

Plant Photoreceptors in Photomorphogenesis and Thermomorphogenesis: Mechanistic Insights: A Literature Review

Fathrisa Amal Syifa, Fiona Zhafirah, Miftahatil Jannah, Rahima Taher, Putra Santoso
Muhammad Idris*

Departemen Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Andalas, Kampus
Universitas Andalas, Limau Manis, Padang, 25163, Sumatera Barat, Indonesia

Article History

Received :

Revised :

Accepted :

Published :

*Corresponding Author:

Muhammad Idris,

Departemen Biologi, Fakultas
Matematika dan Ilmu
Pengetahuan Alam, Universitas
Andalas, Kampus Universitas
Andalas, Limau Manis,
Padang, 25163, Sumatera
Barat, Indonesia;

Email: midris@sci.unand.ac.id

Abstract: Light and temperature are major environmental factors that shape plant growth and development through interconnected signaling networks. Photomorphogenesis is regulated by photoreceptors, whereas thermomorphogenesis represents developmental adjustment to elevated ambient temperature. This narrative literature review synthesized peer-reviewed studies published from 2002 to 2025 and retrieved from PubMed, ScienceDirect, SpringerLink, Wiley Online Library, Nature, MDPI, Frontiers, and Google Scholar based on their relevance to photoreceptor-mediated light and temperature signaling. The review compares the roles of *phytochrome*, *cryptochrome*, *phototropin*, and UVR8 in photomorphogenesis, thermomorphogenesis, and thermosensing. Available evidence identifies *phytochrome*, particularly PhyB, as the best-established direct thermosensor, whereas *cryptochrome* modulates temperature-responsive growth through PIF4. *Phototropin* conveys temperature information through the lifetime of its photoactivated LOV state in specific physiological responses, while UVR8 acts predominantly as a negative regulator of thermomorphogenesis. Crosstalk among these photoreceptors converges on PIFs, COP1/SPA, HY5, ELF3, and auxin-related pathways. This integrated signaling framework coordinates developmental plasticity, stress acclimation, and vegetative and reproductive performance under fluctuating environments.

Keywords: *cryptochrome*, photomorphogenesis, *phototropin*, *phytochrome*, thermomorphogenesis, UVR8.

Pendahuluan

Tumbuhan sebagai organisme sesil sangat bergantung pada sinyal lingkungan dalam mengatur pertumbuhan dan perkembangannya. Di antara berbagai faktor eksternal, cahaya dan suhu merupakan dua faktor utama yang mengontrol respons morfologis dan fisiologis tanaman. Cahaya tidak hanya berperan sebagai sumber energi bagi fotosintesis, tetapi juga sebagai sinyal yang mengatur fotomorfogenesis melalui aktivasi berbagai fotoreseptor. Sementara itu, suhu lingkungan memicu termomorfogenesis, yaitu perubahan bentuk tanaman sebagai bentuk adaptasi terhadap perubahan temperatur, seperti pemanjangan hipokotil dan perubahan sudut daun. Kedua faktor ini tidak bekerja secara terpisah,

melainkan saling berinteraksi dalam jaringan regulasi yang kompleks sehingga tumbuhan mampu menyesuaikan pertumbuhannya terhadap kondisi lingkungan yang dinamis (Paik & Huq, 2019; Casal & Balasubramanian, 2019).

Interaksi antara cahaya dan suhu berlangsung melalui mekanisme molekuler yang melibatkan berbagai komponen regulator, terutama *Phytochrome Interacting Factors* (PIFs), yang berperan sebagai titik temu dalam merespons kedua sinyal tersebut. Pada tingkat persepsi sinyal, cahaya diterjemahkan oleh empat kelompok fotoreseptor utama, yaitu *phytochrome* (PHY), *cryptochrome* (CRY), *phototropin* (PHOT), dan *UV Resistance Locus 8* (UVR8), yang masing-masing memiliki spesifikasi spektral berbeda dan menghasilkan respons perkembangan serta fisiologi yang

berbeda pula. Selama ini, kajian tentang fotoreseptor tumbuhan banyak berkembang dalam hal fotomorfogenesis. Namun, penelitian dalam satu dekade terakhir menunjukkan bahwa beberapa fotoreseptor juga berkaitan dengan respons tumbuhan terhadap perubahan suhu. Di antara keempat fotoreseptor tersebut, *phytochrome*, khususnya PhyB, memiliki bukti paling kuat sebagai thermosensor melalui mekanisme thermal reversion yang bergantung pada suhu, sedangkan *cryptochrome*, *phototropin*, dan UVR8 menunjukkan keterlibatan yang berbeda-beda dalam regulasi termomorfogenesis (Jung *et al.*, 2016; Legris *et al.*, 2016; Hayes *et al.*, 2017).

Meskipun keterlibatan fotoreseptor dalam pensinyalan cahaya dan suhu semakin banyak terungkap, bukti ilmiah untuk masing-masing fotoreseptor masih belum setara. *Phytochrome* lebih kuat dipahami sebagai thermosensor, *cryptochrome* lebih banyak berperan sebagai mediator respons suhu melalui interaksi dengan *Phytochrome Interacting Factor 4* (PIF4) pada kondisi cahaya biru, *phototropin* menunjukkan kapasitas *thermosensory* terutama pada respons fisiologis yang spesifik, sedangkan UVR8 bertindak sebagai regulator negatif termomorfogenesis melalui pensinyalan UV-B. Perbedaan tingkat pemahaman ini menyebabkan pembahasan mengenai keempat fotoreseptor masih sering tersebar dalam konteks yang terpisah (Paik & Huq, 2019; Casal & Balasubramanian, 2019).

Oleh karena itu, tinjauan pustaka ini bertujuan membahas peran *phytochrome*, *cryptochrome*, *phototropin*, dan UVR8 dalam fotomorfogenesis dan termomorfogenesis, dengan menyoroti mekanisme kerja masing-masing, keterkaitannya dengan thermosensing. Kebaruan tinjauan ini terletak pada perbandingan terintegrasi empat kelompok fotoreseptor dalam fotomorfogenesis dan termomorfogenesis, dengan membedakan perannya sebagai sensor suhu langsung, modulator respons suhu, atau regulator negatif termomorfogenesis serta mengevaluasi tingkat bukti yang mendukung masing-masing mekanisme.

Bahan dan Metode

Artikel ini disusun sebagai narrative literature review. Penelusuran pustaka dilakukan

melalui PubMed, ScienceDirect, SpringerLink, Wiley Online Library, Nature, MDPI, Frontiers, dan Google Scholar untuk mengidentifikasi artikel yang diterbitkan pada tahun 2002–2025. Rentang tersebut dipilih untuk mencakup perkembangan awal pemahaman molekuler fotoreseptor tumbuhan hingga temuan terbaru mengenai integrasi pensinyalan cahaya dan suhu. Kata kunci yang digunakan meliputi kombinasi “*phytochrome*”, “*cryptochrome*”, “*phototropin*”, “UVR8”, “*photomorphogenesis*”, “*thermomorphogenesis*”, “*thermosensing*”, “PIF4”, dan “*light-temperature signaling*”.

