

植物感知和传递低温信号的分子机制

张晓燕 杨淑华 丁杨林

(植物抗逆高效全国重点实验室 中国农业大学生物学院, 北京 100193)

摘要: 低温胁迫是影响植物生长、发育及作物产量的重要环境胁迫之一。植物通过感知低温信号并快速启动低温应答, 以降低低温胁迫对其损伤。近年来, 低温潜在感受器和低温调控网络逐渐被解析。植物可以在多个层面感知低温信号, 但具体机制依然不清楚。当植物感知低温信号后, 一些低温诱导的次级信号分子(如钙离子和活性氧)被植物解码并传递, 以激活下游低温应答基因表达。同时, 蛋白翻译后修饰可调控蛋白活性和稳定性, 在植物早期低温信号传递中起关键作用。本文重点阐述植物感知和传递低温早期信号的分子机制, 并讨论和展望低温胁迫领域面临的挑战及研究方向。

关键词: 低温胁迫; 低温信号感知与转导; 次级信号分子; 蛋白翻译后修饰

DOI:10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0615

Molecular Mechanism of Cold Signal Perception and Transduction in Plants

ZHANG Xiao-yan YANG Shu-hua DING Yang-lin

(State Key Laboratory of Plant Environmental Resilience, College of Biological Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193)

Abstract: Cold stress is an important environmental stress affecting plant growth, development and crop productivity. Plants sense the low temperature signal and quickly initiate the low temperature response to reduce the damage caused by low temperature stress. Recent studies have revealed the low-temperature potential sensors and complex regulatory network in plant cold stress responses. Plants may perceive cold signal at multiple levels; however, the detailed mechanisms remain unclear. Cold-induced second messengers such as Ca^{2+} signal and ROS are decoded, thereby activating the expressions of cold-responded genes. Moreover, protein post-translational modifications (PTMs) regulate protein activity and stability and play critical roles in early cold signal transduction in plants. Here, we focus on the molecular mechanism of plant perception and transmission of low temperature early signals, and discusses and looks forward to the challenges and research directions in the field of low temperature stress.

Key words: cold stress; cold signal perception and transduction; second messengers; protein post-translational modifications

在生长发育过程中, 植物会遭遇多种非生物胁迫和生物胁迫。植物已经进化出复杂的调控系统以维持其在不利环境下的生理稳态。随着全球气候的改变, 低温胁迫(cold stress)已经成为世界最为严重的灾害之一。低温影响植物生长发育以及地理分布, 严重时会造成植物的死亡^[1]。然而, 大多数温

带植物都进化出适应低温的能力, 在经过一段时间的非致死低温处理后展现出更强的抗冻害的能力, 即冷驯化过程(cold acclimation, CA)^[2]。在这个过程中, 大量冷响应基因(Cold-Regulated, COR)被诱导表达, 合成保护性物质, 例如渗透调节物质(糖和脯氨酸等)、膜稳定性调节酶、抗氧化酶等^[2]。

收稿日期: 2023-06-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(31970295), 中国农业大学 2115 人才工程(00109023)

作者简介: 张晓燕, 女, 讲师, 研究方向: 植物低温信号转导; E-mail: zhangxiaoyan@cau.edu.cn

通讯作者: 丁杨林, 男, 副教授, 研究方向: 植物温度胁迫机理; E-mail: ding_yanglin@cau.edu.cn

植物如何感知低温信号一直是低温研究领域的重要科学问题。近年来,植物低温潜在感受器陆续被报道,如水稻 COLD1 (Chilling Tolerance Divergence 1)^[3]、钙离子通道蛋白等^[4],但其感知温度的具体机制并不清楚。当植物感知低温信号后,一些次级信号被快速激活,如胞质钙离子浓度升高,活性氧爆发等,这些次级信号迅速被植物接收并传递,激活下游冷响应基因表达^[5]。本文总结植物低温感知机制及低温早期信号的转导机制,并提出低温胁迫领域面临的挑战及亟需解决的重要科学问题。

1 植物感知低温胁迫信号的分子机制

1.1 离子通道蛋白感知低温信号的分子机制

在动物中[如小鼠(*Mus musculus*)、果蝇(*Drosophila*)和线虫(*C. elegans*)],阳离子通道蛋白 TRP (transient receptor potential) 是一类重要的温度感受器^[6]。TRPM8 (TRP melastatin 8) 是哺乳动物无害低温感受器(<27℃),其能被 25–27℃ 的低温激活^[7–8]。Trpm8 敲除小鼠表现 15–25℃ 低温感知缺陷,但是仍然能有效躲避有害低温(<15℃)。这说明除了 TRPM8,动物中可能存在其他低温感受器,特别是感知有害低温的感受器。事实上,动物中 TRPA1 被报道在体外能够感知 ~17℃ 的温度^[9]。然而,Trap1 敲除小鼠很大程度上能躲避有害低温,因此 TRPA1 是否是真正的低温感受器存在争议。值得注意的是,TRPM8 既能感知低温又能感知冷却剂薄荷醇^[7–8]。那么,植物会不会存在一些类似的离子通道蛋白或其他膜定位蛋白感知某种“低温特征”物质以感知低温信号呢?

