

## **IMPLICATIONS OF PHYTOCHROME AND PHYTOHORMONES IN PLANTS GROWTH AND DEVELOPMENT**

**Denis-Florentin SFRANGEU\***, Andrijana PUJICIC, Nicoleta IANOVICI

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

\*Corresponding author e-mail: denis.sfrangeu00@e-uvv.ro

Received 19 May 2021; accepted 5 July 2021

### **ABSTRACT**

*In this paper the interrelation between phytochrome and plant hormones is discussed. The link between phytochrome and plant hormones seems well established. How phytochromes and phytohormones interact to control growth and development has been a favored subject of plant physiology studies for last decades. Plants use a phytochrome to sense the level, intensity, duration, and color of environmental light to adjust their physiology. The light seems to be the stand out factor influencing plant growth and development. Higher plants need to continually adapt and modulate their rate of growth and development in accordance with the changing environmental conditions, a phenomenon referred to as plasticity. Plasticity in plants is a highly complex process that involves a well-coordinated interaction between different signaling pathways, the spatio-temporal involvement of phytohormones and cues from the environment.*

**KEYWORDS:** plant pathogen, abscisic acid, PIFs, seed dormancy, circadian clock, phenotypic plasticity

- 1. Fitocromul și semnalizarea luminoasă**
- 2. Caracteristicile acțiunii și structurii fitocromului în celulă**
- 3. Reglarea funcției PIF în germinarea semințelor**
- 4. Implicarea PIF-urilor în semnalizarea hormonală**
- 5. Fitohormonii**
- 6. Fotoreceptori care afectează dezvoltarea plantelor**

Se cunoaște faptul că plasticitatea fenotipică este exprimată în toate organismele și este mai larg exprimată la plante. Aceasta este atribuită sedentarismului plantelor și ontogeniei lor. Studiile privind plasticitatea fenotipică s-au înmulțit, inițial fiind concentrate asupra factorilor abiotici. În anii din urmă s-a pus accent pe răspunsul plantelor la modificările climatice existente la nivel global, schimbări datorate în special modului de utilizare al terenurilor și invazivității plantelor. Pe fondul schimbărilor condițiilor globale,

Înțelegerea plasticității fenotipice va fi esențială pentru anticiparea modificărilor în distribuția speciilor, compoziției și productivității culturilor (Ianovici, 2011; Ianovici și colab, 2015; Datcu și colab, 2018; Ianovici, 2016; Gavrilă și colab, 2020).

S-a arătat, spre exemplu, că trăsături precum aria frunzelor, timpul de înflorire și ramificarea rozetei foliare prezintă o plasticitate variabilă în condiții neutre și saline, ceea ce sugerează că variația metilării ADN-ului poate juca un rol cheie în plasticitatea fenotipică. Capacitatea marcajelor epigenetice (metilarea ADN-ului, modificări ale histonelor etc.) de a modifica expresia genelor și mobilitatea elementelor transpozabile, ar putea duce la o modulare fiziologică profundă care afectează starea de sănătate a plantelor. Diferențele între specii și populații pot reflecta presiuni selective diferite asupra plasticității, limitări care acționează asupra maximizării plasticității fenotipice, sau o combinație între cele două. Răspunsul plastic al unei anumite trăsături poate fi mare, dar plasticitatea observată poate să fie redusă, prin diminuarea resurselor sau a factorilor de stres existenți în mediul înconjurător (Ianovici și colab, 2009; Ianovici și colab, 2010; Ianovici și colab, 2012; Ianovici, 2016; Borșeu, 2019).

Pentru a crește și a se dezvolta optim, toate organismele trebuie să perceapă și să proceseze informații atât din mediul lor biotic, cât și din cel abiotic. Un indiciu deosebit de important este lumina, la care organismele răspund în moduri diferite. Răspunsurile pot fi simple, ca în organismele fototactice unicelulare, sau complexe, ca la animalele superioare, care folosesc văzul pentru a-și modifica comportamentul. Multe organisme pot detecta cicluri de lumină și întuneric, care sunt exploatate pentru răspunsuri sezoniere și din timpul zilei.

Deoarece sunt atât fotosintetice, cât și sesile, plantele trebuie să fie deosebit de plastice ca răspuns la mediul lor de lumină. Plantele sunt unice prin faptul că folosesc lumina ca sursă de energie și analizează lumina pentru a controla deciziile de dezvoltare, cum ar fi momentul în care să germineze și să înflorească. Răspunsurile diverse ale plantelor necesită o detectare sofisticată a intensității, direcției, duratei și lungimii de undă a luminii.

Creșterea și dezvoltarea plantelor sunt controlate prin identificarea și răspunsul simultan atât la semnalele externe, cât și la cele interne. Un exemplu bine studiat este alungirea hipocotilului răsadurilor tinere. Inhibarea luminii care provoacă alungirea hipocotilului este controlată de fitocromii și fitohormonii receptorilor de lumină roșie/roșie-îndepărtată, inclusiv brasinosteroidi (BR), auxină, gibereline (GA), citokinine (CK), etilenă și acid abscisic (ABA). Fitocromii și fitohormonii interacționează pentru a controla creșterea și dezvoltarea. Legătura dintre fitocrom și hormonii vegetali pare bine stabilită. Influența luminii prin fitocrom asupra nivelului hormonilor s-ar

putea datora efectelor asupra: biosintezei, eliberării de forme legate, degradării, transportului inhibitorilor sau cofactorilor acțiunii hormonale. Fitocromul ar putea modifica, de asemenea, sensibilitatea celulelor la hormoni (Kopcewicz, 1979).

### **7. Fitocrom și semnalizarea luminoasă**

Studii genetice multiple au propus că lumina afectează în mod direct nivelul celular al unor fitohormoni, iar transducția semnalului pentru marea majoritate a fitohormonilor afectează și transducția semnalului fotoreceptorului. Transducția semnalului implică transmiterea și conversia semnalelor extracelulare în semnale intracelulare în răspunsurile celulare în care lumina joacă factorul principal și poate regla creșterea plantelor.

Fitocromii sunt cei mai importanți senzori din plante, aparținând unei familii genetice de fotoreceptori. Sunt o familie de cromoproteine cu un cromofor liniar tetrapirrol. Au două forme foto-interconvertibile: Pr și Pfr. Pr absoarbe lumina roșie cu lungime de undă de aproximativ 667nm, iar apoi este convertită în Pfr. Plantele folosesc fitocromii pentru a crește în condiții dificile, cum ar fi umbrirea și deplasarea spre lumină. Fitohormonul B este contribuitorul semnificativ la germinare atunci când semințele au pierdut absorbția la temperaturi scăzute. Pe de altă parte, fitohormonul D are un rol foarte important în germinarea completă atunci când semințele au fost supuse la temperaturi ridicate în timpul îmbibării. Stresurile abiotice, cum ar fi salinitatea, stresul hidric, seceta, cantitatea de lumina ridicată, temperaturile ridicate, afectează în mod aspru creșterea plantelor și pot afecta negativ producția plantelor de cultură. Fosfatazele proteice de tip 2C (PP2C) dețin zaharoza care nu fermentează protein-kinazele legate de 1 (SnRKs) prin defosforilare într-o formă inactivă (Guo et al., 2011). Cantitatea de ABA se acumulează și se leagă de componentele de rezistență la piramactină 1/ pir- asemănătoare/ de reglare ale receptorilor ABA (PYR/ PYL/ RCAR) făcând structurile lor să interacționeze cu PP2C în condiții de stres. Interacțiunea rezultată face posibilă inhibarea activității de fosforilare a proteinelor de tip PP2C (Park et al., 2009).

Lumina controlează răspunsuri multiple, cum ar fi germinarea semințelor, fototropismul, ritmurile circadiene, înflorirea și apărarea. Plantele expuse la lumina naturală ce cuprinde lungimi de undă diferite vor prezenta fotoreceptori activați simultan. Acest lucru va duce la „conversații încrucișate” între diferite căi de semnalizare, ducând astfel la un punct în care funcționarea uneia poate fi afectată de cealaltă. Aceste procese de dezvoltare, precum germinarea semințelor, arhitectura frunzelor plantelor, fotomorfogeneza, timpul de înflorire sau calitatea fructelor, necesită în esență o activare bine

orchestrată a diferiților fotoreceptori și contribuie în mod normal la randamentul plantelor în sine (Mawphlang și Kharshiing, 2017).