Artikel diseleksi secara bertahap melalui pemeriksaan judul dan abstrak, dilanjutkan dengan evaluasi teks lengkap. Kriteria inklusi mencakup artikel penelitian primer dan artikel review peer-reviewed berbahasa Inggris yang membahas sekurang-kurangnya satu dari empat fotoreseptor utama tumbuhan serta keterkaitannya dengan fotomorfogenesis, termomorfogenesis, thermosensing, atau crosstalk pensinyalan cahaya dan suhu. Artikel duplikat, sumber non-peer-reviewed, artikel yang tidak membahas tumbuhan, artikel yang hanya membahas fotosintesis tanpa mekanisme fotoreseptor, serta artikel yang tidak relevan setelah evaluasi teks lengkap dikeluarkan. Penelusuran dan penyaringan menghasilkan 38 artikel yang memenuhi kriteria inklusi, dan seluruh artikel tersebut dianalisis dalam sintesis akhir. Informasi dikelompokkan berdasarkan jenis fotoreseptor, spektrum cahaya, kromofor, mekanisme molekuler, keterlibatan dalam respons suhu, pendekatan eksperimental, dan tingkat bukti ilmiah.

Hasil dan Pembahasan

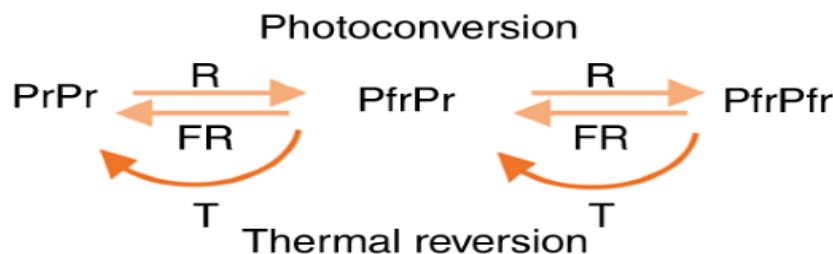
Pembahasan berikut tidak hanya menguraikan fungsi masing-masing fotoreseptor, tetapi juga membandingkan mekanisme, posisi dalam integrasi sinyal cahaya–suhu, dan tingkat bukti yang mendukung keterlibatannya dalam termomorfogenesis. Berdasarkan bukti yang tersedia, PhyB berperan sebagai sensor suhu langsung, *cryptochrome* sebagai modulator respons suhu, *phototropin* sebagai sensor suhu pada respons fisiologis spesifik, dan UVR8 sebagai regulator negatif termomorfogenesis.

Phytochrome (PHY)

Phytochrome merupakan fotoreseptor utama pada tanaman yang mengenali cahaya merah (*red*) dan merah jauh (*far red*), dengan panjang gelombang masing-masing sekitar 660 nm dan 730 nm. Fotoreseptor ini tersusun atas apoprotein yang berikatan dengan kromofor bilin, yaitu *Phytochromobilin*, sehingga memungkinkan terjadinya perubahan konformasi reversibel antara bentuk tidak aktif (Pr) dan bentuk aktif (Pfr). Dalam kondisi cahaya merah, Pr dikonversi menjadi Pfr yang aktif secara biologis, sedangkan cahaya merah jauh menginduksi konversi sebaliknya (Gambar 1). Perubahan antara kedua bentuk ini memungkinkan tanaman mendeteksi kualitas cahaya di lingkungannya. *Phytochrome* berperan dalam mengatur fotomorfogenesis, termasuk proses perkecambahan, pemanjangan batang, pembungaan, serta respons *shade avoidance*, yang berperan penting dalam adaptasi tanaman terhadap lingkungan cahaya (Legris *et al.*, 2019; Pham *et al.*, 2018).

Selain berperan sebagai reseptor cahaya,

phytochrome, khususnya *phytochrome B* (PhyB), juga berfungsi sebagai sensor suhu yang memungkinkan tanaman merespons perubahan temperatur lingkungan. Sebagai fotoreseptor, PhyB merespons penyerapan foton merah dan merah jauh, sedangkan sebagai thermosensor, PhyB merespons perubahan suhu melalui perubahan laju *thermal reversion* tanpa memerlukan penyerapan foton baru. Mekanisme ini terjadi melalui proses *thermal reversion*, yaitu perubahan bentuk aktif Pfr menjadi bentuk tidak aktif Pr yang lajunya meningkat pada suhu tinggi. Percepatan konversi ini menyebabkan penurunan PhyB aktif di dalam sel, sehingga mengurangi sinyal penghambatan pertumbuhan. Dengan demikian, *thermal reversion* tidak hanya merupakan perubahan konformasi biasa, tetapi merupakan mekanisme yang mendasari kemampuan PhyB dalam bertindak sebagai thermosensor. Temuan ini telah dibuktikan secara eksperimental, yang menunjukkan bahwa PhyB mampu mengenali sinyal cahaya dan suhu dalam satu sistem regulasi (Jung *et al.*, 2016; Legris *et al.*, 2016).



Gambar 1. Pengaturan aktivitas *phytochrome* oleh cahaya dan suhu. *Phytochrome* berada dalam dua bentuk utama, yaitu Pr sebagai bentuk tidak aktif dan Pfr sebagai bentuk aktif biologis. Cahaya merah mengonversi Pr menjadi Pfr, sedangkan cahaya merah jauh dan thermal reversion yang dipengaruhi suhu menurunkan kembali fraksi Pfr. Diadaptasi dari Legris *et al.* (2019).

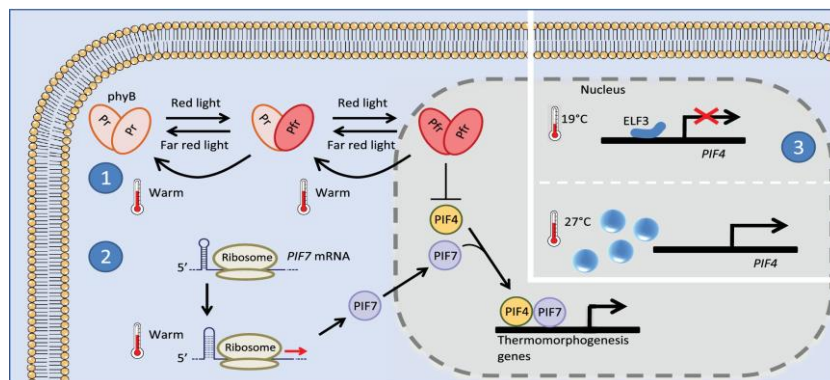
Penurunan aktivitas PhyB pada suhu tinggi berdampak langsung terhadap regulasi faktor transkripsi, terutama PIF (PIF4), yang merupakan regulator utama dalam respons pertumbuhan tanaman. Dalam kondisi normal, PhyB aktif dapat menghambat aktivitas PIF melalui interaksi langsung yang mengontrol stabilitas protein tersebut. Namun, ketika suhu meningkat dan PhyB menjadi kurang aktif, PIF4 menjadi lebih stabil dan aktif dalam mengatur ekspresi gen. Aktivasi PIF4 ini kemudian mendorong peningkatan biosintesis hormon, terutama auksin, yang berperan dalam pemanjangan sel dan elongasi batang sebagai ciri

termomorfogenesis. Di sisi lain, faktor transkripsi *Hypocotyl Elongated 5* (HY5) berperan sebagai regulator antagonistik terhadap PIF4, sehingga keseimbangan antara aktivitas PIF4 dan HY5 menjadi penentu utama arah respons pertumbuhan tanaman terhadap kombinasi sinyal cahaya dan suhu. Interaksi ini menunjukkan bahwa regulasi termomorfogenesis merupakan hasil pensinyalan kompleks antara sinyal lingkungan dan jaringan regulasi molekuler (Gambar 2) (Pham *et al.*, 2018; Legris *et al.*, 2016).

