

光受体及光信号转导^①

闫海芳 周波 李玉花

(东北林业大学花卉生物工程研究所 哈尔滨 150040)

摘要 植物在进化过程中形成了对环境信号反应的能力,光是植物生长发育中的一个重要的环境信号。植物为了更好地生长和发育形成了精密的光信号接收和转导系统。本文介绍近年来光信号接收即光受体和光信号的转导研究进展。

关键词 光, 光受体, 光信号转导

Photoreceptors and Light Signal Transduction

YAN Hai-Fang ZHOU Bo LI Yu-Hua

(Institute of Flower Biotechnology, Northeast Forestry University, Harbin 150040)

Abstract Plants have evolved the capacity to respond to wide range of environmental signals, one of the most important of which is light. Plants formed a precise system of reception and transduction of light signal in order to grow and develop optimally. Recent advances in light receptors, elements involved in light signal transduction were introduced in this paper.

Key words Light, Photoreceptor, Light signal transduction

光是自然界中影响植物生长发育的最重要的环境因素之一。在高等植物的光形态建成过程中具有极其精细的光接收(reception)和信号转导(transduction)系统。植物通过光合作用将光能转化成化学能储存起来,光还能以信息的形式作用于植物并调节植物的分化、生长、发育,使其更好地适应外界环境。这种调节通过生物膜系统结构、透性的变化和/或基因表达的变化促成细胞的分化及结构和功能的改变,最终汇集成组织和器官的建成,这就是光形态建成(photomorphogenesis),亦即光控发育光信号转导的过程。相应的在黑暗下形成的则是暗形态建成(skotomorphogenesis)。本文拟从光受体和光信号转导两方面论述近年来光控植物发育信号转导的研究进展。

1 光受体

目前已知的至少有三类接收光信号的光受体,即红光和远红光的受体——光敏色素(phytochrome)、蓝光受体(blue light receptor)和紫外光受体(UV-receptor)(Staub *et*

① 国家自然科学基金面上项目(30170785)及主任基金项目(30040042)资助。

作者简介:闫海芳,女,2000级硕士研究生,从事花卉分子遗传学研究。李玉花,女,教授。博士生导师,在日本东京大学留学6年,2000年归国后组建了花卉生物工程研究所,主要研究方向:1.花卉遗传育种,2.生物物理方法在植物育种上的应用,3.非依光型花青素合成机理的研究。主持了“948”项目1项,“863”项目1项,国家自然科学基金项目1项。已经发表研究论文22篇,入SCI刊物论文6篇。

收稿日期:2002-11-25 接受日期:2003-03-06 责任编辑:崔郁英

al., 1996)。

1.1 光敏色素

光敏色素的发现是 20 世纪植物学科的一大成就。1959 年，Butler 等在美国马里兰州的 Beltsville 美国农业部实验室，用分光光度计成功地检测到黄化芜菁 (*Brassica rapa*) 子叶和黄化玉米 (*Zea mays*) 幼苗体内吸收红光和远红光的一种色素，这就是光敏色素。它广泛存在于高等植物、蕨类、苔藓甚至一些藻类细胞中，主要负责红光和远红光信号的接收，参与众多的光形态建成反应。

光敏色素存在两种形式，且随吸收红光或远红光而互相转化——活化态 (Pfr) 或钝化态 (Pr),在活化态时起作用 (图 1) (Nagy and Schäfer,2002)。

高等植物体内存在两种类型的光敏色素分子 (Shimazaki and Pratt, 1985)，即光敏色素 I (phyI) 和光敏色素 II (phyII)。phy I 是一种易溶于水的浅蓝绿色蛋白质，以二聚体形式存在于细胞质中。它在吸收红光 (R) 转换为活化态 (Pfr) 后不稳定，迅速降解，且在光下很少合成，只有在黑暗中才能合成。因此，在黑暗中形成的组织中含量较高，在光下形成的组织中特别是绿色组织中含量很低；phyII 主要存在于绿色组织中，吸收红光 (R) 转换为活化态 (Pfr) 后稳定存在，且在光下和暗中均可合成，phy II 也是以二聚体的形式存在。目前已知高等植物中存在光敏色素基因家族，在拟南芥幼苗中发现有五种不同的编码光敏素脱辅基蛋白基因 (Sharrock and Quail, 1989; Furuya, 1993)，分别命名为 *PHYA*、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD*、*PHYE*，这些基因均已得到克隆。phyA 为 phyI 类光敏色素，接收波长 700 ~ 750 nm 的连续远红光，phyB 为 phyII 类光敏色素，接收波长 600 ~ 700 nm 的连续红光 (Hudson *et al.*, 1999)。在暗中光敏色素存在于胞液中，光下 phyA 和 phyB 都定位于细胞核中 (Kircher *et al.*, 1999b)，而且 phyB 在红光下向核中转移，phyA 在远红光下向核中转移 (Kircher *et al.*, 1999b)。融合蛋白 phyB-GFP (phyB-green fluorescent protein) 在 *phyB* 突变体中光下定位于细胞核中，斑点状分布，这种分布可能与它的功能有关 (Yamaguchi *et al.*, 1999)。光敏色素在光作用下进入细胞核与转录因子直接作用调节基因表达，这在光敏素信号转导中已有报道，利用酵母双杂交技术，以 phyB 的 C 端区域为探针在拟南芥中分离了一类 helix-loop-helix 转录因子 PIF3 (phytochrome-interacting factor 3) (Ni *et al.*, 1998)。

