvoltarea florilor este un proces esențial pentru reproducerea sexuală. Ca structură reproductivă femeiască critică la plante, gineceul joacă un rol vital pentru productivitatea agricolă. Reperetele acestui proces sunt controlate de auxină. Semnalizarea citokininei joacă un rol crucial în reglarea biosintezei auxinei și transportul la ovar. Comunicarea între căile de semnalizare a citokininei și auxinei trebuie să fie obiectul cercetărilor viitoare. Studiile viitoare vor avea drept scop semnalizarea fitocromului și fitohormonilor și elucidarea modului în care aceste semnalizări se intersectează cu diferite alte căi de semnalizare pentru relarea coordonată a diverselor procese fiziologice și de dezvoltare. Studii genomic-genetice suplimentare vor fi necesare pentru a studia mecanismele și pentru a genera plante tolerante la stres, pentru a localiza componentele cheie care influențează procesele de dezvoltare mediate de ABA. Mai mult, devine esențială descoperirea genelor responsabile de ABA pentru a obține o viziune clară a răspunsurilor la stresul abiotic și biotic.

BIBLIOGRAFIE

- Alabadí D., Gallego-Bartolomé J., Orlando L., et al. 2008, Gibberellins modulate light signaling pathways to prevent Arabidopsis seedling de-etiolation in darkness, *Plant J.* 53, 324–335.
- Aleman F., Yazaki J., Lee M., et al. 2016. An ABA-increased interaction of the PYL6 ABA receptor with MYC2 transcription factor: a putative link of ABA and JA signaling, *Sci. Rep.* 6:28941. doi: 10.1038/srep28941
- Alexan D., Ianovici N. 2018. Defensive mechanisms of plants based on secondary metabolites. *BIOSTUDENT*, 1 (2): 51-58
- Al-Hammadi A. S., Sreelakshmi Y., Negi, S., Siddiqi I., Sharma R. 2003. The polycotyledon mutant of tomato shows enhanced polar auxin transport. *Plant Physiol.* 133, 113–125.
- Anderson J. P., Badruzaufari E., Schenk P. M., et al. 2004. Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in Arabidopsis. *Plant Cell* 16, 3460–3479.
- Ashikari M., Sakakibara H., Lin S., Yamamoto T., Takashi T., Nishimura A., et al. 2005. Cytokinin oxidase regulates rice grain production. *Science* 309, 741–745. doi: 10.1126/science.1113373
- Asselbergh B., De Vleeschauwer D., Höfte M. 2008. Global switches and fine-tuning-ABA modulates plant pathogen defense. *Mol. Plant Microbe Interact.* 21, 709–719.
- Axtell M. J., Bowman, J. L. 2008. Evolution of plant microRNAs and their targets. *Trends Plant Sci.* 13, 343–349. doi: 10.1016/j.tplants.2008.03.009
- Ballaré C. L., Mazza C. A., Austin A. T., Pierik R. 2012. Canopy light and plant health'. *Plant Physiol.* 160, 145–155. doi: 10.1104/pp.112.200733
- Bartrina I., Otto E., Strnad M., Werner T., Schumling T. 2011. Cytokinin regulates the activity of reproductive meristems, flower organ size, ovule formation, and thus seed yield in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell* 23, 69–80. doi: 10.1105/tpc.110.079079
- Boboescu N., Ianovici N. 2018. Several aspects regarding plant senescence *BIOSTUDENT*, 1 (2): 107-113
- Bodanapu R., Gupta S. K., Basha P. O., Sakthivel K., Sadhana S., Sreelakshmi Y. et al. 2016. Nitric oxide overproduction in tomato shr mutant shifts metabolic profiles and suppresses fruit growth and ripening. *Front. Plant Sci.* 7:1714. doi: 10.3389/fpls.2016.01714
- Brandt B., Munemasa S., Wang C., Nguyen D., Yong T., Yang P. G. et al. 2015. Calcium specificity signaling mechanisms in abscisic acid signal transduction in Arabidopsis guard cells. *eLife* 4:e03599.
- Butler W. L., Norris K. H., Siegelman H. W., Hendricks S. B. 1959. Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 45, 1703–1708. doi: 10.1073/pnas.45.12.1703
- Casson S. A., Franklin K. A., Gray J. E., Grierson C. S., Whitelam G. C., Hetherington A. M. 2009. Phytochrome B and PIF4 regulate stomatal development in response to light quantity. *Curr. Biol.* 19, 229–234. doi: 10.1016/j.cub.2008.12.046
- Castillon A., Shen H., Huq E. 2007. Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends Plant Sci.* 12, 514–521.
- Cecchetti V., Altamura M. M., Falasca G., Costantino P., Cardarelli M. 2008. Auxin regulates Arabidopsis anther dehiscence, pollen maturation, and filament elongation. *Plant Cell* 20, 1760–1774.
