

## 高等植物的向光性信号转导

刘颖 龙程 瞿伟菁\*

华东师范大学生命科学学院, 上海 200062

## The Signal Transduction in Phototropism of Higher Plants

LIU Ying, LONG Cheng, QU Wei-Jing\*

School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062

**提要** 对高等植物向光性信号转导的最新研究进展进行了综述, 并对向光素的性质、结构和可能的作用方式及其下游可能的信号传递途径作了分析讨论。

**关键词** 向光性; 向光素; 信号转导

植物是不能移动的生物。但植物器官和细胞器对不同的环境刺激(尤其是光这一植物生命活动中重要的环境因子之一)作出反应时却能移动。植物不仅需要利用光能合成有机物获取能量, 还将光作为信号通过一定的途径传递到植物体的各个部位, 协调整体的生命活动, 以适应多变的外界环境。植物向光性或向光运动是最普遍的植物对光的方向产生的反应, 即从单侧照光时植物体向光弯曲。向光运动使植物处于最适宜利用光能的位置。早在1881年, 达尔文(Darwin)就描述了许多向光性现象, 如一些单子叶植物的胚芽鞘向照光的方向弯曲生长<sup>[1]</sup>。但长期以来人们对向光反应的光受体、光照度/弯曲度的关系以及光受体下游的信号转导途径等问题都没有确切的结论。近10年来植物向光性研究取得了许多重要进展, 特别是新近分离、鉴定出一类新的向光性的蓝光受体家族——向光素(phototropins)<sup>[2]</sup>, 为进一步研究向光反应的信号转导途径奠定了基础。

Christie等<sup>[3]</sup>之所以用这个平凡的名字“向光素”赋予NPH1(non-phototropic hypocotyl 1)编码的蛋白, 是基于它们在向光性中的作用。向光素的同源物广泛存在于拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、豌豆(*Pisum sativum*)、燕麦(*Avena sativa*)等植物中, 它们参与幼苗的向光弯曲、叶绿体在不同照度光下的重新分布以及气孔的开放<sup>[3~5]</sup>。在以拟南芥为材料的研究中, Reymond等<sup>[6]</sup>发现, 失去向光性的突变株系JK224<sup>[6, 7]</sup>与野生型相比, 其依赖蓝光的120

kD质膜结合蛋白的磷酸化水平大大降低, 暗示这种蛋白可能参与了向光性。Liscum和Briggs<sup>[8]</sup>采用甲基磺酸乙酯(ethylmethane sulphonate, EMS)诱变的方法, 在拟南芥中筛选到4个失去向光性的突变株系。其中, *nph1*突变体的黄化苗在光下生长时, 根无负向光性, 下胚轴无正向光性。通过检验质膜蛋白的磷酸化发现, *nph1*缺乏120 kD质膜结合蛋白的依赖于蓝光的磷酸化反应, 推测由NPH1编码的蛋白可能是介导拟南芥向光性的蓝光受体蛋白。在突变体*nph2*、*nph3*和*nph4*中, NPH1蛋白含量与野生型相近, 有正常依赖蓝光的NPH1蛋白磷酸化反应, 表明NPH2、NPH3和NPH4可能作用于蓝光激活NPH1的下游<sup>[8]</sup>。Sakai等<sup>[9]</sup>和Huala等<sup>[10]</sup>进一步研究拟南芥*nph1*突变体, 证实NPH1就是编码120 kD依赖蓝光进行磷酸化蛋白的基因。

有趣的是, 在高辐照蓝光下, *nph1*表现正常的向光弯曲反应, 这提示可能存在另外的向光反应受体介导该反应<sup>[11]</sup>。向光反应的第二个蓝光受体经Sakai等<sup>[11]</sup>和Briggs及Huala<sup>[12]</sup>证明是NPL1(NPH1-like)。最近, 从事向光素研究的同行们根据其功能把NPH1命名为PHOT1(phototropin1), 把NPL1命名为PHOT2(phototropin2)<sup>[5]</sup>。“phot”的名称仅限于具有下列性质的光受体蛋白: N末