对已克隆的光敏色素的氨基酸序列分析表明: 作为光敏色素基本结构的氨基酸序列保守性

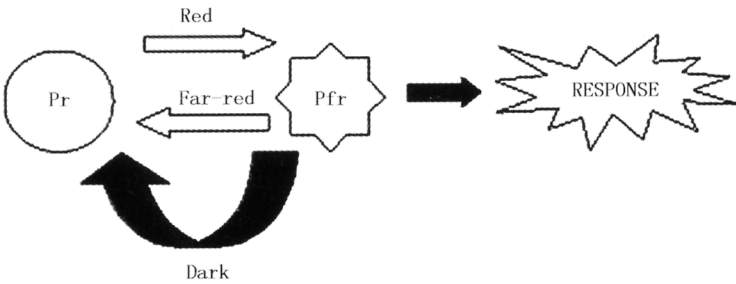


图 1 红光、远红光下光敏色素工作模型(Nagy and Schäfer, 2002)
Fig.1 An working model of phytochrome in red and far-red light

高,如N端2/3处生色团结合部位,它决定光敏色素的光谱特性。phyA的C端(650~750)氨基酸残基区域也具有较高的保守性,与光敏色素二聚体形成有关。值得注意的是,phyA的最N端和C端对其生物活性至关重要,而5种光敏色素蛋白的这两个区域保守性却很低(Clack, 1994)。光敏色素N端区域含有分子自动装配,光的精确感受及Pr/Pfr可逆转换过程所必需的足够信息。通过对拟南芥phyA、phyB的N端区域交换进行转基因研究表明,phyA、phyB感受红光(R)和远红光(FR)的决定区域位于N端,缺失实验表明phyA N端52个残基对于远红光(FR)的特异感受是必需的(Wagner *et al.*, 1996a)。C端区域似乎携带着完成光敏色素调节所必需的决定因子,然而单独N-端区域也没有正常phyA和phyB的生物调节活性(Quail *et al.*, 1995)。

1.2 蓝光和紫外光受体

植物的生长发育过程除受光敏色素接受的红光和远红光调节外,还受蓝光和紫外光调节。紫外光又可分为UV-A (320~390 nm)、UV-B (280~320 nm)和UV-C (小于280 nm)。目前研究认为UV-A和蓝光可能为同一光受体所接收,即蓝光/UV-A受体,又称隐花色素(cryptochrome)。

隐花色素调控植物伸长生长,开花时间以及生物体的生理节奏(Jarillo *et al.*, 2001),而趋光素则调控植物一系列运动反应,包括向光性、叶绿体运动及气孔开启。隐花色素与趋光素最初发现于拟南芥中,目前在其他植物包括水稻、玉米、小麦,番茄等农作物中也被发现。从拟南芥蓝光不敏感突变体hy4中克隆了HY4基因,它编码一个681个氨基酸组成的可溶性蛋白CRY1。它在蓝光下起作用,特别是光强高于 $5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时(Poppe *et al.*, 1998),phyA和phyB的存在有助于cry1活性的发挥(Ahmad *et al.*, 1997)。这类光受体也是由家族基因编码,在拟南芥中有两个基因CRY1、CRY2。CRY1、CRY2的N-端发色团结合区具有同源性,而且它们的C端区域可以交换,之后仍有生物活性;C端是蛋白-蛋白结合区,具有保守性,也是蓝光信号得以向下游传递的延伸区域(Yang *et al.*, 2000);CRY2的C-端较CRY1的短,它们的功能相似,即阻止下胚轴伸长、诱导CHS基因表达、促进花青素合成等。CRY1和CRY2的稳定性不同,CRY2遇光(绿、蓝、UV)很快消失,CRY1有光时稳定存在,如黄化幼苗暴露于蓝光下1 h,CRY2蛋白水平会下降,CRY2水平的下降不涉及mRNA的变化,因此这种不稳定性与CRY2的转录活性及CRY2的mRNA的稳定性无关。低光下CRY2的富集,有利于植物在低光环境下生长(Jennie *et al.*, 1995; Ahmad *et al.*, 1998)。

对于UV-B受体研究较少,但在玉米中发现,光敏色素和UV-B都可参与诱导花青素合成的信号传导,在这个过程中,花青素合成的第一个关键酶苯丙氨酸脱氨酶(phenylalanine ammonialyase, PAL)是受光敏色素和UV-B调控的,白化的玉米置于光下PAL有两个合成高峰出现,第一个峰值出现是由光敏色素调控的,第二个则是由UV-B调控的(Singh *et al.*, 1999)。小麦置于UV-B下,类黄酮、花青素的量都有所增加(Chaturvedi *et al.*, 1998)。

2 光信号的转导

光敏色素、隐花色素及UV-B受体构成了植物感受光信号的三大色素系统,它们对植物的光形态建成及生长发育起着重要的调控作用,同时这些分子在接收光信号时自身会发生变化,光敏色素和蓝光受体蛋白自身的磷酸化对光信号转导是至关重要的(Short and Briggs, 1994),

但这些分子大多数本身并不直接结合到靶基因的启动子上,而是依靠其他信号转导中介物传递信息。

2.1 光敏色素的信号转导

光敏色素家族在接收光信号和调节基因表达时有严格的规律,每一波长的光信号都有不同的光受体接收,每一光受体接收的信号,都有不同的传递中介物进行传递。这里主要介绍远红光受体和红光受体的信号传递,即 phyA 和 phyB 的信号传递。