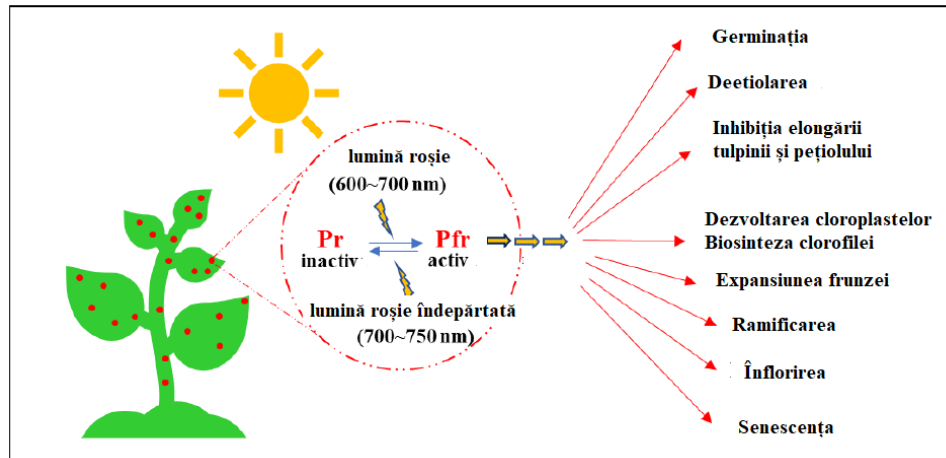


FIG.1. O diagramă schematică care prezintă implicarea fitocromilor în diferite etape ale fotomorfogenezei. Punctele roșii reprezintă fitocromi care sunt omniprezenți în plante. Fitocromul inactiv (forma Pr de absorbție a luminii roșii) poate fi transformat în fitocrom activ (forma Pfr de absorbție a luminii roșii îndepărtate) prin absorbția luminii roșii. Forma Pfr poate fi convertită înapoi în forma Pr după absorbirea luminii roșii îndepărtate sau în întuneric (cunoscută sub numele de reversie întunecată sau, mai recent, reversie termică). Forma Pfr activă reglează diverse dezvoltări fotomorfogene prin alte componente din aval ale căii de semnalizare luminoasă mediată de fitocrom (adaptat după Tripathi, et al, 2019)

Lumina este unul dintre factorii esențiali care alimentează fotosinteza și fac plantele să crească și să se dezvolte (Liu et al., 2013c). Plantele folosesc, de asemenea, lumina ca un indiciu informațional pentru reacțiile fiziologice care sunt accelerate de diferite răspunsuri celulare, cum ar fi expresia genelor și modificarea proteinelor (Li et al., 2011; Liu et al., 2013c; Kong și Okajima, 2016). Unele ilustrații ale unor astfel de reacții sunt germinarea semințelor, expansiunea frunzelor, mișcarea organitelor, creșterea direcțională, dezetiolarea răsadurilor, alungirea tulpinii, înflorirea și senescența.

Ca organisme sesile și autotrofe, plantele posedă diferiți fotoreceptori pentru a absorbi lumina, permițându-le astfel monitorizarea compoziției spectrale, intensității, direcției și a modelelor spațio-temporale ale luminii (Sheerin și Hiltbrunner, 2017). De exemplu, trei fotoreceptori majori la *Arabidopsis thaliana* sunt:

- fitocromii (phys) care răspund în principal la lumina roșie (R) și roșie-îndepărtată (FR);
- receptorii de lumină albastră (B), cum ar fi fototropine (phot), criptocromi (crys) și membri ai familiei ZEITLUPE (ZTL);

- fotoreceptorul UVR8 care este sensibil la lumina UV-B (Li et al., 2011; Tilbrook et al., 2013; Jenkins, 2014; Christie et al., 2015; Kong și Okajima, 2016; Liu et al., 2016).

Acești fotoreceptori au cromofori care absorb semnalele luminoase și le pot transforma în semnale biochimice, cum ar fi activările enzimei și interacțiunile proteină-proteină (Kong și Okajima, 2016).

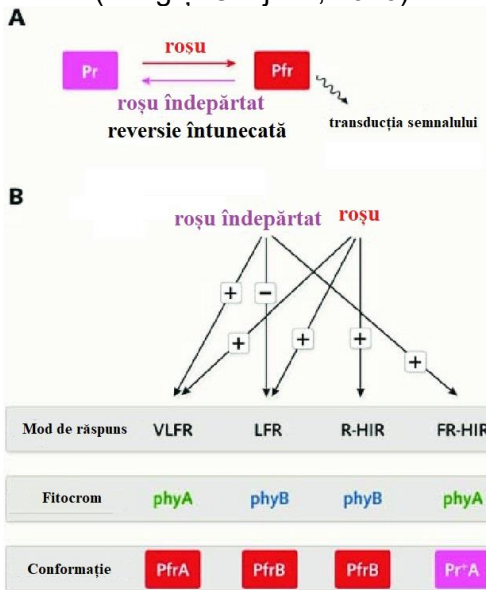


Fig. 1. Modurile de răspuns ale fitocromului. (A) Fotocicluul fitocromului. Pr și Pfr denotă conformațiile de fitocrom, respectiv în roșu și roșu îndepărtat, reversibile în funcție de condițiile de lumină. Pfr poate fi, de asemenea, convertit în Pr într-un proces independent de lumină, cunoscut sub numele de reversie întunecată (Nagy și Schäfer, 2002). (B) Diferitele moduri de răspuns ale fitocromului. Se arată influența luminii roșii și roșii îndepărtate asupra fiecărui răspuns, împreună cu fitocromul implicat în principal în inițierea răspunsului (adaptat după Schäfer și Bowler, 2002)

Fitocromii P au fost descoperiți pentru prima dată în plante în anul 1959 ca receptori de lumină care mediază creșterea și dezvoltarea plantelor sub lumini vizibile cu lungime de undă largă (Butler et al., 1959; Rockwell et al., 2006). Ei pot detecta și procesa surse de lumină R (red, roșie) și FR (far red, roșie îndepărtată) din mediul înconjurător, care susțin în primul rând creșterea și dezvoltarea plantelor. De asemenea, sunt capabili să măsoare raportul luminii R/ FR și să evalueze gradul de lumină fotosintetic activă și, totodată, să declanșeze un răspuns de evitare a umbrelor atunci când este necesar (Rockwell et al., 2006). Fitocromii Phys pot transmite informații despre poziția plantelor învecinate și accesibilitatea energiei fotosintetice (Chen și Chory, 2011). Această familie de fotoreceptori există în două conformații stabile

termic, în forme absorbante de lumină R (Pr) și FR (Pfr), la 660nm inactiv și respectiv 730nm activ (Rockwell et al., 2006; de Lucas și Prat, 2014). Absorbția luminii R se transformă în fitocrom absorbant de lumină FR în țesuturile cultivate la întuneric atunci când este iluminat cu lumină roșie, declanșând astfel fotomorfogeneza, absorbția fiind reversibilă cu iluminarea FR (Rockwell et al., 2006).

La nivel molecular, fitocromul reglează transcripția prin formarea unui complex cu o familie de factori de interacțiune cu fitocromii (PIF) (Kong și Okajima, 2016). În afară de PIF, fitocromul reglează, de asemenea, factorii de transcripție cu acțiune pozitivă, cum ar fi HY5 (hipocotilul lung 5 - Long Hypocotyl5), pentru a facilita fotomorfogeneza (Shikata et al., 2014). Recent, s-a descoperit că fitocromul din *Arabidopsis* induce cascade de îmbinare alternativă (AS) în paralel cu cascadele transcripționale pentru a media răspunsurile de intensitate mică (Shikata et al., 2014).

În *Arabidopsis*, cinci fitocromi bine definiți numiți de la phyA la phyE (deci phyA, phyB, phyC, phyD și phyE) au funcții distincte în creșterea și dezvoltarea plantelor (vezi tabelul 1). Atât phyA, cât și phyB sunt prezenți la monocotiledonate și dicotiledonate și sunt considerați clase majore, bazat pe o dublare a genelor în timpul progresiei timpurii a semințelor plantelor (Sheerin și Hiltbrunner, 2017).

PhyB este unul dintre cei patru fitocromi stabili la lumină (Li et al., 2011). Singurul fitocrom labil la lumină este phyA care mediază în principal reacțiile fotomorfogenice la lumina FR (Li et al., 2011). PhyA nu numai că induce înflorirea și reglează germinarea semințelor, fotomorfogeneza răsadurilor și acumularea de antociani, dar și suprimă creșterea hipocotilului și inhibă umbra puternică a coronamentului (Sheerin și Hiltbrunner, 2017).

**TABELUL 1: Răspunsuri fotosenzoriale și caracteristici funcționale ale fitocromilor în creșterea și dezvoltarea fiziologică la *Arabidopsis thaliana*** (adaptat după Li et al., 2011). R, lumină roșie; CR, lumină roșie continuă; FR, lumină roșie îndepărtată; CFR, lumină roșie îndepărtată continuă; ED, sfârșitul zilei; HI, iradiere ridicată; LD, stare de lumină lungă a zilei; LF, fluentă scăzută; UV, ultraviolet.

