

· 特邀综述 ·

我国植物光信号转导研究进展概述

景艳军, 林荣呈*

中国科学院植物研究所光生物学重点实验室, 北京 100093

摘要 光是影响植物的重要环境因子, 可调节植物生长和发育的各个过程, 如种子萌发、形态建成、庇荫反应、开花和衰老等。自20世纪80年代以来, 借助模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 科学家在光调控植物生长与发育研究领域取得了重要进展, 不仅鉴定了一系列光受体和重要蛋白因子, 而且初步建立了光信号转导的调控网络, 这其中包含中国科学家的杰出贡献。该文对近10多年来我国学者在光信号转导领域的主要研究进展进行了概述, 并对该领域发展提出展望。

关键词 光受体, 光信号转导, 蛋白互作, 调控, 中国

景艳军, 林荣呈 (2017). 我国植物光信号转导研究进展概述. 植物学报 52, 257–270.

光是影响植物生长与发育的重要环境因子之一, 植物通过光受体感知并传递光信号。通过对模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)的研究, 已发现至少3类光受体, 即红光/远红光受体、蓝光受体和紫外光受体。光敏色素(phytochrome)为红光/远红光受体, 吸收600–750 nm波长的红光和远红光, 在拟南芥中有5个成员(phyA–phyE); 蓝光受体隐花色素(cryptochrome)和向光素(phototropin)吸收315–500 nm的蓝光, 拟南芥中各有2个成员: cry1/cry2和phot1/phot2; 紫外光受体(UVR8)吸收波长范围为280–315 nm。植物通过这些光受体精确分辨太阳光不同的波长、方向、强度和周期等信息变化, 经由复杂的信号感受、传递和响应, 调节从种子萌发、光形态建成、叶绿体发育、庇荫反应、生物节律、气孔开闭到开花和衰老等各个生物学过程(Jiao et al., 2007; Heijde and Ulm, 2012)。

目前, 人们对光敏色素和隐花色素信号转导的研究最为深入。黑暗条件下, 光敏色素PHYs蛋白定位于细胞质, 以不具备生物活性的Pr形式存在; 在光下, PHYs蛋白以活性的Pfr形式进入细胞核。CRY1蛋白定位于细胞核和细胞质中, CRY2蛋白则全部定位于细胞核。光敏色素和隐花色素受体通过相似的方式分别介导红光/远红光和蓝光的信号转导。其一为直接调控基因转录, 即光受体-转录因子途径; 其二为间接调控基因表达, 即光受体-COP1途径(图1)。光受体-

转录因子是一个非常短的信号通路, 因此植物可以快速响应它们所在的光环境变化, 该途径包括CRY-CIBs、CRY-PIF4/5和PHY-PIFs等。CRY2和CIBs蛋白之间存在依赖蓝光的直接相互作用, 这种互作提高了CIBs形成的异源二聚体对靶基因*FT*的激活作用, 从而促进开花(Liu et al., 2008a, 2013b)。CRY和PHYA都可以与结合在靶基因启动子的转录因子PIFs相互作用, 调控这些靶基因的表达(Chen et al., 2014; Pedmale et al., 2016; Ma et al., 2016a)。另外, PHY和PIFs的互作促使后者磷酸化并进入26S蛋白酶体降解, 从而抑制其转录活性(Jang et al., 2010)。光受体PHY和CRY与COP1直接相互作用抑制了COP1的E3泛素连接酶活性, 促进COP1的靶蛋白如HY5、HFR1、LAF1、PIL1、CO和GI等的积累(Hardtke et al., 2000; Seo et al., 2003; Jang et al., 2005, 2015; Liu et al., 2008b; Luo et al., 2014)。随着光照时间的延长, 磷酸化的PHY也能被COP1泛素化, 进入26S蛋白酶体中降解, 而PIFs则促进COP1对PHY的降解(Jang et al., 2010)。依赖蓝光的CRY1/2-SPA1相互作用减弱了COP1的E3泛素化连接酶活性, 从而稳定了COP1下游转录因子的蛋白水平(Saijo et al., 2003; Liu et al., 2011; Lian et al., 2011)。

与PHY和CRY不同的是, 在UV-B光受体UVR8介导的信号途径中, COP1和HY5都是正调控因子。UV-B诱导形成的COP1复合体包含UVR8, 将COP1

收稿日期: 2016-07-14; 接受日期: 2016-11-23
基金项目: 国家自然科学基金(No.31370023, No.31325002)
* 通讯作者。E-mail: rclin@ibcas.ac.cn

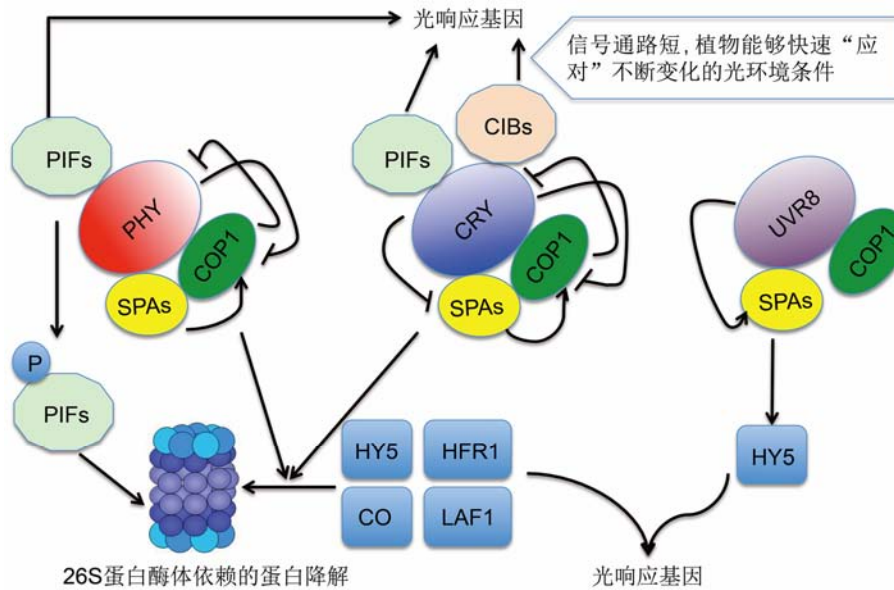


图1 光受体(光敏色素、隐花色素和紫外光受体)介导的信号转导机制的工作模型

在响应外界光信号的过程中, 光受体通过两条途径调控基因表达。其一是CRY和PHY介导的光抑制COP1对转录调控因子HY5、HFR1、LAF1和CO等的降解。其二是光受体与转录因子PIFs等互作, 直接调控光响应基因的转录。在UV-B光受体UVR8介导的信号途径中, UV-B诱导形成的COP1复合体包含UVR8, 该复合体能促进HY5的稳定性和活性。COP1与光受体能够互作, 但其作用的分子机制可能不同。例如, COP1介导了PHYA和CRY2的光依赖的泛素化及降解, 但并未影响PHYB、CRY1和UVR8的稳定性。尽管CRY1和CRY2都能与SPA1直接互作, 但二者互作机制却不相同。CRY1在COP1-SPA1的互作中起竞争性抑制作用, 而CRY2-SPA1互作则增强了CRY2-COP1的互作。在这两种情况下, COP1的活性都被抑制。箭头代表促进作用, 带有终止符号的线条表示起抑制作用。

Figure 1 Simplified overview of the signal transduction pathway mediated by phytochrome, cryptochrome and UVR8

There are 2 mechanisms of transcriptional regulation by PHY and CRY. These two photoreceptors mediated light inhibition by COP1 degradation of transcription factor HY5, HFR1, LAF1 and CO etc. In addition, PHY and CRY interact with PIFs and/or CIBs which are enriched on the DNA sequence to directly modulate expression of light response genes (LRBs). In UVR8-mediated signal transduction pathway, the COP1 complex induced by UV-B contains UVR8 and promotes light signaling by stabilizing HY5. COP1 interacts with PHY, CRY and UVR8, but the molecular mechanism of these interactions seems to be different. For example, the interactions lead to ubiquitination and degradation of CRY2 and PHYA, but it seems not to affect the stability of PHYB, CRY1 and UVR8. Both CRY1 and CRY2 interact directly with SPA1 in blue light dependent manner, but the molecular outputs may be different. CRY1-SPA1 competitively inhibits COP1-SPA1 interaction, CRY2-SPA1 seems to enhance CRY2-COP1 interaction. In both cases COP1 activity is inhibited. Arrows indicate positive regulation and bars indicate negative regulation.