光敏色素是一种古老的蛋白,在原核生物蓝细菌(cyanobacterial)中有蓝细菌光敏素 Cph1 (cyanobacterial phytochrome1),是一个光调节组氨酸激酶,调节红光、远红光反应因子 Rcp1 (response regulator for cyanobacterial phytochrome1) 的磷酸化和去磷酸化(Yeh *et al.*, 1997)。在拟南芥中,光敏色素结合蛋白 PKS1 (phytochrome kinase substrate 1),在体外证明是光敏色素激酶活性的底物。在依靠光敏色素信号转导途径中 PKS1 磷酸化负调控光敏色素信号转导(Fankhauser *et al.*, 1999)。在体外实验中还发现光敏色素与 Auxin/indole-3-acid (Aux/IAA) 蛋白的磷酸化有关,生长素与光信号传递有关(Colón-Carmona *et al.*, 2000)。但是光敏色素传递光信号的作用是否必须要有激酶活性及光敏色素磷酸化的生理意义还不清楚,有待进一步研究。

phyA 是远红光受体,远红光信号转导研究的较为详细,其下游发现了很多传递因子,主要有:FAR1、SPA1、FHY1、FHY3 等(Hoecker *et al.*, 1998)。最近研究表明 bHLH 蛋白 HFR1/REP1/RSF1 与远红光信号转导有关(Hoecker and Quail, 2001)。三个 MYB 蛋白也与光信号有关:LHY 和 CCA 与植物的昼夜节律调节有关,LAF1 与远红光有关(Schaffer *et al.*, 1998; Ballesteros *et al.*, 2001)。

FAR1 对连续的远红光的敏感性会减少,而在其他光波下则反应稳定,phyA 信号转导与 FAR1 有关系。FAR1 (far-red-impaired response) 基因是从拟南芥克隆的一个新基因,该基因位于第 4 号染色体的长臂,是一个多基因家族的基因,在拟南芥中至少有 4 个同源基因。FAR1 蛋白有一个核定位信号 NLS 序列,而且在核中也检测到有分布(Hudson *et al.*, 1999)。

PhyA 的另两个传导因子 FHY1 和 FHY3 已被从拟南芥中鉴定和克隆,FHY1 是一个光调节蛋白,黑暗中聚集,光和 FHY3 蛋白可以调控它的转录。FHY1 蛋白即是 phyA 的一个信号转导因子,也是 phyA 的一个信号转导调节因子(Desnos *et al.*, 2001)。FHY3 是一个 phyA 信号调控因子,结构与 FAR1 相似。它们可以同型或异型相互作用,一起在 phyA 信号转导网络中发挥作用(Wang and Deng, 2002)。SPA1 是 phyA 信号转导因子,是 PHYA 和 COP1 之间的桥梁,SPA1 是一个核定位蛋白,光下促进其表达(Hoecker and Quail, 2001)。

红光的受体是 phyB,与 phyB 作用相关因子有:PEF2、PEF3 和 RED1 等,是 phyB 信号转导的正调控因子(Wagner *et al.*, 1996b)。POC1 (photocurrent 1) 负调控 phyB 信号转导,POC1 位于 PIF3 启动子区(Halliday *et al.*, 1999)。

2.2 蓝光和紫外光相关信号转导

隐花色素和光敏色素在植物中都是主要感受光的受体,而且通常也调控着相似的光形态建成反应,最近研究人员又克隆了一个光信号传导途径的重要基因 SUB1,拟南芥 *sub1* 突变体丧失了其对蓝光和远红光敏感性的特点。所以 SUB1 是隐花色素信号传导途径中的一个组分,同时也是光敏色素 phyA 信号转导途径的一个调控组分。SUB1 基因编码一个钙结合蛋白,有一

个核定位信号,但并不在核内聚集而是在核膜和内质网附近聚集。SUB1 蛋白能够抑制在光下才能积累的转录因子 HY5 的功能 (Guo *et al.*, 2001)。

蓝光和 UV-A 受体隐花色素目前知道有 cry1 和 cry2。CRY1 和 CRY2 的蛋白结合区与 COP1 的 WD-40 区可以相互作用 (Yang *et al.*, 2001), 所以隐花色素和 COP1 在调节光形态建成中具有拮抗作用, 而且认为隐花色素的作用模式为“分子内氧化还原模式”, 蓝光信号启动了隐花色素本身的氧化还原反应, 激活了隐花色素的 C 端, 通过直接的蛋白质与蛋白质之间的相互作用使 COP1 迅速钝化, 继而消除了 COP1 引起的下游 bZIP 转录因子 HY5 和其它底物的降解, 直接控制着光反应基因的表达和光控发育的进程。隐花色素如此直接而短程的信号转导途径对调节快速的基因表达和发育过程是很有效的 (Wang *et al.*, 2001)。

2.3 光受体下游信号转导

植物体内的信号传递不是沿直线进行的, 而是某一信号可能影响着下游的很多因子, 同时也受其他转导物质的影响, 互相交织形成一个信号传递的网络。例如, 远红光、红光信号传递都受 PEF1 和 (Ahmad and Cashmore, 1996) PSII (Genoud *et al.*, 1998) 影响, PEF1 削弱了对远红光和红光信号的反应而 PSII 则促进了这一反应。

