

## 植物的隐花色素及其光信号转导

闫海 周波 李玉花\*

东北林业大学花卉生物工程研究所, 哈尔滨 150040

### Plant Cryptochrome and Its Light Signal Transduction

YAN Hai, ZHOU Bo, LI Yu-Hua\*

Research Institute of Flower Biotechnology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**提要** 介绍了近年来植物隐花色素介导的光信号转导分子机制的研究进展。

**关键词** 蓝光受体; 隐花色素; 光信号转导

#### 1 隐花色素和蓝光形态建成

蓝光影响植物生长和发育, 植物的蓝光反应包括抑制下胚轴伸长、刺激子叶扩展、调节开花时间、向光性弯曲、气孔开放、引导昼夜节律时钟和调节基因表达<sup>[1]</sup>。

高等植物具有极其精细的光感受系统和信号转换系统, 以监视光信号的方向、能量和光质, 并调节其生长发育<sup>[2]</sup>。光受体可分为4种类型: 光敏色素(phytochrome)、隐花色素(cryptochrome)、趋光素(phototropin)和超级色素(superchrome)。其中, 隐花色素和趋光素都能吸收蓝光, 属于蓝光受体<sup>[3]</sup>。

隐花色素是一类吸收蓝光(400~500 nm)和近紫外光(320~400 nm)的光受体, 具有调节植物形态建成、新陈代谢变化及向光性反应的功能, 在蓝紫光区有3个吸收峰(通常在450、420和480 nm左右), 在近紫外光区有1个吸收峰(通常在370~380 nm), 大于500 nm波长的光是无效的。不同植物对蓝光效应的作用光谱稍有差异<sup>[4]</sup>。要判定一个光调控反应是否包含蓝光受体(隐花色素)参与的实验标准是: 作用光谱在370 nm附近有1个峰, 400~500 nm之间有3个峰<sup>[5]</sup>。

#### 2 隐花色素的作用机制

植物中的许多生理生化过程表现出以24 h为周期的内源节律, 它受到称作昼夜节律时钟的内源振荡器的调控。昼夜节律时钟通过专一性刺激与周期性环境变化同步, 最重要的周期性环境变化是光<sup>[6]</sup>。在黎明和黄昏, 昼夜节律时钟被光信号导引产生昼和夜的日常周期<sup>[7]</sup>。光敏色素和隐

花色素通过将光信号转导至中心振荡器参与设置时钟<sup>[6]</sup>。现已证明, 光敏色素PHY A和隐花色素CRY1、CRY2充当蓝光输入时钟的光受体。CRY1和CRY2在拟南芥中并不像在哺乳动物中一样形成时钟的一部分, 它们在蓝光输入时钟时有冗余作用。CRY1在红光和蓝光中与PHY A一道将信号传递给时钟<sup>[7]</sup>。Ahmad等<sup>[8]</sup>证明PHY A在体外与CRY1和CRY2直接相互作用, PHY A调节CRY1依赖红光的磷酸化, 而隐花色素在红光中参与PHY A信号传递不需要光激活<sup>[9]</sup>。PHY A在这一相互作用中充当光受体, CRY1和CRY2单纯充当信号转导组分。*cry1*单基因突变体和*cry1cry2*双突变体响应红光, 表明CRY1和CRY2充当PHY A的下游信号转导组分。光敏色素和隐花色素在光下都定位于核中<sup>[10~13]</sup>, 表明PHY A和隐花色素的相互作用发生在核中。PHY A也与核蛋白PIF3(phytochrome-interacting factor 3)相互作用<sup>[14]</sup>, 表明光敏色素和隐花色素可能在核中形成较大的信号传递复合物的一部分。

隐花色素经历一个影响其形成、分子间相互作用、生理活性和光受体蛋白丰度的依光磷酸化<sup>[15]</sup>。自动磷酸化发生在丝氨酸残基上<sup>[16]</sup>。隐花色素可能通过某种分离的细胞机制传递信号, 然后会聚在一起调控HY5(hypocotyl 5)转录激活因子的丰度。隐花色素抑制HY5蛋白的降解, 导致

收稿 2004-12-28 修定 2005-08-01

资助 国家自然科学基金(30170785)。

\*通讯作者(E-mail: lyhshen@mail.hl.cn, Tel: 0451-82191783)。

HY5 水平的增加, 以促进包含 G-box 的光形态建成重要基因的转录<sup>[17]</sup>。Cryptochrome-COP1 (constitutive photomorphogenic 1) 系统可能对大量转录调节因子的丰度进行蛋白水解调控<sup>[18]</sup>。