植物 ACD6 (*Accelerated Cell Death 6*) 编码一个跨膜蛋白,其胞外域存在锚蛋白(ankyrin repeats)重复结构。ACD6 在植物生长与防卫反应平衡中起关键作用^[10]。序列比对发现,ACD6 的胞外锚蛋白重复结构与 TRP 蛋白的锚蛋白结构域具有相似性,暗示其可能有离子通道活性。事实上,ACD6 能激活钙离子内流^[11]。然而,ACD6 基因突变表现抗冷表型^[12],暗示 ACD6 可能不具有 TRP 感知温度的能力。因此,植物中是否存在类似 TRP 的温度感知机制仍不清楚。有意思的是,植物小肽 MHA1 (modulator of hyperactive ACD6 1) 和其同源蛋白 MHAL (MAH1-

Like) 能结合到 ACD6 的胞外锚蛋白重复结构并激活 ACD6 在植物免疫应答中的功能^[11]。那么,植物会不会通过小肽等物质被膜上蛋白(如类受体激酶或者类似的离子通道蛋白)所结合从而激活低温应答呢?

除了 TRP,线虫中的谷氨酸受体 GLR-3 (glutamate receptor-like 3) 被证明是一个重要的低温感受器。GLR-3 能感知 ≤ 18℃ 的低温^[13]。异位表达 GLR-3 或其小鼠同源蛋白 GluK2 使原本对冷不敏感的秀丽隐杆线虫肌肉细胞具有冷敏感性^[13]。此外,当在异源表达系统中表达时,GLR-3 以及来自斑马鱼、小鼠和人类的同源蛋白 GluK2 都可以作为低温感受器发挥作用,表明 GLR-3 和其同源蛋白在感知低温方面存在进化上的保守性^[13]。虽然 GLR-3/GluK2 具有钙离子通道活性,但是其通道活性不是感知低温必须的^[13]。不同于 TRP, GLR 通道蛋白在植物中高度保守。拟南芥有 20 种 GLR 亚型,它们参与植物的气孔运动、机械伤害、免疫和生殖等过程^[14]。例如,AtGLR3.3 和 AtGLR3.6 在机械损伤条件下叶片与叶片之间的钙离子流的长距离传递中起关键作用^[15]。AtGLR1.2 和 AtGLR1.3 通过调控茉莉酸信号而正调控植物抗冷性^[16]。然而, GLR 是否参与植物低温信号的感知并不清楚,有待进一步研究。

植物典型的钙离子通道蛋白包括 CNGCs (cyclic nucleotide-gated Ca²⁺ channels) 和 MCA1/MCA2 (mid1-complementing activity 1/2)^[17] 被报道参与低温诱导的钙离子内流和低温应答。例如,水稻 OsCNGC9 调控水稻低温诱导的胞质钙离子浓度升高,其活性受到低温调控^[18]。水稻 OsCNGC14 和 OsCNGC16 正调控植物耐寒能力^[19]。除了以上钙离子通道蛋白,钙离子转运蛋白 AtANN1 (ANNEXIN1) 被发现参与低温诱导的钙离子流,其钙离子转运活性受蛋白翻译后修饰调控^[20]。然而,这些钙离子通道或者钙离子转运蛋白是否参与植物低温感知仍不清楚。

通过正向遗传学手段,科研人员从水稻中克隆到低温感受器 COLD1^[3]。COLD1 蛋白通过与 G 蛋白 α 亚基 RGA 相互作用,诱导低温环境下胞质钙离子流,从而感知低温信号。然而, COLD1 是作为一个钙离子通道蛋白还是作为通道蛋白调节蛋白感知温度需要进一步验证。运用结构生物学解析 COLD1

结构可能是回答这个问题的有效方法。

除以上研究,非钙离子通道蛋白也被报道参与低温感知。水稻 OsCIPK7 (CBL interacting protein kinase 7) 激酶结构域的单碱基突变造成其构象改变,导致低温下其激酶活性增强,并且在低温下具有更强的钙离子内流信号^[21]。近期,研究报道水稻钙网蛋白 OsCRT3 (calreticulin 3) 与 OsCIPK7 形成复合体,通过蛋白构象的改变感知低温信号,使其转换成细胞内的生化网络信号^[22]。OsCRT3 定位于内质网上,低温下诱导 OsCRT3 的二级结构发生改变,促进其与 OsCIPK7 相互作用,进而增强 OsCIPK7 的激酶活性。OsCRT3 调控低温胁迫下细胞质钙离子浓度上升,细胞膜上的钙离子受体 OsCBL7/8 感知钙离子信号,特异地在细胞膜上与 OsCIPK7 互作,激活下游的信号,从而赋予水稻寒害耐受性。该研究表明蛋白构象的改变是低温信号感知的新机制。