在光信号转导因子中, COP1 (constitutive photomorphogenic 1) 是非常重要的一个蛋白, COP1 对红光、远红光和蓝光信号都能做出反应, 它对光信号的传导起限速作用, 是 phyA、phyB、cry1 和 cry2 光受体信号转导中的关键因子。COP1 在黑暗下是一个光形态建成的阻遏因子, 而光能消除这种阻遏并且使其富集于细胞核。拟南芥 COP1 是一个由 675 个氨基酸组成的分子量 76 kD 的可溶性核蛋白, 二级结构上它的分子组成是: N-末端环形锌指结合域 (ring finger zinc binding domain, RING), 一个卷曲的螺旋区域 (coiled-coil domain, COIL), 和 C-末端是与三聚体蛋白的 β -亚基类似的 WD-40 重复区域 (WD-40 repeats, WD-40) (Deng *et al.*, 1992)。COP1 是核定位的蛋白, 大于 40~60 kD 的要进入核内, 必须依靠能量和核定位信号 (NLS 一段短的氨基酸序列) 的帮助。COP1 的 NLS 位于 COIL 与 WD-40 之间, 在非依光方式中起作用 (Stacey *et al.*, 1999)。当然 COP1 在光下进入细胞质也需要细胞质信号 (CLS) 的作用, 它位于 RING 和 COIL 区边缘, 使融合蛋白离开细胞核, 进入细胞质。COP1 的 WD-40 区域具有与蛋白结合的功能, N-端包括 NLS 和 CLS 区是光调节区域。在黑暗中的细胞核中直接对光诱导的基因表达和光形态建成起负调控作用 (Yamamoto *et al.*, 1998)。COP1 的工作结构模型如图 2 (Torii *et al.*, 1998)。

COP1 作用于目的基因需要其他因子作为桥梁, HY5 是其中之一, HY5 是一个二聚体: 与 COP1 作用区 (N-端的 77 个氨基酸) 和具 DNA 结合活性区 (bZIP 区) 的 bZIP 蛋白, 能与 G-box 和 GT-box 结合起作用 (Harter *et al.*, 1994; Kircher *et al.*, 1999a)。G-box 和 GT-box 是很多光反应基因启动子上的光反应顺势作用元件 (cis-elements) (Thompson and White, 1991)。黑暗中, COP1 蛋白进入细胞核, 在 COP1 蛋白与转录因子 HY5、X、Y 等结合, 使这些转录因子失活或离开其作用区即 CHS (chalcone synthase)、CAB (chlorophyll a/b binding protein) 等基因, 使 CHS、CAB 等基因不能表达。在光下, COP1 蛋白脱离结合的转录因子, 转录因子活化, 基因开始表达 (图 3) (Ang *et al.*, 1998)。

一个功能类似于 HY5、结构上也与 HY5 相似, 可直接与 DNA 作用的蛋白 HYH 已被克隆, 是一个核定位蛋白, 可与 COP1 作用, 在黑暗下这种相互作用导致 HYH 蛋白的降解。而且

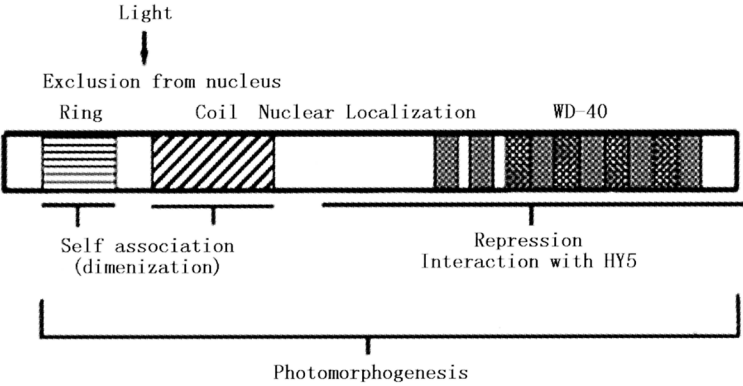


图2 光下 COP1 的工作模型 (Keiko *et al.*, 1998)
Fig.2 An working model of COP1 under the light

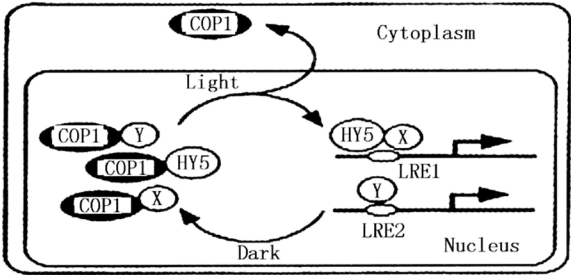


图3 HY 5和 COP1 拮抗作用调节光控基因表达工作模型 (LRE 光反应转录作用元件)
(Lay *et al.*, 1998)

Fig.3 An working model that illustrates the antagonistic roles of COP1 and HY5 in light control of gene expression
(LREs represent light-responsive promoter elements)

HY5蛋白的存在有助于HYH蛋白的稳定存在。HY5蛋白和HYH蛋白可以分别以单体和二聚体形式存在，分别调控不同的目的基因 (Holm *et al.*, 2002)。类似于HY5的正调控因子还有PEF1和PSI2，它们对于红光和远红光信号有敏感性，作用机理目前还不清楚 (Genoud *et al.*, 1998; Hudson *et al.*, 1999)。

