

光信号转导研究进展

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。本文对近年来光信号的接收系统即光受体、光信号的转导研究进展进行了综述。

关键词: 光, 光受体, 光信号转导

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密的光接收(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了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—光敏素(phytochrome),蓝光受体(blue light receptor)和紫外光受体(UV-receptor)(Staub *et al*, 1996)。

1.1 光敏素

光敏素的发现是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

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

作者简介:闫海芳,女,2000级在读硕士,从事花卉分子遗传学研究。李玉花,女,教授、博士生导师,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,主要研究方向是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,均为国家项目。国家林业局跨世纪学科和技术带头人重点培养对象及东北林业大学拔尖人才培养对象。主持“948”、“863”、国家自然科学基金项目各1项。已发表研究论文22篇,入SCI刊物论文6篇。

收, 参与众多的光形态建成反应。

光敏素存在两种形式, 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)

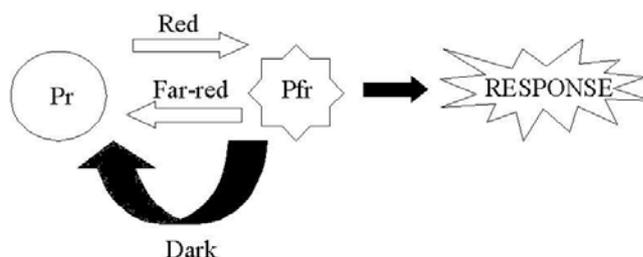


图 1 红光、远红光下光敏素工作模型(Nagy and Schäfer,2002)

Fig.1 A working model of PHY in red and far-red. (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), 即光敏素 I (phy I) 和光敏素 II (phy II)。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; phy II 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、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 phy I 类光敏素, 主要接收波长 700~750 nm 的远红光, phyB 为 phy II 类光敏素, 主要接收波长 600~700 nm 的红光 (Matthew *et al*, 1999)。在暗中光敏素存在于细胞质中, 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 (Stefan *et al*, 1999)。Yamaguchi 等进行的融合蛋白 phyB-GFP (phyB-green fluorescent protein) 在 *phyB* 突变体中的试验也证明光下 phyB 定位于细胞核中, 且呈斑点状分布, 这种分布可能与它的功能有关 (Yamaguchi *et al*, 1999)。光敏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在光敏素信号转导中已有报道。目前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)。

对已克隆的光敏素的氨基酸序列分析表明: 作为光敏素基本结构的氨基酸序列保守性高, 如 N 端 2/3 处生色团结合部位, 它决定光敏素的光谱特性。phyA 的 C 端 (650~750) 氨基酸残基区域也具有较高的保守性, 与光敏素二聚体形成有关。值得注意的是, phyA 的 N 末端和 C 末端对其生物活性至关重要, 而五种光敏素蛋白的这两个区域保守

性却很低 (Clack, 1994)。光敏素 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、phy B 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 UV-受体

植物的生长发育过程除受光敏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 (320~390nm)、UV-B (280~320nm) 和 UV-C (小于 280nm)。目前研究认为 UV-A 和蓝光可能为同一类型的两种光受体所接收, 即蓝光/UV-A 受体, 又称隐花色素 (cryptochrome) 和向光素 (phototropin)。

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 (Jose *et al*, 2001), 而趋光素则调控植物一系列运动反应, 包括趋光性、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 (Christoph *et al*, 1998), phyA 和 phyB 的存在有助于 cry1 活性的发挥 (Margaret *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* 和 *CRY2*。*CRY1* 和 *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; Margaret *et al*, 1998)。

对于 UV-B 受体趋光素研究较少, 但在玉米中发现, 光敏素和 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 ammonia-lyase, PAL) 是受光敏素和 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素调控的, 第二个则是由 UV-B 调控的 (Anju *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

光敏素、隐花色素及趋光素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 光敏素的信号转导

光敏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*, 1998）。在拟南芥中，光敏素结合蛋白 PKS1（phytochrome kinase substrate 1），进行体外表达证明是光敏素激酶的底物。并且 Christian 等认为在依靠光敏素信号转导途径中 PKS1 磷酸化负调控光敏素信号转导（Christian *et al*, 2000）。在体外表达实验中还发现光敏素与 Auxin/indole-3-acetic acid 蛋白的磷酸化有关，生长素与光信号传递有关（Adan *et al*, 2000）。但是光敏素传递光信号的作用是否必须要有激酶活性及光敏素磷酸化的生理意义还不清楚，有待进一步研究。