Fitocromii	Fotosensibilitatea	Caracteristici funcționale
phyA	Răspunsuri LF Răspunsuri FR-HI	Germinarea semințelor într-un spectru larg de condiții de lumină (UV, vizibil, FR); Dezetiolară răsadurilor sub iluminare FR continuă; favorizează înflorirea sub LD
phyB	Răspunsuri LF Răspunsuri R-HI EOD-FR (raport R/ FR)	Germinarea semințelor sub iluminare R continuă; Dezetiolară răsadurilor sub iluminare R continuă; Evitarea umbrei (alungirea petiolului și a internodului, înflorire)
phyC	Răspunsuri R-HI	Dezetiolară răsadurilor în CR
phyD	ED-FR (raport R/ FR)	Evitarea umbrei (înflorire, alungire a internodului și petiolului)
phyE	Răspunsuri LF EOD-FR (raport R/ FR)	Germinarea semințelor; Evitarea umbrei (înflorire, alungire a internodului și petiolului)

### **8. Caracteristicile acțiunii și structurii fitocromului în celulă**

Fitocromii există ca homodimeri, sunt proteine solubile, iar masa moleculară a monomerului apoproteic este de aproximativ 125 kDa (Li et al., 2011). În citosol, are loc fabricarea apoproteinelor fitocrome, unde apoproteinele se acumulează autocatalitic printr-un cromofor liniar tetrapiril numit fitocromobilină (P $\phi$ B) care se sintetizează odată ce reacțiile enzimatice secvențiale au apărut în plastidul declanșat de acidul 5-aminolevulinic (Li et al., 2011). În calea P $\phi$ B apar două etape definite: (1) etapele timpurii care implică biosinteza clorofilei și hemului; și (2) etapa consemnată în care se formează biliverdina IX (BV) atunci când hemul se oxidează printr-o hemoxigenază (HO) dependentă de feredoxină (Li et al., 2011). BV s-a descompus în continuare în 3Z-P $\phi$ B prin enzima P $\phi$ B-sintază, ulterior 3Z-P $\phi$ B și forma sa izomerizată 3E-P $\phi$ B funcționează ca precursori funcționali ai cromoforului fitocromului (Li et al., 2011). Pe urmă, P $\phi$ B este transportat în citosol pentru a crea holo-Phys după legarea la apo-Phys nou sintetizat (Terry, 1997). O legătură tio-eter conectează cromoforul și o cisteină nevariabilă într-o zonă bine conservată în toți fitocromii (Li et al., 2011).

La plante, germinarea și dezvoltarea răsadurilor sunt legate de stimuli de mediu multipli. Lumina, temperatura, ceasul circadian și fitohormonii, inclusiv gibereline și brasinosteroidi (BR), reglează creșterea și dezvoltarea plantelor până la apariția răsadurilor (Toledo-Ortiz et al., 2010; Liu et al., 2013c). Mai important, disponibilitatea luminii după germinare și la tranziția prin suprafața solului, determină calea de dezvoltare a răsadurilor, fotomorfogeneza producându-se la lumină și skotomorfogeneza (etiolarea) la întuneric (Quail, 2002; Chen et al., 2004). Răsadurile etiolate, care se extind și se alungesc în căutarea luminii, acumulează precursori ai pigmentului în plastide (etioplaste), inclusiv precursorul clorofilei, protoclorofilida (Pchl<sub>id</sub>), precum și precursorii carotenoizilor (Park et al., 2002; Rodríguez-Villalón et al., 2009). La iradiere, răsadurile suferă o dezvoltare fotomorfogenă cu etioplastele care se diferențiază în cloroplaste, însoțite de producerea și acumularea de clorofile și carotenoizi, și de asamblarea rapidă a unui sistem fotosintetic funcțional (Toledo-Ortiz et al., 2010; Liu et al., 2013c).

Analizele genetice ale liniilor mutante și de supraexpresie au confirmat rolul PIF-urilor în reglarea diferitelor procese mediate de lumină, inclusiv controlul dezvoltării stomatale, reprimarea germinării și a dezvoltării fotomorfogenice în condiții de întuneric și promovarea skotomorfogenezei răsadurilor și evitarea umbrei (Duek și Fankhauser, 2005; Leivar et al., 2008; Casson et al., 2009; de Lucas și Prat, 2014). Studiile au arătat funcțiile redundante ale PIF1, PIF3, PIF4 și PIF5 în alungirea hipocotilului ca răspuns la condițiile de lumină roșie (Shin et al., 2009). La întuneric, mutații monogeni

PIF ai *A. thaliana* au prezentat fenotipuri fotomorfogenice constitutive, inclusiv cotiledone deschise, hipocotili scurți (asemănători tipului sălbatic), gravitropismul perturbat și acumularea unor cantități mai mari de Pchlide (protoclorofilide) (Leivar et al., 2008; Park et al., 2012; de Lucas și Prat, 2014). Când răsadurile mutante au fost transferate la lumină, acestea au fost puternic decolorate (Shin et al., 2009). Mutantul cvadruplu PIF a prezentat atât hipocotili cu 40% mai scurți decât plantele de tip sălbatic, cât și o reglare ascendentă a genelor inductibile la lumină chiar și în condiții de întuneric (Leivar et al., 2008; Park et al., 2012). În contrast, supraexprimarea PIF-urilor în *A. thaliana* a dus la fenotipuri skotomorfogenice chiar și în condiții normale de lumină (Lorrain et al., 2008; Xie et al., 2017). Răsadurile mutante au prezentat hipocotili constitutivi lungi, gravitropism negativ, cotiledoane nedeschise și inhibarea biosintezei clorofilei (de Lucas și Prat, 2014). În plus, liniile care supraexprimă PIF-urile au prezentat un sindrom de evitare a umbrei, chiar și în condiții de lumină roșie până la lumină roșie intensă (Xie et al., 2017).

La *A. thaliana*, mai multe gene au fost identificate ca ținte pentru PIF-urile care se leagă în mod specific de promotorii mai multor gene care răspund ușor utilizând elemente de reglare cu acțiune cis (Shin et al., 2007; Rosado et al., 2016). PIF1 și PIF3 suprimă dezvoltarea cloroplastelor și sinteza clorofilei și a carotenoidului în condiții de întuneric prin reglarea negativă a expresiei genelor de fotosinteză cheie și de biosinteză a pigmentului (Stephenson et al., 2009; Toledo-Ortiz et al., 2010). Genele biosintetice ale clorofilei, inclusiv codificarea GUN5 pentru prima enzimă din calea tetrapiroliului (Mochizuki et al., 2001), sunt puternic reglate ascendent în răsadurile mutante PIF3 (Shin et al., 2009). Expresia genelor fotosintetice precum LHCA1 și psaE1 este, de asemenea, reglată ascendent la mutanții PIF3 (Shin et al., 2009). PIF3 suprimă genele biosintetice și fotosintetice ale clorofilei prin recrutarea și interacțiunea directă cu histona-deacetilaza HDA15, care reduce nivelurile de acetilare a histonei și scade transcripția genelor (Liu et al., 2013b). PIF1 și alte PIF-uri se leagă direct de modelul cutiei-G în regiunea promotoare a fitoenei-sintazei (PSY) în timpul etiolării, astfel inhibând expresia acestuia și, prin urmare, biosinteza carotenoizilor (Toledo-Ortiz et al., 2010; Rosado et al., 2016). În plus, PIF1 reglează negativ germinarea semințelor, mutantul unic PIF1 prezentând germinare independentă de lumină (Oh et al., 2004).

PIF4 și PIF5 reglează negativ diferite răspunsuri la lumină la plante (Huq și Quail, 2002; Fujimori et al., 2004). PIF4 reprimă expresia genelor de menținere a activității cloroplastelor GLK1 și GLK2 (Song et al., 2014). În timpul senescentei induse de întuneric, PIF4 și PIF5 reglează ascendent expresia genelor care codifică enzimele de degradare a clorofilei (SGR1 și



NYC1), precum și un factor de transcripție a senescenței (ORE1) (Rosado et al., 2016). PIF4 și PIF5 afectează negativ inhibarea mediată de fitocrom a răspunsului la evitarea umbrelor (Lorrain et al., 2008; Shin et al., 2009) și participă activ la fototropismul indus de lumina albastră (de Lucas și Prat, 2014). În umbra simulată, acumularea de proteine PIF4 și PIF5 reglează ascendent expresia mai multor gene care codifică biosinteza auxinelor și sunt implicate în creșterea alungirii tulpinii și a pețiolului, precum și expansiunea frunzelor (Lorrain et al., 2008; Leivar, 2011; de Lucas și Prat, 2014). În aceste condiții, PIF-urile reprimă expresia mai multor gene miARN conservate (MIR156), rezultând o arhitectură modificată a plantelor (Axtell și Bowman, 2008; Xie et al., 2017).

PIF6 este foarte exprimat în timpul dezvoltării semințelor, iar pierderea mutației funcționale a dus la creșterea timpului de repaus al semințelor (de Lucas și Prat, 2014).

PIF7, care prezintă o stabilitate mai mare decât alte PIF-uri, dar fosforilate sub lumină (Leivar et al., 2008), modulează nivelurile de auxine în cotiledonate (Li et al., 2012) și joacă un rol minor în alungirea hipocotilului (Shin et al., 2009).