另一个COP 1的下游作用因子CIP7 (COP1 interaction protein 7) 已被分离，包含一个富含脯氨酸和谷氨酸区，一个富含赖氨酸区，两个酸性氨基酸聚集簇，两个NLC和两个COIL。COP1的COIL区的一小部分与CIP7蛋白结合，但CIP7蛋白没有与DNA结合的部分。它的转录活性区是387~1 058的氨基酸部分，全长活性反而降低了，可能被其他的调节区遮住了。CIP7基因表达受光调节，光诱导其表达，再与其他因子一起作用控制CHS、CAB的表达和合成。而COP1对CIP7蛋白的调控，在黑暗下，COP1蛋白与CIP7蛋白螯合，使其失活，或者与CIP7蛋白共价结合、改变其构象而失活 (Yamamoto *et al.*, 1998)。同时还有CIP4和CIP1也陆续被克隆，它们与CIP7的作用一样，调节光调控基因的表达 (Yamamoto *et al.*, 2001)。

最近，与COP1蛋白作用的因子cr88被发现，它作用于COP1的下游，与HY5的作用位

点和途径不同,且与 *CAB* 和 *CHS* 基因的转录合成无关 (Cao *et al.*, 2000)。从拟南芥中分离的 *COP1b* 基因,它在 WD-40 重复区有 60 个氨基酸的缺失,这种连接是非依光的,黑暗下生长去白化。表型与 *cop1* 突变体非常相似,认为 *COP1b* 对 *COP1* 有负调控作用,转基因植株成年致死 (Zhou *et al.*, 1998)。

2.4 光信号转导突变体

通过遗传学研究光信号转导,主要是对各光信号转导中介物的突变体进行研究的。光受体突变直接导致植物对光的不敏感性,即光不敏感突变体:生长在光下表现出部分黄化形态(下胚轴伸长)的突变体。它可能影响了光信号转导途径中的正调控作用元件。现已知光不敏感突变体大多为光感受缺陷,标记为 *hy* (long hypocotyl)。分为①光敏色素发色团合成或连接的缺陷型突变体:*hy1*、*hy2*、*hy6*。②光敏色素受体突变体 *PHYA* 突变体 *hy8*, *PHYB* 突变体 *hy3*, 蓝光受体 *CRY* 突变体 *hy4*。③研究者希望找到的光信号转导途径正调控元件的突变体,目前可能有 *hy5* (Koornneef *et al.*, 1995); *pef1*、*pef2*、*pef3* (phytochrome-signaling early flowering) (Ahmad and Cashmore, 1996); *fhy1*、*fhy3* (elongated hypocotyls in far-red light) (Whitelam *et al.*, 1993; Johnson *et al.*, 1985) 和 *red1* (red elongated1) (Wagner *et al.*, 1996b) 等。

光敏色素下游正调控作用元件突变体稀少,可能是由于每种光敏色素的信号转导都走共同的途径,那么这样的突变是致死的,因为许多过程都受到影响。如 *phyA* 和 *phyB* 具有某些重叠的功能,说明至少一部分信号转导途径是共有的。

光信号转导中介物是通过光形态建成突变体筛选的:生长在黑暗下,表现出光下生长植物形态的突变体(短胚轴、展开的子叶、光调节基因的表达)。这些突变体称为 *det* (deetiolated)、*cop* 和 *fus* (*fusca*) (Chory *et al.*, 1996; Torii *et al.*, 1998; Walters *et al.*, 1999)。目前,已筛选到的突变体有 *det1*、*det2*、*det3*; *cop1*、*cop2*、*cop3*、*cop4*、*cop8*、*cop9*、*cop10*、*cop11*; *fus4*、*fus5*、*fus6*。遗传上位测试表明这些突变体全部位于光敏色素与蓝光受体会聚点上或其下游,部分有相同的信号转导路径 (Quail *et al.*, 1995; Staub *et al.*, 1996)。但很难确定它们就是光感受和信号转导的特异突变体,因为其他信号刺激也能引起类似的表型。所以组成型突变体似乎并不是光信号转导途径元件的特异缺陷。它们可能负责调控植物发育的综合性负调控元件的突变,它们可接受来自很多刺激的信号,并进行传递,最终影响形态建成反应,影响光信号传递 (Kwok *et al.*, 1998)。

在番茄中,一种 *hp* (high pigment) 突变体,在光下大量合成花青素和叶绿素,此时果实未成熟,在黑暗下没有可视的表型。所以认为 *HP* 基因是光敏色素信号转导的负调控因子。克隆番茄中的 *HP-2* 基因表明与拟南芥的 *DET1* 有同源性。*HP-2* 需要有活性光敏色素才起作用,且 *DET1* 基因是其上位调控因子。*DET1* 位于细胞核内,是一个全新的序列 (Mustilli *et al.*, 1999)。

Det2、*cop2*、*cop3*、*cop4* 突变体的表型与野生型相同, *COP2*、*COP3*、*COP4* 可能在光调节途径光敏色素途径的下游起作用 (Hou *et al.*, 1993)。*DET1*、*COP1*、*COP9* 却承担负调控的作用 (Mayer *et al.*, 1996)。*COP9*、*COP11* 具有全新的序列,而且定位于细胞核。在 *cop8* 和 *cop11* 的突变体中,无 *COP9* 存在。说明 *COP8*、*COP9*、*COP11* 一起作用控制一定的生化过程。*COP8*、*FUS6* 定位于相同位点,指定为 *COP8*,它的功能与 DNA 合