PhyA 主要是作为远红光受体，目前远红光信号转导研究的较为详细，其下游传递因子发现很多，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 对连续的远红光的反应不稳定，敏感性下降，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（Matthew *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 蛋白可以调控其基因的转录。FHY1 蛋白既是 phyA 的一个信号转导因子，也是 phyA 的一个信号转导调节因子（Thierry *et al*, 2001）。FHY3

是一个phyA信号调控因子,结构与FAR1相似,它们能够homo-(同型)和hetero-(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(Karen *et al*, 1999)。

2.2 蓝光和紫外光相关信号转导

隐花色素和光敏素在植物中都是主要的光受体,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),且因COP1为光形态建成负调控因子,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(Ahmad and Cashmore, 1996)和PSII(Genoud *et al*, 1998)影响,PEF1削弱对远红光和红光信号的反应而PSII则促进这一反应。

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), C-末端是与三聚体 GTP 结合的异聚体 G-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 COP1 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 (Keiko *et al*, 1998)。

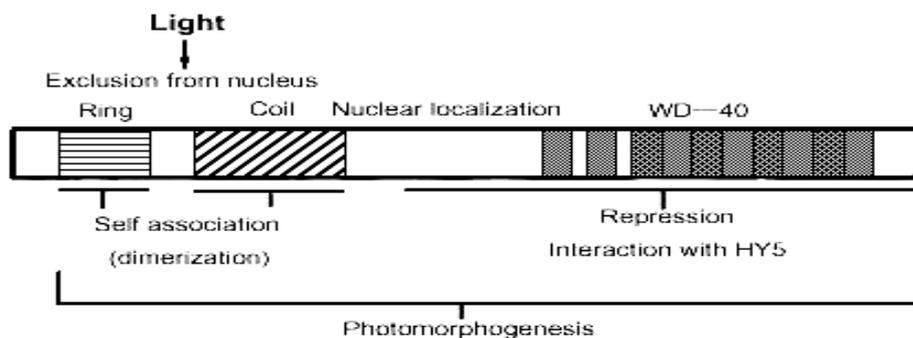


图 2 光下 COP1 的工作模型 (Keiko *et al*, 1998)。

Fig.2 A working model of COP1 in Light (Keiko *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

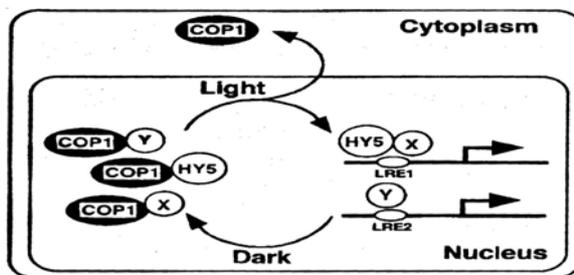


图 3 光下 HY 5 和 COP1 作用调控基因表达工作模型 (LRE 光反应转录作用元件) (Lay *et al*, 1998)。

Fig.3 A working model that illustrates the antagonistic roles of COP1 and HY5 in light control of gene expression (LREs represent light-responsive promoter elements) (Lay *et al*, 1998)

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 la/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)(Lay *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 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 (Magnus *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; Matthew *et al*, 1999)。

另一个 COP1 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 387~1058 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 蛋白螯和, 使其失活, 或者与 CIP7 蛋白共价结合改变其构象而失活 (Yoshiharu *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 (Yoshiharu *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光敏素发色团合成或连接的缺陷型突变体: *hy1*、*hy2*、*hy6*。②光敏素受体突变体 *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 *et al*, 1996) ; *fhy1*, *fhy3* (elongated hypocotyls in far-red light)(Whitelam *et al*, 1993; Johnson *et al*, 1985), *red1* (red elongated1) (Wagner *et al*, 1996b) 等等。

光敏素下游正调控作用元件突变体稀少, 可能是由于每种光敏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; Keiko *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)。

基因多效性的 *COP/DET/FUS* 位点突变体中, 核定位功能消失, 而比较少的基因多效性的 *cop4* 突变体, 核定位不受影响。所以基因多效性的 *COP/DET/FUS* 位点编码的蛋白, 在黑暗中要求核定位, 而比较少的基因多效性的 *COP/DET/FUS* 位点编码的蛋白调节位点或者在 *COP1* 的下游, 或者有独立的途径 (Whitelam *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, 在暗光下没有可视的表型。所以认为 *HP* 基因是光敏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 (Anna *et al*, 1998)。