### **9. Reglarea funcției PIF în germinarea semințelor**

Deși lumina stimulează producții fotosintetici, aceasta încetinește alungirea hipocotilului odată ce fotoreceptorii sunt activați, în special fotoreceptorii care absorb lumina albastră și lumina roșie, numiți criptocromi (Vandenbussche et al., 2005). Au fost efectuate numeroase studii asupra funcțiilor fotoreceptorilor care prezintă dimerizare variabilă și caracteristici de legare a fitocromului, studii recent centrate pe PIF-uri care s-au dovedit a regla funcții distincte de fotomorfogeneză, inclusiv germinarea semințelor (Castillon et al., 2007; Stewart et al., 2011). De exemplu, s-a constatat că PIF6 reglează germinarea semințelor, în timp ce PIF3, PIF4 și PIF5 influențează alungirea hipocotilului. PIF1 poate regla atât germinarea semințelor, cât și alungirea hipocotilului (Oh et al., 2004; Penfield și Hall, 2009; Piskurewicz et al., 2009). În mod similar, adăugarea luminii verzi la lumina albastră inhibă parțial reducerea alungirii hipocotilului (Li et al., 2011). La plantele mutante numite mutante PIFq, cărora le lipsesc funcțiile oricărei combinații de PIF1, PIF3, PIF4 și PIF5, chiar și atunci când sunt crescute în condiții de întuneric complet, prezintă reacții morfologice și de fenocopie transcripțională ale plantelor cultivate la lumină (Stewart et al., 2011).

Germinarea semințelor este prima decizie adaptativă a plantei în dezvoltarea sa, iar progresele în genetică și fiziologie moleculară au arătat factorii care controlează germinarea (Penfield și King, 2009). În *Arabidopsis*,

germinarea eficientă indusă a semințelor sale în stare de repaus necesită tratament la rece (stratificare) și activarea de către lumină a sistemului fotocrom (Oh et al., 2004, 2006, 2007; Penfield et al., 2005; de Lucas și Prat, 2014). Când acționează sinergic, lumina și temperaturile reci favorizează germinarea semințelor, o reacție reglementată de factorul SPT, care este stabil la lumină (Penfield et al., 2005). Germinarea la întuneric sau lumină este inhibată, respectiv, de factorul PIF1 și bHLH SPT, un factor de interacțiune legat non-phy în Subfamilia-15 (Leivar și Quail, 2011). Pentru a optimiza fotomorfogeneza la răsaturile *Arabidopsis*, PIF1 este controlat de degradarea mediată de lumină prin calea proteazomului ubiquitin-26S (Shen et al., 2005).

PIL5 are efecte diferite asupra genelor giberelinei. Acesta blochează genele cheie GA3ox1 și GA3ox2, ambele gene biosintetice GA incită totuși expresia GA2ox2, o genă catabolică GA care are ca rezultat menținerea nivelurilor scăzute ale GA (Oh et al., 2006). PIL5 inhibă germinarea semințelor în *Arabidopsis* (Oh et al., 2004). Mai mult, PIF1 stimulează genele biosintetice ABA, dar reprimă o genă catabolică ABA, ducând la creșteri ale nivelurilor ABA fără a se lega de promotorii genelor metabolice GA și ABA, dar aderând direct la promotorii GA-intensiv (GAI) și represorul lui GA (RGA) (Oh et al., 2007). În germinarea semințelor, biosinteza GA este asociată cu un nivel de nitrați care este gestionat de ABA embrionară (Osuna et al., 2015).

Într-un studiu care a comparat matricea micro și analizele CHIP-chip ale PIF1 în timpul germinării semințelor, PIF1 a mediat 166 de gene prin legarea directă a promotorilor lor (Oh et al., 2009). Aceste gene sunt gene țintă direct reglementate de PIF1 care, de asemenea, accelerează fațetele din aval ale PIF1, care la rândul lor reprimă germinarea semințelor (Leivar și Monte, 2014). Pe scurt, PIF1 inhibă germinarea semințelor prin armonizarea semnalelor hormonale și ajustarea proprietăților peretelui celular în semințele îmbibate și prin biosinteza atât a GA, cât și a ABA (Oh et al., 2009).

Rezultatele unei analize temporale de înaltă rezoluție în studiul germinării semințelor care implică zaharoza sugerează că rețeaua de semnalizare fotomorfogenetică cunoscută se poate modifica din cauza disponibilității carbonului (Stewart et al., 2011). Zaharoza a prelungit numărul de zile în care plantele au suferit o alungire rapidă a hipocotilului, ducând la creșteri remarcabile ale înălțimii finale a răsaturilor și au modificat sincronizarea maximelor creșterii zilnice (Stewart et al., 2011).

#### **10. Implicarea PIF-urilor în semnalizarea hormonală**

Deoarece fitohormonii contribuie în esență la creșterea și dezvoltarea plantelor, plantele au diverse mecanisme care armonizează procesele conduse de fitohormoni, cum ar fi modularea sintezei hormonale, precum și

transportul și semnalarea. Aceste procese constau din numeroase căi hormonale sunt adesea reglementate de lumină pentru a incita la creșterea și dezvoltarea plantelor (Ljung et al., 2015).

Studii recente au arătat interacțiunile mecanismelor moleculare afectate de lumină în căile hormonale. De exemplu, PIF3 și PIF4 în *Arabidopsis* sunt integratori identici de căi printre componentele de semnalizare luminoasă care influențează fotomorfogeneza răsadurilor, în special integrează semnalizarea luminii și GA (Ljung et al., 2015). PIF3 și PIF4 au, de asemenea, dublă reglare, reprezentând un punct de integrare pentru apariția fotomorfogenezei răsadurilor ca răspuns la GA și lumină, așa cum se arată în interacțiunile lor cu DELLA în fotomorfogeneză (de Lucas et al., 2008; Feng et al., 2008; Ljung et al., 2015).

Deoarece se știe că PIF-urile concurează cu receptorii GA pentru legarea DELLA, ar trebui să fie luați în considerare pentru stabilizarea DELLA în prezența GA (de Lucas et al., 2008; Feng et al., 2008). În afară de funcțiile sale din regiunile superioare în metabolismul ABA și GA, PIF-urile sunt esențiale pentru inducerea normală a expresiei genei asociate cu hormoni și legată de starea germinativă prin indici de mediu (Penfield et al., 2005; Oh et al., 2006) și într-o mică măsură, afectează nivelurile de transcripție a GAI și RGA (Oh et al., 2007).

### **11. Fitohormonii**

Factorii de mediu precum seceta, temperatura, frigul, agenții patogeni și salinitatea afectează creșterea și dezvoltarea plantelor. Timp de mulți ani, oamenii de știință au studiat rolul fitohormonilor ca regulatori ai plantelor. Se știe că hormonii vegetali sau fitohormonii sunt molecule mici. Acestea circulă în țesuturi, prin spațiul intercelular și prin fasciculele vasculare. Toate răspunsurile fiziologice ale plantelor sunt influențate de fitohormoni, mesagerii chimici care includ auxine, citokinine, ABA și gibereline. Hormonii vegetali pot afecta aspectele majore ale vieții plantelor, cum ar fi înflorirea, maturarea fructelor și senescența. Fitohormonii pot regla activitățile celulare, cum ar fi diviziunea celulară (controlată în principal de citokinină), alungirea celulară (controlată în principal de auxine) și diferențierea, reproducerea și răspunsurile la stresul abiotic și biotic. Auxinele controlează diferențierea meristemului în țesutul vascular și promovează dezvoltarea frunzelor. Există auxine sintetice care au fost utilizate ca ierbicide, dar o auxină care prezintă activitate fiziologică este acidul indol acetic (IAA). Auxinele sunt clasa fitohormonilor responsabili de alungire în fototropism și gravitropism. ABA joacă un rol esențial în plante, răspunzând și adaptându-se la stresul din mediu. Cutler și colaboratorii lui (2010) au raportat importanța ABA în creșterea controlată a

rădăcinii în condiții de secetă. ABA este, de asemenea, renumit pentru efectul său în menținerea mugurilor în stare de repaus și rolul său de inhibitor al germinării. Este hormonul cu capacitatea de a inversa efectul stimulator al altor hormoni de creștere, cum ar fi giberelinele și citokininele. Un alt fitohormon foarte important responsabil de perioada de repaus a semințelor, alungirea lăstarilor, germinarea semințelor și maturarea fructelor și a florilor sunt giberelinele. Giberelinele sparg repausul semințelor la expunerea la frig sau lumină și permit semințelor să înceapă procesul de germinare. O aplicare exogenă a GA dezvăluie un fenotip de super-alungire a tulpinilor. Giberelinele au capacitatea de a interacționa și cu alți fitohormoni într-un mod sinergic sau antagonist. ABA joacă o funcție antagonică față de acțiunile GA, deoarece induce starea de repaus în semințe prin blocarea germinării și promovează sinteza proteinelor de rezervă. Prin urmare, plantele pot fi adaptate la temperaturi climatice unde necesită o perioadă mai lungă de temperaturi scăzute înainte de germinare. Acest mecanism oferă o abilitate de protecție plantelor tinere la germinarea prea timpurie.