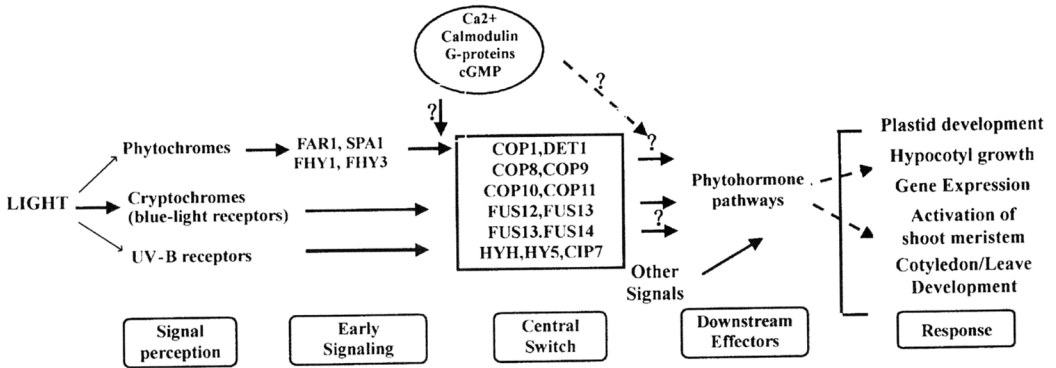


图4 光信号转导、调控示意图(Hardtke and Deng, 2000; Schäfer and Bowler, 2002)

Fig.4 A scheme of transduction and regulation of light signal

成(S期)有关(Mundt *et al.*, 1999)。在拟南芥中COP9是一个8-亚基的复合物,编码COP9的4个亚基强烈的与COP9、FUS6/COP11、FUS5和JAB1相互作用,后面第4个也是COP9的亚基(Serino *et al.*, 1999)。同时,还存在与JAB1氨基酸序列同源型达62%、63%的*AJH1*和*AJH2*基因,两基因编码的蛋白也是COP9的亚基,它们以复合物或单体的形式出现,单体的稳定需要有功能的COP1和DET1的存在(Kwok *et al.*, 1996)。

3 小结

植物光信号转导的分子遗传学是当前国际植物学界研究的前沿和热点,取得了许多新的突破性进展,在光信号的传递过程中,光敏色素、隐花色素和紫外光受体感受外界光信号,通过特定的受体(early-signaling components)如FHY1和FHY3等(特定的光敏色素A组分)结合到central switch如光形态建成的调控因子COP/DET/FUS和HY5,接着中心信息处理因子与特定反应的效应子发生光反应,作用于目的基因,调控基因表达(图4)。在一些反应中也可能由植物激素途径传递某些信号,因为植物激素能独立影响植物的发育过程而不受光信号的影响。其中的一些信号分子包括 Ca^{2+} 、钙调素, G蛋白和cGMP在这一过程的作用尚未确定(Bowler and Chua, 1994)。

光信号转导有很多途径、需要很多传递因子的参与,才能最终发挥作用。目前取得的这些成果远不能揭示其本质,还有很多传导途径等着我们去发现,很多已知的、未知的传递物质有待研究。

参 考 文 献

- Ahmad M, Cashmore A R, 1996. The pef mutants of *Arabidopsis thaliana* define lesions early in the phytochrome signaling pathway. *Plant J*, **10**: 1103~1110
- Ahmad M, Cashmore A R, 1997. The blue-light receptor cryptochrome 1 shows functional dependence on phytochrome A or phytochrome B in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, **11**: 421~427
- Ahmad M, Jarillo J A, Cashmore A R, 1998. Chimerc proteins between cry1 and cry2 *Arabidopsis* blue light photoreceptors indicate overlapping functions and varying protein stability. *Plant Cell*, **10**: 197~208

- Ang L H, Chattopadhyay S, Wei N, Oyama T, Okada K, Batschauer A, Deng X W, 1998. Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. *Mol Cell*, **1**: 213~222
- Ballesteros M L, Bolle C, Lois L M, Moore J M, Vielle-Calzada J P, Grossniklaus U, Chua N H, 2001. LAF1, a MYB transcription activator for phytochrome a signaling. *Gene Dev*, **15**: 2613~2625
- Bowler C, Chua N H, 1994. Emerging themes of plant signal transduction. *Plant Cell*, **6**: 1529~1541
- Cao D S, Lin Y, Cheng C L, 2000. Genetic interactions between the chlorate-resistant mutant *cr88* and the photomorphogenic mutants *cop1* and *hy5*. *Plant Cell*, **12**: 199~210
- Chaturvedi R, Shyam R, Sane P V, 1998. Steady state levels of D1 protein and psbA transcript during UV-B inactivation of photosystem II in wheat. *Biochem Mol Biol Int*, **44**: 925~932
- Chory J, Chatterjee M, Cook R K, Elich T, Fankhauser C, Li J, Nagpal P, Neff M, Pepper A, Poole D, Reed J, Vitart V, 1996. From seed germination to flowering, light controls plant development via the pigment phytochrome. *Proc Natl Acad Sci USA*, **93**: 12066~12071
- Clack T, Mathews S, Sharrock R A, 1994. The Phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes-The sequences and expression of phyD and phyE. *Plant Mol Biol*, **25**: 413~427
- Colón-Carmona A, Chen D L, Yeh K C, Abel S, 2000. Aux/IAA proteins are phosphorylated by phytochrome *in vitro*. *Plant Physiol*, **124**: 1728~1738
- Deng X W, Matsui M, Wei N, Wagner D, Chu A M, Feldmann K A, Quail P H, 1992. COP1: an *Arabidopsis* regulatory gene, encodes a protein with zinc-binding motif and α G_B homologous domain. *Cell*, **71**: 791~801
- Desnos T, Puente P, Whitelam G C, Harberd N P, 2001. FHY1: a phytochrome A-specific signal transducer. *Gene Dev*, **15**: 2980~2990
- Fankhauser C, Yeh K C, Lagarias J C, Zhang H, Elich T D, Chory J, 1999. PKS1, a substrate phosphorylated by phytochrome that modulates light signaling in *Arabidopsis*. *Science*, **284**: 1539~1541
- Furuya M, 1993. Phytochromes: their molecular species gene families, and functions. *Annu Rev Plant Phys*, **44**: 617~645
- Genoud T, Millar A J, Nishizawa N, Kay S A, Schäfer E, Nagatani A, Chua N H, 1998. An *Arabidopsis* mutant hypersensitive to red and far-red light signals. *Plant Cell*, **10**: 889~904
- Guo H W, Todd M, Hien D, Lin C T, 2001. SUB1 an *Arabidopsis* Ca²⁺-Binding protein Involved in cryptochrome and phytochrome coaction. *Science*, **291**: 487~490
- Halliday K J, Hudson M, Ni M, Qin M, Quail P H, 1999. *poc1*: an *Arabidopsis* mutant perturbed in phytochrome signaling because of a T DNA insertion in the promoter of *PIF3*, a gene encoding a phytochrome-interacting Bhlh protein. *Gene Dev*, **96**: 5832~5837
- Hardtke C S and Deng X W, 2000, The cell biology of the COP/DET/FUS proteins. Regulating proteolysis in photomorphogenesis and beyond. *Plant Physiol*, **124**: 1548~1557
- Harter K, Kircher S, Frohnmeier H, Krenz M, Nagy F, Schäfer E, 1994. Light-regulated modification and nuclear translocation of cytosolic G-box binding factors in parsley. *Plant Cell*, **6**: 545~559
- Hoecker U, Quail P H, 2001. The phytochrome A-specific signaling intermediate SPA1 interacts directly with COP1,