Selain PhyB, isoform *phytochrome* lain seperti PhyA juga memiliki peran dalam kondisi

tertentu, terutama pada lingkungan dengan dominasi cahaya merah jauh, sehingga menunjukkan adanya interaksi antara sinyal cahaya dan suhu dalam mengatur pertumbuhan tanaman. Dalam kondisi tersebut, PhyA dapat memodulasi respons perkembangan dengan cara yang berbeda dibandingkan PhyB, terutama dalam adaptasi terhadap kombinasi intensitas cahaya rendah dan perubahan suhu. Hal ini menegaskan bahwa termomorfogenesis tidak dikendalikan oleh satu komponen saja, melainkan oleh jaringan fotoreseptor yang saling berinteraksi. Pemahaman mengenai mekanisme

ini diperoleh melalui berbagai pendekatan penelitian, seperti penggunaan mutan *phyB* untuk mengamati perubahan fenotipe, analisis elongasi hipokotil pada berbagai kondisi suhu sebagai indikator respons pertumbuhan, serta pengukuran kinetika *thermal reversion* untuk mengevaluasi sensitivitas *phytochrome* terhadap suhu. Pendekatan eksperimental ini memberikan bukti kuat bahwa *phytochrome*, khususnya PhyB, berperan sebagai pusat regulasi antara sinyal cahaya dan suhu dalam mengatur pertumbuhan tanaman (Jung *et al.*, 2016; Legris *et al.*, 2016).



Gambar 2. Mekanisme pensinyalan cahaya dan suhu oleh *phytochrome* dalam termomorfogenesis. Suhu hangat mempercepat *thermal reversion phyB* dari bentuk aktif Pfr ke bentuk inaktif Pr, yang selanjutnya meningkatkan aktivitas PIF dan mendorong respons termomorfogenesis yang juga berhubungan dengan ELF3 dan translasi PIF7. Diadaptasi dari Hayes *et al.* (2021).

Cryptochrome (CRY)

Cryptochrome merupakan fotoreseptor cahaya biru/UV-A yang termasuk dalam keluarga protein mirip fotoliasa (*photolyase-like proteins*) dan menggunakan *Flavin Adenine Dinucleotide* (FAD) sebagai kromofor dalam proses penyerapan cahaya. Protein ini pertama kali diidentifikasi pada *Arabidopsis thaliana* dan diketahui memiliki peran penting dalam persepsi cahaya biru melalui perubahan konformasi setelah absorpsi cahaya, yang memungkinkan aktivasi jalur transduksi sinyal hilir (Lin, 2002; Sancar, 2003).

Cryptochrome berperan dalam mengatur fotomorfogenesis, khususnya melalui penghambatan elongasi hipokotil dan pengaturan ekspresi gen terkait respons terhadap cahaya. Pada *Arabidopsis*, CRY1 dan CRY2 diketahui memulai respons terhadap cahaya biru dengan menekan pertumbuhan memanjang pada fase awal perkembangan serta mengatur berbagai proses perkembangan melalui interaksi dengan

komponen jalur sinyal seperti *Constitutively Photomorphogenic 1* (COP1) dan faktor transkripsi terkait (Liu *et al.*, 2008). Selain itu, jalur CRY juga terlibat dalam regulasi stabilitas protein melalui interaksi dengan kompleks COP1 dan Suppressor of PhyA-105 (SPA), yang berperan dalam mengontrol degradasi faktor transkripsi penting selama transisi dari kondisi gelap ke terang (Liu *et al.*, 2011).

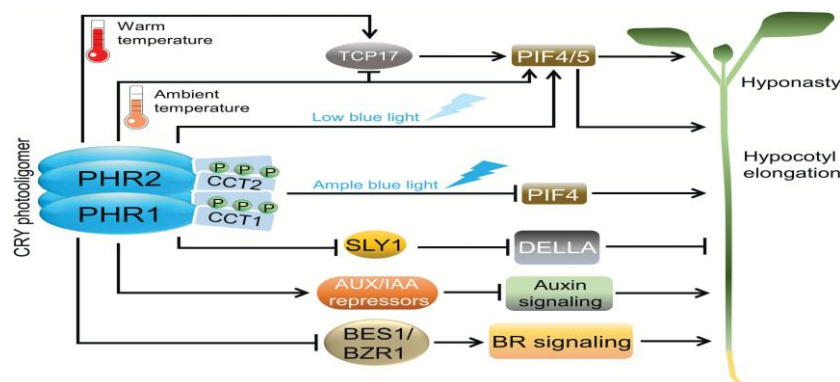
Selain itu CRY1 juga berperan dalam pensinyalan cahaya dan suhu dalam mengatur pertumbuhan tanaman. Respons terhadap suhu tinggi pada tanaman sebagian besar dimediasi oleh faktor transkripsi PIF4, yang menginduksi ekspresi gen terkait biosintesis auksin sehingga memicu pemanjangan hipokotil (Koini *et al.*, 2009; Franklin *et al.*, 2011; Sun *et al.*, 2012). Selain itu, mekanisme pengenalan suhu juga melibatkan perubahan struktur kromatin, termasuk peran histon sebagai regulator suhu pada tingkat transkripsi (Kumar & Wigge, 2010).

CRY1 berfungsi sebagai regulator negatif

terhadap respons termomorfogenesis. Pada suhu tinggi, elongasi hipokotil meningkat secara signifikan, namun respons ini menjadi lebih kuat pada mutan *cry1* dan sebaliknya ditekan pada tanaman dengan overekspresi CRY1. Hal ini menunjukkan bahwa CRY1 memiliki peran penting dalam membatasi pertumbuhan yang diinduksi oleh suhu tinggi melalui jalur yang melibatkan PIF4 (Ma *et al.*, 2016).

Secara molekuler, mekanisme tersebut dimulai melalui interaksi langsung antara CRY1 dan PIF4 yang bersifat bergantung pada cahaya biru. Interaksi ini terjadi di dalam nukleus dan

meningkat setelah paparan cahaya biru, sebagaimana dibuktikan melalui berbagai pendekatan seperti *co-immunoprecipitation* (co-IP), *bimolecular fluorescence complementation* (BiFC), dan *in vitro pull-down assay*. CRY1 tidak menginduksi degradasi PIF4, tetapi menekan aktivitas transkripsinya dengan menghambat kemampuan PIF4 dalam mengaktifkan gen targetnya. Selain itu, CRY1 dan PIF4 dapat berasosiasi pada promotor gen yang sama, sehingga CRY1 berperan dalam menekan ekspresi gen yang diinduksi oleh PIF4 (Gambar 3) (Ma *et al.*, 2016).