的功能进行反转, 能促进HY5的稳定性和活性提高, 从而实现COP1在UV-B光形态建成中的正调控作用 (Huang et al., 2013)。目前, 对于UV-B信号网络尚缺乏系统的了解。

在过去的10多年里, 人们对光信号转导在转录、转录后、翻译和翻译后多个水平有了进一步深入研究 (Wu, 2014)。最近的突破性研究表明, E3泛素连接酶LRB在体内能促进PIF3和phyB泛素化并降解 (Ni et al., 2014), UVR8被鉴定为UVB光受体 (Rizzini et al.,

2011; Wu et al., 2012)。此外, 更多的正向和负向转录调控因子被鉴定。高通量测序以及大量的突变体研究表明, 染色质重塑、组蛋白修饰、miRNA以及siRNA在光响应基因的表达调控中具有重要作用, 表明植物光适应性响应过程中, 在转录和转录后水平起作用的表观遗传调控不可或缺。在翻译调控方面, 有研究表明光处理能够促进核糖体在特定光响应基因的富集。光受体以及光信号转导过程中重要组分的磷酸化和选择性泛素化及降解持续得到国内外研究人员的关

注, 进一步说明翻译后调控是植物响应光的发育调控过程中的重要环节(图2)。

近10年来, 我国学者在植物光信号转导领域取得了一系列重要的研究成果。本文将对其中的主要研究进展进行概括性介绍, 希望借此追踪并展现我国学者在该领域做出的重要贡献。

1 种子休眠与萌发

种子休眠与萌发是两个紧密关联的生理过程, 对农作物生产至关重要。休眠在种子成熟过程中逐渐形成, 新收获的种子休眠程度达到最高。休眠可以帮助植物度过不利的环境以及防止穗发芽和“胎萌”等现象的发生。后熟、低温和光照等因素往往可以打破休眠, 使种子萌发, 开始新的生命周期。20世纪50年代, 人们就已知红光促进莴苣(*Lactuca sativa*)种子萌发, 远红光则抑制其种子萌发, 并且二者可以逆转对方产生

的效应(Borthwick et al., 1952)。这种可逆调控主要是由光敏色素控制的, 而光敏色素互作蛋白PIF1是光调节种子萌发的关键因子, PIF1在黑暗中积累, 抑制种子萌发(Oh et al., 2004)。而转录调控因子HFR1通过与PIF1形成异源二聚体使PIF1不能与靶基因结合, 促进种子萌发, HFR1-PIF1从而构成了光调控种子萌发的重要转录调控元件(Shi et al., 2013)。DET1作为种子萌发的抑制因子, 通过降解HFR1但稳定PIF1, 实现在蛋白水平调节种子萌发(Shi et al., 2015)。

最近的研究发现, 2个类Myb型转录因子RVE1和RVE2能同时调控种子休眠和萌发, 揭示了一条光信号调控种子休眠和萌发的遗传途径。RVE1可直接结合到赤霉素合成酶编码基因GA3ox2的启动子, 抑制其转录以及活性赤霉素的合成, 从而促进休眠, 抑制萌发。在拟南芥不同的生态型中, RVE1和RVE2的表达量与休眠程度呈正相关。在种子发育过程中, RVE1和RVE2表达量逐渐升高, 而在种子浸泡后, 其

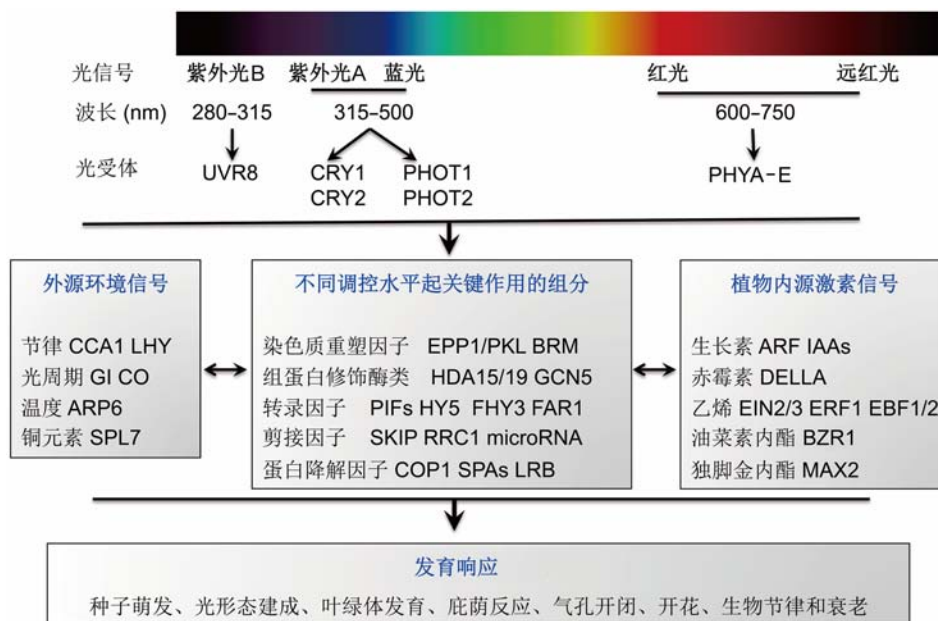


图2 光受体以及参与光信号转导途径的组分因子

目前已经鉴定到在转录、转录后、翻译和翻译后各个调控水平起作用的关键组分, 由它们构成的光信号转导途径与外源环境信号和植物内源激素信号存在交互, 共同调控植物的多个发育过程。

Figure 2 Photoreceptors and potential light signaling intermediates

The key regulators have been identified to regulate light-response genes at various levels, including transcriptional, posttranscriptional, translational, and posttranslational regulation. The light signaling pathway cross-talks with exogenous environmental signaling and internal phytohormone signaling to shape various developmental responses.

表达量迅速下降,同时,phyB抑制二者的表达(Jiang et al., 2016)。

2 光形态建成

光形态建成是光调控植物生长与发育研究中最深入的一个生物学过程。目前,对该过程涉及的光受体和中间信号传递因子,以及光信号与其它信号之间的相互作用都有较为详细的研究。

2.1 光受体

近年来,光敏色素的研究主要集中于内源和外源信号因子对光敏色素的调节,以及它们自身的转录调控作用(Wang and Wang, 2015b)。研究表明,SPA蛋白参与COP1介导的phyA的降解过程,并且COP1/SPA1蛋白复合物与phyA泛素化密切相关。磷酸化的phyA在核内积累,优先与COP1/SPA1结合,而非磷酸化的phyA则优先与FHY3和FHY1结合,说明光诱导的phyA的磷酸化是调控光受体与信号增强或减弱组分相互作用的一个开关(Saijo et al., 2008)。在全基因组水平鉴定phyA的靶基因,发现phyA可以结合G-box和PBE-box等顺式元件,这些元件是PIFs和HY5转录因子的识别位点(Lee et al., 2007),表明phyA通过直接或间接与PIFs和HY5互作,调控靶基因的表达,以快速响应内源和外源信号(Chen et al., 2014)。FHY1也能够直接将phyA引导到靶基因的启动子上并激活转录,FHY1的磷酸化状态对于幼苗识别远红光/红光变化至关重要(Chen et al., 2012)。远红光条件下,phyB能与SPA1互作,拮抗phyA对SPA1蛋白积累的抑制,而且,SPA1能促进COP1的核内聚集。因此,phyB在远红光信号通路中通过促进SPA1的积累,增强SPA1-COP1泛素化连接酶复合体的活性,发挥抑制光形态建成的作用,而且phyB的这种作用独立于phyA(Zheng et al., 2013)。

隐花色素的氨基端(CNT)与光裂解酶有很高的同源性,但是其羧基端(CCT)非常独特,是隐花色素的功能区域(Xu et al., 2016b)。CRY1分子可以与CNT1组成性形成二聚体,这种二聚化是蓝光激活CCT1所必需的,而蓝光促使CNT1的二聚化特性发生改变,CCT1被激活,最终促发CRY1的信号途径(Sang et al., 2005)。CRY1以蓝光依赖的方式与

SPA1相互作用,该互作导致COP1与SPA1的结合受到抑制,促进COP1-SPA1复合体的解离,最终促进光形态建成(Lian et al., 2011; Liu et al., 2011)。因此,蓝光诱导的CRY1-SPA1的相互作用能够调控COP1的活性和植物的发育过程。

UVR8是近来发现的UV-B光受体。拟南芥UVR8的晶体结构于2012年得到解析(Wu et al., 2012)。在此基础上,发现UVR8的色氨酸W233与W285是决定光吸收能力的关键位点,而精氨酸R286和R338对保持蛋白二聚体稳定性至关重要(Huang et al., 2014)。UVR8与COP1蛋白互作也依赖于这些氨基酸,其位点的突变显著降低了拟南芥对UV-B信号的敏感性,表明UVR8与COP1的互作决定了UVR8介导的UV-B信号感知以及光形态建成(Huang et al., 2014)。