### 3 隐花色素诱导的信号转导

植物体内的信号传递不是单通道进行的, 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。

**3.1 隐花色素上游信号转导** 隐花色素的主要光反应是一个涉及电子转移的氧化-还原反应。这一模式在很大程度上基于已知的光裂合酶机制。Cashmore等<sup>[10]</sup>认为隐花色素的原初反应可能与光裂合酶类似, 证实隐花色素的黄素蛋白与邻近的信号分子或隐花色素的一部分蛋白质之间发生了电子的转移, 从而引起光受体构象的改变, 进一步导致生化性质的修饰, 从而产生更多的信号。隐花色素传递的光信号最终将会改变信号转导蛋白因子在亚细胞的定位或改变离子平衡、基因表达和细胞的活性, 从而导致植物对隐花色素的原初反应<sup>[19]</sup>。

光受体的调控效应可以受其它光受体的活性强烈影响<sup>[20]</sup>。这些相互作用取决于光、温度和发育时期。缺失 PHY A、PHY B 和 CRY1 的突变体的获得在很大程度上改进了分析光受体之间相互作用的工具, 特别是可以研究光敏色素和隐花色素家族专一成员的功能<sup>[21]</sup>。隐花色素发挥功能需要光敏色素的存在, 因为一些光敏色素突变体在蓝光或绿光下是非光形态建成的。CRY 蛋白可以在离体条件下被 PHY A 的蛋白激酶活性磷酸化。而且, PHY B 和 CRY2 在植物提取液中相互作用<sup>[13]</sup>。*cry2cry1* 双突变体可用于进一步研究隐花色素在开花诱导中的功能。*cry2cry1* 双突变体在单色蓝光照射下表现为开花延迟, 但单基因 *cry1* 或 *cry2* 突变体在蓝光下都不表现为开花延迟。这一结果表明 CRY2 除了依赖 PHYB 起作用外, 也与 CRY1 冗余作用以独立于 PHY B 的方式促进开花的起始<sup>[22]</sup>。

光量子的吸收可以引发隐花色素与其它蛋白质的蛋白质-蛋白质之间的相互作用<sup>[9, 13, 23, 24]</sup>。隐花色素和基因表达的变化之间存在着相对较短的转导链。现已发现了调节幼苗去黄化反应的 CRY1 信

号传递中间物, 还鉴定了 3 个新的 CRY 信号传递基因座 *HFR1* (long hypocotyl in far-red 1)、*SUB1* (short under blue light) 和 *PP7* (ser/thr protein phosphatase 7)。*HFR1* 编码一个基本的螺旋-环-螺旋转录因子, 它有可能充当 CRY1 和 PHY A 光形态建成下游的正调节因子, 其功能仍不清楚<sup>[25]</sup>。*SUB1* 编码一个  $Ca^{2+}$  结合蛋白, 有可能充当光环境下 HY5 积累的阻遏物<sup>[26]</sup>, 在 CRY 和 PHY A 的信号传递途径中起作用。虽然 *SUB1* 的精确作用机制现今仍不清楚, 但是 CRY 可以直接与 COP1 相互作用并阻遏 COP1 以促进 HY5 的代谢, 表明 *SUB1* 可能充当一个“变阻器”以微调依赖 CRY 的 HY5 和其他 COP1 靶因子的积累。*PP7* 编码一个 Ser/Thr 蛋白磷酸酶, 与果蝇 C 磷酸酶有高度序列同源性, 可能充当 CRY 信号传递的专一正调节因子<sup>[27]</sup>。Moller 等<sup>[27]</sup>提出 *PP7* 可能调控一个核信号中间物的功能以进一步调控隐花色素下游的信号传递<sup>[28]</sup>。

**3.2 隐花色素下游信号转导** 研究表明, CRY1 和 CRY2 羧基末端部分的过量表达诱导一个组成型的但仍需光敏色素参与的光形态建成。与 *cop1* 类似的表型表明, 在起抑制作用的氨基末端功能域缺失的情况下, 隐花色素羧基末端具有组成型活性<sup>[23]</sup>。暗中 CRY1 和 CRY2 在细胞核内与 COP1 相互作用<sup>[24, 29]</sup>。因此认为, CRY 感知蓝光可引起 COP1 的快速钝化或降解, 于是 HY5 在核中积累, 从而增强了靶基因的转录。这一见解强调 CRY 有调控蛋白水解的作用<sup>[30]</sup>。