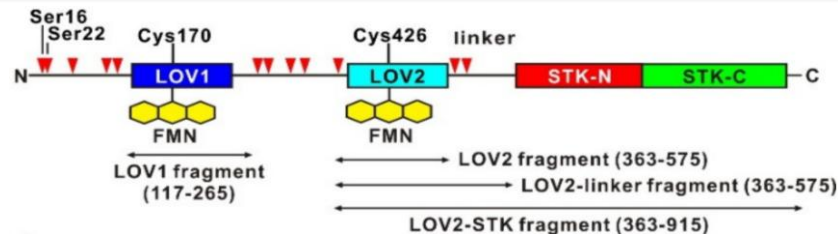
Gambar 3. Pensinyalan cahaya biru, suhu, dan sinyal hormon oleh *cryptochrome*. CRY1/CRY2 mempengaruhi aktivitas PIF4/PIF5 dan berhubungan dengan jalur auksin serta brassinosteroid, sehingga memengaruhi elongasi hipokotil dan hyponasty pada kondisi suhu hangat. Diadaptasi dari Ponnu & Hoecker (2022).

Ketergantungan interaksi ini terhadap cahaya biru menunjukkan bahwa CRY1 berfungsi dalam menghubungkan sinyal cahaya dengan respons suhu. Dalam kondisi cahaya biru, CRY1 aktif dan mampu menekan aktivitas PIF4, sedangkan pada kondisi tanpa cahaya biru efek ini tidak signifikan. Dengan demikian, CRY1 berperan sebagai sinyal lingkungan yang memungkinkan tanaman menyesuaikan pertumbuhan secara optimal terhadap kombinasi cahaya dan suhu (Ma *et al.*, 2016).

Meskipun demikian, CRY1 tidak berperan sebagai sensor suhu utama. PIF4 tetap menjadi regulator sentral dalam respons terhadap suhu tinggi, sedangkan CRY1 bertindak sebagai modulator yang menghubungkan sinyal cahaya biru ke dalam jalur regulasi tersebut. Hal ini juga didukung oleh peran faktor PIF lainnya sebagai titik temu berbagai sinyal lingkungan dalam mengatur pertumbuhan tanaman (Castillon *et al.*, 2007; Leivar & Quail, 2011).

Phototropin (PHOT)

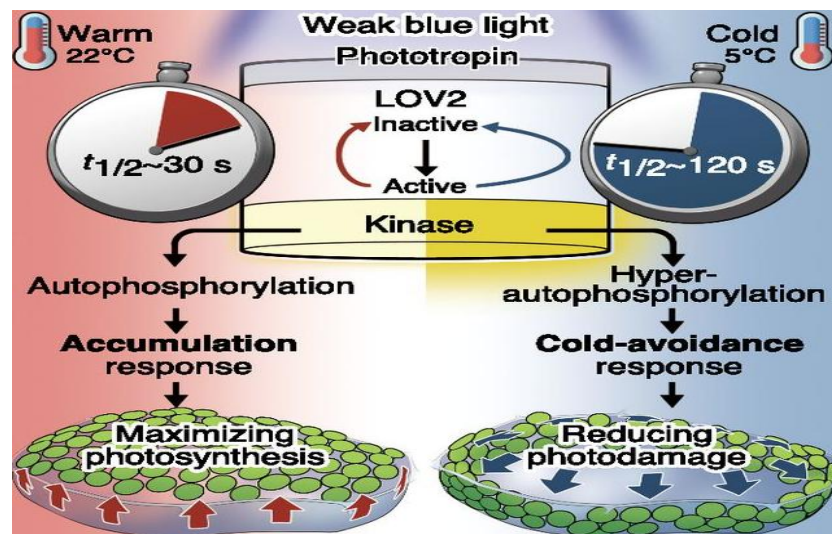
Phototropin merupakan fotoreseptor cahaya biru spesifik tumbuhan yang berperan penting dalam mengatur berbagai respons perkembangan dan fisiologi yang terkait dengan fotomorfogenesis. *Phototropin* tersusun atas dua domain *light, oxygen, or voltage* (LOV1 dan LOV2) pada bagian N-terminal dan domain serine/threonine kinase pada bagian C-terminal (Gambar 4). Kedua domain LOV tersebut mengikat *Flavin Mononucleotide* (FMN) sebagai kromofor, sehingga memungkinkan *phototropin* menangkap cahaya biru dan mengubahnya menjadi sinyal biokimia. Aktivasi oleh cahaya biru memicu perubahan fotokimia pada domain LOV, diikuti oleh autofosforilasi dan aktivasi sinyal hilir. *Phototropin* diketahui mengatur fototropisme, pembukaan stomata, dan pergeseran kloroplas, sehingga berkontribusi pada optimasi penangkapan cahaya dan efisiensi fotosintesis tumbuhan (Christie, 2007; Hart & Gardner, 2021; Nakasako *et al.*, 2020).



Gambar 4. Domain pada fotoreseptor *phototropin*. Bagian N-terminal mengandung domain LOV1 dan LOV2 yang masing-masing berikatan dengan flavin mononukleotida (FMN), sedangkan bagian C-terminal mengandung domain serin/treonin kinase yang meneruskan sinyal setelah aktivasi cahaya biru. Diadaptasi dari Nakasako *et al.* (2020).

Phototropin menunjukkan bahwa pengenalan cahaya biru dapat beririsan langsung dengan sensitivitas terhadap temperatur. Mekanisme ini terutama berkaitan dengan *photocycle* domain LOV, khususnya proses *thermal reversion* dari state aktif menuju state inaktif. Setelah penyinaran cahaya biru, domain LOV membentuk aduk kovalen dengan FMN yang merepresentasikan bentuk aktif, kemudian kembali ke bentuk dasar melalui *thermal reversion*. Laju proses ini dipengaruhi oleh suhu, sehingga pada suhu yang lebih rendah state aktif

phototropin, terutama pada LOV2, bertahan lebih lama. Dengan demikian, *phototropin* tidak hanya berfungsi sebagai reseptor cahaya biru, tetapi juga memiliki kapasitas untuk meneruskan informasi suhu melalui perubahan state aktifnya. Meskipun demikian, mekanisme ini tidak menempatkan *phototropin* sebagai pengendali utama termomorfogenesis, melainkan sebagai fotoreseptor dengan kapasitas sensor suhu yang bekerja pada respons tertentu (Gambar 5) (Christie, 2007; Freddolino *et al.*, 2013; Hart & Gardner, 2021; Noguchi *et al.*, 2025).



Gambar 5. Pensinyalan cahaya dan suhu oleh *phototropin*. *Phototropin* mendeteksi suhu melalui perubahan keadaan teraktivasi pada domain LOV, sehingga cahaya biru dapat menghasilkan respons akumulasi kloroplas pada suhu moderat atau respons *cold avoidance* pada suhu rendah. Diadaptasi dari Fujii *et al.* (2017).

Bukti biologis yang paling kuat mengenai pensinyalan cahaya dan suhu oleh *phototropin* terdapat pada pergeseran kloroplas. Pada cahaya biru berintensitas rendah, PHOT1 dan PHOT2 menginduksi akumulasi kloroplas ke posisi yang lebih menguntungkan untuk penyerapan cahaya. Sebaliknya, pada intensitas cahaya yang lebih tinggi, PHOT2 berperan dominan dalam

avoidance response, yaitu perpindahan kloroplas menjauhi area penyinaran untuk mengurangi risiko *photodamage*. Dalam hal ini, suhu memengaruhi respons karena perubahan temperatur akan mengubah kestabilan state aktif *phototropin* dan pada akhirnya meneruskan sinyal yang mengarahkan posisi kloroplas. Oleh karena itu, *phototropin* dapat dipahami sebagai

fotoreseptor sinyal cahaya biru dan suhu pada respons fisiologis yang sangat spesifik, terutama yang berhubungan dengan optimasi fotosintesis, bukan sebagai pusat utama jaringan termomorfogenesis umum seperti pemanjangan hipokotil melalui PIF4 (Christie, 2007; Nakasako *et al.*, 2020; Noguchi *et al.*, 2025).