2.2 信号转导因子

COP1是光形态建成的核心抑制因子,通过其E3泛素连接酶活性促使靶蛋白选择性降解(Wu, 2014)。BBX21/22、HFR1、PIL1、PAR1和PAR2促进幼苗去黄化,这些蛋白在体内与COP1互作,在黑暗中被26S蛋白酶体降解(Yang et al., 2005; Chang et al., 2008, 2011; Zhou et al., 2014; Luo et al., 2014; Xu et al., 2016a)。通过对cop1-6突变体进行诱变筛选,获得了COP1的抑制因子CSU2。CSU2和COP1都存在卷曲螺旋结构域,该结构域介导二者的直接相互作用,从而导致CSU2抑制COP1的E3泛素连接酶活性(Xu et al., 2015a)。COP1还与4个功能部分冗余的SPA蛋白形成COP1-SPA复合体,关键SPA蛋白的缺失导致COP1的E3连接酶活性下降(Zhu et al., 2008)。除作为E3泛素连接酶发挥功能外,COP1-SPA复合体还可通过非蛋白降解途径来抑制光形态建成。在黑暗条件下,BR途径的重要负调控因子BIN2作用于COP1下游,COP1/SPA抑制BIN2的活性,而BIN2是PIF3的1个激酶,可直接介导其磷酸化与降解(Ling et al., 2017)。COP9复合体CSN、CDD复合体和COP1复合体在植物的光形态建成中起抑制作用(Huang et al., 2013),而CUL4在联系3个蛋白复合体中发挥重要作用(Chen et al., 2006)。

COP1不仅促进光形态建成正向因子的降解,而且其本身也受到其它因子的调控。一方面,COP1的转录水平受到ABI4和HY5的直接调节,而COP1又促进

ABI4蛋白的降解(Xu et al., 2016b)。另一方面, SIZ1作为SUMO E3连接酶与COP1相互作用, SUMO化修饰COP1, 增强COP1的泛素连接酶活性, 同时, COP1也促进SIZ1的泛素化修饰及降解(Lin et al., 2016)。因此, ABI4、HY5和SIZ1从转录和翻译后水平对COP1的反馈调节, 可以维持适度的COP1水平和活性, 确保光形态建成。此外, FHY3和HY5通过激活COP1的表达调控UV-B依赖的光形态建成, 这种模式有别于其它光信号通路(Huang et al., 2012)。

转录因子是光信号通路的重要组分。FHY3和FAR1是由转座酶进化而来的植物特有的转录因子, 两者通过直接调节FHY1和FHL的表达来调控phyA在细胞核与细胞质间的移动(Lin et al., 2007)。转录因子HY5也能直接结合到FHY1和FHL的启动子上, 在远红光下通过与FHY3和FAR1的互作, 抑制后二者对FHY1和FHL的激活作用(Li et al., 2010)。结合染色质免疫沉淀和高通量测序技术, 研究人员发现了大量的FHY3的直接调控基因, 并鉴定出FHY3的结合位点, 包含FBS顺式元件和着丝粒附近的重复序列(Ouyang et al., 2011)。FHY1对phyA的核-质移动至关重要, 而FHY1蛋白本身在红光下被快速磷酸化, 在远红光下磷酸化消失, FHY1在红光/远红光下的可逆磷酸化又依赖于phyA受体(Shen et al., 2009)。PIL1与HFR1形成异源二聚体, 共同促进光形态建成, PIL1也能与PIF1、PIF3、PIF4和PIF5互作, 阻止这些PIF蛋白对靶基因的转录调控。因此, PIL1和HFR1作为光形态建成的正调控因子与PIFs相互拮抗, 共同调控光形态建成(Luo et al., 2014)。DET1与PIF1、PIF3、PIF4和PIF5直接作用, 稳定这些PIFs蛋白, 共同维持植物的暗形态建成(Dong et al., 2014)。此外, bZIP16转录因子在光形态建成中起负调控作用, 而在种子萌发过程中起正调控作用(Hsieh et al., 2012)。

染色质重塑和组蛋白修饰在调控基因表达中具有重要作用。染色质重塑因子PKL/EPP1与HY5及HYH相互作用, 被后二者共同招募到光响应的细胞伸长相关基因的启动子上, 抑制H3K27me3在这些基因上的结合, 从而促进目标基因的表达, 抑制光形态建成(Jing et al., 2013)。PKL还与PIF3、油菜素内酯关键因子BZR1及赤霉素信号因子DELLA蛋白直接相互作用。在黑暗条件下, PIF3和BZR1以同源或异源二聚体的方式结合到细胞伸长相关基因的启动子上, 通

过招募PKL来改变靶基因区域染色质的状态; 而DELLA蛋白起相反的作用, 它们通过与PKL互作来削弱其结合靶基因的能力(Zhang et al., 2014a)。组蛋白脱乙酰酶HDA15对叶绿素合成相关基因的表达具有负调控作用, 其对靶基因的结合依赖于与PIF3的互作(Liu et al., 2013a)。此外, 甲基转移酶HEN1和HY5形成一个负反馈调节环, miRNAs对光形态建成的正/负调控因子的转录后水平进行调控, 且这种调控作用依赖不同的光受体(Tsai et al., 2014)。

还有其它一些因子也参与光形态建成。例如, VQ蛋白是植物特有的转录调控因子, 参与调控多个发育过程(Jing and Lin, 2015)。在远红光及弱白光下, VQ29与PIF1相互作用, 直接结合到细胞伸长基因XTR7的启动子上, 共同激活其表达, 进而抑制光形态建成(Li et al., 2014)。在拟南芥的去黄化过程中, 纤维素微丝快速伸长导致下胚轴细胞的生长, 类糖基转移酶ABI8通过调控纤维素的合成从而促进下胚轴的伸长(Wang et al., 2015)。

2.3 光信号与激素信号的互作

越来越多的研究表明, 光与植物激素(包括赤霉素(GA)、油菜素内酯(BR)、生长素、乙烯、脱落酸(ABA))共同调控了植物生长发育的许多过程, 这种协同机制正逐步被阐释。

光抑制下胚轴生长, 而GA起促进作用。在缺失GA时, 细胞核定位的DELLA蛋白能积累至较高水平, 与PIF3相互作用, 阻止后者对靶基因的转录调控, 从而抑制PIF3介导的下胚轴伸长。GA存在时, 引发DELLA蛋白的降解, 解除对PIF3的抑制。因此, DELLA与PIF3之间存在竞争性相互作用, 这一研究是对光与赤霉素信号转导过程的整合(Feng et al., 2008)。COP1促进转录因子GATA2在黑暗中的泛素化降解, BR信号关键因子BZR1则在转录水平直接抑制GATA2的表达, 而GATA2可以调控光和BR响应基因的表达, 进而调控光形态建成(Luo et al., 2010)。PIF4、BZR1与DELLA的相互作用进一步将光、BR和GA等不同信号整合在一起, 促进植物幼苗生长并更好地响应内外环境的变化(Bai et al., 2012; Oh et al., 2012)。

光对植物不同器官的调控具有差异性, 如光促进叶片发育却抑制茎的伸长, 这种差异性调控有利于植物对光环境的适应(Wang and Wang, 2015a)。最近

的研究表明,光通过调控生长素的含量和光信号核心转录因子PIFs的稳定性,实现对不同器官中生长素快速响应基因*SAURs*表达的差异性调控(Sun et al., 2016)。PIF4直接调控生长素合成基因*YUC8*的表达,并导致体内生长素含量升高,进而促进细胞的伸长(Sun et al., 2012)。

乙烯能够促进COP1向核内移动,从而介导HY5的降解,COP1-HY5在EIN3的下游将光信号和乙烯信号整合起来,在乙烯促进光下下胚轴伸长中起关键作用,从而在蛋白水平阐明了光和乙烯以相反的方式调控下胚轴生长(Yu et al., 2013)。乙烯通过EIN3和EIL1同时激活二条功能相反的调控通路,一条由PIF3介导,在光下促进下胚轴伸长;另一条由ERF1介导,在黑暗下抑制下胚轴伸长(Zhong et al., 2012)。COP1在幼苗出土见光过程中起核心作用,它能直接结合并泛素化降解2个F-box蛋白EBF1和EBF2,而EBF1和EBF2是降解EIN3的泛素连接酶。因此,随着幼苗向上生长,光照逐渐增加,COP1蛋白功能受到抑制,有助于EIN3蛋白的稳定(Shi et al., 2016a)。幼苗破土而出时会受到强光照射,光受体phyB被激活,进而与EIN3以及EIN3的F-box蛋白EBF1和EBF2直接相互作用,这种相互作用显著增强了EBF1/EBF2对EIN3的结合和降解,该机制有助于幼苗适应出土前后的环境剧变(Shi et al., 2016b)。