- a constitutive repressor of light signaling in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, **276** : 38173~38178
- Hoecker U, Xu Y, Quail P H, 1998. SPA1, A new genetic locus involved in phytochrome A-specific signal transduction. *Plant Cell*, **10**:19~33
- Holm M, Ma L G, Qu L J, Deng X W, 2002. Two interacting bZIP protein are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Gene Dev*, **16**: 1247~1259
- Hou Y, Von Arnim A G, Deng X W, 1993. A new class of *Arabidopsis* constomorphogenic genes involved in regulating cotyledon development. *Plant Cell*, **5**:329~339
- Hudson M, Ringli C, Boylan M T, Quail P H, 1999. The FAR1 locus encodes a novel nuclear protein specific to phytochrome a signaling. *Gene Dev*, **13**: 2017~2027
- Jarillo J A, Capel J, Tang R H, Yang H Q, Alonso J M, Ecker J R, Cashmore A R, 2001. An *Arabidopsis* circadian clock component both CRY1 and phyB. *Nature*, **410**: 487~490
- Jennie A, Jackson G I, Jenkins, 1995. Extension-growth responses and expression of flavonoid biosynthesis genes in the *Arabidopsis hy4* mutant. *Planta*, **197**: 233~239
- Johnson E, Bradley M, Harberd N P, 1985. Phytoresponses of light-grown phyA mutants of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, **105**:145~149
- Keiko U T, Timong W, Deng X W, 1998. Functional dissection of its three structural modules in light control of seeding development. *The EMBO J*, **17**: 5577~5587
- Kircher S, Wellmer F, Nick P, Rügner A, Schäfer E, Harter K, 1999a. Nuclear import of the parsley bZIP transcription factor CPRF2 is regulated by phytochrome photoreceptors. *J Cell Biol*, **144**: 201~211
- Kircher S, Kozma-Bognar L, Kim L, Adam E, Harter K, Schäfer E, Nagy F, 1999b. Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *Plant Cell*, **11**: 1445~1456.
- Koornneef M, Hanhart C, Van Loenen-Martinet P, Blankestijn de Vries H, 1995. The effect of daylength on the transition to flowering in phytochrome-deficient, late-flowering and double mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, **95**:260~266
- Kwok S F, Piekos B, Misera S, Deng X W, 1996. A complement of ten essential and pleiotropic *Arabidopsis* COP/DET/FUS genes is necessary for repression of photomorphogenesis in darkness. *Plant physiol*, **110**:731~742
- Kwok S F, Solano R, Tsuge T, Movitz D A, Ecker J R, Matsui M, Deng X W, 1998. *Arabidopsis* homologs of a c-Jun coactivator are present both in monomeric from and in the COP9 complex, and their abundance is differentially affected by the pleiotropic cop/det/fus mutations. *Plant Cell*, **10**:1779~1790
- Lay H A, Sudip C, Ning W, Tokitaka O, Alfred B, Deng X W, 1998. Molecular interaction between COP1 and Hy5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. *Mol Cell*, **1**: 213~222
- Mayer R, Raventos D, Chua N H, 1996. *Det1*, *cop1*, and *cop9* mutations cause inappropriate expression of several gene sets. *Plant Cell*, **8**: 1951~1959
- Mundt K E, Porte J, Murray J M, Brikos C, Christensen P U, Caspari T, Hagan T M, Millar J B A, Simanis V, Hofmann K, Carr A M, 1999. The COP9/signalosome complex is conserved in fission yeast and has a role in S Phase. *Curr Biol*, **9**:1427~1430
- Mustilli A C, Fenzi F, Ciliento R, Alfano F, Bowler C, 1999. Phenotype of the tomato high *pigment-2* mutant is