收稿 2003-06-17 修定 2003-10-29

资助 国家自然科学基金(39770073)。

\* 通讯作者(E-mail:wjqu@bio.ecnu.edu.cn, Tel:021-62233225)。

端有两个都能够和发色团黄素单核苷酸 (flavin mononucleotide, FMN) 结合 LOV 结构域, C 末端

有 Ser/Thr 蛋白激酶结构域, 具有光激活的自磷酸化 (图 1)<sup>[13]</sup>。



图1 向光素的蛋白结构示意图<sup>[13]</sup>

N 端的 LOV1、LOV2 结构域分别和两个发色团 FMN 相连, C 端的 Ser/Thr 激酶区 (kinase) 能够进行自磷酸化。

## 1 向光性光受体

**1.1 向光素1** 向光素1是在低辐照蓝光下 ( $<1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 根和下胚轴向光性的蓝光受体<sup>[9,10]</sup>。PHOT1 突变导致 *phot1* 突变体缺乏蓝光诱导的 120 kD 质膜结合蛋白的磷酸化反应<sup>[8]</sup>。精细生化分析表明, PHOT1 编码的 120 kD 蛋白 PHOT1 的磷酸化直接参与向光反应<sup>[12]</sup>。

Huala 等<sup>[10]</sup>用染色体步移的方法克隆得到 PHOT1 基因, 该基因编码 996 个氨基酸的蛋白。PHOT1 的 C 端包含有一个 Ser/Thr 激酶所具有的特征性结构域, 其 N 端有两段各约 110 个氨基酸的重复基元 (motif), 该基元属于 PAS (PER-ARNT-SIM) 结构域超家族的一个分支。有报告说 PAS 结构域的功能介导配体结合和蛋白互作, 并且作为光、氧化-还原电位的内在感受器<sup>[14]</sup>。phot1 的 PAS 结构域与 PAS 超家族中受光、氧化电位、电压调控的蛋白亚基相似, 因此命名为 LOV1 和 LOV2<sup>[14]</sup>。

phot1 的 LOV 结构域具有强荧光性, 从燕麦中纯化的 LOV2 在紫外照射下能够发出绿色荧光<sup>[12]</sup>。Christie 等<sup>[14]</sup>成功地将拟南芥 PHOT1 基因利用昆虫细胞/杆状病毒表达载体在昆虫细胞中表达, 得到的重组 phot1 蛋白能够与发色团 FMN 结合, 受蓝光照射时能够进行磷酸化。测定 phot1 蛋白的荧光激发光谱发现, 其波长范围为 400~500 nm, 370 nm 处呈现吸收高值, 这和分离纯化得到的 LOV 结构域的吸收光谱及向光性的作用光谱相似。因此, phot1 被认为是蓝光诱导的自磷酸化的向光性光受体。

在拟南芥和其它多种植物中证明 phot1 是质膜结合蛋白<sup>[7]</sup>。但分析其疏水性的结果表明, phot1 是没有跨膜区的可溶蛋白<sup>[6]</sup>。Christie 和 Briggs<sup>[7]</sup>

推测, phot1 可能进行翻译后加工或通过锚蛋白 (anchor) 与质膜发生相互作用。用绿色荧光蛋白 (green fluorescent protein, GFP) 和激光共聚焦 (confocal) 研究 phot1 的细胞和亚细胞分布的结果表明, 在拟南芥中, phot1 在黄化苗的顶钩和根延长区正在分裂和延长生长的皮层细胞内强烈表达。但在皮层细胞中, 在上、下端的质膜区域的表达强于侧壁的表达, 而表皮细胞各方向质膜区的表达都比较弱且均匀。在光下生长的植株中, PHOT1-GFP 主要定位在延长生长的花序茎细胞的向顶和向基细胞壁旁的质膜区, 并且在茎维管束和叶脉薄壁组织中强烈表达<sup>[15,16]</sup>。phot1 亦分布于保卫细胞和叶肉细胞中, 与调控气孔开放和叶绿体移动有关<sup>[15]</sup>。