ABI5是ABA信号途径中的一个关键转录因子。HY5和ABI5能激活ABI5的表达,BBX21调控因子通过与HY5和ABI5互作抑制ABI5的激活作用,从而将光信号和ABA信号整合起来(Xu et al., 2014)。FHY3/FAR1也可以直接结合ABI5启动子并促进其表达,从而调控种子萌发和对干旱胁迫的响应(Tang et al., 2013)。此外,FHY3和FAR1还调节水杨酸含量和植物对病原菌的抗性(Wang et al., 2016)。

2.4 光信号与环境信号因子的互作

温度是影响植物的重要环境因子。蓝光能够抑制温度升高引起下胚轴伸长,该过程依赖于CRY1。温度升高时PIF4促进生长素合成基因*YUC8*的表达,蓝光下CRY1通过与PIF4相互作用抑制PIF4的转录活性,进而调控生长素合成及下胚轴伸长。因此,PIF4是介导植物蓝光和红光与温度信号通路相互作用的关键蛋

白(Ma et al., 2016a)。

铜是植物生长发育所必需的一种微量元素。HY5和SPL7共同结合在*MIR408*的启动子上,协同调控*miR408*及其靶基因在光和铜变化情况下的差异表达,这种调控方式介导了细胞中铜向叶绿体和质体蓝素的分配,进而与光合作用的水平紧密相关(Zhang et al., 2014b)。该研究揭示了光和铜元素的信号交流由HY5-SPL7介导。

3 叶绿素合成

叶绿素生物合成是在叶绿体内完成的一系列酶促反应,酶基因的表达受到严格的调控,而光作为环境因子对叶绿素合成发挥十分重要的作用。原叶绿素酸酯氧化还原酶POR是促进叶绿素合成的关键酶,由*PORA*、*PORB*和*PORC*编码。乙烯信号途径关键因子EIN3可以整合光和乙烯信号,直接激活*PORA*和*PORB*的表达,调控叶绿素合成和幼苗生长(Zhong et al., 2009)。RVE1转录因子通过直接结合并调节*PORA*的表达来调节叶绿素合成(Xu et al., 2015b)。FHY3和FAR1则直接结合到胆色素原合酶基因*HEMB1*的启动子上,促进*HEMB1*的表达,而叶绿素合成的负向因子PIF1通过与FHY3相互作用来拮抗*HEMB1*的转录水平,进而影响叶绿素前体的合成(Tang et al., 2012)。染色质重塑因子BRAHMA通过与PIF1互作结合*PORC*基因的启动子,影响该基因启动子区H3K4me3的组蛋白甲基化程度,负向调控叶绿素合成(Zhang et al., 2017)。此外,FHY3可通过激活*ARC5*参与叶绿体发育的调控(Ouyang et al., 2011)。

光调控叶绿素合成的研究集中于幼苗由异养生长向光下自养生长的转变过程。黑暗下生长的幼苗积累较多的原叶绿素酸酯(叶绿素合成中间产物),遇较强的光后极易产生单线态氧,导致光氧化胁迫,甚至细胞损伤或死亡。研究表明,光信号途径中的二对重要转录因子HY5/HYH和PIF1/PIF3在调节单线态氧的产生上具有相反的功能,但是2类因子能相互作用形成异源复合体,直接结合到许多活性氧和胁迫响应基因的DNA序列上,拮抗调控这些基因的表达,从而促进幼苗适应光环境(Chen et al., 2013)。FHY3和FAR1也能够直接激活*MIPS1*的表达,促进肌醇的合成以避免光诱导氧化胁迫的产生(Ma et al., 2016b)。

4 向光性

向光性是植物对蓝光的向性反应, PHOT1是向光反应的主要光受体, 但目前对PHOT1介导的信号途径还知之甚少。蓝光诱导可以引起细胞质内钙水平升高, 在*phot1*突变体内, 这种钙水平效应受到抑制, 而多聚磷酸肌醇5磷酸酶(5PTase)家族的5PTase13功能的丧失反而促进细胞质内的钙水平升高, 同时5PTase13与PHOT1存在相互作用, 表明5PTase13参与了蓝光下PHOT1介导的钙信号过程, 并且对PHOT1具有拮抗作用(Chen et al., 2008)。蓝光信号和生长素都是植物向光反应所必需的。研究表明, PIF4和PIF5是植物向光性反应的二个重要负调控因子, 二者可以直接结合生长素响应的抑制子基因*IAA19*和*IAA29*的启动子并激活它们的表达, 从而实现对生长素信号转导和植物向光性反应的调控作用(Sun et al., 2013)。

5 气孔发育

气孔是植物与外界环境之间进行气体交换的重要通道, 气孔的发育模式受遗传调控, 同时也受到外部信号如光的调节(Bergmann et al., 2004)。CRY和PHOT在蓝光介导的气孔开张过程中以加性效应发挥作用, COP1是重要的抑制因子, 可能在CRY和PHOT调控气孔开张的信号通路的下游起作用(Mao et al., 2005)。通过对光信号通路不同组分突变体的气孔发育观察, 发现在蓝光和红光下, *cry*和*phyB*突变体的气孔发育分别受到抑制, 而远红光下*phyA*突变体的气孔几乎不发育。然而, *cop1*突变体的气孔成簇发育, 说明COP1对气孔发育有抑制作用(Kang et al., 2009)。YODA及其下游的SPCH、MUTE和FAMA都位于COP1的遗传学下游, 暗示COP1与TMM介导两条独立的信号通路, 光调控气孔发育可能通过CRY-PHY-COP1信号通路与有丝分裂原激活的蛋白激酶信号通路之间互作实现(Kang et al., 2009)。此外, 研究还表明PHY可能通过调控MYB类转录因子MYB60来调控红光下的气孔开张(Wang et al., 2010)。

6 开花

开花在植物体内受多条途径调控, 其中之一是光周期

途径(Andres and Coupland, 2012)。蓝光受体CRY2在光周期调控开花方面起重要作用。在细胞核中, CRY2发生蓝光依赖性的磷酸化和泛素化, 最终被降解(Yu et al., 2007a)。对其结构与功能关系的研究发现, 由80个氨基酸残基组成的基序(NC80)是CRY2功能所必需的, NC80不被磷酸化修饰, 其在拟南芥体内被组成型激活, 而CRY2的羧基端是蓝光调控的磷酸化区域, 但不是发挥功能所必需的(Yu et al., 2007b)。CRY2的磷酸化是由酪蛋白激酶CK1.3和CK1.4完成的, 黑暗中CRY2磷酸化较弱, 蓝光下CK1.3和CK1.4的磷酸化能力显著增强, CRY2蛋白加速降解, 从而调节植物对蓝光的响应(Tan et al., 2013)。CIB1及其同源蛋白CIB2、CIB4和CIB5是一类bHLH型转录因子, 能结合到开花途径关键因子*FT*启动子的E-box元件上并直接激活其转录。CRY2通过与CIBs因子互作, 促进*FT*的表达和开花(Liu et al., 2008a)。有意思的是, CIBs在体外与G-box元件结合能力强, 将G-box突变为E-box后结合力极低; 然而, CIBs因子在体内可以形成异源二聚体, 对*FT*的E-box有很强的结合力, 表明转录因子可以通过形成异源二聚体改变与DNA结合的亲和力(Liu et al., 2013b)。

过度施加氮素会导致开花延迟, 低氮水平会诱导FNR1和CRY1的表达, 功能缺失突变会使它们对氮浓度不敏感。氮可以调控FNR1的表达, 改变NADPH/NADP⁺和ATP/AMP的比率, 进而影响AMPK的活性。AMPK能调节细胞核中CRY1的丰度和生物钟的输入信号, 由此调控正常的开花过程。上述研究首次将氮素信号与蓝光信号联系到了一起, 并且发现蓝光信号可以逆转高氮引起的开花延迟现象(Yuan et al., 2016)。

COP1作为E3连接酶与CO互作并将CO泛素化, 从而降解CO, 抑制开花。而CRY2介导的蓝光信号能够抑制COP1的活性, 稳定CO, 进而激活*FT*的表达, 促进开花(Liu et al., 2008b)。而蓝光依赖的CRY2-SPA1的互作可以促进CRY2与COP1的相互作用, 从而抑制COP1的活性(Zuo et al., 2011)。CUL4-DDB1与COP1-SPA复合体在体内和体外均存在相互作用, *CUL4*基因的共抑制增强了*cop1*的光形态建成表型, 且在短日照下促进*FT*的表达, 使拟南芥提前开花, 表明CUL4-DDB1-COP1-SPA组成的复