研究拟南芥 CRY1 和 CRY2 的结果支持了细胞内氧化-还原模型<sup>[29]</sup>。暗中表达 CCT (cry carboxyl terminal) 融合 GUS 的 CRY1 和 CRY2 的转基因拟南芥植株表现为组成型光形态建成反应<sup>[23]</sup>。这一表型可能是 CCT 与 COP1 的直接相互作用而抑制 COP1 的活性<sup>[24, 29]</sup>。CRY 的 C 末端域与 COP1 蛋白之间的相互作用, 从另一个侧面反映了拟南芥光信号传递的起始步骤, 以及蓝光受体 CRY 与光形态建成负调控因子 COP1 之间的联系<sup>[29]</sup>。

CRY 与 COP1 的相互作用本身不足以使 COP1 钝化<sup>[24, 29]</sup>。在野生型植株中, COP1 的钝化需要 CRY 的羧基末端 CCT 与 COP1 结合并产生一个依光的变化。Yang 等<sup>[29]</sup>提出 CRY 通过光激活的 PHR

(photolyase-related)和CCT之间的分子内氧化-还原反应参与COP1的钝化。有实验显示,PHR域起阻遏CCT域的作用,并且一个组成型依光的变化解除了这一阻遏作用<sup>[28]</sup>。

拟南芥COP1在暗中充当光形态建成抑制因子的作用,光刺激可解除抑制,降低COP1蛋白在细胞核内的丰度。COP1有3个已知的结构组件:一个N末端锌指结合域、一个卷曲螺旋域和一个C末端的WD-40重复(图1)<sup>[31]</sup>。COP1主要作为一个同型二聚体起作用,通过卷曲螺旋域形成二聚体。锌指结合域和卷曲螺旋域独立调节COP1的光控核质分化。含有完整WD-40重复的COP1突变体蛋白能抑制光形态建成,表明C末端WD-40域充当独立的抑制组件。COP1与正调节

光形态建成的bZIP转录因子直接相互作用。COP1的自我聚合是其WD-40重复与HY5相互作用的首要条件。COP1充当一个分子开关<sup>[31]</sup>,通过控制转录因子的降解和其靶基因的表达起光形态建成抑制因子的作用<sup>[32]</sup>。

COP1活性和HY5水平的光调控是复杂的,其中一点就是COP1在核质间的运动。在暗中,光形态建成受到抑制,COP1存在于核中,HY5被降解;在光下,COP1在核中水平下降,HY5水平增加,促进光调控基因的转录(图2)<sup>[33]</sup>。

COP1在暗生长植物中与COP10复合物、CIP8(cop1 interacting protein 8)、CSN(COP9 signalosome)、隐花色素(CRY)和bZIP转录因子HY5相互作用。COP1-HY5相互作用导致HY5的降解。至少存在两种依光机制使HY5稳定并且促进HY5靶基因的转录:(1)白光诱导COP1从核向细胞质运动;(2)蓝光使COP1以一种依赖CRY的方式起作用。

COP1调控的另一端已通过对接受体蛋白的研究得到揭示。CRY蛋白羧基末端片段的过量表达导致COP突变体表型,表明CRY光受体可能负调控COP1的功能,CRY1和CRY2都通过羧基末端域与COP1结合。另外,CRY1和CRY2末端CCT