- Cecchetti V., Brunetti P., Napoli N., Fattorini L., Altamura M. M., Costantino P. et al. 2015. ABCB1 and ABCB19 auxin transporters have synergistic effects on early and late Arabidopsis anther development. *J. Integr. Plant Biol.* 57, 1089–1098. doi: 10.1111/jipb.12332
- Chen A., Li C., Hu W., Lau M. Y., Lin H., Rockwell N. C. et al. 2014. Phytochrome C plays a major role in the acceleration of wheat flowering under long-day photoperiod, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 10037–10044
- Chen M., Chory J, Fankhauser C. 2004. Light signal transduction in higher plants. *Annu. Rev. Genet.* 38, 87–117.
- Chen M., Chory J. 2011. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends Cell Biol.* 21, 664–671.
- Christie J. M., Blackwood L., Petersen J., Sullivan S. 2015. Plant avoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol.* 56, 401–413.

BÎLC & LUCHIAN : Aspects related to the relationship between phytochrome and phytohormones

- Christie J. M., Yang H., Richter G. L., Sullivan S., Thomson C. E., Lin, J. et al. 2011. Phot1 inhibition of ABCB19 primes lateral auxin fluxes in the shoot apex required for phototropism. *PLoS Biol.* 9:e1001076. doi: 10.1371/journal.pbio.1001076
- Ciobanu D.G, Ianovici N. 2018. Considerations regarding the mechanisms involved in regulating plant immunity to pathogen attack. *BIOSTUDENT*, 1 (2): 93-98
- Cluis C. P., Mouchel C. F., Hardtke C. S. 2004. The Arabidopsis transcription factor HY5 integrates light and hormone signaling pathways. *Plant J.* 38, 332–347.
- Costigan S. E., Warnasooriya S. N., Humphries B. A., Montgomery B. L. 2011. Root-localized phytochrome chromophore synthesis is required for photoregulation of root elongation and impacts root sensitivity to jasmonic acid in Arabidopsis. *Plant Physiol.* 157, 1138–1150.
- Cutler S. R., Rodriguez P. L., Finkelstein R. R., Abrams S. R. 2010. Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61, 651–679
- Datcu A.-D., Sala F., Ianovici N. 2017. Studies regarding some morphometric and biomass allocation parameters in the urban habitat on *Plantago major*. *Research Journal of Agricultural Science.* 49 (4): 96-102
- Datcu A.D., Tanase R.M., Ianovici N. 2018. Biomass Allocation Parameters in *Taraxacum officinale*. *Proceedings OF THE INTERNATIONAL CONFERENCE ON LIFE SCIENCES*, 411-417.
- de Lucas M., Prat S. 2014. PIFs get BRight: PHYTOCHROME INTERACTING FACTORs as integrators of light and hormonal signals, *New Phytol.* 202, 1126–1141.
- de Lucas M., Daviere J.-M., Rodriguez-Falcon M., Pontin M., Iglesias Pedraz J. M., Lorrain S. et al. 2008. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature* 451, 480–484.
- de Wit M., Galvão V. C., Fankhauser C. 2016. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development, *Annu. Rev. Plant Biol.* 67, 513–537.
- de Zelicourt A., Colcombet J., Hirt H. 2016. The role of MAPK modules and ABA during abiotic stress signaling. *Trends Plant Sci.* 21, 677–685.
- Dechaine J. M., Gardner G., Weinig C. 2009. Phytochromes differentially regulate seed germination responses to light quality and temperature cues during seed maturation. *Plant Cell Environ.* 32, 1297–1309.
- Dodd A. N., Salathia N., Hall A., Kevei E., Toth R., Nagy F. et al. 2005. Plant circadian clocks increase photosynthesis, growth, survival, and competitive advantage. *Science* 309, 630–633. doi: 10.1126/science.1115581
- Duek P. D., Fankhauser C. 2005. bHLH class transcription factors take centre stage in phytochrome signalling. *Trends Plant Sci.* 10, 51–54.
- El-Shawk S., Ruonala R., Helariutta Y. 2013. Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk. *Development* 140, 1373–1383.
- Endo M., Araki T., Nagatani A. 2016. Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cell. Mol. Life Sci.* 73, 829–839.
- Erb M., Meldau S., Howe G. A. 2012. Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. *Trends Plant Sci.* 17, 250–259.
- Fan J., Hill L., Crooks C., Doerner P., Lamb C. 2009. Abscisic acid has a key role in modulating diverse plant-pathogen interactions. *Plant Physiol.* 150, 1750–1761.
- Feng S., Martinez C., Gusmaroli G., Wang Y., Zhou J., Wang F. et al. 2008. Coordinated regulation of Arabidopsis thaliana development by light and gibberellins. *Nature* 451, 475–479.
- Figueiredo D. D., Batista R. A., Roszak P. J., Hennig L., Köhler C. 2016. Auxin production in the endosperm drives seed coat development in Arabidopsis. *eLife* 5:e20542. doi: 10.7554/eLife.20542
- Fujii H., Chinnusamy V., Rodrigues A., Rubio S., Antoni R., Park S. Y. et al. 2009. In vitro reconstitution of an abscisic acid signaling pathway. *Nature* 462, 660–664.
- Fujimori T., Yamashino T., Kato T., Mizuno T. 2004. Circadian-controlled basic helix–loop–helix factor, PIL6, implicated in light-signal transduction in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Physiol.* 45, 1078–1086.