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*, *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 (见图4) (Hardtke and Deng,2000; Schäfer and Bowler,2002)。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Ca²⁺, 钙调素, G蛋白和cGMP在这一过程的作用尚未确定(Bowler *et al*, 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去研究。

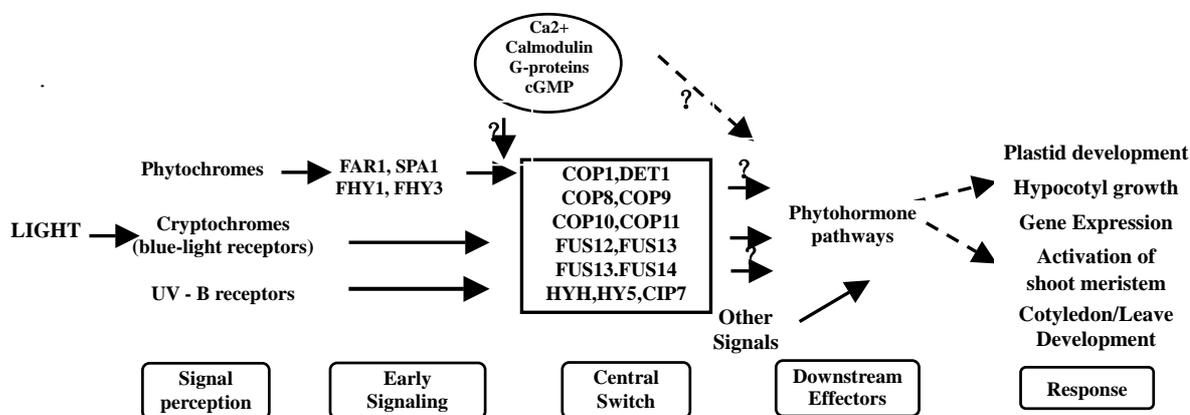


图4 光信号转导、调控示意图。(Hardtke and Deng, 2000; Schäfer and Bowler,2002)

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

参 考 文 献

Adan C-C, Donna L C, Kuo-C Y, Steffen A, 2000. Aux/IAA proteins are phosphorylated by hytochrome in *vitro*. *Plant Physiol*, **124**: 1728-1738

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

- Singh A, Selvi M, Sharma R, 1999. Sun light-induced anthocyanin pigmentation in maize vegetative tissue. *J Exp Bot*, **50**(339): 1619-1625
- 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. *The Plant Cell*, **11**: 145-157
- 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 and 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. *The 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 Intern*, **44**(5): 925- 932
- Chory J, Chatterjee M, Cook R K, Elich T, 1996. From seed germination to flowering, light controls plant development via the pigment. *Biological Abstracts*, 1997/01–1997/06
- Christian F, Kuo-C Y, Clark L, Hong Z, Tedd D E, Joanne C, 2000. PKS1, a substrate phosphorylated by phytochrome that modulates light signaling in *Arabidopsis*. *Semin. Cell. Dev. Biol*, **11**: 467-437
- Christoph P, Uta S, Helge D, Eberhard S, 1998. The blue light receptor cryptochrome 1 can act independently of phytochrome A and B in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **16**(4): 465-471
- Clack J, 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*, 251: 413-427
- Deng X W, Matsui M, Wei N, Wanger D, Chu A M, Felmann K A, Quail P H, 1992. COP1: an *Arabidopsis* regulatory gene, encodes a protein with Zinc-binding motif and αG_{β} homologous domain. *Cell*, **71**(5):791-801
- Furuya M, 1993. Phytochromes: their molecular species gene families, and functions. *Annu. Rev. Plant physiol. Plant Mol. Biol*, **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* Ca^{2+} -binding protein Involved in cryptochrome and phytochrome coaction. *Science*, **291**: 487-490
- 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, Frohnmeyer 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, Xu Y, Quail P H, 1998. SPA1, A new genetic locus involved in phytochrome A-specific signal transduction. *Plant Cell*, **10**:19-33
- 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

Hong H Q, Tang R H, Anthony R C, 2001. The signaling mechanism of *Arabidopsis* CRY1 involves direct interaction with COP1. *The Plant Cell*, **13**: 2573-2587

Hou Y M, Von A G, Deng X W, 1993. A new class of *Arabidopsis* constomorphogenic genes involved in regulating cotyledon development. *Biological Abstracts*, 1993/01-1993/06

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

Jose A J, June C, Tang R H, Yang H Q, Jose M A, Joseph R E, Anthony R C, 2001. An *Arabidopsis* circadian clock component both CRY1 and phyB. *Nature*, **410**: 487-490

Karen J, Halliday, Matthew H, Min N, Minmin Q, Peter H Q, 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

Keiko U, Torii, Timony W, Xing-W D, 1998. Functional dissection of its three structural modules in light control of seeding development. *The EMBO Journal*, **17**(19): 5577-5587

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.