1.2 光受体参与植物温度感知的分子机制

在自然环境中,植物感受温度变化与光照息息相关。拟南芥光敏色素 phyB (phytochrome B) 不仅感知光信号还感知温度信号^[23-24]。研究表明,环境温度 (12-27℃) 促使 phyB 从活化构象 Pfr 转变为非活化构象 Pr。在黑暗中,随着温度的升高,phyB 从 Pfr 到 Pr 的逆转,使其在核中聚集的光小体体积和数量减少,促进热形态建成基因的表达^[23-24]。值得注意的是,黑暗或遮荫环境同样促进 phyB 从 Pfr 到 Pr 的构象转变。那么,phyB 是如何区分温度和黑暗的呢? 研究表明,phyB 的 C 端通过其寡聚作用促进光小体形成,但没有温度感知的特异序列; phyB 的 NTE 结构域能直接感知温度变化,并通过液相分离动态可逆地调控光小体形成,从而实现 phyB 的温度感知能力^[25]。

另外,phyB 在植物适应低温环境过程中具有重要作用。研究结果显示,低温核心转录因子 CBFs (C-Repeat Binding Factors) 能够与 PIF3 (Phytochrome interacting factor 3) 互作并促进 phyB 的稳定性,从而促进低温信号负调节因子 PIF1、PIF4 和 PIF5 蛋白的降解,进而帮助植物抵御低温环境^[26]。近期,phyB 在光下入核机制被解析。研究发现红光通过 phyB 引起细胞质钙离子浓度升高,导致钙离子依赖

型蛋白激酶 CPK6 (calcium-dependent protein kinase 6) 和 CPK12 被激活,从而磷酸化 phyB,促使 phyB 入核,最终将红光激活的钙信号特异解码,激活核内光响应基因表达^[27]。综合以上结果,我们提出以下问题: phyB 是否参与低温感知? 低温条件下 phyB 的光小体是否发生动态变化? 温度诱导的 phyB 光小体的形成与解离是否与钙离子有关? 是否有蛋白磷酸化修饰参与调控该过程?

除了光敏色素,蓝光受体被报导参与低温感知。在地钱中 (*Marchantia polymorpha*), 蓝光受体 Phot (phototropin) 通过其光激活的发色团感知低温,诱导适当的叶绿体定位以优化低温条件下的光合效率^[28]。另外,拟南芥蓝光受体 CRY2 (crytochrome 2) 介导蓝光依赖的冷驯化过程。低温可稳定蓝光激活的磷酸化形式的 CRY2,使其与 E3 泛素连接酶 COP1 (constitutively photomorphogenic 1) 的相互作用增强,削弱 COP1 与转录因子 HY5 的结合,从而抑制了低温光下 COP1 对 HY5 蛋白的泛素化降解。稳定的 HY5 结合到低温正调控因子 *BBX7* 和 *BBX8* 启动子区并激活 *BBX7* 和 *BBX8* 表达,从而促进植物花青素的积累,提高植物的冷锻炼能力^[29]。然而,拟南芥蓝光受体 CRY 是否同地钱中的 Phot 蛋白一样感知低温有待进一步研究。

1.3 生物钟因子参与植物温度感知的分子机制

温度变化是植物生物钟感知的一部分。由 ELF3、ELF4 和 LUX 三个蛋白组成的拟南芥生物钟核心振荡器晚间复合物 (evening complex, EC) 不仅参与了生物钟的调控^[30],还参与了温度感知。研究结果表明,ELF3 的 PrD 结构域可以随着温度升高可逆地形成液滴,说明温度可以促进 ELF3 的相分离。ELF3 含有多聚谷氨酰胺的重复序列 (polyQ),是其高温下形成液相结构的关键^[31]。另有研究表明,低温促进 ELF4 从茎向根中移动,使得根呈现一种慢的节律;随着温度的升高,ELF4 从茎向根的运输被抑制,从而造成根呈现快的生物节律^[32]。除了 EC 里面的单个蛋白组分,研究表明 EC 是温度感受器。EC 在低温下表现强的 DNA 结合活性,而随着温度的升高,其 DNA 结合活性降低^[33]。