Temuan yang lebih baru pada *A. thaliana* memperluas peran tersebut ke respons lain yang masih berkaitan erat dengan cahaya biru. Noguchi *et al.* (2025) menunjukkan bahwa PHOT2 memicu *daily cold priming* yang meningkatkan pembukaan stomata dan fototropisme pada kondisi menyerupai fajar. Hasil ini menunjukkan bahwa *phototropin* dapat menggunakan informasi suhu rendah sebelum fajar untuk memodulasi respons cahaya biru berikutnya. Dengan demikian, *phototropin* memang berperan dalam pensinyalan cahaya dan suhu, tetapi perannya lebih tepat dipahami sebagai pengatur respons spesifik yang mendukung adaptasi fisiologis tumbuhan, bukan sebagai regulator utama termomorfogenesis secara luas (Noguchi *et al.*, 2025).

Pendekatan penelitian terhadap *phototropin* juga mencerminkan karakter tersebut. Peran *phototropin* umumnya dianalisis melalui uji pergerakan kloroplas, pengamatan pembukaan stomata, dan uji fototropisme pada berbagai kondisi cahaya dan suhu. Pensinyalan cahaya dan suhu dipelajari melalui pengukuran absorbansi atau fluoresensi untuk memantau *photocycle* domain LOV dan laju *thermal reversion* state aktif. Sementara itu, digunakan pendekatan seperti *small angle X-ray scattering* (SAXS), analisis biokimia, dan imaging untuk menilai perubahan konformasi serta dinamika domain setelah penyinaran cahaya biru. Pendekatan-pendekatan ini menunjukkan bahwa pemahaman mengenai *phototropin* sebagai pensinyalan cahaya dan suhu dibangun dari kombinasi antara struktur protein, fotokimia kromofor, dan respons fisiologis spesifik yang dihasilkan (Christie, 2007; Nakasako *et al.*, 2020; Noguchi *et al.*, 2025).

Secara keseluruhan, *phototropin* merupakan fotoreseptor cahaya biru yang tidak hanya mengatur respons fotomorfogenesis tertentu, tetapi juga berperan pada pensinyalan cahaya dan suhu melalui sifat *temperature dependent* dari *photocycle* domain LOV-nya. Peran ini paling jelas terlihat pada pergerakan

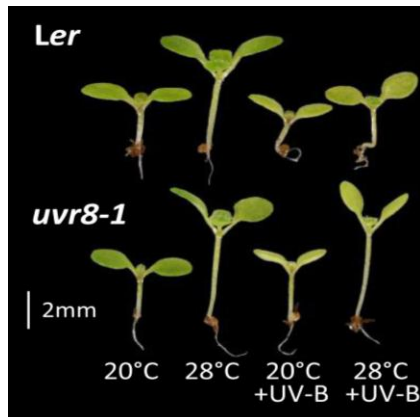
kloroplas, dan pada penelitian terbaru juga meluas ke pembukaan stomata serta fototropisme melalui mekanisme *cold priming*.

UV Resistance Locus 8 (UVR8)

Fotoreseptor spesifik UV-B pada tumbuhan yang memiliki karakteristik unik dibandingkan fotoreseptor lain karena tidak menggunakan kromofor eksternal seperti bilin atau flavin adalah *UV Resistance Locus 8* (UVR8). Sebaliknya, UVR8 memanfaatkan residu triptofan intrinsik, terutama Trp233 dan Trp285, sebagai pusat pengenalan UV-B. Dalam keadaan tidak teraktivasi, UVR8 berada dalam bentuk homodimer, sedangkan paparan UV-B memicu perubahan menjadi monomer aktif yang kemudian memulai pensinyalan hilir. Aktivasi UVR8 diikuti oleh interaksi dengan COP1 yang selanjutnya mendorong perubahan transkripsi gen-gen respons UV-B, termasuk peningkatan akumulasi regulator seperti HY5. Dengan demikian, UVR8 berperan penting dalam fotomorfogenesis, aklimasi terhadap UV-B, serta perlindungan tumbuhan terhadap cekaman radiasi ultraviolet (Rizzini *et al.*, 2011; Christie *et al.*, 2012; Liang *et al.*, 2019; Chen *et al.*, 2022).

Dalam termomorfogenesis, UVR8 justru berperan sebagai regulator negatif. Hayes *et al.* (2017) menunjukkan bahwa UV-B yang dikenali oleh UVR8 secara kuat menghambat termomorfogenesis pada *Arabidopsis*, termasuk pemanjangan hipokotil, pemanjangan petiol, dan perubahan bentuk tajuk yang biasanya muncul pada suhu hangat (Gambar 6). Mekanisme penghambatan ini berlangsung melalui beberapa jalur sekaligus. Pertama, sinyal UV-B melalui UVR8 dan COP1 menekan akumulasi transkrip PIF4, sehingga menurunkan kelimpahan regulator utama termomorfogenesis tersebut. Kedua, UV-B menstabilkan *Long Hypocotyl in Far-red 1* (HFR1), suatu protein *Basic Helix Loop Helix* (bHLH) yang mampu berikatan dengan PIF4 dan menghambat aktivitas transkripsionalnya. Karena PIF4 merupakan penggerak utama ekspresi gen-gen pertumbuhan dan biosintesis auksin pada suhu tinggi, penghambatan terhadap PIF4 membuat respons elongasi akibat suhu hangat menjadi tertekan. Temuan ini menegaskan bahwa UVR8 bukan sensor suhu hangat langsung, tetapi merupakan fotoreseptor yang membawa informasi UV-B untuk menekan jalur termomorfogenesis

(Gambar 7) (Hayes *et al.*, 2017).

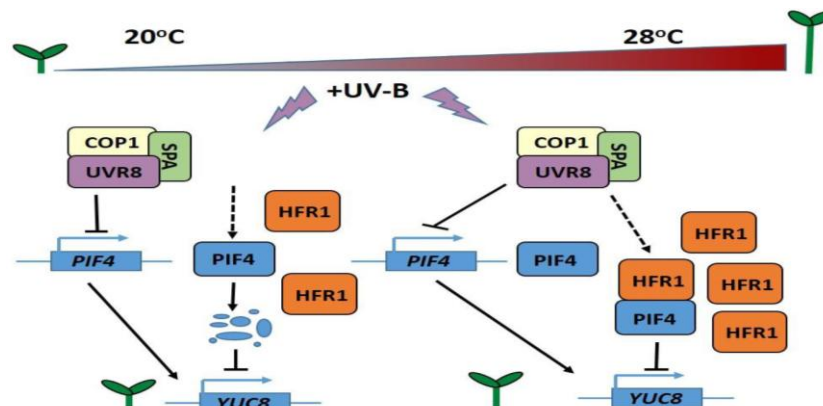


Gambar 6. UV-B yang dikenali oleh UVR8 menghambat termomorfogenesis pada kondisi suhu hangat, yang ditunjukkan oleh penekanan pemanjangan hipokotil. Diadaptasi dari Hayes *et al.* (2017).