- Furihata T., Maruyama K., Fujita Y., Umezawa T., Yoshida R., Shinozaki K. et al. 2006. Abscisic acid-dependent multisite phosphorylation regulates the activity of a transcription activator AREB1. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103, 1988–1993.

- Geiger D., Maierhofer T., Al-Rasheid K. A., Scherzer S., Mumm P., Liese A. et al. 2011. Stomatal closure by fast abscisic acid signaling is mediated by the guard cell anion channel SLAH3 and the receptor RCAR1. *Sci. Signal.* 4:ra32. doi: 10.1126/scisignal.2001346
- Geiger D., Scherzer S., Mumm P., Stange A., Marten I., Bauer H. et al. 2009. Activity of guard cell anion channel SLAC1 is controlled by droughtstress signaling kinase-phosphatase pair. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 21425–21430.
- Gommers C. M., Keuskamp D. H., Buti S., van Veen H., Koevoets I. T., Reinen E. et al. 2017. Molecular profiles of contrasting shade response strategies in wild plants: differential control of immunity and shoot elongation. *Plant Cell* 29, 331–344.
- González C. V., Fanzone M. L., Cortés L. E., Bottini R., Lijavetzky D. C., Ballaré C. L. et al. 2015. Fruit-localized photoreceptors increase phenolic compounds in berry skins of field-grown *Vitis vinifera* L. cv. Malbec. *Phytochemistry* 110, 46–57.
- Grondin A., Rodrigues O., Verdoucq L., Merlot S., Leonhardt N., Maurel C. 2015. Aquaporins contribute to ABA-triggered stomatal closure through OST1-mediated phosphorylation. *Plant Cell* 27, 1945–1954.
- Grudnicki M., Ianovici N. 2014. Noțiuni teoretice și practice de Fiziologie vegetală, Ed. Mirton, Timișoara, 289 p.
- Guo J., Yang X., Weston D. J., Chen J. G. 2011. Abscisic acid receptors: Past, present and future. *J. Integr. Plant Biol.* 53, 469–479.
- Gupta S. K., Sharma S., Santisree P., Kilambi H. V., Appenroth K., Sreelakshmi Y. et al. 2014. Complex and shifting interactions of phytochromes regulate fruit development in tomato. *Plant Cell Environ.* 37, 1688–1702.
- Habte E., Müller L. M., Shtaya M., Davis S. J., Korff M. 2014. Osmotic stress at the barley root affects expression of circadian clock genes in the shoot. *Plant Cell Environ.* 3, 1321–1327. doi: 10.1111/pce.12242
- Higuchi M., Pischke M. S., Mahonen A. P., Miyawaki K., Hashimoto Y., Seki M. et al. 2004. In planta functions of the Arabidopsis cytokinin receptor family. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 101, 8821–8826. doi: 10.1073/pnas.0402887101
- Hisamatsu T., King R. W. 2008. The nature of floral signals in Arabidopsis. II. Roles for FLOWERING LOCUS T (FT) and gibberellin. *J. Exp. Bot.* 59, 3821–3829. doi: 10.1093/jxb/ern232
- Hua D., Wang C., He J., Liao H., Duan Y., Zhu Z. et al. 2012. A plasma membrane receptor kinase, GHR1, mediates abscisic acid- and hydrogen peroxide-regulated stomatal movement in Arabidopsis. *Plant Cell* 24, 2546–2561. doi: 10.1105/tpc.112.100107
- Huq E., Quail P. H. 2002. PIF4, a phytochrome-interacting bHLH factor, functions as a negative regulator of phytochrome B signaling in Arabidopsis. *EMBO J.* 21, 2441–2450. doi: 10.1093/emboj/21.10.2441
- Ianovici N. 2010. Citohistologie și morfoanatomia organelor vegetative, Ed. Mirton, Timișoara, 385 p.
- Ianovici N. 2011. Histoanatomical and ecophysiological studies on some halophytes from Romania - *Plantago maritima*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 1-14
- Ianovici N. 2016. *Taraxacum officinale* (Asteraceae) in the urban environment: seasonal fluctuations of plants traits and their relationship with meteorological factors. *Acta Agrobotanica*. DOI: 10.5586/aa.1677.
- Ianovici N., Matica A., Scurtu M. 2010. Contribution to the knowledge of leaf galls from Western Romania, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 13: 135-144
- Ianovici N., Sinitean A., Faur A. 2011. Anatomical properties of *Plantago arenaria*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 23-34
- Jacobsen J. V., Pearce D. W., Poole A. T., Pharis R. P., Mander L. N. 2002. Abscisic acid, phaseic acid and gibberellin contents associated with dormancy and germination in barley. *Physiol. Plant.* 115, 428–441. doi: 10.1034/j.1399-3054.2002.1150313.x
- Jammes F., Song C., Shin D., Munemasa S., Takeda K., Gu D. et al. 2009. MAP kinases MPK9 and MPK12 are preferentially expressed in guard cells and positively regulate ROS-mediated ABA signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 20520–20525. doi: 10.1073/pnas.0907205106
- Jenkins G. I. 2014. The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *Plant Cell* 26, 21–37. doi: 10.1105/tpc.113.119446

BÎLC & LUCHIAN : Aspects related to the relationship between phytochrome and phytohormones

- Jeong R. D., Chandra-Shekara A. C., Barman S. R., Navarre D., Klessig D. F., Kachroo A. et al. 2010. Cryptochrome 2 and phototropin 2 regulate resistance protein-mediated viral defense by negatively regulating an E3 ubiquitin ligase. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 13538–13543. doi: 10.1073/pnas.1004529107
- Kharshiing E. V., Kumar G. P., Sharma R. 2010b. PIN it on auxin: the role of PIN1 and PAT in tomato development. *Plant Signal. Behav.* 5, 1379–1383.