合体不仅抑制光形态建成,而且抑制开花(Chen et al., 2010)。

7 节律调控

生物钟是人、动物、植物和微生物的一种自我调节机制,它使得物种保持以近似24小时为周期的昼夜节律。光受体在感受光信号以及生物钟调控过程中起重要作用。然而光信号如何经由光受体传递至中央振荡器进而调控基因表达还知之甚少。*phyA*信号途径中的正调控因子FHY3、FAR1和HY5在夜晚激活*ELF4*的表达,节律控制的中央振荡器组分CCA1和LHY则在黎明通过与上述转录因子互作抑制*ELF4*的表达(Li et al., 2011)。该研究将光信号与中央振荡器通过光和节律相关的转录因子对*ELF4*的调控联系起来。

LWD1/2节律表达受到PRR7和PRR9的调控,LWD1也能与PRR9、PRR5和TOC1的启动子直接结合并调控其表达,说明在拟南芥生物节律调控中存在正反馈调节环,LWD1和LWD2在光输入途径和生物节律中都起作用(Wang et al., 2011)。尽管LNK1和LNK2缺乏DNA结合结构域,但LNK1能够结合到PRR5和TOC1的启动子上,这是由于LNK1作为共激活因子被DNA结合蛋白如RVE4和RVE8招募到PRR5与TOC1的启动子上发挥作用(Xie et al., 2014)。此外,剪接体因子SKIP能够与剪接因子丝氨酸/精氨酸富含蛋白45直接互作,结合生物钟基因PRR7和PRR9,对其可变剪接和mRNA成熟进行调控(Wang et al., 2012)。

功能未知基因COR27/28的表达受到了生物钟的调控,二者可以抑制生物钟中央振荡器核心基因PRR5以及TOC1的表达。COR27/28作为正调控因子调控开花时间,同时作为负调控因子调控植物抗冻性。因此,外源环境信号通过调控COR27/28影响生物节律,进而平衡植物的生长发育和抗冻性(Li et al., 2016)。

8 衰老

衰老是器官或组织逐步衰退和死亡的变化过程,除了代表器官或组织的使用寿命终结之外,在发育生物学上也有重要的意义。PIFs转录因子在调控叶片衰老中发挥重要作用,PIF基因突变会导致叶片寿命延长,

PIF4能够激活叶绿素降解调控基因*NYE1*并抑制叶绿体功能维持基因*GLK2*的表达,表明PIFs是响应衰老的正调节因子(Song et al., 2014)。此外还发现*NYE1*的同源基因*NYE2*是拟南芥叶片衰老过程中叶绿素降解的正调控因子(Wu et al., 2016)。

9 光信号转导在作物中的研究

光信号转导在模式植物拟南芥中已有较为深入的研究,而在其它植物如水稻(*Oryza sativa*)和大豆(*Glycine max*)等作物中的研究才刚刚开始。水稻*phyB*的功能缺失引起总叶面积减少,单位叶面积呼吸速率降低,因此*phyB*突变体不易失水,耐旱性增强(Liu et al., 2012)。通过比较水稻*phyB*突变体与野生型叶片的miRNA表达差异,发现其中32个差异表达的miRNA能够沉默70个水稻基因,这些miRNA靶基因多为转录因子(Sun et al., 2015),暗示miRNA参与*phyB*介导的光信号转导过程。水稻耐盐蛋白OsHAL3是黄素单核苷酸(FMN)结合蛋白,参与细胞的分裂。研究表明蓝光可以降低OsHAL3的活性,OsHAL3通过招募泛素蛋白降解系统以促进细胞的分裂,进而调节水稻幼苗生长(Sun et al., 2009)。最近的研究表明,水稻籽粒形状的正调控因子GS5可能在PHYB途径的下游起作用。有趣的是,*phyB*的突变体表现为籽粒宽度和长度都增加,暗示PHYB途径以某种未知的方式影响籽粒的形状和灌浆(Xu et al., 2015a)。

大豆基因组含有两个隐花色素基因*GmCRY1a*和*GmCRY2a*,它们都能影响蓝光对细胞伸长的抑制,但只有*GmCRY2a*在蓝光下被26S蛋白酶体降解(Zhang et al., 2008)。*GmCRY1a*(而非*GmCRY2a*)具有强烈的开花促进作用,是光周期调控开花的重要调控因子,而且光周期依赖的*GmCRY1a*蛋白表达与大豆栽培种的光周期开花以及纬度分布呈正相关(Zhang et al., 2008)。通过分析*GmCRY2a*和*GmCIB1*表达增强或降低的转基因大豆植株,发现*GmCIB1*促进叶片衰老,而*GmCRY2a*起抑制作用。*GmCIB1*能够直接结合到衰老相关基因*GmWRKY53b*的启动子上并激活其表达,*GmCRY2a*被蓝光激活后与*GmCIB1*互作并抑制后者结合靶基因的能力。该研究表明CRY-CIB1信号转导机制在进化上是保守的(Meng et al., 2013)。

10 展望

过去的几十年里,借助于模式植物拟南芥,植物生长发育的光信号转导机制研究取得了一系列进展,极大推进了人们对该领域的认识,同时也引发了进一步的全新思考:(1)光受体如何发挥其生化作用;(2)转录复合体的形成以及对下游基因的转录如何受光信号的调控;(3)尽管对于植物识别不同光质有了很好的了解,但对于植物如何区分光的强度变化还缺乏足够的认识,这就需要在光受体和下游光信号转导2个层面进行深入研究;(4)表观遗传调控如microRNA、DNA甲基化、组蛋白修饰和染色质重塑等在光信号转导过程中的精细调控作用,以及关键组分参与其中的分子机制有待深入研究;(5)光信号与内源激素信号(ABA、GA、BR和SL)和其它外源信号(温度和重力等)如何在特定发育过程中,在转录、转录后、翻译和翻译后多个水平上互作仍需深入研究;(6)光信号转导在其它被子植物,尤其是作物,如水稻、小麦(*Triticum aestivum*)、玉米(*Zea mays*)和大豆等中的关键调控因子的功能鉴定及其分子调控机制亟待研究,通过遗传改良光受体及其信号转导组分,可为作物育种和农业生产提供一定的理论基础;(7)光信号转导在农业生产中可能发挥的作用及其分子机制的探究,如光敏核不育水稻具有长日照条件下表现雄性不育,短日照条件下能够恢复雄性正常育性的特点,而光信号转导的重要因子如CRY2、PHYA/B和CO等在光周期调控开花中起重要作用,二者可能存在着广泛的交互作用。

参考文献

- Andres F, Coupland G (2012). The genetic basis of flowering responses to seasonal cues. *Nat Rev Genet* **13**, 627–639.
- Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun TP, Wang ZY (2012). Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome impinge on a common transcription module in Arabidopsis. *Nat Cell Biol* **14**, 810–817.
- Bergmann DC, Lukowitz W, Somerville CR (2004). Stomatal development and pattern controlled by a MAP-KK kinase. *Science* **304**, 1494–1497.
- Borthwick HA, Hendricks SB, Parker MW, Toole EH, Toole VK (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA* **38**, 662–666.
- Chang CS, Li YH, Chen LT, Chen WC, Hsieh WP, Shin J, Jane WN, Chou SJ, Choi G, Hu JM, Somerville S, Wu SH (2008). LZ1, a HY5-regulated transcriptional factor, functions in Arabidopsis de-etiolation. *Plant J* **54**, 205–219.
- Chang CS, Maloof JN, Wu SH (2011). COP1-mediated degradation of BBX22/LZ1 optimizes seedling development in Arabidopsis. *Plant Physiol* **156**, 228–239.
- Chen D, Xu G, Tang W, Jing Y, Ji Q, Fei Z, Lin R (2013). Antagonistic basic helix-loop-helix/bZIP transcription factors form transcriptional modules that integrate light and reactive oxygen species signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 1657–1673.
- Chen F, Li B, Li G, Charron JB, Dai M, Shi X, Deng XW (2014). Arabidopsis phytochrome A directly targets numerous promoters for individualized modulation of genes in a wide range of pathways. *Plant Cell* **26**, 1949–1966.
- Chen F, Shi X, Chen L, Dai M, Zhou Z, Shen Y, Li J, Li G, Wei N, Deng XW (2012). Phosphorylation of FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 is a key mechanism defining signaling dynamics of phytochrome A under red and far-red light in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 1907–1920.
- Chen H, Huang X, Gusmaroli G, Terzaghi W, Lau OS, Yanagawa Y, Zhang Y, Li J, Lee JH, Zhu D, Deng XW (2010). Arabidopsis CULLIN4-damaged DNA binding protein 1 interacts with CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1-SUPPRESSOR OF PHYA complexes to regulate photomorphogenesis and flowering time. *Plant Cell* **22**, 108–123.
- Chen H, Shen Y, Tang X, Yu L, Wang J, Guo L, Zhang Y, Zhang H, Feng S, Strickland E, Zheng N, Deng XW (2006). Arabidopsis CULLIN4 forms an E3 ubiquitin ligase with RBX1 and the CDD complex in mediating light control of development. *Plant Cell* **18**, 1991–2004.
- Chen X, Lin WH, Wang Y, Luan S, Xue HW (2008). An inositol polyphosphate 5-phosphatase functions in PHOTOTROPIN1 signaling in Arabidopsis by altering cytosolic Ca^{2+} . *Plant Cell* **20**, 353–366.
- Dong J, Tang D, Gao Z, Yu R, Li K, He H, Terzaghi W, Deng XW, Chen H (2014). Arabidopsis DE-ETIOLATED1 represses photomorphogenesis by positively regulating phytochrome-interacting factors in the dark. *Plant Cell* **26**, 3630–3645.
- Feng S, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou J, Wang F, Chen L, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S, Schaffer E, Fu X, Fan LM, Deng XW (2008). Coordinated

- regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature* **451**, 475–479.
- Hardtke CS, Gohda K, Osterlund MT, Oyama T, Okada K, Deng XW** (2000). HY5 stability and activity in Arabidopsis is regulated by phosphorylation in its COP1 binding domain. *EMBO J* **19**, 4997–5006.
- Heijde M, Ulm R** (2012). UV-B photoreceptor-mediated signaling in plants. *Trends Plant Sci* **17**, 230–237.
- Hsieh WP, Hsieh HL, Wu SH** (2012). Arabidopsis bZIP16 transcription factor integrates light and hormone signaling pathways to regulate early seedling development. *Plant Cell* **24**, 3997–4011.
- Huang X, Ouyang X, Deng XW** (2014). Beyond repression of photomorphogenesis: role switching of COP/DET/FUS in light signaling. *Curr Opin Plant Biol* **21**, 96–103.
- Huang X, Ouyang X, Yang P, Lau OS, Chen L, Wei N, Deng XW** (2013). Conversion from CUL4-based COP1-SPA E3 apparatus to UVR8-COP1-SPA complexes underlies a distinct biochemical function of COP1 under UV-B. *Proc Natl Acad Sci USA* **110**, 16669–16674.
- Huang X, Ouyang X, Yang P, Lau OS, Li G, Li J, Chen H, Deng XW** (2012). Arabidopsis FHY3 and HY5 positively mediate induction of COP1 transcription in response to photomorphogenic UV-B light. *Plant Cell* **24**, 4590–4606.
- Jang IC, Henriques R, Seo HS, Nagatani A, Chua NH** (2010). Arabidopsis PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR proteins promote phytochrome B polyubiquitination by COP1 E3 ligase in the nucleus. *Plant Cell* **22**, 2370–2383.
- Jang IC, Yang JY, Seo HS, Chua NH** (2005). HFR1 is targeted by COP1 E3 ligase for post-translational proteolysis during phytochrome A signaling. *Genes Dev* **19**, 593–602.
- Jang K, Lee HG, Jung SJ, Paek NC, Seo PJ** (2015). The E3 ubiquitin ligase COP1 regulates thermosensory flowering by triggering GI degradation in Arabidopsis. *Sci Rep* **5**, 12071.
- Jiang Z, Xu G, Jing Y, Tang W, Lin R** (2016). Phytochrome B and REVEILLE1/2-mediated signaling controls seed dormancy and germination in Arabidopsis. *Nat Commun* **7**, 12377.
- Jiao Y, Lau OS, Deng XW** (2007). Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nat Rev Genet* **8**, 217–230.
- Jing Y, Lin R** (2015). The VQ motif-containing protein family of plant-specific transcriptional regulators. *Plant Physiol* **169**, 371–378.
- Jing Y, Zhang D, Wang X, Tang W, Wang W, Huai J, Xu G, Chen D, Li Y, Lin R** (2013). Arabidopsis chromatin remodeling factor PICKLE interacts with transcription factor HY5 to regulate hypocotyl cell elongation. *Plant Cell* **25**, 242–256.
- Kang CY, Lian HL, Wang FF, Huang JR, Yang HQ** (2009). Cryptochromes, phytochromes, and COP1 regulate light-controlled stomatal development in Arabidopsis. *Plant Cell* **21**, 2624–2641.
- Lee J, He K, Stolc V, Lee H, Figueroa P, Gao Y, Tongprasit W, Zhao H, Lee I, Deng XW** (2007). Analysis of transcription factor HY5 genomic binding sites revealed its hierarchical role in light regulation of development. *Plant Cell* **19**, 731–749.
- Li G, Siddiqui H, Teng Y, Lin R, Wan XY, Li J, Lau OS, Ouyang X, Dai M, Wan J, Devlin PF, Deng XW, Wang H** (2011). Coordinated transcriptional regulation underlying the circadian clock in Arabidopsis. *Nat Cell Biol* **13**, 616–622.
- Li J, Li G, Gao S, Martinez C, He G, Zhou Z, Huang X, Lee JH, Zhang H, Shen Y, Wang H, Deng XW** (2010). Arabidopsis transcription factor ELONGATED HYPOCOTYL5 plays a role in the feedback regulation of phytochrome A signaling. *Plant Cell* **22**, 3634–3649.
- Li X, Ma D, Lu SX, Hu X, Huang R, Liang T, Xu T, Tobin EM, Liu H** (2016). Blue light- and low temperature-regulated COR27 and COR28 play roles in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **28**, 2755–2769.
- Li Y, Jing Y, Li J, Xu G, Lin R** (2014). Arabidopsis VQ MOTIF-CONTAINING PROTEIN29 represses seedling deetiolation by interacting with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1. *Plant Physiol* **164**, 2068–2080.
- Lian HL, He SB, Zhang YC, Zhu DM, Zhang JY, Jia KP, Sun SX, Li L, Yang HQ** (2011). Blue-light-dependent interaction of cryptochrome 1 with SPA1 defines a dynamic signaling mechanism. *Genes Dev* **25**, 1023–1028.
- Lin R, Ding L, Casola C, Ripoll DR, Feschotte C, Wang H** (2007). Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in Arabidopsis. *Science* **318**, 1302–1305.
- Lin XL, Niu D, Hu ZL, Kim DH, Jin YH, Cai B, Liu P, Miura K, Yun DJ, Kim WY, Lin R, Jin JB** (2016). An Arabidopsis SUMO E3 ligase, SIZ1, negatively regulates photomorphogenesis by promoting COP1 activity. *PLoS Genet* **12**, e1006016.
- Ling JJ, Li J, Zhu D, Deng XW** (2017). Noncanonical role of Arabidopsis COP1/SPA complex in repressing BIN2-