**1.2 向光素2** 尽管拟南芥 *phot1* 突变体在低辐照蓝光下表现无下胚轴和根的向光性, 但在高辐照蓝光下 ( $>1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 有正常的向光反应。可见, 在高辐照蓝光下还有另外的受体介导向光反应<sup>[8,11]</sup>。在高辐照蓝光下拟南芥 *phot1phot2* 双突变体失去正常的向光反应<sup>[11]</sup>。Sakai 等<sup>[11]</sup>进一步证明 phot1 和 phot2 共同在向光反应中起作用。作为向光反应受体家族第二个成员的 phot2, 与 phot1 一样, 也是一种黄素蛋白, 且与 phot1 有很高的同源性<sup>[17]</sup>。拟南芥 phot2 的 LOV 区域可与 FMN 结合, 在昆虫细胞表达后受蓝光诱导进行自磷酸化<sup>[18]</sup>。PHOT2 mRNA 表达也受蓝光上调<sup>[19,20]</sup>。

## 2 向光素的感光机制

LOV 结构域能够在大肠杆菌中表达, 纯化的 LOV 可用于其生化和光化学特性分析<sup>[7]</sup>。近期的研究表明, LOV1 和 LOV2 都能作为光感受器进行自身光转化<sup>[14]</sup>。LOV1 和 LOV2 的光活化反应产物的光谱特征与黄素 C (4a)-Cys 加合产物相似,

LOV1 和 LOV2 中高度保守的 Cys 残基以 Ala 或 Ser 替代后即失去正常的光化学反应<sup>[19]</sup>。以 X-射线晶体学(X-ray crystal structure study)和核磁共振(nuclear magnetic resonance, NMR)技术研究的结果表明, LOV1 和 LOV2 区域的保守残基 Cys39 确实与 FMN 的 C(4a)-巯基之间发生了加合反应<sup>[14,15]</sup>。Christie 等<sup>[3]</sup>据此推测, 光激活 LOV 区域导致向光素的构象改变, 从而激活受体激酶, 引起进一步的反应。

### 3 向光素下游的信号组分

蓝光信号激活 LOV 结构域可能的下游激活途径是通过向光素自身磷酸化或是进一步磷酸化其他的蛋白实现的。目前已鉴定出几种可能的下游蛋白组分, 现分述如下。

**3.1 NPH3 蛋白** NPH3 是可能的蛋白磷酸化底物。突变体 *nph3* 与 *nph1/phot1* 都是经过甲基磺酸乙酯(ethylmethane sulphonate, EMS) 诱变筛选的向光性受损突变体, 而且 NPH3 与 PHOT1 在同一条信号途径中起作用<sup>[8,21]</sup>。NPH3 编码的蛋白具有 BTB/POZ 和 coil-coil 蛋白互作区域。用酵母双杂交方法研究时发现 NPH3 和 PHOT1 有相互作用, 并且 PHOT1 的 LOV 结构域和 NPH3 的 BTB/POZ/coil-coil 结构域是发生相互作用的部位<sup>[22]</sup>。Motchoulski 和 Liscum 等<sup>[22]</sup>推测黑暗中 NPH3 和 PHOT1 以直接或间接方式相互作用, 在受蓝光照射时 PHOT1 由于自磷酸化发生构象的改变, 引起 NPH3 与 PHOT1 互作方式发生变化。*phot1* 和 *nph3* 都是膜蛋白, 但都无跨膜区, 因此, 在膜上的定位需要翻译后酯化加工<sup>[4]</sup>。

**3.2 RPT2 蛋白** 另外一个对向光素信号转导很重要的蛋白是 RPT2<sup>[9]</sup>。从缺失根的负向光反应筛选得到的突变体 *rpt2* (root phototropism mutant) 也缺失下胚轴的正向光反应。RPT2 编码一个类 NPH3 的蛋白, N 端是 BTB/POZ 区域, C 端具有 coil-coil 区域, 但目前仍不清楚 RPT2 是否与 *phot1* 有互作。RPT2 还包含一个核定位信号, 许多具有 BTB/POZ 区域的蛋白都是与转录因子发生互作的, 因此认为有可能用 RPT2、NPH3 或是别的具有 BTB/POZ 区域的蛋白将来自质膜的向光素信号传递到核内<sup>[4]</sup>。