- Kharshiing E. V., Kumar G. P., Ditengou F. A., Li X., Palme K., Sharma R. 2010a. The polycotyledon (pct1-2) mutant of tomato shows enhanced accumulation of PIN1 auxin transport facilitator protein. *Plant Biol.* 12, 224–228. doi: 10.1111/j.1438-8677.2009.00267.x
- Kiss J. Z., Mullen J. L., Correll M. J., Hangarter R. P. 2003. Phytochromes A and B mediate red-light-induced positive phototropism in roots. *Plant Physiol.* 131, 1411–1417. doi: 10.1104/pp.013847
- Kobayashi K., Baba S., Obayashi T., Sato M., Toyooka K., Keränen M. et al. 2012. Regulation of root greening by light and auxin/cytokinin signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* 24, 1081–1095. doi: 10.1105/tpc.111.092254
- Kong S. G., Okajima K. 2016. Diverse photoreceptors and light responses in plants. *J. Plant Res.* 129, 111–114. doi: 10.1007/s10265-016-0792-5
- Kozuka T., Suetsugu N., Wada M., Nagatani A. 2013. Antagonistic regulation of leaf flattening by phytochrome B and phototropin in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Physiol.* 54, 69–79. doi: 10.1093/pcp/pcs134
- Larsson E., Roberts C. J., Claes A. R., Franks R. G., Sunberg E. 2014. Polar auxin transport is essential for medial versus lateral tissue specification and vascular-mediated valve outgrowth in Arabidopsis gynoecia. *Plant Physiol.* 166, 1998–2012. doi: 10.1104/pp.114.245951
- Larsson E., Smith A. V., Offringa R., Sundberg E. 2017. Auxin homeostasis in Arabidopsis ovules is anther-dependent at maturation and changes dynamically upon fertilization. *Front. Plant Sci.* 8:1735. doi: 10.3389/fpls.2017.01735
- Lee B.-D., Kim M. R., Kang M.-Y., Cha J.-Y., Han S.-H., Nawkar G. M. et al. 2017. The F-box protein FKF1 inhibits dimerization of COP1 in the control of photoperiodic flowering. *Nat. Commun.* 8:2259. doi: 10.1038/s41467-017-02476-2
- Lee S. C., Luan S. 2012. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses. *Plant Cell Environ.* 35, 53–60. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02426.x
- Legnaioli T., Cuevas J., Mas P. 2009. TOC1 functions as a molecular switch connecting the circadian clock with plant responses to drought. *EMBO J.* 28, 3745–3757. doi: 10.1038/emboj.2009.297
- Leibfried A., To J. P. C., Busch W., Stehling S., Kehle A., Demar M. et al. 2005. WUSCHEL controls meristem function by direct regulation of cytokinin-inducible response regulators. *Nature* 438, 1172–1175. doi: 10.1038/nature04270
- Leivar P., Monte E. 2014. PIFs: systems integrators in plant development. *Plant Cell* 26, 56–78. doi: 10.1105/tpc.113.120857
- Leivar P., Quail P. H. 2011. PIFs: pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends Plant Sci.* 16, 19–28. doi: 10.1016/j.tplants.2010.08.003
- Leivar P., Monte E., Oka Y., Liu T., Carle C., Castillon A. et al. 2008. Multiple phytochrome-interacting bHLH transcription factors repress premature seedling photomorphogenesis in darkness. *Curr. Biol.* 18, 1815–1823. doi: 10.1016/j.cub.2008.10.058
- Li J., Li G., Wang H., Deng X. W. 2011. Phytochrome signaling mechanisms. *Arabidopsis Book* 9:e0148. doi: 10.1199/tab.0148
- Li L., Ljung K., Breton G., Schmitz R. J., Pruneda-Paz J., Cowing-Zitron C., et al. 2012. Linking photoreceptor excitation to changes in plant architecture. *Genes Dev.* 26, 785–790. doi: 10.1101/gad.187849.112
- Li Q. F., He J. X. 2016. BZR1 Interacts with HY5 to mediate brassinosteroid and light-regulated cotyledon opening in Arabidopsis in Darkness. *Mol. Plant* 9, 113–125. doi: 10.1016/j.molp.2015.08.014
- Li Z., Waadt R., Schroeder J. I. 2016. Release of GTP exchange factor mediated down-regulation of abscisic acid signal transduction through ABA-induced rapid degradation of RopGEFs. *PLoS Biol.* 14:e1002461, doi: 10.1371/journal.pbio.1002461
- Liu B., Yang Z., Gomez A., Liu C., Lin C., Oka Y. 2016. Signaling mechanisms of plant cryptochromes in Arabidopsis thaliana, *J. Plant Res.* 2, p. 133–148, doi: 10.1007/s10265-015-0782-z

- Liu T., Carlsson J., Takeuchi T., Newton L., Farré E. M. 2013a. Direct regulation of abiotic responses by the Arabidopsis circadian clock component PRR7, *Plant J.* 76, p. 101–114, doi: 10.1111/tpj.12276
- Liu X., Chen C. Y., Wang K. C., Luo M., Tai R., Yuan L., et al. 2013b. PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3 associates with the histone deacetylase HDA15 in repression of chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in etiolated Arabidopsis seedlings, *Plant Cell* 25, p. 1258–1273, doi:10.1105/tpc.113.109710