**Răspunsul la apărarea plantelor.** Pe lângă implicarea semnalizării luminoase în fotomorfogeneză și fotosinteză, dovezile recente au identificat semnalizarea luminoasă ca factor determinant în interacțiunile plantă-patogen (Ballaré et al., 2012; Erb et al., 2012). Criptocromul 2 (CRY2) și Fototropina 2 (PHOT2) au fost identificate ca mediatori ai apărării împotriva agenților patogeni virali prin interacțiunea cu proteina de rezistență (Jeong et al., 2010). În plus, fitocromii și UVR8 au fost implicați și în răspunsul de apărare (Mazza și Ballaré, 2015; Gommers et al., 2017). Răspunsul de apărare exercitat de fotoreceptori este facilitat prin reglarea căii de semnalizare a hormonilor precum acidul salicilic (SA) și acidul iasmonic (JA) (Xie et al., 2011; Moreno și Ballaré, 2014). În viitorul apropiat, mai multe studii privind integrarea căilor de semnalizare a luminii și a hormonilor ne vor ajuta să obținem mai multe informații despre mecanismul care guvernează modul în care lumina interacționează cu semnalizarea hormonală pentru a influența trăsăturile agronomice ale plantelor.

**Închiderea stomatală reglată de către ABA în răspunsul la patogeni.** Închiderea stomatelor mediată de către acidul abscisic pentru conservarea apei nu este un mecanism doar de protecție împotriva stresului osmotic, ci și un mecanism de apărare împotriva atacului patogenilor. În această privință, s-a observat o suprapunere semnificativă între semnalarea căilor de rezistență la patogeni și toleranța stresului abiotic. ABA nu numai că facilitează apărarea împotriva unui patogen prin susținerea închiderii stomatale, dar este de asemenea implicat în „conversația încrucișată hormonală” (Melotto et al., 2006, 2008; Mosher et al., 2010). Cu toate că

plantele posedă bariere fizico-chimice, patogenii prezintă mecanisme prin care pot trece cu ușurință de apărarea barierelor, inclusiv peretele celular, prin urmare rezultând într-o infecție cu succes. Studiile de-a lungul anilor au identificat că agenții patogeni fungici pot pătrunde în celula vegetală prin utilizarea de enzime care degradează peretele celular sau prin presiune mecanică, dar în caz contrar patogenii bacterieni necesită un pasaj pentru a intra în celulă, pasaj precum hidatode, stomate, lenticile (van Kan, 2006; Melotto et al., 2008; Ton et al., 2009). Răspunsul imun inițiat de PAMP (modelul molecular de asociere a patogenilor - Pathogen-Associated Molecular Pattern) în plante include închiderea stomatală care restricționează intrarea patogenilor în celulă (Melotto et al., 2016). Analiza mutantilor *ost1* (open stomata) și *aba3-1* au arătat că PAMP a eșuat să inițieze închiderea stomatală (Melotto et al., 2016). Prin urmare, aceste observații sugerează în mod clar că răspunsul imun indus de PAMP este mediat de ABA prin inducerea închiderii stomatelor.

**Reglarea ABA a răspunsului patogenului prin interacțiunea cu alți hormoni.** Fitohormonii precum acidul salicilic (SA), acidul iasmonic (JA) și etilena joacă un rol substanțial în răspunsul de apărare împotriva patogenilor (Ilanovici, 2011; Ilanovici și colab., 2011; Ilanovici, 2012).

SA este asociat cu SAR (systemic acquired resistance - rezistența sistemică dobândită) și rezistența patogenă biotrofică. JA și etilena conferă rezistența împotriva patogenilor necrotrofici și rezistența sistemică indusă (ISR) (Lee și Luan, 2012). A fost raportat că ABA acționează fie în coordonare sau în mod antagonist cu SA, JA sau etilena (Anderson et al., 2004; Mosher et al., 2010). Supraexpresia biosintezei genelor *NCED2*, *NCED3*, și *NCED5* a dus la acumularea crescută a ABA, dar a favorizat semnificativ creșterea bacteriilor. Observații similare au fost realizate în analiza mutantului *Arabidopsis aba3-1* care a prezentat rezistență împotriva *Pseudomonas syringae* dar a arătat susceptibilitate îmbunătățită la patogeni bacterieni la aplicarea ABA-ului exogen (Fan et al., 2009). Aceste rezultate sugerează că ABA este un reglator negativ al răspunsului de apărare împotriva patogenilor indus de SA. Supraexpresia protein-kinazei activată de mitogen (*OsMPK5*) în orez a determinat susceptibilitate ridicată împotriva *Magnaporthe oryzae* și patogenul bacterian *Burkholderia glumae* datorită acumulării crescute de ABA și reducerea simultană a nivelurilor de etilenă (Xiong și Yang, 2003; Asselbergh et al., 2008).

**Semnalarea ABA ca răspuns la stresul abiotic.** Răspunsul de stres mediat de ABA joacă un mecanism crucial pentru a furniza protecție împotriva stresurilor din mediu, ca de exemplu salinitatea, seceta sau temperatura (Sunitha et al., 2017). Identificarea receptorilor ABA și identificarea căii

principale dependente de ABA este cel mai mare progres recent. Proteinele PYR/PYL/RCAR (PYL) aparținând familiei de proteine START au fost identificate ca receptori ABA. Proteina PYL se leagă de ABA în prezența proteinelor PP2C precum ABI1, ABI2, HAB1, și PP2CA. Așadar se poate spune că proteinele PP2C pot fi considerate receptori principali. PP2C blochează activitatea kinazelor precum SnRK2.2, 2.3 și SnRK2.6 (OST1) în absența ABA prin defosforilarea lor (Soon et al., 2012). În prezența ABA, activitatea PP2C este inhibată de către complexul ABA-PYL care la rândul lui eliberează protein-kinaze precum SnRK2 care se activează prin autofosforilare (Fuji et al., 2009; Park et al., 2009). GTPaza ROP11 interacționează cu proteina ABI1 pentru a preveni inhibarea de către proteina PYL9 și în schimb, ABI1 și alte proteine PP2C previn degradarea indusă de ABA a RopGEF1 (factor de schimb GTP). În concluzie, se poate spune că formarea acestei bucle de control ajută prevenirea oricărei semnalări ABA permeabile în absența stresului (Li et al., 2016). Analiza liniilor eliminabile ale proteinei PYL8 a rezultat în insensibilitatea ABA și revenirea târzie a creșterii laterale datorită inhibiției indusă de stres. A fost demonstrat că inhibiția indusă de stres a creșterii laterale se întâmplă prin interacțiunea PYL8 cu proteinele MYB77, MYB44 și MYB73 care ulterior induc transcripția genelor receptive de auxine (Zhao et al., 2014). Interacțiunea proteinei PYL6 cu factorul de transcripție MYC2 conectează căile de semnalare ABA și JA (Aleman et al., 2016). De asemenea, mulți factori bZIP, precum ABI5 și factori de legare a elementelor receptibile de ABA (ABF) sunt fosforilați de kinaze precum SnRK2 pentru a media răspunsul la stres mediat de ABA (Furihata et al., 2006). Proteina canal anion SLAC1 asociată cu membrana plasmatică este fosforilată de către SnRK2 rezultată în închiderea stomatală indusă de ABA și ulterior în pierderea apei datorită transpirației (Geiger et al., 2009, 2011). Complexul de semnalare indus de ABA a PYL-PP2C-SnRK2 induce în aval MAPK care la rândul său controlează inducția a câtorva gene inductibile de ABA, fosforilându-le (de Zelicourt et al., 2016). Inducerea producției ROS de către ABA a fost redusă în plante mutante *pip2;1* sugerând că H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> intră în celulă prin intermediul acvaporinei (Grondin et al., 2015). Analiza *mpk8-1/12-1* dublelor mutante în *Arabidopsis* au furnizat dovada că MPK9 și MPK12 acționează în aval și reglează pozitiv închiderea stomatală indusă de ABA (Jammes et al., 2009).

Altă componentă importantă a închiderii stomatale indusă de ABA este GHR1 (Guard Cell Hydrogen Peroxide-Resistant1) care fosforilează proteina canal anion SLAC1 pentru a iniția procesul, dar este inhibată doar de ABI2, nu și de ABI1 (Hua et al., 2012). Semnalarea calciului reglează de asemenea închiderea stomatală mediată de ABA, după cum a fost observat prin analiza

mutanților defectivi în protein-kinaze dependente de calciu precum CPK5, CPK6, CPK11 și CPK23 (Brandt et al., 2015).