Peran UVR8 sebagai penekan pertumbuhan elongatif juga diperkuat oleh penelitian tentang *shade avoidance*. Hayes *et al.* (2014) menunjukkan bahwa UV-B yang dikenali UVR8 mengantagonis respons *shade avoidance* dengan menekan jalur auksin dan giberelin serta memicu degradasi PIF4 dan PIF5. Temuan ini kemudian diperdalam oleh Sharma *et al.* (2019),

yang menunjukkan bahwa UVR8 dapat mengganggu stabilisasi PIF5 oleh COP1 sehingga menurunkan kelimpahan PIF5 dan menekan pemanjangan batang di bawah cahaya matahari. Selain itu, Tavridou *et al.* (2020) menunjukkan bahwa UVR8 juga menekan *shade avoidance* melalui stabilisasi HFR1, yang bertindak sebagai antagonis PIF4/PIF5. Kumpulan temuan ini memperlihatkan bahwa UVR8 secara konsisten bekerja sebagai penyeimbang pertumbuhan memanjang, baik pada *shade avoidance* maupun termomorfogenesis, melalui penekanan PIF yang mendorong elongasi (Hayes *et al.*, 2014; Sharma *et al.*, 2019; Tavridou *et al.*, 2020).

Dengan demikian, peran UVR8 dalam pensinyalan cahaya dan suhu berbeda dari PhyB yang bertindak sebagai sensor suhu hangat. UVR8 lebih tepat dipahami sebagai regulator negatif termomorfogenesis yang menerjemahkan sinyal UV-B menjadi penekanan terhadap jalur pertumbuhan suhu tinggi. Fungsi ini relevan karena suhu hangat di lingkungan alami sering terjadi bersamaan dengan paparan UV-B, sehingga UVR8 membantu menyeimbangkan dorongan elongasi akibat suhu dengan informasi mengenai kondisi radiasi matahari penuh (Hayes *et al.*, 2017; Liang *et al.*, 2019).



Gambar 7. UV-B yang dipersepsi UVR8 menekan termomorfogenesis pada suhu hangat melalui penekanan akumulasi dan aktivitas PIF4 serta stabilisasi HFR1, yang selanjutnya menghambat ekspresi gen pertumbuhan seperti YUC8. Diadaptasi dari Hayes *et al.* (2017).

Pendekatan penelitian yang digunakan untuk mengungkap peran UVR8 dalam termomorfogenesis umumnya mengombinasikan analisis genetik, fisiologis, dan molekuler. Mutan *uvr8* digunakan untuk membandingkan respons terhadap kombinasi suhu normal dan suhu tinggi dengan atau tanpa UV-B. Parameter yang

diamati meliputi panjang hipokotil, panjang petiol, sudut daun, dan perubahan bentuk tanaman. Sementara itu, pendekatan molekuler yang sering digunakan mencakup analisis ekspresi gen seperti PIF4 dan target hilirnya, imunoblot untuk memantau kelimpahan protein regulator seperti PIF5 atau HFR1, serta studi

interaksi protein dengan COP1. Pendekatan-pendekatan tersebut secara konsisten menunjukkan bahwa UVR8 berperan penting dalam menghubungkan sinyal UV-B dengan penghambatan respons pertumbuhan pada suhu hangat (Hayes *et al.*, 2017; Sharma *et al.*, 2019; Tavidou *et al.*, 2020).

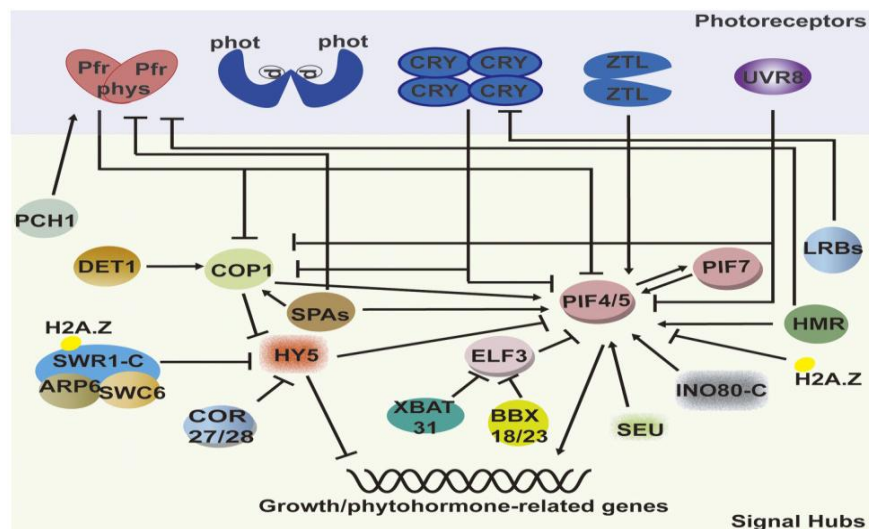
Crosstalk antar Fotoreseptor dalam Fotomorfogenesis dan Termomorfogenesis

Cross talk antar fotoreseptor dalam fotomorfogenesis dan termomorfogenesis menunjukkan bahwa respons tumbuhan terhadap cahaya dan suhu tidak dikendalikan oleh satu reseptor yang bekerja sendiri, melainkan oleh jaringan pensinyalan yang saling berhubungan. Pensinyalan cahaya dan suhu berlangsung melalui simpul regulasi bersama, terutama PIF4 serta cabang COP1 dan HY5 (Legris *et al.*, 2017). PIFs, COP1 dan HY5, serta ELF3 merupakan pusat regulasi yang menerima masukan dari berbagai fotoreseptor (Gambar 8). Dalam hal ini, *phytochrome*, *cryptochrome*, *phototropin*, dan UVR8 tidak hanya memiliki fungsi spektral masing-masing, tetapi juga saling mempengaruhi respons pertumbuhan melalui regulator hilir yang sama (Bian *et al.*, 2022).

Pada kondisi suhu hangat, penurunan aktivitas *phyB* akibat *thermal reversion* meningkatkan stabilitas dan aktivitas PIF4,

sehingga gen-gen biosintesis auksin dan pemanjangan sel diaktifkan. Namun, jalur ini dapat ditekan oleh fotoreseptor lain. CRY1 berinteraksi langsung dengan PIF4 di bawah cahaya biru dan menekan aktivitas transkripsinya, sehingga respons elongasi akibat suhu tinggi berkurang (Ma *et al.*, 2016). Di sisi lain, UVR8 yang diaktifkan oleh UV-B menekan termomorfogenesis melalui penurunan akumulasi PIF4, kerja bersama dengan COP1, serta stabilisasi HFR1 yang menghambat fungsi PIF4 (Hayes *et al.*, 2017). Dengan demikian, sinyal merah/merah jauh, biru, dan UV-B bertemu pada pengendalian faktor transkripsi yang sama, terutama PIF4.

Peran *phototropin* dalam *cross talk* tidak sekuat *phytochrome* atau *cryptochrome* dalam jalur PIF4, tetapi penting pada level respons fisiologis. *Phototropin* dapat berfungsi sebagai sensor suhu melalui lamanya keadaan fotoaktif domain LOV (Fujii *et al.*, 2017). *Phototropin 2* memediasi *daily cold priming* untuk stomatal opening dan phototropism. Artinya, *phototropin* memperkaya jaringan pensinyalan cahaya dan suhu bukan terutama melalui kontrol transkripsi, tetapi melalui pengaturan respons fisiologis yang menentukan efisiensi fotosintesis dan penyesuaian organ terhadap lingkungan (Noguchi *et al.*, 2025).