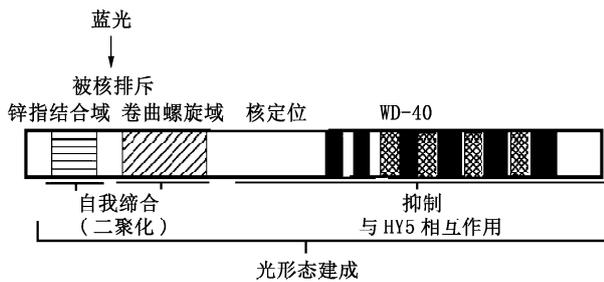


图1 光下COP1的工作模型<sup>[31]</sup>

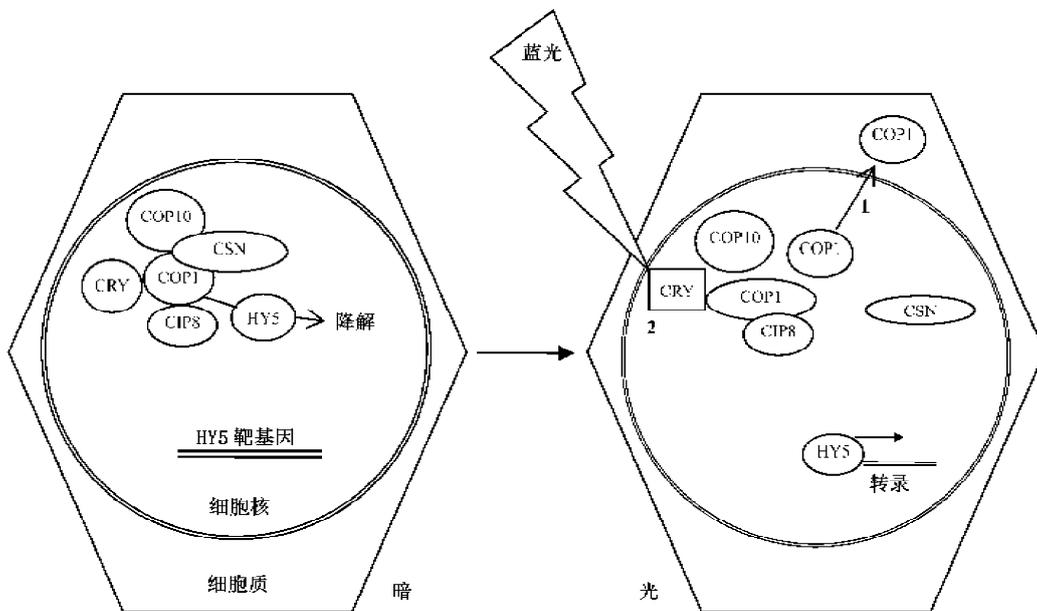


图2 COP1活性的依光调节<sup>[33]</sup>

的过量表达导致HY5的稳定存在和COP1活性的降低<sup>[33]</sup>。

光负调控COP1在细胞核中的水平,允许HY5积累。HY5与一个复合物专一作用,并且以两种异构体的形式存在,通过其受光调控的激酶活性在其COP1结合域内产生磷酸化。未磷酸化的HY5与COP1强烈相互作用,是降解的偏好底物,同时还与靶启动子有高度亲和性,比磷酸化形式更具生理活性。HY5磷酸化使HY5稳定性和活性增加,提高了核COP1的丰度。光控HY5磷酸化不但提供了光下更具生理活性的非磷酸化HY5,也帮助维持暗中低活性的磷酸化HY5库,此库是暗中向光下转变的快速初始反应所必需的<sup>[34]</sup>。

其它分子机制在CRY1和CRY2调控的信号传递过程中也起作用。微阵列试验表明,蓝光调控几乎与红光一样多的基因转录。最近,对蓝光信号转导的研究主要集中在调控转录因子HY5上,其它信号传递因子的参与研究得还不是很清楚。许多试验表明,可能存在HY5关键调控转录因子以外的因子,例如HY5 HOMOLOGUE (HYH),也参与调节这一过程。遗传分析表明,HYH主要参与蓝光调控发育和基因表达,HYH的功能与HY5部分重叠。HYH蛋白的积累依赖HY5的存在。HYH和HY5能分别形成异源二聚体和同源二聚体,不仅调节不同靶基因的光控表达,也调节重叠靶基因的光控表达。COP1通过核中大量光形态建成促进转录因子的靶向降解调节光控基因表达<sup>[35]</sup>。

#### 4 隐花色素的分子结构和基因表达

**4.1 隐花色素的分子结构** CRY/光裂合酶家族的所有成员有一个与氨基末端光裂合酶相关的(photolyase-related, PHR)功能域,负责与发色团结合并具有吸收光的能力。CRY不具有DNA修复活性<sup>[36]</sup>。隐花色素PHR功能域后有一个羧基末端(CCT末端, cry carboxyl terminal)延伸,光裂合酶则无<sup>[10]</sup>。隐花色素之间CCT末端序列同源性很小,含有3个可识别的基序:(1)接近CCT氨基末端的DQXVP;(2)包含数量变化的氨基酸残基的区域;(3)羧基末端的STAES。包含这3个基序的隐花色素C末端延伸区域称为DAS (DQXVP-acidic-STAES)域。拟南芥CRY1和CRY2具有DAS