以上结果表明,光、生物钟和温度密不可分,

单一信号可能共同感知其他两种信号。因此,进一步阐明植物光、生物钟和温度的关系将有助于解析植物感知温度的机制。

2 植物应答早期低温信号的分子机制

2.1 植物感知和解码低温诱导的钙信号

低温迅速诱导细胞质钙离子浓度升高,形成低温特异的钙信号(Ca^{2+} signature),这对于冷应答基因的表达至关重要^[34]。植物感知并传递低温特异钙信号一直是低温领域重要的研究方向。在植物中,钙离子感受器或结合蛋白主要包括钙调素蛋白(CaM),钙调神经磷酸酶B样蛋白(CBL)和钙离子依赖型蛋白激酶(CDPK/CPK)^[35]。研究结果显示,CaM蛋白的活性对COR基因表达是必需的^[36]。CaM结合转录激活子CAMTA(calmodulin-binding transcription activator)家族成员调控CBF基因表达。CAMTA3通过结合到CBF2的启动子区调节CBF2的表达^[37]。进一步研究发现,CAMTA3的CaM结合域对下游COR基因表达起重要作用^[38],暗示CAMTA3可能作用于钙离子和CaM下游调控冷应答基因表达(图1)。另有研究表明,CAMTA3和CAMTA5激活温度快速降低过程中CBF基因表达,而它们对缓慢降温时CBF的表达不起作用^[39]。

除了CaM和CAMTA, Ca^{2+} /CaM调节的类受体激酶CRLK1/2(Ca^{2+} /CaM-Regulated Receptor-Like Kinase 1/2)可能感知并解码低温钙信号。研究表明,CRLK1/2激酶活性受钙离子和CaM调控^[40-41]。低温下CRLK1结合并且磷酸化MEKK1,可能通过MEKK1-MKK1/2-MPK4级联信号诱导COR基因表达,从而增强植物抗冻性^[40]。另外,CRLK1和CRLK2抑制低温负调控因子MPK3和MPK6的激酶活性,从而稳定ICE1蛋白,进而激活CBF基因表达和增强植物抗冻能力^[42](图1)。

虽然CaM、CAMTAs和CRLKs是植物应答低温重要组分,但是它们是否真正感知并解码低温钙信号并不清晰。近期,钙离子依赖型蛋白激酶CPK28被报道是植物感知和解码低温钙信号的重要组分^[43](图1)。CPK28基因受低温显著诱导表达。重要的是,CPK28的激酶活性能在低温处理10 s内被激活,并且其低温激活依赖钙离子。CPK28定位于细胞质膜

上,其可以与细胞质定位的转录因子NLP7(NIN-Like protein 7)互作并磷酸化NLP7。低温诱导NLP7磷酸化并促使NLP7从细胞质转运到细胞核中,调控COR基因表达,其中大约34%冷响应基因的表达依赖 Ca^{2+} ^[43]。这些结果表明,NLP7作用于CPK28下游解码低温特异钙信号并调控冷响应基因的表达。该研究不仅解析了植物感知和应答低温特异钙信号的分子机理,还阐释了低温信号直接、快速从细胞膜传递至细胞核的分子机制。CPK28介导的磷酸化调控网络可能是植物感知低温早期信号的重要方式。

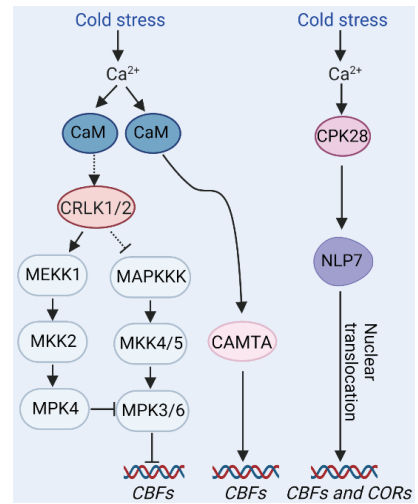


图1 拟南芥低温钙信号的感知与传递

Fig. 1 Decoding and transduction of cold-induced Ca^{2+} signal in *Arabidopsis*

2.2 氧化还原调控在低温早期信号传递中的作用

低温诱导植物产生活性氧(reactive oxygen species, ROS),从而引起细胞内氧化还原势的改变。ROS通过氧化修饰其底物蛋白而调控蛋白的功能^[44]。研究表明,植物通过氧化还原变化诱导CBF结构转换和功能激活,进而提高其耐冷能力^[45]。研究人员发现,低温处理后CBF蛋白迅速增加,且CBF蛋白由高分子量低聚体形式向中低分子量低聚体和单体形式转换。进一步研究发现,低温促使细胞膜定位的二硫化物还原酶Trx-h2在细胞核中积累,并与CBF蛋白发生相互作用而还原氧化形式的CBF,从而导致CBF的结构发生改变。还原后的CBFs单体蛋白诱导冷响应基因的表达,从而增强植