Gambar 8. Crosstalk antar fotoreseptor dalam fotomorfogenesis dan termomorfogenesis. Berbagai fotoreseptor berkonvergensi pada simpul regulasi bersama, terutama COP1/SPA, HY5, PIF4/PIF5/PIF7, ELF3, dan jalur auksin, sehingga respons pertumbuhan ditentukan oleh banyak sinyal cahaya dan suhu, bukan oleh satu fotoreseptor secara terpisah. Diadaptasi dari Li *et al.* (2022).

Secara fisiologis, pensinyalan antar fotoreseptor ini berdampak pada elongasi hipokotil dan petiol, hyponasty, fototropisme, pembukaan stomata, pergerakan kloroplas, perubahan distribusi auksin, serta penyesuaian akar dan tajuk. Jaringan fotoreseptor pada akhirnya memengaruhi keseimbangan antara pertumbuhan dan pertahanan, yang sangat relevan bagi performa tanaman di lapangan (Pierik & Ballaré, 2021). Respons berbagai fotoreseptor banyak bermuara pada pengaturan biosintesis, transport, dan pensinyalan auksin, sehingga perubahan sinyal cahaya dan suhu

dapat diterjemahkan menjadi perubahan morfologi yang menentukan efisiensi penangkapan cahaya dan alokasi biomassa. Karena itu, *cross talk* antar fotoreseptor penting tidak hanya secara biologis, tetapi juga secara agronomis karena dapat memengaruhi pertumbuhan vegetatif maupun hasil generatif tanaman (Küpers *et al.*, 2020). Perbandingan spektrum cahaya, kromofor, mekanisme utama, keterlibatan dalam respons suhu, respons biologis, dan tingkat bukti keempat fotoreseptor dirangkum dalam Tabel 1.

Tabel 1. Perbandingan karakteristik dan keterlibatan empat fotoreseptor dalam fotomorfogenesis dan termomorfogenesis

Aspek	<i>Phytochrome</i>	<i>Cryptochrome</i>	<i>Phototropin</i>	UVR8
Spektrum	Merah/merah jauh	Biru/UV-A	Biru	UV-B
Kromofor	Phytochromobilin	FAD	FMN	Triptofan intrinsik
Mekanisme utama	Pr-Pfr dan <i>thermal reversion</i>	CRY1-PIF4	Lifetime domain LOV	UVR8-COP1-HFR1
Sensor suhu	Sensor suhu langsung	Modulator	Sensor pada respons spesifik	Regulator negatif
Respons utama	Elongasi dan arsitektur	Elongasi hiponasti	dan Fototropisme, stomata, kloroplas	Menekan elongasi
Tingkat bukti	Kuat	Sedang hingga kuat	Terbatas/spesifik	Kuat sebagai regulator negatif

Sumber: Disintesis dari Jung *et al.* (2016), Ma *et al.* (2016), Fujii *et al.* (2017), Hayes *et al.* (2017), Li *et al.* (2022), dan Noguchi *et al.* (2025).

Meskipun demikian, kajian yang secara langsung membahas integrasi keempat fotoreseptor tersebut dalam satu kerangka fotomorfogenesis dan termomorfogenesis masih relatif terbatas. Sebagian besar studi masih berfokus pada pasangan interaksi tertentu, seperti *phyB* dan PIF4, CRY1 dan PIF4, atau UVR8, COP1 dan HFR1. Hal ini menunjukkan bahwa penelitian ke depan perlu diarahkan pada analisis multi fotoreseptor di bawah kondisi lingkungan yang lebih mendekati keadaan alami maupun sistem budidaya. Pendekatan tersebut akan membantu menjelaskan bagaimana sinyal cahaya dan suhu secara bersama-sama menentukan performa akhir tanaman.

Kesimpulan

Empat fotoreseptor tumbuhan memiliki peran berbeda dalam integrasi cahaya dan suhu. *Phytochrome* merupakan sensor suhu langsung,

cryptochrome bertindak sebagai modulator jalur PIF4, *phototropin* mendeteksi suhu pada respons fisiologis tertentu, sedangkan UVR8 berperan sebagai regulator negatif termomorfogenesis. Crosstalk melalui PIFs, COP1/SPA, HY5, ELF3, dan auksin menghubungkan respons tersebut dengan arsitektur tanaman, toleransi cekaman, dan performa vegetatif maupun generatif. Penelitian berikutnya perlu mengevaluasi interaksi beberapa fotoreseptor secara simultan pada tanaman budidaya dan kondisi lingkungan yang lebih realistis.

Ucapan Terima Kasih

Penulis mengucapkan terima kasih kepada Ketua Program Studi Magister Biologi, Departemen Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Andalas, atas dukungan akademis selama penulisan review ini.

Referensi

- Bian, Y., Chu, L., Lin, H., Qi, Y., Fang, Z., & Xu, D. (2022). PIFs- and COP1-HY5-mediated temperature signaling in higher plants. *Stress Biology*, 2, 35. <https://doi.org/10.1007/s44154-022-00059-w>
- Casal, J. J., & Balasubramanian, S. (2019). Thermomorphogenesis. *Annual Review of Plant Biology*, 70, 321-346. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-095919>
- Castillon, A., Shen, H., & Huq, E. (2007). *Phytochrome* interacting factors: Central players in *phytochrome*-mediated light signaling networks. *Trends in Plant Science*, 12(11), 514-521. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.09.001>
- Chen, Z., Dong, Y., & Huang, X. (2022). Plant responses to UV-B radiation: Signaling, acclimation and stress tolerance. *Stress Biology*, 2, 51. <https://doi.org/10.1007/s44154-022-00076-9>
- Christie, J. M. (2007). *Phototropin* blue-light receptors. *Annual Review of Plant Biology*, 58, 21-45. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103951>
- Christie, J. M., Arvai, A. S., Baxter, K. J., Heilmann, M., Pratt, A. J., O'Hara, A., Kelly, S. M., Hothorn, M., Smith, B. O., Hitomi, K., Jenkins, G. I., & Getzoff, E. D. (2012). Plant UVR8 photoreceptor senses UV-B by tryptophan-mediated disruption of cross-dimer salt bridges. *Science*, 335(6075), 1492-1496. <https://doi.org/10.1126/science.1218091>
- Franklin, K. A., Lee, S. H., Patel, D., Kumar, S. V., Spartz, A. K., Gu, C., Ye, S., Yu, P., Breen, G., Cohen, J. D., Wigge, P. A., & Gray, W. M. (2011). *Phytochrome*-interacting factor 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(50), 20231-20235. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110682108>
- Freddolino, P. L., Gardner, K. H., & Schulten, K. (2013). Signaling mechanisms of LOV domains: New insights from molecular dynamics studies. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 12(7), 1158-1170. <https://doi.org/10.1039/C3PP25400C>
- Fujii, Y., Tanaka, H., Konno, N., Ogasawara, Y., Hamashima, N., Tamura, S., Hasegawa, S., Hayasaki, Y., Okajima, K., & Kodama, Y. (2017). *Phototropin* perceives temperature based on the lifetime of its photoactivated state. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(34), 9206-9211. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704462114>
- Hart, J. E., & Gardner, K. H. (2021). Lighting the way: Recent insights into the structure and regulation of *phototropin* blue light receptors. *Journal of Biological Chemistry*, 296, 100594. <https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100594>
- Hayes, S., Schachtschabel, J., Mishkind, M., Munnik, T., & Arisz, S. A. (2021). Hot topic: Thermosensing in plants. *Plant, Cell & Environment*, 44(7), 2018–2033. <https://doi.org/10.1111/pce.13979>
- Hayes, S., Sharma, A., Fraser, D. P., Trevisan, M., Cragg-Barber, C. K., Tavridou, E., Fankhauser, C., Jenkins, G. I., & Franklin, K. A. (2017). UV-B perceived by the UVR8 photoreceptor inhibits plant thermomorphogenesis. *Current Biology*, 27(1), 120-127. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.004>
- Hayes, S., Velanis, C. N., Jenkins, G. I., & Franklin, K. A. (2014). UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(32), 11894-11899. <https://doi.org/10.1073/pnas.1403052111>
- Jung, J. H., Domijan, M., Klose, C., Biswas, S., Ezer, D., Gao, M., Khattak, A. K., Box, M. S., Charoensawan, V., Cortijo, S., Kumar, M., Grant, A., Locke, J. C. W., Schäfer, E., Jaeger, K. E., & Wigge, P. A. (2016). *Phytochromes* function as thermosensors in *Arabidopsis*. *Science*, 354(6314), 886-889. <https://doi.org/10.1126/science.aaf6005>