- mediated PIF3 phosphorylation and degradation in darkness. *Proc Natl Acad Sci USA* **114**, 3539–3544.
- 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 Dev* **25**, 1029–1034.
- Liu H, Yu X, Li K, Klejnot J, Yang H, Lisiero D, Lin C** (2008a). Photoexcited CRY2 interacts with CIB1 to regulate transcription and floral initiation in Arabidopsis. *Science* **322**, 1535–1539.
- Liu J, Zhang F, Zhou J, Chen F, Wang B, Xie X** (2012). Phytochrome B control of total leaf area and stomatal density affects drought tolerance in rice. *Plant Mol Biol* **78**, 289–300.
- Liu LJ, Zhang YC, Li QH, Sang Y, Mao J, Lian HL, Wang L, Yang HQ** (2008b). COP1-mediated ubiquitination of CONSTANS is implicated in cryptochrome regulation of flowering in Arabidopsis. *Plant Cell* **20**, 292–306.
- Liu X, Chen CY, Wang KC, Luo M, Tai R, Yuan L, Zhao M, Yang S, Tian G, Cui Y, Hsieh HL, Wu K** (2013a). PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3 associates with the histone deacetylase HDA15 in repression of chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in etiolated Arabidopsis seedlings. *Plant Cell* **25**, 1258–1273.
- Liu Y, Li X, Li K, Liu H, Lin C** (2013b). Multiple bHLH proteins form heterodimers to mediate CRY2-dependent regulation of flowering-time in Arabidopsis. *PLoS Genet* **9**, e1003861.
- Luo Q, Lian HL, He SB, Li L, Jia KP, Yang HQ** (2014). COP1 and phyB physically interact with PIL1 to regulate its stability and photomorphogenic development in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2441–2456.
- Luo XM, Lin WH, Zhu S, Zhu JY, Sun Y, Fan XY, Cheng M, Hao Y, Oh E, Tian M, Liu L, Zhang M, Xie Q, Chong K, Wang ZY** (2010). Integration of light- and brassinosteroid-signaling pathways by a GATA transcription factor in Arabidopsis. *Dev Cell* **19**, 872–883.
- Ma D, Li X, Guo Y, Chu J, Fang S, Yan C, Noel JP, Liu H** (2016a). Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 224–229.
- Ma L, Tian T, Lin R, Deng XW, Wang H, Li G** (2016b). Arabidopsis FHY3 and FAR1 regulate light-induced myo-inositol biosynthesis and oxidative stress responses by transcriptional activation of MIPS1. *Mol Plant* **9**, 541–557.
- Mao J, Zhang YC, Sang Y, Li QH, Yang HQ** (2005). From the cover: a role for Arabidopsis cryptochromes and COP1 in the regulation of stomatal opening. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 12270–12275.
- Meng Y, Li H, Wang Q, Liu B, Lin C** (2013). Blue light-dependent interaction between cryptochrome2 and CIB1 regulates transcription and leaf senescence in soybean. *Plant Cell* **25**, 4405–4420.
- Ni W, Xu SL, Tepperman JM, Stanley DJ, Maltby DA, Gross JD, Burlingame AL, Wang ZY, Quail PH** (2014). A mutually assured destruction mechanism attenuates light signaling in Arabidopsis. *Science* **344**, 1160–1164.
- Oh E, Kim J, Park E, Kim JI, Kang C, Choi G** (2004). PIL5, a phytochrome-interacting basic helix-loop-helix protein, is a key negative regulator of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* **16**, 3045–3058.
- Oh E, Zhu JY, Wang ZY** (2012). Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses. *Nat Cell Biol* **14**, 802–809.
- Ouyang X, Li J, Li G, Li B, Chen B, Shen H, Huang X, Mo X, Wan X, Lin R, Li S, Wang H, Deng XW** (2011). Genome-wide binding site analysis of FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 reveals its novel function in Arabidopsis development. *Plant Cell* **23**, 2514–2535.
- Pedmale UV, Huang SS, Zander M, Cole BJ, Hetzel J, Ljung K, Reis PA, Sridevi P, Nito K, Nery JR, Ecker JR, Chory J** (2016). Cryptochromes interact directly with PIFs to control plant growth in limiting blue light. *Cell* **164**, 233–245.
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, Faggionato D, O'Hara A, Kaiserli E, Baumeister R, Schafer E, Nagy F, Jenkins GI, Ulm R** (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. *Science* **332**, 103–106.
- Saijo Y, Sullivan JA, Wang H, Yang J, Shen Y, Rubio V, Ma L, Hoecker U, Deng XW** (2003). The COP1-SPA1 interaction defines a critical step in phytochrome A-mediated regulation of HY5 activity. *Genes Dev* **17**, 2642–2647.
- Saijo Y, Zhu D, Li J, Rubio V, Zhou Z, Shen Y, Hoecker U, Wang H, Deng XW** (2008). Arabidopsis COP1/SPA1 complex and FHY1/FHY3 associate with distinct phosphorylated forms of phytochrome A in balancing light signaling. *Mol Cell* **31**, 607–613.
- Sang Y, Li QH, Rubio V, Zhang YC, Mao J, Deng XW, Yang HQ** (2005). N-terminal domain-mediated homodimerization is required for photoreceptor activity of Arabidopsis CRYPTOCHROME 1. *Plant Cell* **17**, 1569–1584.
- Seo HS, Yang JY, Ishikawa M, Bolle C, Ballesteros ML,**

- Chua NH** (2003). LAF1 ubiquitination by COP1 controls photomorphogenesis and is stimulated by SPA1. *Nature* **423**, 995–999.
- Shen Y, Zhou Z, Feng S, Li J, Tan-Wilson A, Qu LJ, Wang H, Deng XW** (2009). Phytochrome A mediates rapid red light-induced phosphorylation of Arabidopsis FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL1 in a low fluence response. *Plant Cell* **21**, 494–506.
- Shi H, Liu R, Xue C, Shen X, Wei N, Deng XW, Zhong S** (2016a). Seedlings transduce the depth and mechanical pressure of covering soil using COP1 and ethylene to regulate EBF1/EBF2 for soil emergence. *Curr Biol* **26**, 139–149.
- Shi H, Shen X, Liu R, Xue C, Wei N, Deng XW, Zhong S** (2016b). The red light receptor phytochrome B directly enhances substrate-E3 ligase interactions to attenuate ethylene responses. *Dev Cell* **39**, 597–610.
- Shi H, Wang X, Mo X, Tang C, Zhong S, Deng XW** (2015). Arabidopsis DET1 degrades HFR1 but stabilizes PIF1 to precisely regulate seed germination. *Proc Natl Acad Sci USA* **112**, 3817–3822.
- Shi H, Zhong S, Mo X, Liu N, Nezames CD, Deng XW** (2013). HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 3770–3784.
- Song Y, Yang C, Gao S, Zhang W, Li L, Kuai B** (2014). Age-triggered and dark-induced leaf senescence require the bHLH transcription factors PIF3, 4, and 5. *Mol Plant* **7**, 1776–1787.
- 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 Genet* **8**, e1002594.
- Sun J, Qi L, Li Y, Zhai Q, Li C** (2013). PIF4 and PIF5 transcription factors link blue light and auxin to regulate the phototropic response in Arabidopsis. *Plant Cell* **25**, 2102–2114.
- Sun N, Wang J, Gao Z, Dong J, He H, Terzaghi W, Wei N, Deng XW, Chen H** (2016). Arabidopsis SAURs are critical for differential light regulation of the development of various organs. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 6071–6076.
- Sun SY, Chao DY, Li XM, Shi M, Gao JP, Zhu MZ, Yang HQ, Luan S, Lin HX** (2009). OSHAL3 mediates a new pathway in the light-regulated growth of rice. *Nat Cell Biol* **11**, 845–851.
- Sun W, Xu XH, Wu X, Wang Y, Lu X, Sun H, Xie X** (2015). Genome-wide identification of microRNAs and their targets in wild type and phyB mutant provides a key link between microRNAs and the phyB-mediated light signaling pathway in rice. *Front Plant Sci* **6**, 372.
- Tan ST, Dai C, Liu HT, Xue HW** (2013). Arabidopsis casein kinase1 proteins CK1.3 and CK1.4 phosphorylate cryptochrome2 to regulate blue light signaling. *Plant Cell* **25**, 2618–2632.
- Tang W, Ji Q, Huang Y, Jiang Z, Bao M, Wang H, Lin R** (2013). FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 and FAR-RED IMPAIRED RESPONSE1 transcription factors integrate light and abscisic acid signaling in Arabidopsis. *Plant Physiol* **163**, 857–866.
- Tang W, Wang W, Chen D, Ji Q, Jing Y, Wang H, Lin R** (2012). Transposase-derived proteins FHY3/FAR1 interact with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1 to regulate chlorophyll biosynthesis by modulating HEMB1 during deetiolation in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 1984–2000.
- Tsai HL, Li YH, Hsieh WP, Lin MC, Ahn JH, Wu SH** (2014). HUA ENHANCER1 is involved in posttranscriptional regulation of positive and negative regulators in Arabidopsis photomorphogenesis. *Plant Cell* **26**, 2858–2872.
- Wang FF, Lian HL, Kang CY, Yang HQ** (2010). Phytochrome B is involved in mediating red light-induced stomatal opening in *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant* **3**, 246–259.
- Wang H, Wang H** (2015a). Multifaceted roles of FHY3 and FAR1 in light signaling and beyond. *Trends Plant Sci* **20**, 453–461.
- Wang H, Wang H** (2015b). Phytochrome signaling: time to tighten up the loose ends. *Mol Plant* **8**, 540–551.
- Wang W, Tang W, Ma T, Niu D, Jin JB, Wang H, Lin R** (2016). A pair of light signaling factors FHY3 and FAR1 regulates plant immunity by modulating chlorophyll biosynthesis. *J Integr Plant Biol* **58**, 91–103.
- Wang X, Jing Y, Zhang B, Zhou Y, Lin R** (2015). Glycosyltransferase-like protein ABI8/ELD1/KOB1 promotes Arabidopsis hypocotyl elongation through regulating cellulose biosynthesis. *Plant Cell Environ* **38**, 411–422.
- Wang X, Wu F, Xie Q, Wang H, Wang Y, Yue Y, Gahura O, Ma S, Liu L, Cao Y, Jiao Y, Puta F, McClung CR, Xu X, Ma L** (2012). SKIP is a component of the spliceosome linking alternative splicing and the circadian clock in Arabidopsis. *Plant Cell* **24**, 3278–3295.
- Wang Y, Wu JF, Nakamichi N, Sakakibara H, Nam HG, Wu SH** (2011). LIGHT-REGULATED WD1 and PSEUDO-RESPONSE REGULATOR9 form a positive feedback re-