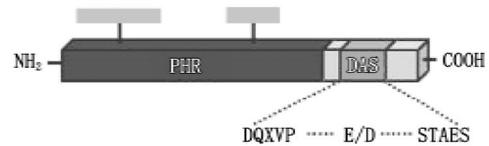


图3 隐花色素的结构域<sup>[19]</sup>

PHR (photolyase-related)表示光裂合酶相关的结构域,DAS (DQXVP-acidic-STAES)表示含有这3种基序的结构域。

域(图3)<sup>[15,19]</sup>。CCT作为蛋白-蛋白作用域可将CRY激活状态信号传导给下游因子<sup>[28]</sup>。

**4.2 隐花色素基因家族** 蓝光受体的隐花色素家族调控植物发育的各个方面,最明显的是幼苗的去黄化反应,引导昼夜节律时钟和调节对日长敏感的花开花时间<sup>[15]</sup>。隐花色素还可能调控离子通道活性和基因表达的变化<sup>[1]</sup>。隐花色素首先在拟南芥中得到鉴定。分离得到的一些拟南芥光形态建成突变体中的 $hy4$ 有削弱对蓝光依赖的下胚轴伸长的作用,在蓝光下生长时产生长下胚轴。 $HY4$ 基因(后来重新命名为 $CRY1$ )的DNA序列有一个由681残基组成的开放读码框<sup>[1]</sup>。1993年,Ahmad和Cashmore<sup>[37]</sup>发表了蓝光受体隐花色素1 (cryptochrome 1, CRY1)的序列。到目前为止,在拟南芥中已鉴定出隐花色素家族的两个成员:CRY1和CRY2<sup>[37,38]</sup>。

**4.3 隐花色素基因表达的特点** CRY1是一个在暗中和光下生长的拟南芥幼苗和成熟植株的不同器官中都表达的可溶性蛋白。它调节一个抑制植物生长的依光的过程,例如转基因拟南芥植株中CRY1的过量表达可抑制下胚轴伸长,表现为对蓝光、UV-A和绿光高度敏感;过量表达CRY1的转基因植株呈现矮化表型。另外,过量表达CRY1的转基因植株响应蓝光、UV-A和绿光诱导的花色素苷积累,表明蓝光诱导CHS基因表达。CRY1除了对植物生长起作用外,还是一个调节依赖蓝光的基因表达调控的光受体<sup>[39]</sup>。CRY1蛋白的信号转导机制在不同植物种中是保守的<sup>[40]</sup>。

CRY2经历一个依赖蓝光的磷酸化,CRY2的磷酸化与它的功能和调控相关。暗中,CRY2未被磷酸化,不具活性,稳定;而蓝光诱导CRY2的磷酸化,可引发光形态建成反应,最终光受体发生降解<sup>[41]</sup>。CRY2在C末端区包含一个核定位信号(nuclear localization signal, NLS)。GFP荧光定

位表明CRY2定位于核中,核定位受CRY2的C末端区域的调节<sup>[42]</sup>。

CRY1和CRY2的生理功能在某种程度上可能有重叠,例如,CRY1和CRY2都调节抑制下胚轴伸长和诱导花色素苷合成<sup>[38,43]</sup>。而且,功能分析表明,CRY1和CRY2的N末端域或C末端域是可互换的<sup>[44]</sup>。除了它们的共同功能外,拟南芥的两种CRY蛋白也有显著不同的功能。例如,CRY1主要调节抑制下胚轴伸长<sup>[1]</sup>和蓝光引导昼夜节律时钟<sup>[45]</sup>,而CRY2主要调节子叶扩展和控制开花时间<sup>[38,46]</sup>。CRY1大多在地上组织中表达,CRY2在叶原基、根尖和子叶中活性较高<sup>[6]</sup>。CRY1和CRY2蛋白具有不同的稳定性:CRY2在绿光、蓝光和UV下迅速降解,CRY1则不易降解<sup>[44]</sup>。