- caused by a mutation in the tomato homolog of DEETIOLATED1. *Plant Cell*, **11**: 145~157
- Nagy F and Schäfer E, 2002. Phytochrome control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signaling pathways in higher plants. *Annu Rev Plant Biol*, **53**: 329~355
- Ni M, Tepperman J M, Quail P H, 1998. PIF3, a phytochrome-interacting factor necessary for normal photoinduced signal transduction, is a novel basic helix-loop-helix protein. *Cell*, **95**: 657~667
- Poppe C, Sweere U, Helge D H, Schäfer E, 1998. The blue light receptor cryptochrome 1 can act independently of phytochrome A and B in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, **16**: 465~471
- Quail P H, Boylan M T, Parks B M, Short T W, Xu Y, Wagner D, 1995. Phytochrome: Photosensory perception and signal transduction. *Science*, **268**: 675~680
- Schäfer E, Bowler C, 2002, Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants. *EMBO Reports*, **11**: 1042~1048
- Schaffer R, Ramsay N, Samach A, Corden S, Putterill J, Carre I A, Coupland G, 1998. The late elongated hypocotyl mutation of *Arabidopsis* disrupts circadian rhythms and the photoperiodic control of flowering. *Cell*, **93**: 1219~1229
- Serino G, Tsuge T, Kwok S, Matsui M, Wei N, Deng X W, 1999. *Arabidopsis* COP8 and fus4 mutations define the same gene that encode subunit 4 of the COP9 signalosome. *Plant Cell*, **11**: 1967~1979
- Sharrock R A, Quail P H, 1989. Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure evolution and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. *Gene Dev*, **3**: 1745~1757
- Shimazaki Y, Pratt L H, 1985. Immunochemical detection with rabbit polyclonal and mouse monoclonal antibodies of different pools of phytochrome from etiolated and green *Avena* shoot. *Planta*, **164**: 333~344
- Short T W, Briggs W R, 1994. The transduction of blue light signals in higher plants. *Annu Rev Plant Phys*, **45**: 143~171
- Singh A, Selvi M T, Shorma R, 1999. Sunlight-induced anthocyanin pigmentation in maize vegetative tissue. *J Exp Bot*, **50**: 1619~1625
- Stacey M G, Hicks S N, Von Arnim A G, 1999. Discrete domains mediate the light-responsive nuclear and cytoplasmic location of *Arabidopsis* COP1. *Plant Cell*, **11**: 349~363
- Staub J M, Wei N, Deng X W, 1996. Evidence for FUS6 as a component of the nuclear-localized COP9 complex in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **8**: 2047~2056
- Thompson W F, White M J, 1991. Physiological and molecular studies of light-regulated nuclear genes in higher plants. *Annu Rev Plant Phys*, **42**: 423~466
- Torii K U, McNellis T W, Deng X W, 1998. Functional dissection of its three structural modules in light control of seedling development. *EMBO J*, **17**: 5577~5587
- Wagner D, Fairchild C D, Kuhn R M, Quail P H, 1996a. Chromophore-bearing NH₂-terminal domain of phytochromes A and B determine their. Photosensory specificity and differential light lability. *Proc Natl Acad Sci USA*, **93**: 3275~3288
- Wagner D, Koloszarvi M, Quail P H, 1996b. The small spatially distinct regions of phytochrome B are required for efficient signaling rates. *Plant Cell*, **8**: 859~871

- Walters R G, Gogers J J M, Shephard F, Horton P, 1999. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the role of photoreceptors. *Planta*, **209**: 517~527
- Wang H Y and Deng X W, 2002. *Arabidopsis* *FHY3* defines a key phytochrome A signaling component directly interacting with its homologous partner *FAR1*. *EMBO J*, **21**:1339~1349
- 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
- Whitelam G C, Johnson E, Peng J, Carol P, Anderson M L, Cowl J S, Harberd N P, 1993. Phytochrome A null mutants of *Arabidopsis* display a wild-type phenotype in white light. *Plant Cell*, **5**: 757~768
- Yamaguchi R, Nakamura M, Mochizuki N, Kay S A, Nagatani A, 1999. Light-dependent translocation of a phytochrome B-GFP fusion protein to the nucleus in transgenic *Arabidopsis*. *J Cell Biol*, **145**: 437~445
- Yamamoto Y Y, Deng X W, Matsui M, 2001. *CIP4*, a new *COP1* target, is a nucleus-localized positive regulator of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **13**: 399~411
- Yamamoto Y Y, Matsui M, Ang L H, Deng X W, 1998. Role of a *COP1* interactive protein in mediating light-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **10**: 1083~1094
- Yang H Q, Tang R H, Cashmore A R, 2001. The signaling mechanism of *Arabidopsis* *CRY1* involves direct interaction with *COP1*. *Plant Cell*, **13**: 2573~2587
- Yang H Q, Wu Y J, Tang R H, Liu D, Liu Y, Cashmore A R, 2000. The C termini of *Arabidopsis* cryptochromes mediate a constitutive light response. *Cell*, **103**: 815~827
- Yeh K C, Wu S H, Murphy J T, Lagarias J C, 1997. A cyanobacterial phytochrome two-component light sensory system. *Proc Natl Acad Sci USA*, **277**: 1505~1508
- Zhou D X, Kim Y J, Li Y F, Carol P, Mache R, 1998. *COP1b*, an isoform of *COP1* generated by alternative splicing, has a negative effect on *COP1* function in regulating light-dependent seedling development in *Arabidopsis*. *Mol Genet Genom*, **257**:387~391