- Liu X., Wang K. C., Chen C. Y., Wu K. 2013c. Roles of phytochrome-interacting factors in light signaling. *J. Plant Biochem. Physiol.* 1:e114, doi:10.1016/j.plaphy.2013.09.006
- Ljung K., Nemhauser J. L., Perata P. 2015. New mechanistic links between sugar and hormone signaling networks, *Curr. Opin. Plant Biol.* 25, p. 130–137, doi: 10.1016/j.pbi.2015.05.022
- Lorrain S., Allen T., Duek P. D., Whitelam G. C., Fankhauser C. 2008. Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors, *Plant J.* 53, p. 312–323, doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03341.x
- Lymeropoulos P., Msanne J., Rabara R. 2018. Phytochrome and Phytohormones: Working in Tandem for Plant Growth and Development. *Front. Plant Sci.* 9:1037. doi: 10.3389/fpls.2018.01037
- Ma Y., Szostkiewicz I., Korte A., Moes D., Yang Y., Christmann A., et al. 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors, *Science* 324, 1064–1068, doi: 10.1126/science.1172408
- Marsch-Martínez N., Ramos-Cruz D., Irepan Reyes-Olalde, J., Lozano-Sotomayor, P., Zuniga-Mayo V. M., de Folter S. 2012. The role of cytokinin during Arabidopsis gunoecia and fruit morphogenesis and patterning. *Plant J.* 72, 222–234. doi: 10.1111/j.1365-313X.2012.05062.x
- Mawphlang O.I.L., Kharshiing E.V. 2017. Photoreceptor mediated plant growth responses: implications for photoreceptor engineering toward improved performance in crops, *Front. Plant Sci.* 8:1181, doi: 10.3389/fpls.2017.01181
- Mazza C. A., Ballaré C. L. 2015. Photoreceptors UVR8 and phytochrome B cooperate to optimize plant growth and defense in patchy canopies, *New Phytol.* 207, 4–9. doi: 10.1111/nph.13332
- Melotto M., Underwood W., He S. Y. 2008. Role of stomata in plant innate immunity and foliar bacterial diseases, *Annu. Rev. Phytopathol.* 46, 101–122, doi: 10.1146/annurev.phyto.121107.104959
- Melotto M., Underwood W., Koczan J., Nomura K., He S. 2006. Plant stomata function in innate immunity against bacterial invasion. *Cell* 126, 969–980. doi: 10.1016/j.cell.2006.06.054
- Mo M., Yokawa K., Wan Y., Baluška F., 2015. How and why do root apices sense light under the soil surface?, *Front. Plant Sci.* 6:775. doi:10.3389/fpls.2015.00775
- Mochizuki N., Brusslan J. A., Larkin R., Nagatani A., Chory J. 2001. Arabidopsis genomes uncoupled 5 (GUN5) mutant reveals the involvement of Mg-chelatase H subunit in plastid-to-nucleus signal transduction. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 98, 2053–2058. doi: 10.1073/pnas.98.4.2053
- Moreno J. E., Ballaré C. L. 2014. Phytochrome regulation of plant immunity in vegetation canopies. *J. Chem. Ecol.* 40, 848–857. doi: 10.1007/s10886-014-0471-8
- Mosher S., Moeder W., Nishimura N., Jikumaru Y., Joo S. H., Urquhart W. et al. 2010. The lesion-mimic mutant cpr22 shows alterations in abscisic acid signaling and abscisic acid insensitivity in a salicylic acid-dependent manner. *Plant Physiol.* 152, 1901–1913. doi: 10.1104/pp.109.152603
- Moubayidin L., Ostergaard L. 2014. Dynamic control of auxin distribution imposes a bilateral-to-radial symmetry switch during gynoecium development, *Curr. Biol.* 24, 2743–2748. doi: 10.1016/j.cub.2014.09.080
- Negi S., Santisree P., Kharshiing E. V., Sharma R. 2010. Inhibition of the ubiquitin-proteasome pathway alters cellular levels of nitric oxide in tomato seedlings, *Mol. Plant* 3, 854–869. doi: 10.1093/mp/ssp033
- Oh E., Kang H., Yamaguchi S., Park J., Lee D., Kamiya Y. et al. 2009. Genome-wide analysis of genes targeted by PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR 3-LIKE5 during seed germination in Arabidopsis. *Plant Cell* 21, 403–419. doi: 10.1105/tpc.108.064691
- Oh E., Kim J., Park E., Kim J. I., Kang C., Choi, G. 2004. PIL5, a phytochrome interacting basic helix-loop-helix protein, is a key negative regulator of seed germination in Arabidopsis thaliana, *Plant Cell* 16, 3045–3058. doi: 10.1105/tpc.104.025163

BÍLC & LUCHIAN : Aspects related to the relationship between phytochrome and phytohormones

- Oh E., Yamaguchi S., Hu J., Yusuke J., Jung B., Paik I. et al. 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, 1192–1208. doi: 10.1105/tpc.107.050153
- Oh E., Yamaguchi S., Kamiya Y., Bae G., Chung W. I., Choi G 2006. Light activates the degradation of PIL5 protein to promote seed germination through gibberellin in Arabidopsis. *Plant J.* 47, 124–139.