## 5 结语

当前,国内外研究者们正在致力于寻找蓝光信号转导途径中的重要组分或关键调节基因,研究它们与转录因子复合物的作用。此外,不同光受体之间也存在相互作用,例如隐花色素与光敏色素一道参加控制生物节律性,它们究竟如何起作用还需进一步的研究。目前的研究大多集中在细胞核中隐花色素如何通过转录因子起作用,而对细胞质中隐花色素在接受蓝光信号后如何进行信号转导的研究还较少。隐花色素可能也是转录调节复合体的一部分,它们也可能通过与DNA或DNA-蛋白质复合物的直接相互作用介导蓝光信号转导,最新的研究结果支持这些假设。虽然认识隐花色素从蓝光感受到转录发生的信号传递步骤方面有了很大进步,但还不能将这些步骤组成一个完整的途径。今后的研究将有助于人们更加清楚地了解隐花色素信号转导是怎样与不同的信号传递途径和细胞活动相互作用,最终引起植物生长发育改变,从而阐明隐花色素信号转导的网络和转导的机制。

## 参考文献

- Lin C. Plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 337~342
- Xu ZH, Liu CM. The Molecular Mechanism of Plant Development. Beijing: Sci Press, 1999. 215~224
- Briggs WR, Olney MA. Photoreceptors in plant photomorphogenesis to date. Five phytochromes, two cryptochromes, one phototropin and one superchrome. *Plant Physiol*, 2001, 125: 85~88
- 童哲. 光敏色素及光形态建成. 见: 余叔文, 汤章城主编. 植物生理与分子生物学. 第2版. 北京: 科学出版社, 1998. 634~653
- 李韶山, 潘瑞焱. 植物的蓝光效应. *植物生理学通讯*, 1993, 29(4): 248~252
- Tóth R, Kevei É, Hall A et al. Circadian clock-regulated expression of phytochrome and cryptochrome genes in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 2001, 127: 1607~1616
- Devlin PF, Kay SA. Cryptochromes are required for phytochrome signaling to the circadian clock but not for rhythmicity. *Plant Cell*, 2000, 12: 2499~2510
- Ahmad M, Jarillo JA, Smimova O et al. The CRY1 blue light photoreceptor of *Arabidopsis* interacts with phytochrome A *in vitro*. *Mol Cell*, 1998, 1(7): 939~948
- Lin C, Robertson DE, Ahmad M et al. Association of flavin adenine dinucleotide with the *Arabidopsis* blue light receptor CRY1. *Science*, 1995, 269: 968~970
- Cashmore AR, Jarillo JA, Wu YJ et al. Cryptochromes: blue light receptors for plants and animals. *Science*, 1999, 284: 760~765
- Kircher S, Kozma-Bognar L, Kim L et al. Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B. *Plant Cell*, 1999, 11: 1445~1456
- Yamaguchi R, Nakamura M, Mochizuki N et al. Light-dependent translocation of a phytochrome B-GFP fusion protein to the nucleus in transgenic *Arabidopsis*. *Cell Biol*, 1999, 145: 437~445
- Mas P, Devlin PF, Panda S et al. Functional interaction of phytochrome B and cryptochrome 2. *Nature*, 2000, 408: 207~211
- Ni M, Tepperman JM, Quail PH. PIF3, a phytochrome-interacting factor necessary for normal photoinduced signal transduction, is a novel basic helix-loop-helix protein. *Cell*, 1998, 95: 657~667
- Lin C, Shalitin D. Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 2003, 54: 469~496
- Bouly JP, Giovani B, Djamei A et al. Novel ATP-binding and autophosphorylation activity associated with *Arabidopsis* and human cryptochrome 1. *Eur J Biochem*, 2003, 270(14): 2921~2928
- Quail PH. Photosensory perception and signaling in plant cells: new paradigms? *Curr Opin Cell Biol*, 2002, 14: 180~188
- Holm M, Deng XW. Structural organization and interactions of COP1, a light-regulated developmental switch. *Plant Mol Biol*, 1999, 41: 151~158
- Lin CT. Blue light receptors and signal transduction. *Plant Cell*, 2002, S207~S225
- Casal JJ. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interactions in plants. *Photochem Photobiol Sci*, 2000, 71: 1~11
- Casal JJ, Mazzella MA. Conditional synergism between cryptochrome1 and phytochrome B is shown by the analysis