物耐冻能力。

2.3 蛋白翻译后修饰在植物早期信号应答中的作用

近年来,研究人员发现蛋白翻译后修饰调控在植物应答低温信号中起着重要作用。蛋白磷酸化是调控蛋白功能的一种重要蛋白翻译后修饰。蛋白激酶 OST1 (open stomatal 1) 是正调控植物耐冷性的核心调控蛋白。OST1 属于 SnRK 蛋白激酶家族,在植物应答 ABA 信号中起关键作用^[46]。研究表明,OST1 激酶活性受低温诱导增强,且不依赖植物激素 ABA^[47]。在正常温度条件下,PP2C 型 E 家族蛋白磷酸酶家族 EGR2 (clade-E growth-regulating 2) 和 G 家族蛋白磷酸酶 PP2CG1/2 (protein phosphatase G group 1/2) 抑制 OST1 激酶活性^[47-48]。当植物感知低温后,EGR2 与 OST1 及 PP2CG1/2 与 OST1 的互作减弱,解除它们对 OST1 的抑制作用,从而激活 OST1 (图 2-A)。激活的 OST1 通过磷酸化转录因子 ICE1 (inducer of *CBF* expression 1)^[49]、新生多肽链偶联蛋白复合体 β 亚基 BTF3s (basic transcription factor 3)^[50]、E3 泛素连接酶 PUB25 和 PUB26^[51] 及钙离子转运蛋白 AtANN1^[20],调节它们的活性,从而正调控植物低温应答 (图 2-A)。

有意思的是,EGR2 定位于细胞膜上,在常温下具有豆蔻酰化修饰。低温下 EGR2 的豆蔻酰修饰减少,而非豆蔻酰修饰的 EGR2 大量增加,导致其与 OST1 的互作减弱^[47]。这个结果表明,蛋白激酶和磷酸酶复合体在植物低温应答中起重要的作用。在枯草芽孢杆菌中,组氨酸蛋白激酶 DesK 行使蛋白激酶和磷酸酶双重功能。DesK 能感知低温造成的细胞膜的变化,使其从磷酸酶转换成蛋白激酶,磷酸化下游低温应答因子,从而感知并传递低温信号^[52-53]。然而,植物中目前还没有鉴定到同一个蛋白通过感知细胞膜的变化来感知温度。那么,细胞膜定位的 EGR2 是否能够感知温度变化导致的细胞膜变化而呈现激活或者抑制的磷酸酶活性,从而通过与 OST1 形成 EGR2-OST1 复合体调节 OST1 激酶活性,使得复合体在常温下和低温下表现出不同活性进而感知并传递低温信号呢?

类受体激酶 (receptor-like kinases, RLKs) 是植

物感知外界环境信号的重要组分,在植物免疫、发育及生殖等生理过程中起关键作用^[54]。在植物低温应答中,类受体胞质激酶 CRPK1 (cold-responsive protein kinase 1) 是低温信号从细胞膜传递到细胞核的重要组分。细胞膜定位的 CRPK1 是一个类受体胞质激酶,其激酶活性受低温诱导增强。当细胞膜感受低温后,CRPK1 磷酸化细胞质中 14-3-3 蛋白,促使 14-3-3 蛋白从细胞质中向细胞核迁移,进而与 CBF 蛋白相互作用,促使 CBF 蛋白通过 26S 蛋白酶体途径降解^[55]。到目前为止,关于类受体激酶调控低温应答还鲜有报道,值得进一步深入研究。

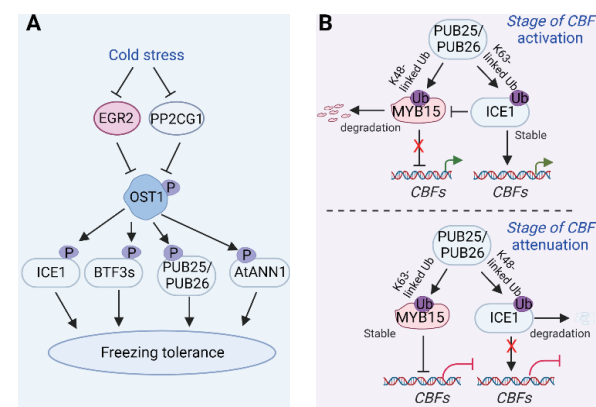
除了蛋白磷酸化,由 E3 泛素连接酶介导的蛋白泛素化同样是植物低温应答中蛋白功能调控的重要修饰。E3 泛素连接酶 HOS1 (high expression of osmotically responsive gene 1) 与 ICE1 互作并促使 ICE1 降解,从而负调控植物耐冻性^[56]。在低温信号早期,PUB25 和 PUB26 通过泛素化低温信号负调控因子 MYB15 来促进 26S 蛋白酶体途径介导的降解,从而激活 *CBF* 基因表达^[51] (图 2-B)。近期研究表明,在低温信号早期,PUB25 和 PUB26 主要通过 K63 连接的泛素化链修饰 ICE1,导致其在此阶段处于稳定状态,稳定的 ICE1 蛋白和 MYB15 互作而抑制 MYB15 的转录活性,从而激活 *CBF* 基因表达;在低温应答后期,PUB25 和 PUB26 主要通过 K48 连接的泛素化链修饰 ICE1,导致其蛋白降解,造成 *CBF* 基因表达下调^[57] (图 2-C)。在这个阶段,PUB25 和 PUB26 主要通过 K63 连接的泛素化链修饰 MYB15,使其蛋白含量逐渐恢复,从而抑制 *CBF* 基因表达,进而终止低温应答 (图 2-B)。该研究解析了蛋白泛素化修饰动态调控低温应答的分子机制。