**Reglarea ABA a ceasului circadian.** Reglarea circadiană vegetală a hormonilor semnalizatori controlează multe aspecte ale dezvoltării, precum modelul creșterii și timpul de repaus al seminței. Ceasul circadian simte durata zilei în cele patru sezoane diferite, permițând plantelor adaptarea lentă în tranziții de dezvoltare (Dodd et al., 2015). În *Arabidopsis thaliana* au fost caracterizate câteva gene componente ale ceasului circadian, și anume:

- TOC1 (Timing of CAB1),
- PRR7 și PRR9 (Pseudo-Response Regulator-7 & Regulator-9,)
- CCA1 (Circadian Clock Associated 1)
- ELF3 (Early Flowering 3) (Wang și Tobin, 1998).

Aceste gene bine caracterizate au stabilit multe bucle transcripționale de tip feedback pentru a asigura alternanța circadiană puternică. O buclă principală de tip feedback include doi factori de transcripție MYB diferiți; LHY (hipocotilul alungit târziu - Late Elongated Hypocotyl) și CCA1, prezentând funcții comune.

Expresia hormonului ABA este afectat și controlat de către acest ceas circadian. În timpul stresului impus de secetă, răspunsurile ABA devin evidente în decursul amurgului, sau spre seară (Legnaioli et al., 2009). MYB96 este foarte probabil o componentă moleculară responsabilă de reglarea bidirecțională dintre ABA și ceas. Proteina MYB96 influențează ulterior activitatea ceasului prin intermediul TOC1. În prezența ABA, activarea MYB96 a TOC1 probabil că supresează expresia CCA1. În momentul în care ABA este aplicat în anumite perioade ale zilei, altele decât amurgul, complexul MYB96-TOC1 activat de ABA supresează activitatea CCA1 cu scopul de a sincroniza oscilarea circadiană cu semnalul mediului (Liu et al., 2013a; Habte et al., 2014). Proteina MYB96 acționează ca un posibil reglator mediind interacțiunea dintre ceasul circadian și semnalarea ABA (Legnaioli et al., 2009).

## **12. Fotoreceptori care afectează dezvoltarea plantelor**

Lumina naturală este compusă din diferite lungimi de undă care vor conduce la activarea simultană a unor fotoreceptori din plante crescute în condiții normale. Activarea diferiților fotoreceptori ar putea induce rețele semnalatoare care vor rezulta într-o „conversație încrucișată” unde activitatea unui PR (fotoreceptor) poate fi afectată de către celălalt. În mod normal, procesele de dezvoltare la plante sunt reglate de către un fotoreceptor semnal, dar există studii în care a fost observat că în momentul percepției stimulului luminos, se induc gene în aval a unui sau a mai multor fotoreceptori a aceleiași sau a diferitor familii care participă în coordonare pentru a regla

creșterea și dezvoltarea eficientă. Aceste procese de dezvoltare includ: germinarea semințelor (Dechaine et al., 2009); arhitectura plantei și a frunzei (Kozuka et al., 2013); fotomorfogeneza (Weller et al., 2004); calitatea fructului și înflorirea (Gonzalez et al., 2015; Endo et al., 2016) care eventual rezultă în productivitatea plantei. Răspunsurile plantelor la rețeaua de semnalare mediată de fotoreceptori devine crucială în plante, aceste răspunsuri fiind supuse la medii aspre. În concluzie, se poate spune că o înțelegere detaliată a interacțiunii dintre diferiți fotoreceptori vor permite cercetătorilor să utilizeze această informație pentru a îmbunătăți creșterea și productivitatea plantelor.

#### **Reglarea hormonală mediată de lumină în germinarea semințelor.**

Lumina joacă un rol esențial în dezvoltarea plantelor precum germinarea, emergența răsadurilor din sol și fotomorfogeneza. Stabilirea răsadurilor emergente implică câțiva fotoreceptori reglați în mod coordonat. Activarea mediată de lumină a fotoreceptorilor, în schimb, modifică semnalarea *d* în aval care reglează funcțional creșterea și dezvoltarea plantelor, de la dirijarea emergenței răsadurilor până la stabilirea lor ca autotrof. Studiile care au fost efectuate de-a lungul anilor au arătat că acest aval semnalator mediat de fotoreceptori implică interacțiunea luminii cu anumite căi mediate de fitohormoni (Wang et al., 2013). După teoria inițială a lui Cholodny-Went care a emis ipoteza asupra distribuției asimetrice a auxinei în timpul fototropismului, multe studii au justificat implicarea percepției luminii și controlul hormonal în dezvoltarea plantelor. GA și ABA sunt cunoscute ca având rol în procesele de dezvoltare ale plantelor unde unul favorizează germinarea și celălalt inhibă germinarea (Jacobsen et al., 2002; Seo et al., 2009). Interacțiunea fitocromilor și partenerilor PIF1 (sau așa-zisul PIL5) facilitează germinarea în momentul activării luminii prin reglarea semnalării ABA și GA prin țintele lor în aval (Oh et al., 2009; Seo et al., 2009; deWit et al., 2016). Degradarea PIF1 mediată de fitocromi este propusă ca fiind mecanismul crucial care controlează germinarea indusă de lumină a semințelor prin alterarea metabolismului lui ABA și GA în sămânță. De asemenea, PIF au fost asociate cu tranziția răsadurilor de la modul de dezvoltare skotomorfogenică până la modul de dezvoltare fotomorfogenică prin alterarea nivelurilor GA. Factorul de transcripție bZIP (basic leucine zipper) al *hipocotilului alungit* (HY5) a fost numit nod comun reglator pentru câțiva reglatori ai semnalării hormonale în *Arabidopsis* care includ auxine și citokinine (Cluis et al., 2004).

**Reglarea dezvoltării rădăcinii mediate de lumina.** Este cunoscut faptul că auxina joacă un rol important în reglarea creșterii și dezvoltării rădăcinii prin virtutea abilității sale de transport polar. A fost raportat faptul că transportorii PIN controlează localizarea auxinei în membrana plasmatică și așadar abilitatea lor de transport polar. Ligaza E3 ubiquitin (constitutive



photomorfogenic 1, COP1) reglează în mod negativ transportul indus de lumină al auxinei spre rădăcină prin inhibarea proteinelor implicate în răspunsul la lumină. În mod asemănător, COP1 a fost identificat ca represor al PIN1 și prin urmare al HY5, astfel inhibând transportul auxinei spre rădăcină (Kiss et al., 2003; Sheerin et al., 2015; Rakusova et al., 2016; Lee et al., 2017). Analiza mutațiilor phyB ai *Lotus japonicus* a prezentat afectarea formării nodulilor datorită reglării descendente a genelor receptive JA. Acumularea produșilor fotosintetici este un alt factor esențial care reglează ceasul circadian în rădăcini, și prin urmare emergența rădăcinilor laterale. O rețea ierarhică multi-oscilatorie condusă de ceasul circadian al tulpinii modulează ritmul circadian în rădăcini. Aceste observații sugerează clar implicarea funcțională a semnalelor fotosintetice în controlarea funcțiilor ceasului în rădăcini (Takahashi et al., 2015; Voß et al., 2015). Cercetări efectuate cu *Cyclophilin 1* (Cyp1) codificând o izomerază peptidil-prolil cis/trans mutantă în roșii au arătat deficiența creșterii laterale și secundare a rădăcinii. Lumina induce translocarea lui Cyp1 de la floem la rădăcini iar astfel este indicat clar faptul că acesta joacă un rol esențial în percepția luminii deasupra nivelului solului, iar prin urmare fotomorfogeneza rădăcinilor mediată de auxină (Spiegelman et al., 2015). Rolul fitocromului cromofor sau a fitocromilor înșiși în legătură cu fotoreglarea alungirii rădăcinii și sensibilitatea la JA au fost elucidate prin analiza mutantului hipocotil2 (hy2-1) alungit deficient de PFB sau supra expresorului reductazei biliverdine (BVR) în *Arabidopsis* (Costigan et al., 2011). A fost arătat că lumina joacă un rol în gravitropism (mișcarea plantelor spre punctul de gravitație și rădăcini), iar „capacul rădăcinii” este sugerat ca fiind senzorul. Totuși, mecanismul care guvernează reglarea gravitropismului mediată de lumină este necunoscut. Într-un studiu recent efectuat cu rădăcini de porumb tratate cu auxină, inhibitorii sintezei au arătat inhibiția curbaturii rădăcinii fără creșteri în conținutul IIA, iar iradierea luminoasă a rădăcinilor cu lumină albă a arătat o acumulare crescută a transcrierii de gene Zmuyc în vârful rădăcinii. Expresiile criptocromilor au fost detectate în rădăcini de *Arabidopsis* atât la nivel transcripțional cât și la nivel post-transcripțional, așadar a fost sugerat că afectează alungirea rădăcinii prin căi indirecte. Cercetările recente au identificat de asemenea dovezi directe ale CRY în creșterea și dezvoltarea rădăcinii. Analiza mutantă a cry1 și cry2 au arătat inhibiția creșterii rădăcinii, niveluri reduse de auxină liberă și acumulare ridicată de flavonoizi. În plus, factorii de transcripție, precum HY5 și GLK2 (golden2-like2) sunt modificați de semnalele luminoase transduse de către avalul de transducție semnalată de auxină/ citokinină și prin urmare inițiază înverzirea rădăcinilor (Kobayashi et al., 2012; Mo et al., 2015).