- of *phy A*, *phy B* and *hy4* simple, double and triple mutants in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1998, 118: 19~25
- 22 Mockler TC, Guo H, Yang H et al. Antagonistic actions of *Arabidopsis* cryptochromes and phytochrome B in the regulation of floral induction. *Development*, 1999, 126: 2073~2082
- 23 Yang HQ, Wu YJ, Tang RH et al. The C termini of *Arabidopsis* cryptochromes mediate a constitutive light response. *Cell*, 2000, 103: 815~827
- 24 Wang H, Ma LG, Li JM et al. Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development. *Science*, 2001, 294: 154~158
- 25 Duek PD, Fankhauser C. HFR1, a putative bHLH transcription factor, mediates both phytochrome A and cryptochrome signaling. *Plant J*, 2003, 34: 827~836
- 26 Guo H, Mockler T, Duong H et al. SUB1, an *Arabidopsis* Ca<sup>2+</sup>-binding protein involved in cryptochrome and phytochrome coaction. *Science*, 2001, 291: 487~490
- 27 Moller SG, Kim YS, Kunkel T et al. PP7 is a positive regulator of blue light signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2003, 15: 1111~1119
- 28 Emmanuel L, Daniel WH, Thomas JC. Blue light signaling through the cryptochromes and phototropins. So that's what the blues is all about. *Plant Physiol*, 2003, 133: 1429~1436
- 29 Yang HQ, Tang RH, Cashmore AR. The signaling mechanism of *Arabidopsis* CRY1 involves direct interaction with COP1. *Plant Cell*, 2001, 13: 2573~2588
- 30 Péter G, Eberhard S, Ferenc N. Light perception and signaling in higher plants. *Cur Opin Plant Biol*, 2003, 6: 446~452
- 31 Torii KU, McNellis TW, Deng XW. Functional dissection of *Arabidopsis* COP1 reveals specific roles of its three structural modules in light control of seedling development. *Eur Mol Biol Lab J*, 1998, 17: 5577~5587
- 32 Ma LG, Gao Y, Qu LJ et al. Genomic evidence for COP1 as a repressor of light-regulated gene expression and development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14: 2383~2398
- 33 Hanjo H, Mark E. Plant development: regulation by protein degradation. *Science*, 2002, 297: 793~797
- 34 Christian SH, Kazuhito G, Mark TO et al. HY5 stability and activity in *Arabidopsis* is regulated by phosphorylation in its COP1 binding domain. *EMBO J*, 2000, 19(18): 4997~5006
- 35 Holm M, Ma LG, Qu LJ et al. Two interacting bZIP proteins are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Genes Dev*, 2002, 16: 1247~1259
- 36 Sancar A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue-light photoreceptors. *Chem Rev*, 2003, 103: 2203~2237
- 37 Ahmad M, Cashmore AR. HY4 gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 1993, 366: 162~166
- 38 Lin C, Yang H, Guo H et al. Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1998, 95: 2686~2690
- 39 Lin C, Ahmad M, Cashmore AR. *Arabidopsis* cryptochrome is a soluble protein mediating blue light-dependent regulation of plant growth and development. *Trends Plant J*, 1996, 10: 893~902
- 40 Lin C, Ahmad M, Gordon D et al. Expression of an *Arabidopsis* cryptochrome gene in transgenic tobacco results in hypersensitivity to blue, UV-A and green light. *Proc Nat Acad Sci USA*, 1995, 92(18): 8423~8427
- 41 Shalitin D, Yang H, Mockler TC et al. Regulation of *Arabidopsis* cryptochrome 2 by blue-light-dependent phosphorylation. *Nature*, 2002, 417 (6890): 763~767
- 42 Kleiner O, Kircher S, Harter K et al. Nuclear localization of the *Arabidopsis* blue light receptor cryptochrome 2. *Plant J*, 1999, 19(3): 289~296
- 43 Lin C, Ahmad M, Chan J et al. CRY2: a second member of the *Arabidopsis* cryptochrome gene family. *Plant Physiol*, 1996, 110: 1047
- 44 Ahmad M, Jarillo JA, Cashmore AR. Chimeric proteins between cry1 and cry2 *Arabidopsis* blue light photoreceptors indicate overlapping functions and varying protein stability. *Plant Cell*, 1998, 10: 197~207
- 45 Somers DE, Devlin PF, Kay SA. Phytochromes and cryptochromes in the entrainment of the *Arabidopsis* circadian clock. *Science*, 1998, 282: 1488~1490
- 46 Guo H, Yang H, Mockler TC et al. Regulation of flowering time by *Arabidopsis* photoreceptors. *Science*, 1998, 279: 1360~1363