3 总结与展望

本综述总结了植物感知和应答低温早期信号的分子机制。总体而言,低温信号转导得到了较为充分的研究,其复杂的调控网络逐渐被解析。这些研究拓展了低温信号网络的深入认识,同时也产生了新的科学问题。

3.1 植物感知低温信号的机制

虽然研究人员鉴定到低温潜在感受器,但是这些蛋白感知温度的具体机制仍不清晰。运用学科交



A: 蛋白激酶 OST1 介导的磷酸化修饰增强植物耐冻性；B: PUB25 和 PUB26 动态调控低温下 CBFs 基因表达
A: The phosphorylation modification mediated by the protein kinase OST1 enhances plant freezing tolerance. B: PUB25 and PUB26 dynamically regulate the expression of CBFs under cold stress

图 2 蛋白翻译后修饰介导的低温应答

Fig. 2 Protein post-translational modifications involved in plant cold stress responses

又可能是解决这一问题的有效手段。例如，通过结构生物学手段解析蛋白结构，从原子水平深入阐释低温感知机制。另外，低温是物理信号，通过物理学和计算科学模拟蛋白感知温度特征可能是另一种解析低温感知的有效方法。同时，如何有效的挖掘并鉴定潜在的低温感受器仍然是领域重要且艰巨的任务，而解决这个问题，我们需要建立有效的筛选体系。例如，为了排除植物体内复杂性，提高筛选效率和准确性，是否可通过动物细胞（温度不敏感细胞）快速筛选低温相关通道蛋白？

3.2 自然环境下植物感知和应答低温胁迫机制

随着全球人口数量的增加，粮食安全问题尤为凸显。然而，一些主要的粮食作物对低温极为敏感。目前关于低温信号的研究主要是在实验室环境下完成，构建的调控网络不一定匹配大田环境，这限制了培育在实际生产中抗低温作物的进度。因此，加强以作物自然环境为基础的低温信号研究至关重要。

参考文献

[1] Ding YL, Shi YT, Yang SH. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants [J] . New Phytol, 2019, 222 (4) : 1690-1704.
[2] Thomashow MF. PLANT COLD ACCLIMATION: freezing tolerance

genes and regulatory mechanisms [J] . Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 571-599.
[3] Ma Y, Dai XY, Xu YY, et al. COLD1 confers chilling tolerance in rice [J] . Cell, 2015, 160 (6) : 1209-1221.
[4] Ding YL, Shi YT, Yang SH. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures [J] . Mol Plant, 2020, 13 (4) : 544-564.
[5] Ding YL, Yang SH. Surviving and thriving: how plants perceive and respond to temperature stress [J] . Dev Cell, 2022, 57 (8) : 947-958.
[6] Xiao R, Shawn Xu XZ. Temperature sensation: from molecular thermosensors to neural circuits and coding principles [J] . Annu Rev Physiol, 2021, 83: 205-230.
[7] McKemy DD, Neuhausser WM, Julius D. Identification of a cold receptor reveals a general role for TRP channels in thermosensation [J] . Nature, 2002, 416 (6876) : 52-58.
[8] Peier AM, Moqrich A, Hergarden AC, et al. A TRP channel that senses cold stimuli and menthol [J] . Cell, 2002, 108 (5) : 705-715.
[9] Story GM, Peier AM, Reeve AJ, et al. ANKTM1, a TRP-like channel expressed in nociceptive neurons, is activated by cold temperatures [J] . Cell, 2003, 112 (6) : 819-829.
[10] Todesco M, Kim ST, Chae E, et al. Activation of the Arabidopsis thaliana immune system by combinations of common ACD6 alleles [J] . PLoS Genet, 2014, 10 (7) : e1004459.
[11] Zhu WS, Li L, Neuhäuser B, et al. Small peptides modulate the immune function of the ion channel-like protein ACD6 in Arabidopsis thaliana [J] . bioRxiv, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1101/2021.1101.1125.428077>.
[12] Sahoo DK, Hegde C, Bhattacharyya MK. Identification of multiple novel genetic mechanisms that regulate chilling tolerance in Arabidopsis [J] . Front Plant Sci, 2022, 13: 1094462.
[13] Gong JK, Liu JZ, Ronan EA, et al. A cold-sensing receptor encoded by a glutamate receptor gene [J] . Cell, 2019, 178 (6) : 1375-1386.e11.
[14] Grenzi M, Bonza MC, Costa A. Signaling by plant glutamate receptor-like channels: what else! [J] . Curr Opin Plant Biol, 2022, 68: 102253.
[15] Toyota M, Spencer D, Sawai-Toyota S, et al. Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling [J] .