**Interacțiunea fitohormonilor în dezvoltarea gineceului și morfogeneza fructului.** Gineceul este compus din carpele, componenta femeiască a organelor reproducătoare care înconjoară ovulele, la plantele cu flori. Gineceul poate fi uni sau multicarpelar. La baza carpelelor este ovarul care poate dezvolta multiple structuri multicelulare: ovulele (Ianovici, 2009). Auxina joacă un rol crucial în reproducerea plantelor reglând dezvoltarea, atât a organelor reproducătoare bărbătești cât și a celor femeiești. Alt rol al auxinei este în dezvoltarea și creșterea fructelor. Pentru majoritatea plantelor, auxina prezintă un rol crucial pentru dezvoltarea gineceului și ovulelor (Pagnussat et al., 2009; Larsson et al., 2014; Panoli et al., 2015). Cercetări recente realizate de Figueiredo și colaboratorii săi (2016) au arătat de asemenea că auxina produsă de endosperm este vitală pentru diferențierea învelișului semințelor și creșterea fructelor fără fertilizare. Acumularea de auxine în interiorul ovulului după fertilizare poate stimula răspunsurile auxinei pentru a coordona dezvoltarea embrionului, a seminței și a fructului. Totuși, originea auxinei transportate la vârful apical al celulei și rolul auxinei în alungirea zigotului rămân neclare. Două gene (YUC2 și YUC5) au fost observate ca fiind exprimate în celula centrală înainte de fertilizare.

Două grupuri de cercetători (Moubayidin & Ostergaard, 2014; Larsson et al., 2017) au arătat modelele expresiei a diferiților transportori PIN de auxină (PIN1, PIN3 și PIN7) în timpul dezvoltării gineceului. Tranziția dintre ovul și sămânță, la fel ca și tranziția dintre gineceu și fruct, sunt importante pentru supraviețuirea plantei. În timpul antezei, PIN1 devine mai interiorizat în toată vasculatura, în timp ce gineceul prezintă o dezvoltare întârziată cu scopul de a da timp anterelor pentru a contacta stigmatul, ca fertilizarea să aibă loc cu succes. Prin urmare, localizarea PIN1 și informația expresiei DR5 sugerează că răspunsul auxinei în domeniile mediale și laterale este diferit de faza dezvoltării timpurii. Potrivit acestui grup, există o diferență în sincronizarea dezvoltării vasculaturii în domeniile mediale și laterale utilizând ca marker Aux2:GFP.

Citokinina este cunoscută ca jucând un rol important în reglarea și dezvoltarea atât a tulpinii cât și a meristemelor apicale ale rădăcinii (Su et al., 2011; El-Showk et al., 2013). A fost observată o reducere a formării ovulului atunci când biosinteza citokininei este afectată (Werner et al., 2003; Higuchi et al., 2004). Cercetările recente au arătat că un tratament cu citokinină exogenă la florile în dezvoltare a avut ca rezultat, nu numai proliferarea structurilor domeniilor mediale, dar și modificarea apical-bazală înăuntrul gineceului (Zuniga-Mayo et al., 2014). O cale de acțiune încrucișată între auxină și citokinină joacă un rol vital în dezvoltarea tulpinii și meristemelor apicale ale rădăcinii (Su et al., 2011; El-Showk et al., 2013). Prin tratamentul cu NPA (N-

naftilftalamic) s-a observat că defectele apical-bazale au condus la blocarea transportului auxinei, sugerând că există o interacțiune între semnalarea căilor dintre auxină și citokinină. Ostergaard (2009) și Marsch-Martinez et al. (2012). au arătat că răspunsurile citokininei și auxinei în gineceu au modele complementare de expresii și au sugerat o relație antagonistică între citokinină și auxină.

**Timpul de înflorire** este un aspect important care dirijează procesul reproducător în plante. Fotoperioada, sau lungimea perioadei de lumină, influențează sincronizarea înfloririi. Plantele sunt caracterizate în funcție de timpul de înflorire: plantele de zi lungă înfloresc atunci când lungimea perioadei de lumină este mai mică decât lungimea critică; plantele de zi scurtă înfloresc atunci când lungimea perioadei de lumină este mai mare decât lungimea critică; plantele neutre înfloresc independent de perioada de lumină (Grudnicki & Ianovici, 2014).

La *Arabidopsis* și plantele de cultură, phyA, phyB și cry2 sunt primii fotoreceptori raportați că reglează perioada de înflorire. Mutațiile în phyB sau phyC la orez cauzează o alterare slabă în înflorire, dar o mutație simultană în phyA, phyB și phyC rezultă într-o înflorire timpurie (Takano et al., 2015). Controlul exercitat în reglarea nivelurilor endogenice de GA este cel mai important pentru înflorirea indusă de lumină. Studii recente efectuate cu mutații fotomorfofenice sau linii transgenice de orez, roșii și *Arabidopsis* au furnizat informații valoroase în ceea ce privește redundanța funcțională și interacțiunea diferiților fotoreceptori participând în câteva căi de semnalizare contribuind la creșterea și dezvoltarea plantelor. Cercetările de-a lungul anilor au identificat rolul luminii în germinarea semințelor prin modularea căilor de semnalizare ABA și GA prin interacțiuni dintre fitocromi și PIF1 (de Wit et al., 2016). PIFS a fost considerat un important contribuitor în tranziția răsadurilor de la modul skotomorfofenic la modul fotomorfofenic, prin modularea nivelurilor de GA (de Wit et al., 2016). Mutantul pct1-2 a arătat înflorire secvențială și crescută, transport de auxină îmbunătățit în comparație cu varianta sălbatică care înfloresce în același timp ca varianta mutantă (Al-Hammadi et al., 2003; Kharshiing et al., 2010a,b). Florile în mutantii pct1-2 prezintă sterilitate bărbătească datorită lipsei dehiscenței anterelor. Transportorii de auxină ABCB1 și ABCB19 au fost raportați ca fiind implicați în reglarea dehiscenței anterelor la *Arabidopsis* (Cecchetti et al., 2008, 2015). Identificarea ABCB19 (ATP-Binding Cassette B19) în *Arabidopsis* ca substrat pentru Phot1 (fototropina1) justifică suprapunerea semnalării hormonale și a fotoreceptorului la plante (Christie et al., 2011). Ba mai mult, fitohormonii au fost raportați ca reglând dezvoltarea și coacerea fructului în roșii (Gupta et al., 2014). Analiza mutantului sh (short root) a roșiei a arătat producție ridicată de oxid nitric, al

doilea mesager al căii de semnalizare pentru câțiva hormoni ai plantelor, ulterior rezultând inhibarea creșterii și coacerii fructului, sugerând posibilitatea acțiunii încrucișate hormonale (Negi et al., 2010; Bodanapu et al., 2016). În prezentul stadiu al schimbărilor climatice globale, aceste interacțiuni ale diferiților receptori devin foarte relevante. În viitor, cercetări centrate pe caracterizarea funcțională a interacțiunii a diferiților fotoreceptori vor contribui la îmbunătățirea randamentului și producției plantelor de cultură atât comestibile cât și non-comestibile.

## **CONCLUZII**

Creșterea și dezvoltarea plantelor sunt procese dependente de biosinteza fitohormonilor și transportul lor la țesuturile plantei care necesită fitohormoni pentru creștere. Efectul unui hormon este bine stabilit prin diferitele căi care sunt organizate și conectate printr-o rețea complexă de reglări de tip feedback. Procesele germinării seminței și timpului de repaus al seminței sunt influențate de fitohormoni. Ambele procese pot afecta producția plantelor de cultură, iar fitohormonii care sunt produși prin interacțiuni sinergice între plante și bacteriile din sol pot afecta germinarea seminței. Unele gene vegetale sunt necesare activității fitohormonilor, iar altele sunt activate de către fitohormoni. Legătura dintre proteina MYB96 și componentele ceasului circadian posibil că modelează poarta circadiană a răspunsurilor ABA. Ceasul circadian definește inducția diurnă de ABA a MYB96, iar genele sale din aval ating punctul maxim în jurul amurgului. În consecință, neglarea TOC1 duce la disrupția inducției MYB96 mediată de ABA și semnalarea ABA mediată de MYB96. ABA este o componentă crucială printre fitohormoni, care afectează evenimentele fiziologice și de dezvoltare la plante. O serie de studii a demonstrat importanța pe care ABA o joacă în inhibarea procesului de germinare a seminței, limitând răspunsurile în timpul stresurilor abiotice și rolul ABA în procesul important al semnalării în timpul fosforilării. A fost de asemenea demonstrat că ABA inhibă creșterea tulpinii la plantele acvatice. Deficiența de ABA la plantele stresate de secetă poate cauza sporirea creșterii tulpinii care poate fi confirmată prin acumularea ABA endogenică fiind responsabilă de inhibarea creșterii plantei. Dezvoltarea florii este un proces esențial pentru reproducția sexuală. Ca structură reproducătoare femeiească în plante, gineceul joacă un rol important în productivitatea agricolă. Repere ale acestui proces sunt rolul important al auxinei în dezvoltarea diferențială și în terminarea meristemei florale, dar și semnalarea interacțiunii dintre auxină și citokinină în timpul dezvoltării gineceului. Semnalarea citokininei joacă un rol important în reglarea biosintezei auxinei și transportul în poziția ovariană a gineceului. Comunicarea dintre căile de semnalare citokinină și auxină trebuie să fie supusă unor

cercetări continue. Studii viitoare vor urmări să adune capetele libere în semnalarea fitocromilor și fitohormonilor și să elucideze modul în care aceste semnalări se intersectează cu numeroase căi de semnalare pentru a regla coordonat procesele diverse fiziologice și de dezvoltare. Alte studii genomice vor fi necesare să elucideze mecanismele complicate prin inginerie și generare de plante tolerante la stres pentru a localiza și descoperi componentele cheie care influențează procesele de dezvoltare mediate de ABA. De altfel, devine esențială identificarea tuturor genelor sensibile la ABA și clarificarea caracteristicilor complexe stresurilor abiotice și biotice.