- Ostergaard L. 2009. Don't leaf now. The making of a fruit. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 36–41.
- Osterlund M. T., Hardtke C. S., Wei N., Deng X. W. 2000. Targeted destabilization of HY5 during light-regulated development of Arabidopsis. *Nature* 405, 462–466.
- Osuna D., Prieto P., Aguilar M., 2015. Control of seed germination and plant development by carbon and nitrogen availability, *Front. Plant Sci.* 6:1023
- Pagnussat G. C., Alandete-Saez M., Bowman J. L., Sundaresan V. 2009. Auxin-dependent patterning and gamete specification in the Arabidopsis female gametophyte, *Science* 324, 1684–1689.
- Panoli A., Martin M. V., Alandete-Saez M., Simon M., Neff C., Swarup R. et al., 2015. Auxin import and local auxin biosynthesis are required for mitotic divisions, cell expansion and cell specification during female gametophyte development in Arabidopsis thaliana, *PLoS One* 10:e0126164. doi: 10.1371/journal.pone.0126164
- Park E., Park J., Kim J., Nagatani A., Lagarias J. C., Choi G., 2012. Phytochrome B inhibits binding of phytochrome-interacting factors to their target promoters, *Plant J.* 72, 537–546
- Park H., Kreunen S. S., Cuttriss A. J., DellaPenna D., Pogson B. J. 2002. Identification of the carotenoid isomerase provides insight into carotenoid biosynthesis, prolamellar body formation, and photomorphogenesis. *Plant Cell* 14, 321–332.
- Park S. Y., Fung P., Nishimura N., Jensen D. R., Fujii H., Zhao Y. et al. 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science* 324, 1068–1071.
- Pearce S., Kippes N., Chen A., Debernardi J. M., Dubcovsky J. 2016. RNAseq studies using wheat PHYTOCHROME B and PHYTOCHROME C mutants reveal shared and specific functions in the regulation of flowering and shadeavoidance pathways, *BMC Plant Biol.* 16:141. doi: 10.1186/s12870-016-0831-3
- Penfield S., Hall A. 2009. A role for multiple circadian clock genes in the response to signals that break seed dormancy in Arabidopsis, *Plant Cell* 21, 1722–1732. doi: 10.1105/tpc.108.064022
- Penfield S., King J. 2009. Towards a systems biology approach to understanding seed dormancy and germination. *Proc. Biol. Sci.* 276, 3561–3569. doi: 10.1098/rspb.2009.0592
- Penfield S., Josse E. M., Kannangara R., Gilday A. D., Halliday K. J., Graham, I. A. 2005. Cold and light control seed germination through the bHLH transcription factor SPATULA. *Curr. Biol.* 15, 1998–2006.
- Piskurewicz U., Tureckova V., Lacombe E., Lopez-Molina L. 2009. Farred light inhibits germination through DELLA-dependent stimulation of ABA synthesis and ABI3 activity. *EMBO J.* 28, 2259–2271. doi: 10.1038/emboj.2009.170
- Quail P. H. 2002. Photosensory perception and signaling in plant cells: New paradigms? *Curr. Opin. Cell Biol.* 14, p. 180–188. doi: 10.1016/S0955-0674(02)00309-5
- Rakusová H., Abbas M., Han H., Song S., Robert H. S., Friml J. 2016. Termination of shoot gravitropic responses by auxin feedback on PIN3 polarity. *Curr. Biol.* 26, 3026–3032.