- Science, 2018, 361 (6407) : 1112-1115.
- [16] Zheng Y, Luo LD, Wei JJ, et al. The glutamate receptors *AtGLR1.2* and *AtGLR1.3* increase cold tolerance by regulating jasmonate signaling in *Arabidopsis thaliana* [J] . Biochem Biophys Res Commun, 2018, 506 (4) : 895-900.
- [17] Mori K, Na RH, Naito M, et al. Ca^{2+} -permeable mechanosensitive channels MCA1 and MCA2 mediate cold-induced cytosolic Ca^{2+} increase and cold tolerance in *Arabidopsis* [J] . Sci Rep, 2018, 8 (1) : 550.
- [18] Wang JC, Ren YL, Liu X, et al. Transcriptional activation and phosphorylation of OsCNGC9 confer enhanced chilling tolerance in rice [J] . Mol Plant, 2021, 14 (2) : 315-329.
- [19] Cui YM, Lu S, Li Z, et al. CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED ION CHANNELS 14 and 16 promote tolerance to heat and chilling in rice [J] . Plant Physiol, 2020, 183 (4) : 1794-1808.
- [20] Liu QB, Ding YL, Shi YT, et al. The calcium transporter ANNEXIN1 mediates cold-induced calcium signaling and freezing tolerance in plants [J] . EMBO J, 2021, 40 (2) : e104559.
- [21] Zhang DJ, Guo XY, Xu YY, et al. OsCIPK7 point-mutation leads to conformation and kinase-activity change for sensing cold response [J] . J Integr Plant Biol, 2019, 61 (12) : 1194-1200.
- [22] Guo XY, Zhang DJ, Wang ZL, et al. Cold-induced calreticulin OsCRT3 conformational changes promote OsCIPK7 binding and temperature sensing in rice [J] . EMBO J, 2023, 42 (1) : e110518.
- [23] Jung JH, Domijan M, Klose C, et al. Phytochromes function as thermosensors in *Arabidopsis* [J] . Science, 2016, 354 (6314) : 886-889.
- [24] Legris M, Klose C, Burgie ES, et al. Phytochrome B integrates light and temperature signals in *Arabidopsis* [J] . Science, 2016, 354 (6314) : 897-900.
- [25] Chen D, Lyu MH, Kou XX, et al. Integration of light and temperature sensing by liquid-liquid phase separation of phytochrome B [J] . Mol Cell, 2022, 82 (16) : 3015-3029.e6.
- [26] Jiang BC, Shi YT, Peng Y, et al. Cold-induced CBF-PIF3 interaction enhances freezing tolerance by stabilizing the phyB thermosensor in *Arabidopsis* [J] . Mol Plant, 2020, 13 (6) : 894-906.
- [27] Zhao Y, Shi H, Pan Y, et al. Sensory circuitry controls cytosolic calcium-mediated phytochrome B phototransduction [J] . Cell, 2023, 186 (6) : 1230-1243.e14.
- [28] Fujii Y, Tanaka H, Konno N, et al. Phototropin perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state [J] . Proc Natl Acad Sci USA, 2017, 114 (34) : 9206-9211.
- [29] Li YP, Shi YT, Li MZ, et al. The CRY2-COP1-HY5-BBX7/8 module regulates blue light-dependent cold acclimation in *Arabidopsis* [J] . Plant Cell, 2021, 33 (11) : 3555-3573.
- [30] Ezer D, Jung JH, Lan H, et al. The evening complex coordinates environmental and endogenous signals in *Arabidopsis* [J] . Nat Plants, 2017, 3: 17087.
- [31] Jung JH, Barbosa AD, Hutin S, et al. A prion-like domain in ELF3 functions as a thermosensor in *Arabidopsis* [J] . Nature, 2020, 585 (7824) : 256-260.
- [32] Chen WW, Takahashi N, Hirata Y, et al. A mobile ELF4 delivers circadian temperature information from shoots to roots [J] . Nat Plants, 2020, 6 (4) : 416-426.
- [33] Silva CS, Nayak A, Lai XL, et al. Molecular mechanisms of evening complex activity in *Arabidopsis* [J] . Proc Natl Acad Sci U S A, 2020, 117 (12) : 6901-6909.
- [34] Knight H, Trewavas AJ, Knight MR. Cold calcium signaling in *Arabidopsis* involves two cellular pools and a change in calcium signature after acclimation [J] . Plant Cell, 1996, 8 (3) : 489-503.
- [35] Boudsocq M, Sheen J. CDPKs in immune and stress signaling [J] . Trends Plant Sci, 2013, 18 (1) : 30-40.
- [36] Polisensky DH, Braam J. Cold-shock regulation of the *Arabidopsis* TCH genes and the effects of modulating intracellular calcium levels [J] . Plant Physiol, 1996, 111 (4) : 1271-1279.
- [37] Doherty CJ, van Buskirk HA, Myers SJ, et al. Roles for *Arabidopsis* CAMTA transcription factors in cold-regulated gene expression and freezing tolerance [J] . Plant Cell, 2009, 21 (3) : 972-984.
- [38] Kim YS, An CF, Park S, et al. CAMTA-mediated regulation of salicylic acid immunity pathway genes in *Arabidopsis* exposed to low temperature and pathogen infection [J] . Plant Cell, 2017, 29 (10) : 2465-2477.
- [39] Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, et al. Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature [J] . Plant Cell, 2017, 29 (4) : 760-774.
- [40] Yang TB, Shad Ali G, Yang LH, et al. Calcium/calmodulin-regulated receptor-like kinase CRLK1 interacts with MEKK1 in