- gulatory loop in the Arabidopsis circadian clock. *Plant Cell* **23**, 486–498.
- Wu D, Hu Q, Yan Z, Chen W, Yan C, Huang X, Zhang J, Yang P, Deng H, Wang J, Deng X, Shi Y** (2012). Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature* **484**, 214–219.
- Wu S, Li Z, Yang L, Xie Z, Chen J, Zhang W, Liu T, Gao S, Gao J, Zhu Y, Xin J, Ren G, Kuai B** (2016). NON-YELLOWING2 (NYE2), a close paralog of NYE1, plays a positive role in chlorophyll degradation in Arabidopsis. *Mol Plant* **9**, 624–627.
- Wu SH** (2014). Gene expression regulation in photomorphogenesis from the perspective of the central dogma. *Annu Rev Plant Biol* **65**, 311–333.
- Xie Q, Wang P, Liu X, Yuan L, Wang L, Zhang C, Li Y, Xing H, Zhi L, Yue Z, Zhao C, McClung CR, Xu X** (2014). LNK1 and LNK2 are transcriptional coactivators in the Arabidopsis circadian oscillator. *Plant Cell* **26**, 2843–2857.
- Xu C, Liu Y, Li Y, Xu X, Xu C, Li X, Xiao J, Zhang Q** (2015a). Differential expression of GS5 regulates grain size in rice. *J Exp Bot* **66**, 2611–2623.
- Xu D, Jiang Y, Li J, Lin F, Holm M, Deng XW** (2016a). BBX21, an Arabidopsis B-box protein, directly activates HY5 and is targeted by COP1 for 26S proteasome-mediated degradation. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 7655–7660.
- Xu D, Li J, Gangappa SN, Hettiarachchi C, Lin F, Andersson MX, Jiang Y, Deng XW, Holm M** (2014). Convergence of light and ABA signaling on the ABI5 promoter. *PLoS Genet* **10**, e1004197.
- Xu D, Lin F, Jiang Y, Ling J, Hettiarachchi C, Tellgren-Roth C, Holm M, Wei N, Deng XW** (2015a). Arabidopsis COP1 SUPPRESSOR 2 represses COP1 E3 ubiquitin ligase activity through their Coiled-Coil domains association. *PLoS Genet* **11**, e1005747.
- Xu G, Guo H, Zhang D, Chen D, Jiang Z, Lin R** (2015b). REVEILLE1 promotes NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase A expression and seedling greening in Arabidopsis. *Photosynth Res* **126**, 331–340.
- Xu PB, Lian HL, Wang WX, Xu F, Yang HQ** (2016b). Pivotal roles of the phytochrome-interacting factors in cryptochrome signaling. *Mol Plant* **9**, 496–497.
- Yang J, Lin R, Sullivan J, Hoecker U, Liu B, Xu L, Deng XW, Wang H** (2005). Light regulates COP1-mediated degradation of HFR1, a transcription factor essential for light signaling in Arabidopsis. *Plant Cell* **17**, 804–821.
- Yu X, Klejnot J, Zhao X, Shalitin D, Maymon M, Yang H, Lee J, Liu X, Lopez J, Lin C** (2007a). Arabidopsis cryptochrome 2 completes its posttranslational life cycle in the nucleus. *Plant Cell* **19**, 3146–3156.
- Yu X, Shalitin D, Liu X, Maymon M, Klejnot J, Yang H, Lopez J, Zhao X, Bendehakalu KT, Lin C** (2007b). Derepression of the NC80 motif is critical for the photoactivation of Arabidopsis CRY2. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 7289–7294.
- Yu Y, Wang J, Zhang Z, Quan R, Zhang H, Deng XW, Ma L, Huang R** (2013). Ethylene promotes hypocotyl growth and HY5 degradation by enhancing the movement of COP1 to the nucleus in the light. *PLoS Genet* **9**, e1004025.
- Yuan S, Zhang ZW, Zheng C, Zhao ZY, Wang Y, Feng LY, Niu G, Wang CQ, Wang JH, Feng H, Xu F, Bao F, Hu Y, Cao Y, Ma L, Wang H, Kong DD, Xiao W, Lin HH, He Y** (2016). Arabidopsis cryptochrome 1 functions in nitrogen regulation of flowering. *Proc Natl Acad Sci USA* **113**, 7661–7666.
- Zhang D, Jing Y, Jiang Z, Lin R** (2014a). The chromatin-remodeling factor PICKLE integrates brassinosteroid and gibberellin signaling during skotomorphogenic growth in Arabidopsis. *Plant Cell* **26**, 2472–2485.
- Zhang D, Li Y, Zhang X, Zha P, Lin R** (2017). The SWI2/SNF2 chromatin-remodeling ATPase BRAHMA regulates chlorophyll biosynthesis in Arabidopsis. *Mol Plant* **10**, 155–167.
- Zhang H, Zhao X, Li J, Cai H, Deng XW, Li L** (2014b). MicroRNA408 is critical for the *HY5-SPL7* gene network that mediates the coordinated response to light and copper. *Plant Cell* **26**, 4933–4953.
- Zhang Q, Li H, Li R, Hu R, Fan C, Chen F, Wang Z, Liu X, Fu Y, Lin C** (2008). Association of the circadian rhythmic expression of *GmCRY1a* with a latitudinal cline in photoperiodic flowering of soybean. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**, 21028–21033.
- Zheng X, Wu S, Zhai H, Zhou P, Song M, Su L, Xi Y, Li Z, Cai Y, Meng F, Yang L, Wang H, Yang J** (2013). Arabidopsis phytochrome B promotes SPA1 nuclear accumulation to repress photomorphogenesis under far-red light. *Plant Cell* **25**, 115–133.
- Zhong S, Shi H, Xue C, Wang L, Xi Y, Li J, Quail PH, Deng XW, Guo H** (2012). A molecular framework of light-controlled phytohormone action in Arabidopsis. *Curr Biol* **22**, 1530–1535.
- Zhong S, Zhao M, Shi T, Shi H, An F, Zhao Q, Guo H**

(2009). EIN3/EIL1 cooperate with PIF1 to prevent photo-oxidation and to promote greening of Arabidopsis seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA* **106**, 21431–21436.

Zhou P, Song M, Yang Q, Su L, Hou P, Guo L, Zheng X, Xi Y, Meng F, Xiao Y, Yang L, Yang J (2014). Both PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED1 (PAR1) and PAR2 promote seedling photomorphogenesis in multiple light signaling pathways. *Plant Physiol* **164**, 841–852.

Zhu D, Maier A, Lee JH, Laubinger S, Saijo Y, Wang H,

Qu LJ, Hoecker U, Deng XW (2008). Biochemical characterization of Arabidopsis complexes containing CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 and SUPPRESSOR OF PHYA proteins in light control of plant development. *Plant Cell* **20**, 2307–2323.

Zuo Z, Liu H, Liu B, Liu X, Lin C (2011). Blue light-dependent interaction of CRY2 with SPA1 regulates COP1 activity and floral initiation in Arabidopsis. *Curr Biol* **21**, 841–847.

Advances in Light Signaling Transduction Research in China

Yanjun Jing, Rongcheng Lin*

Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Light is one of the most important environmental factors that affect various processes of plant growth and development, including seed germination, photomorphogenesis, shade avoidance, flowering and senescence. Since the 1980s, by using the model plant *Arabidopsis thaliana*, plant biologists have achieved many significant progresses in the area of light regulation of plant growth and development. A series of photoreceptors and protein factors have been identified and the light signaling regulatory networks have been primarily established. Chinese scientists have made significant contributions to this area. In this review, we summarize the major advancements in light signaling transduction by Chinese researchers during the past decade and propose some future directions in this field.

Key words photoreceptor, light signaling transduction, protein interaction, regulation, China

Jing YJ, Lin RC (2017). Advances in light signaling transduction research in China. *Chin Bull Bot* **52**, 257–270.

* Author for correspondence. E-mail: rclin@ibcas.ac.cn

(责任编辑: 朱亚娜)