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

Koornneef M, Hanhart C, Van L M P, 1995. The effect of daylength on the transition to flowering in phytochrome-deficient, late-flowering and double mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum*, **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. *Biological Abstracts* 1996/01-1996/06

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 form and in the COP9 complex, and their abundance is differentially affected by the pleiotropic cop/det/fus mutations, *Biological Abstracts* 1999/01-1999/06

Lay H A, Sudip C, Ning W, Tokitaka O, Alfred B, Xing-W D, 1998. Molecular interaction between COP1 and HY5 defines a regulatory switch for light control of *Arabidopsis* development. *Molecular Cell*, **1**: 213-222

Magnus H, Li G M, Li J Q, Xing-W D, 2002. Two interacting bZIP protein are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Gene & Dev*, **16**: 1247-1259

Margaret A, Anthony R C, 1997. The blue-light receptor cryptochrome 1 shows functional dependence on phytochrome A or phytochrome B in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, **11**(3): 421-427

Margaret A, Jose A, Jarillok A R, Cashmore, 1998. Chimeric proteins between cry1 and cry2 *Arabidopsis* blue light photoreceptors indicate overlapping functions and varying protein stability. *The Plant Cell*, **10**: 197-207

Matthew H, Christoph Ri, Margaret T, Boylan, Peter H Q, 1999. The FAR1 locus encodes a novel nuclear

protein specific to phytochrome A signaling. *Gene & Dev*, **13**: 2017-2027

Mayer R, Raventos D, Chua N H, 1996. Det1, cop1, and cop9 mutations . Biological Abstracts1997/01-1997/06

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. *Biological Abstracts*, 2000/01-2000/06

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

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

Schafer 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 IA, 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. *Biological Abstracts*, 2000/01-2000/06

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 Physiol. Plant. Mol. Biol.*, **45**: 143 – 171

Stacey M G, Hicks S N, Von 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**:1491-1503

Stefan K, Laszlo K B, Lana K, Eva A, Klaus H, Eberhard S, Ferenc N, 1999. Light quality–dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *Plant Cell*, **11**: 1445-1456

Thierry D, Pilar P G, Whitelam C, Nicholas P H, 2001. FHY1: a phytochrome A-specific signal transducer. *Gene & Dev*, **15** : 2980-2990

Thompson W F, White M J, 1991. Physiological and molecular studies of light-regulated nuclear genes in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **42**: 423-466

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. 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 M, Shephard F, Horton P, 1999. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the role of photoreceptors. *Biological Abstracts*, 2000/01-2000/06

Wang H Y and Deng X W, 2002. *Arabidopsis* FHY3 defines a key phytochrome A signaling component directly interacting with its homologous partner FAR1. *The EMBO Journal*, **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 R, 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

Whitelam G C, Devlin P F, 1998. Light signaling in *Arabidopsis*. *Biological Abstracts*, 1998/01-1998/06

Yamaguchi R, Masanobu N, Nobuyoshi M, Steve A K, Akira N, 1999. Light-dependent translocation of a phytochrome B-GFP fusion protein to the nucleus in transgenic *Arabidopsis*. *J. Cell Biol*, **145**(3): 437-445

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, Wu Y J, Tang R H, Liu D M, Liu Y, Anthony R C, 2000. The C termini of *Arabidopsis* cryptochromes mediate a constitutive light response. *Cell*, **103**: 815-827

Yeh K C, Wu S H, John T, Murphy J, Clark L, 1998. A cyanobacterial phytochrome two-component light sensory system. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**: 13976-13981

Yoshiharu Y, Yamamoto, Minami M, Lay H A, Xing-W D, 1998. Role of a COP1 interactive protein in mediating light-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, **10**: 1083-1094

Yoshiharu Y, Yamamoto, Xing-W D, Minami M, 2001. CIP4, a new COP1 target, is a nucleus-localized positive regulator of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **13**: 399-411

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*. *Biological Abstracts*, 1998/01-1998/06

Advance of Studies on Transduced Elements of Light Signals

YAN Hai-Fang ZHOU Bo LI Yu-Hua

(Research 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 form a precise system of reception and transduction of light signal to control growing and developing normally. Recent studies in light receptors and light signal transduction were summarized in this paper.

Keywords: Light, Light receptor, Transduced element