- Koini, M. A., Alvey, L., Allen, T., Tilley, C. A., Harberd, N. P., Whitlam, G. C., & Franklin, K. A. (2009). High temperature-mediated adaptations in plant architecture require the bHLH transcription factor PIF4. *Current Biology*, 19(5), 408-413. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.078>
- Kumar, S. V., & Wigge, P. A. (2010). H2A.Z-containing nucleosomes mediate the thermosensory response in Arabidopsis. *Cell*, 140(1), 136-147. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.11.006>
- Küpers, J. J., Oskam, L., & Pierik, R. (2020). Photoreceptors regulate plant developmental plasticity through auxin. *Plants*, 9(8), 940. <https://doi.org/10.3390/plants9080940>
- Legris, M., Ince, Y. Ç., & Fankhauser, C. (2019). Molecular mechanisms underlying phytochrome-controlled morphogenesis in plants. *Nature Communications*, 10, 5219. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-13045-0>
- Legris, M., Klose, C., Burgie, E. S., Costigliolo Rojas, C., Neme, M., Hiltbrunner, A., Wigge, P. A., Schäfer, E., Vierstra, R. D., & Casal, J. J. (2016). Phytochrome B integrates light and temperature signals in Arabidopsis. *Science*, 354(6314), 897-900. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5656>
- Legris, M., Nieto, C., Sellaro, R., Prat, S., & Casal, J. J. (2017). Perception and signalling of light and temperature cues in plants. *The Plant Journal*, 90(4), 683-697. <https://doi.org/10.1111/tpj.13467>
- Leivar, P., & Quail, P. H. (2011). PIFs: Pivotal components in a cellular signaling hub. *Trends in Plant Science*, 16(1), 19-28. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.003>
- Li, X., Liang, T., & Liu, H. (2022). How plants coordinate their development in response to light and temperature signals. *The Plant Cell*, 34(3), 955-966. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab302>
- Liang, T., Yang, Y., & Liu, H. (2019). Signal transduction mediated by the plant UV-B photoreceptor UVR8. *New Phytologist*, 221(3), 1247-1252. <https://doi.org/10.1111/nph.15469>
- Lin, C. (2002). Blue light receptors and signal transduction. *The Plant Cell*, 14(1), 207-225. <https://doi.org/10.1105/tpc.000646>
- Liu, B., Zuo, Z., Liu, H., Liu, X., & Lin, C. (2011). Arabidopsis cryptochrome 1 interacts with SPA1 to suppress COP1 activity in response to blue light. *Genes & Development*, 25(10), 1029-1034. <https://doi.org/10.1101/gad.2025011>
- Liu, H., Yu, X., Li, K., Klejnot, J., Yang, H., Lisiero, D., & Lin, C. (2008). Photoexcited CRY2 interacts with CIB1 to regulate transcription and floral initiation in Arabidopsis. *Science*, 322(5907), 1535-1539. <https://doi.org/10.1126/science.1163927>
- Ma, D., Li, X., Guo, Y., Chu, J., Fang, S., Yan, C., Noel, J. P., & Liu, H. (2016). Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(1), 224-229. <https://doi.org/10.1073/pnas.1511437113>
- Nakasako, M., Oide, M., Takayama, Y., Oroguchi, T., & Okajima, K. (2020). Domain organization in plant blue-light receptor phototropin2 of Arabidopsis thaliana studied by small-angle X-ray scattering. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(18), 6638. <https://doi.org/10.3390/ijms21186638>
- Noguchi, M., Keino, I., Takahashi, H., Yamauchi, S., Fujisawa, M., Haga, K., Sakai, T., Takemiya, A., & Kodama, Y. (2025). Phototropin 2 mediates daily cold priming to promote light responses in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 76(8), 2309-2319. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraf040>
- Paik, I., & Huq, E. (2019). Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 92, 114-121. <https://doi.org/10.1016/j.semdb.2019.03.007>
- Pham, V. N., Kathare, P. K., & Huq, E. (2018). Phytochromes and phytochrome interacting factors. *Plant Physiology*, 176(2), 1025-1038. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01384>

- Pierik, R., & Ballaré, C. L. (2021). Control of plant growth and defense by photoreceptors: from mechanisms to opportunities in agriculture. *Molecular Plant*, 14(1), 61-76. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2020.11.021>
- Ponnu, J., & Hoecker, U. (2022). Signaling mechanisms by Arabidopsis cryptochromes. *Frontiers in Plant Science*, 13, 844714. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.844714>
- Rizzini, L., Favory, J.-J., Cloix, C., Faggionato, D., O'Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schäfer, E., Nagy, F., Jenkins, G. I., & Ulm, R. (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. *Science*, 332(6025), 103-106. <https://doi.org/10.1126/science.1200660>
- Sancar, A. (2003). Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors. *Chemical Reviews*, 103(6), 2203-2237. <https://doi.org/10.1021/cr0204348>
- Sharma, A., Sharma, B., Hayes, S., Kerner, K., Hoecker, U., Jenkins, G. I., & Franklin, K. A. (2019). UVR8 disrupts stabilisation of PIF5 by COP1 to inhibit plant stem elongation in sunlight. *Nature Communications*, 10, 4417. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12369-1>
- Sun, J., Qi, L., Li, Y., Chu, J., & Li, C. (2012). PIF4-mediated activation of YUCCA8 expression integrates temperature into the auxin pathway in regulating Arabidopsis hypocotyl growth. *PLoS Genetics*, 8(3), e1002594. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002594>
- Tavridou, E., Schmid-Siegert, E., Fankhauser, C., & Ulm, R. (2020). UVR8-mediated inhibition of shade avoidance involves HFR1 stabilization in Arabidopsis. *PLoS Genetics*, 16(5), e1008797. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008797>