- Rockwell N. C., Su Y.-S., Lagarias, J. C. 2006. Phytochrome structure and signaling mechanisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 837–858. doi:10.1146/annurev.arplant.56.032604.144208
- Rodríguez-Villalón A., Gas E., Rodríguez-Concepción M., 2009. Phytoene synthase activity controls the biosynthesis of carotenoids and the supply of their metabolic precursors in dark-grown Arabidopsis seedlings. *Plant J.* 60, 424–435. doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.03966.x
- Rosado D., Gramegna G., Cruz A., Lira B. S., Freschi L., de Setta N., et al. 2016. Phytochrome Interacting Factors (PIFs) in *Solanum lycopersicum*: diversity, evolutionary history and expression profiling during different developmental processes. *PLoS One* 11:e0165929. doi: 10.1371/journal.pone.0165929
- Sage L. 1992. *Pigment of the Imagination: A History of Phytochrome Research.* Academic Press
- Santiago J., Rodrigues A., Saez A., Rubio S., Antoni R., Dupeux F. et al. 2009. Modulation of drought resistance by the abscisic acid receptor PYL5 through inhibition of clade A PP2Cs. *Plant J.* 60, 575–588. doi: 10.1111/j.1365313X.2009.03981.x

- Seo M., Nambara E., Choi G., Yamaguchi S. 2009. Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. *Plant Mol. Biol.* 69, 463–472. doi: 10.1007/s11103-008-9429-y
- Sheerin D. J., Hiltbrunner A. 2017. Molecular mechanisms and ecological function of far-red light signaling. *Plant Cell Environ.* 40, 2509–2529, doi: 10.1111/pce.12915
- Sheerin D. J., Menon C., zur Oven-Krockhaus S., Enderle B., Zhu L., Johnen P. et al. 2015. Light-activated phytochrome A and B interact with members of the SPA family to promote photomorphogenesis in Arabidopsis by reorganizing the COP1/SPA complex. *Plant Cell* 27, 189–201. doi: 10.1105/tpc.114.134775
- Shen H., Moon J., Huq E. 2005. PIF1 is regulated by light mediated degradation through the ubiquitin-26S proteasome pathway to optimize photomorphogenesis of seedlings in Arabidopsis. *Plant J.* 44, 1023–1035. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02606.x
- Shikata H., Hanada K., Ushijima T., Nakashima M., Suzuki Y., Matsushita T. 2014. Phytochrome controls alternative splicing to mediate light responses in Arabidopsis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 18781–18786. doi: 10.1073/pnas.1407147112
- Shin J., Kim K., Kangb H., Zulfugarov I. S., Baea G., Lee C.-H., et al. 2009. Phytochromes promote seedling light responses by inhibiting four negativelyacting phytochrome-interacting factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 7660–7665. doi: 10.1073/pnas.0812219106
- Shin J., Park E., Choi G. 2007. PIF3 regulates anthocyanin biosynthesis in an HY5-dependent manner with both factors directly binding anthocyanin biosynthetic gene promoters in Arabidopsis. *Plant J.* 49, 981–994. doi: 10.1111/j.1365313X.2006.03021.x
- Song Y., Yang C., Gao S., Zhang W., Li L., Kuai B. 2014. Age-triggered and dark-induced leaf senescence require the bHLH transcription factors PIF3, 4, and 5. *Mol. Plant* 7, 1776–1787. doi: 10.1093/mp/ssu109
- Soon F. F., Ng L. M., Zhou X. E., West G. M., Kovach A., Tan M. H. et al. 2012. Molecular mimicry regulates ABA signaling by SnRK2 kinases and PP2C phosphatases. *Science* 335, 85–88. doi: 10.1126/science.1215106
- Spiegelman Z., Ham B. K., Zhang Z., Toal T. W., Brady S. M., Zheng Y., et al. 2015. A tomato phloem-mobile protein regulates the shoot-to-root ratio by mediating the auxin response in distant organs. *Plant J.* 83, 853–863. doi: 10.1111/tpj.12932
- Stephenson P. G., Fankhauser C., Terry M. J. 2009. PIF3 is a repressor of chloroplast development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 7654–7659. doi:10.1073/pnas.0811684106
- Stewart J. L., Maloof J. N. and Nemhauser J. L., 2011. PIF genes mediate the effect of sucrose on seedling growth dynamics. *PLoS One* 6:e19894. doi: 10.1371/journal.pone.0019894
- Su Y. H., Liu Y. B. and Zhang X. S. 2011. Auxin-cytokinin interaction regulates meristem development. *Mol. Plant* 4, 616–625. doi: 10.1093/mp/ssr007
- Sunitha M., Srinath T., Reddy V. D., Rao K. V. 2017. Expression of cold and drought regulatory protein (CcCCR) of pigeonpea imparts enhanced tolerance to major abiotic stresses in transgenic rice plants. *Planta* 245, 1137–1148. doi: 10.1007/s00425-017-2672-1
- Suzuki A., Suriyagoda L., Shigeyama T., Tominaga A., Sasaki M., Hiratsuka Y., et al. 2011. Lotus japonicus nodulation is photomorphogenetically controlled by sensing the red/far red (R/FR) ratio through jasmonic acid (JA) signaling. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 108, 16837–16842. doi: 10.1073/pnas.1105892108
- Suzuki H., Yokawa K., Nakano S., Yoshida Y., Fabrissin I., Okamoto T. et al., 2016. Root cap-dependent gravitropic U-turn of maize root requires lightinduced auxin biosynthesis via the YUC pathway in the root apex. *J. Exp. Bot.* 67, 4581–4591. doi: 10.1093/jxb/erw232