#### REFERINȚE BIBLIOGRAFICE

- Aleman, F., Yazaki, J., Lee, M., Takahashi, Y., Kim, A. Y., Li, Z., 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
- 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. doi: 10.1104/pp.103.025478
- Anderson, J. P., Badruzaufari, E., Schenk, P. M., Manners, J. M., Desmond, O. J., Ehlert, C., 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. doi: 10.1105/tpc.104.025833
- 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. doi: 10.1094/MPMI-21-6-0709
- 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
- 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., and 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. doi: 10.1016/j.tplants.2007.10.001
- 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. doi: 10.1105/tpc.107.057570
- 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. doi: 10.1073/pnas.1409795111
- Chen, M., Chory, J. (2011). Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends Cell Biol.* 21, 664–671. doi: 10.1016/j.tcb.2011.07.002
- Chen, M., Chory, J., Fankhauser, C. (2004). Light signal transduction in higher plants. *Annu. Rev. Genet.* 38, 87–117. doi: 10.1146/annurev.genet.38.072902.092259
- Christie, J. M., Blackwood, L., Petersen, J., Sullivan, S. (2015). Plant avoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol.* 56, 401–413. doi: 10.1093/pcp/pcu196

**SFRANGEU et al:** Implications of phytochrome and phytohormones in plants growth and development

- 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
- 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. doi: 10.1111/j.1365-313X.2004.02052.x
- 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. doi: 10.1104/pp.111.184689
- 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. doi: 10.1146/annurev-arplant-042809-112122
- Datcu A.D., Tanase RM, Ianovici N. 2018. Biomass allocation parameters in *Taraxacum officinale*. Proceedings of the INTERNATIONAL CONFERENCE ON LIFE SCIENCES, 411-417
- de Lucas, M., Daviere, J.-M., Rodriguez-Falcon, M., Pontin, M., IglesiasPedraz, J. M., Lorrain, S., et al. (2008). A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation. *Nature* 451, 480–484.
- de Lucas, M., Prat, S. (2014). PIFs get BRright: PHYTOCHROME INTERACTING FACTORs as integrators of light and hormonal signals. *New Phytol.* 202, 1126–1141. doi: 10.1111/nph.12725 de Wit,
- 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. doi: 10.1016/j.tplants.2016.04.004
- 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. doi: 10.1016/j.tplants.2004.12.005
- El-Showk, S., Ruonala, R., and Helariutta, Y. (2013). Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk. *Development* 140, 1373–1383. doi: 10.1242/dev.086371
- Endo, M., Araki, T., and Nagatani, A. (2016). Tissue-specific regulation of flowering by photoreceptors. *Cell. Mol. Life Sci.* 73, 829–839. doi: 10.1007/s00018-015-2095-8
- Erb, M., Meldau, S., and Howe, G. A. (2012). Role of phytohormones in insect-specific plant reactions. *Trends Plant Sci.* 17, 250–259. doi: 10.1016/j.tplants.2012.01.003
- Fan, J., Hill, L., Crooks, C., Doerner, P., and Lamb, C. (2009). Abscisic acid has a key role in modulating diverse plant-pathogen interactions. *Plant Physiol.* 150, 1750–1761. doi: 10.1104/pp.109.137943
- 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. doi: 10.1038/nature06448
- Figueiredo, D. D., Batista, R. A., Roszak, P. J., Hennig, L., and Köhler, C. (2016). Auxin production in the endosperm drives seed coat development in *Arabidopsis*. *eLife* 5:e20542. doi: 10.7554/eLife.20542
- Fujimori, T., Yamashino, T., Kato, T., and 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. doi: 10.1093/pcp/pch124
- 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. doi: 10.1073/pnas.0505667103
- Gavrilă L.D., Rădoi E., Ianovici N. 2020. Aspects on improving the quality of plant biomass for bioethanol production. *BIOSTUDENT*, vol. 3 (1), pp. 55-68
- 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 drought stress signaling kinase-phosphatase pair. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106, 21425–21430. doi: 10.1073/pnas.0912021106
- 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. doi: 10.1105/tpc.16.00790
- 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. doi: 10.1105/tpc.15.00421
- 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. doi: 10.1111/j.1744-7909.2011.01044.x
- 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. doi: 10.1111/pce.12279

- 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
- 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., Sinitean A., Faur A. (2011). Anatomical properties of *Plantago arenaria*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 23-34
- Ianovici N., Vereș M., Catrina R.G., Pîrvulescu A.M., Tănase R.M., Datcu D.A. (2015). Methods of biomonitoring in urban environment: leaf area and fractal dimension. *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 18 (2):169-178
- Ianovici N. (2011). Approaches on the invasive alien taxa in Romania - *Ambrosia artemisiifolia* (ragweed) II. *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, vol XIV, pp. 93-112.
- Ianovici N. (2011). Histoanatomical and ecophysiological studies on some halophytes from Romania - *Plantago schwarzenbergiana*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 14: 53-64
- Ianovici N. (2012). Researches on anatomical adaptations of the alpine plants - *Plantago atrata*, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, XV (1): 1-18
- 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., Ciocan G.V., Matica A., Scurtu M., Șesan T.E. (2012). Study on the infestation by *Cameraria ohridella* on *Aesculus hippocastanum* foliage from Timișoara, Romania, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, XV (1): 67-80
- 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., Novac I.D., Vlădoiu D., Bijan A., Ionașcu A., Sălășan B., Rămuș I. (2009). Biomonitoring of urban habitat quality by anatomical leaf parameters in Timișoara, *Annals of West University of Timișoara*, ser. Biology, 12:73-86
- 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.13993054.2002.1150313.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
- 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., Ditungou, 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
- 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.
- 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., and 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.
- 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

**SFRANGEU et al:** Implications of phytochrome and phytohormones in plants growth and development

- 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., and 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
- Leivar, P., Monte, E. (2014). PIFs: systems integrators in plant development. *Plant Cell* 26, 56–78. doi: 10.1105/tpc.113.120857
- 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
- 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
- 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., and 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, 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, 101–114. doi: 10.1111/tbj.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, 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, 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, 312–323. doi: 10.1111/j.1365-3113.2007.03341.x
- 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
- Mawphlang, O. I. L., and Kharshing, 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. Y. (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., Kharshing, 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/ssq033



- 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-LIKE<sub>5</sub> 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
- 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.
- Osuna, D., Prieto, P., Aguilar, M. (2015). Control of seed germination and plant development by carbon and nitrogen availability. *Front. Plant Sci.* 6:1023. doi: 10.3389/fpls.2015.01023
- 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. doi: 10.1126/science.1167324
- 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., and Pogson, B. J. (2002). Identification of the carotenoid isomerase provides insight into carotenoid biosynthesis, prolamellar body formation, and photomorphogenesis. *Plant Cell* 14, 321–332. doi: 10.1105/tpc.010302
- 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.
- 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., 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. doi: 10.1016/j.cub.2005.11.010
- 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
- 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, 180–188. doi: 10.1016/S0955-0674(02) 00309-5
- 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
- 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.114.1 34775
- 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., Kang, H., Zulfugarov, I. S., Bae, G., Lee, C.-H., et al. (2009). Phytochromes promote seedling light responses by inhibiting four negatively acting 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.
- 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.
- 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
- Sunitha, M., Srinath, T., Reddy, V. D., and Rao, K. V. (2017). 'Expression of cold and drought regulatory protein (CcCDR) of pigeonpea imparts enhanced tolerance to major abiotic stresses in transgenic rice plants'. *Planta* 245, 1137–1148. doi: 10.1007/s00425-017-2672-1
- 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
- Tilbrook, 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
- 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.
- 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/sss005
- 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.
- Xiong, L., and 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
- 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