- plants [J]. *Plant Signal Behav*, 2010, 5 (8): 991-994.
- [41] Yang TB, Chaudhuri S, Yang LH, et al. A calcium/calmodulin-regulated member of the receptor-like kinase family confers cold tolerance in plants [J]. *J Biol Chem*, 2010, 285 (10): 7119-7126.
- [42] Zhao CZ, Wang PC, Si T, et al. MAP kinase cascades regulate the cold response by modulating ICE1 protein stability [J]. *Dev Cell*, 2017, 43 (5): 618-629.e5.
- [43] Ding YL, Yang H, Wu SF, et al. CPK28-NLP7 module integrates cold-induced Ca^{2+} signal and transcriptional reprogramming in *Arabidopsis* [J]. *Sci Adv*, 2022, 8 (26): eabn7901.
- [44] Qi JS, Song CP, Wang BS, et al. Reactive oxygen species signaling and stomatal movement in plant responses to drought stress and pathogen attack [J]. *J Integr Plant Biol*, 2018, 60 (9): 805-826.
- [45] Lee ES, Park JH, Wi SD, et al. Redox-dependent structural switch and CBF activation confer freezing tolerance in plants [J]. *Nat Plants*, 2021, 7 (7): 914-922.
- [46] Chen K, Li GJ, Bressan RA, et al. Abscisic acid dynamics, signaling, and functions in plants [J]. *J Integr Plant Biol*, 2020, 62 (1): 25-54.
- [47] Ding YL, Lv J, Shi YT, et al. EGR2 phosphatase regulates OST1 kinase activity and freezing tolerance in *Arabidopsis* [J]. *EMBO J*, 2019, 38 (1): e99819.
- [48] Lv J, Liu JY, Ming YH, et al. Reciprocal regulation between the negative regulator PP2CG1 phosphatase and the positive regulator OST1 kinase confers cold response in *Arabidopsis* [J]. *J Integr Plant Biol*, 2021, 63 (8): 1568-1587.
- [49] Ding YL, Li H, Zhang XY, et al. OST1 kinase modulates freezing tolerance by enhancing ICE1 stability in *Arabidopsis* [J]. *Dev Cell*, 2015, 32 (3): 278-289.
- [50] Ding YL, Jia YX, Shi YT, et al. OST1-mediated BTF3L phosphorylation positively regulates CBFs during plant cold responses [J]. *EMBO J*, 2018, 37 (8): e98228.
- [51] Wang X, Ding YL, Li ZY, et al. PUB25 and PUB26 promote plant freezing tolerance by degrading the cold signaling negative regulator MYB15 [J]. *Dev Cell*, 2019, 51 (2): 222-235.e5.
- [52] Albanesi D, Martín M, Trajtenberg F, et al. Structural plasticity and catalysis regulation of a thermosensor histidine kinase [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106 (38): 16185-16190.
- [53] Cybulski LE, Ballering J, Moussatova A, et al. Activation of the bacterial thermosensor DesK involves a serine zipper dimerization motif that is modulated by bilayer thickness [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112 (20): 6353-6358.
- [54] Liang XX, Zhou JM. Receptor-like cytoplasmic kinases: central players in plant receptor kinase-mediated signaling [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2018, 69: 267-299.
- [55] Liu ZY, Jia YX, Ding YL, et al. Plasma membrane CRPK1-mediated phosphorylation of 14-3-3 proteins induces their nuclear import to fine-tune CBF signaling during cold response [J]. *Mol Cell*, 2017, 66 (1): 117-128.e5.
- [56] Dong CH, Agarwal M, Zhang YY, et al. The negative regulator of plant cold responses, HOS1, is a RING E3 ligase that mediates the ubiquitination and degradation of ICE1 [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2006, 103 (21): 8281-8286.
- [57] Wang X, Zhang XY, Song CP, et al. PUB25 and PUB26 dynamically modulate ICE1 stability via differential ubiquitination during cold stress in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2023: koad159.

(责任编辑 张婷婷)