- Takahashi N., Hirata Y., Aihara K., Mas P., 2015. A hierarchical multioscillator network orchestrates the Arabidopsis circadian system. *Cell* 163, 148–159. doi: 10.1016/j.cell.2015.08.062
- Takano M., Inagaki N., Xie X., Yuzurihara N., Hihara F., Ishizuka T. et al., 2005. Distinct and cooperative functions of phytochromes A, B, and C in the control of deetiolation and flowering in rice. *Plant Cell* 17, 3311–3325. doi: 10.1105/tpc.105.035899
- Terry M. J., 1997, Phytochrome chromophore-deficient mutants. *Plant Cell Environ.* 20, 740–745. doi: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-102.x
- Tibbrook K., Arongaus A. B., Binkert M., Heijde M., Yin R., Ulm R., 2013. The UVR8 UV-B photoreceptor: perception, signaling and response. *Arabidopsis Book* 11:e0164. doi: 10.1199/tab.0164

- Toledo-Ortiz G., Huq E., Rodríguez-Concepción M., 2010. Direct regulation of phytoene synthase gene expression and carotenoid biosynthesis by phytochrome-interacting factors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 107, 11626–11631. doi: 10.1073/pnas.0914428107
- Ton J., Flors V., Mauch-Mani B., 2009. The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends Plant Sci.* 14, 310–317. doi: 10.1016/j.tplants.2009.03.006
- van Kan J. A., 2006. Licensed to kill: the lifestyle of a necrotrophic plant pathogen. *Trends Plant Sci.* 11, 247–253. doi: 10.1016/j.tplants.2006.03.005
- Vandenbussche F., Verbelen J. P., Van Der Straeten D. 2005. Of light and length: regulation of hypocotyl growth in *Arabidopsis*. *Bioessays* 27, 275–284. doi: 10.1002/bies.20199
- Voß U., Wilson M. H., Kenobi K., Gould P. D., Robertson F. C., Peer W. A., et al. 2015. The circadian clock rephases during lateral root organ initiation in *Arabidopsis thaliana*. *Nat. Commun.* 6:7641. doi: 10.1038/ncomms8641
- Wang H., Ma L. G., Li J. M., Zhao H. Y., Deng X. W. 2001. Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development. *Science* 294, 154–158. doi: 10.1126/science.1063630
- Wang Q., Zhu Z., Ozkardesh K., Lin C., 2013. Phytochromes and phytohormones: the shrinking degree of separation. *Mol. Plant* 6, 5–7. doi: 10.1093/mp/sss102
- Wang Z. Y., Tobin E. M. 1998. Constitutive expression of the CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1 (CCA1) gene disrupts circadian rhythms and suppresses its own expression. *Cell* 93, 1207–1217. doi: 10.1016/S0092-8674(00)81464-6
- Weller J. L., Batge S. L., Smith J. J., Kerckhoffs L. H., Sineshchekov V. A., Murfet I. C. et al. 2004. A dominant mutation in the pea PHYA gene confers enhanced responses to light and impairs the light-dependent degradation of phytochrome A. *Plant Physiol.* 135, 2186–2195. doi: 10.1104/pp.103.036103
- Werner T., Hanuš J., Holub J., Schmülling T., Van Onckelen H., Strnad M. 2003. New cytokinin metabolites in IPT transgenic *Arabidopsis thaliana* plants. *Physiol. Plant.* 118, 127–137. doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00094.x
- Xie X. Z., Xue Y. J., Zhou J. J., Zhang B., Chang H., Takano M. 2011. Phytochromes regulate SA and JA signaling pathways in rice and are required for developmentally controlled resistance to *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant* 4, 688–696. doi: 10.1093/mp/ssr005
- Xie Y., Liu Y., Wang H., Ma X., Wang B., Wu G. et al. 2017. Phytochrome-interacting factors directly suppress MIR156 expression to enhance shadeavoidance syndrome in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* 8:348. doi: 10.1038/s41467-017-00404-y
- Xiong L., Yang Y. 2003. Disease resistance and abiotic stress tolerance in rice are inversely modulated by an abscisic acid-inducible mitogen-activated protein kinase. *Plant Cell* 15, 745–759. doi: 10.1105/tpc.008714
- Yasuda M., Ishikawa A., Jikumaru Y., Seki M., Umezawa T., Asami T., et al. 2008. Antagonistic interaction between systemic acquired resistance and the abscisic acid-mediated abiotic stress response in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 20, 1678–1692. doi: 10.1105/tpc.107.054296
- Yu Y., Wang J., Zhang Z., Quan R., Zhang H., Deng X. W. et al. 2013. Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light. *PLoS Genet.* 9:1004025. doi:10.1371/journal.pgen.1004025
- Zhao Y., Xing L., Wang X., Hou Y. J., Gao J., Wang P. et al. 2014. The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci. Signal.* 7:ra53. doi: 10.1126/scisignal.2005051
- Zhu J. K. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* 167, 313–324. doi: 10.1016/j.cell.2016.08.029
- Zuniga-Mayo V. M., Reyes-Olalde J. I., Marsch-Martinez N., de Folter S. 2014. Cytokinin treatments affect the apical-basal patterning of the *Arabidopsis* gynoecium and resemble the effects of polar auxin transport inhibition. *Front. Plant Sci.* 5:191. doi: 10.3389/fpls.2014.00191
-