**3.3 NPH4/ARF7 蛋白** 在向光素信号途径下游的一个转录因子是生长素反应因子(auxin-response factor, ARF) NPH4/ARF7。突变体 *nph4* 像 *nph1/phot1* 一样

缺失蓝光诱导的向光反应<sup>[8]</sup>。NPH4 编码一个生长素反应因子 ARF7<sup>[23]</sup>。ARF7 属于 ARF 型转录因子家族, 参与生长素反应, 受生长素调控<sup>[23]</sup>。基于人们熟知生长素参与向光反应的知识<sup>[24,25]</sup>, 有人提出 NPH4/ARF7 作为转录激活因子介导植物对光和其它环境因子的反应<sup>[23]</sup>。最新研究表明, *phot1* 在拟南芥黄化苗下胚轴和根中的分布与生长素转运体的分布有一定的相关性<sup>[15]</sup>, 说明 *phot1* 的功能可能与生长素有直接或间接的联系。

### 4 Ca<sup>2+</sup>在向光反应信号转导中的作用

Ca<sup>2+</sup> 作为植物细胞内重要的第二信使参与细胞许多重要的生理变化过程。近年来的研究表明, Ca<sup>2+</sup> 可能在向光反应的信号途径中起作用。用表达钙结合荧光蛋白 aequorin 的转基因拟南芥和烟草观察到蓝光可诱导胞质钙瞬时快速升高<sup>[26]</sup>。由于 PHOT1 基因受损的 *phot1* 突变体失去胞质钙离子浓度的瞬时变化, 而隐花色素双突变体的 *cry1cry2* 的反应与野生型相同<sup>[26]</sup>, 据推测这种钙离子平衡的瞬间变化是与向光素相关的。上述现象可能的机制是 *phot1* 催化质膜上的钙转运体的磷酸化, 从而引发胞质钙离子浓度变化, 进而调控下胚轴的生长。采用微电极离子流量测定法(microelectrode ion flux measurements, MIFE) 测定蓝光照射后拟南芥黄化苗的子叶和下胚轴中 Ca<sup>2+</sup> 流动的结果表明, 野生型和 *phot2* 突变体中钙离子都在蓝光处理 3~5 min 之间迅速内流, 而突变体 *phot1* 和双突变体 *phot1phot2* 中的钙离子没有明显波动, 这说明 PHOT1 可能是调节 Ca<sup>2+</sup> 从胞外进入胞质的<sup>[27]</sup>。Stoelzle 等<sup>[28]</sup>在拟南芥叶肉细胞原生质体中鉴定到一种蓝光激活的钙通透性通道, 这种通道活性依赖于向光素 1, 表明叶肉细胞中蓝光诱导的胞质钙离子浓度的变化部分是通过质膜钙通透性通道介导的 Ca<sup>2+</sup> 内流实现的。最近, Harada 等<sup>[29]</sup>的实验表明, 向光素 1 在低辐照蓝光下, 通过激活质膜钙通透性通道介导胞质钙离子浓度升高, 而向光素 2 在高辐照蓝光下, 激活胞内钙库的钙释放使胞质钙离子浓度升高。由此看来, 钙离子通道介导的胞质钙离子浓度的波动可能是向光性信号转导的途径之一。但是, 向光素激活钙离子通道的分子机制是怎样的? 向光素的自磷酸化有没有参与钙离子通道的激活反应? 对于这些问题目前尚缺乏进一步的实

验证据。

## 5 其它参与向光反应的光受体

在幼苗生长发育过程中, 自然界的条件是多变的, 其中光作为重要的调控因子在幼苗生长过程中也有时空变化, 需要植物体依据外界条件和自身状态做出协调反应。近年来的研究表明, 在高等植物的光形态建成途径中涉及多种光信号感受和传递途径的互作<sup>[30, 31]</sup>。表面看来, 向光性似乎不受如此复杂的调控, 因为光敏色素双突变体 *phyAphyB* 以及隐花色素突变体 *cry1*、*cry2* 受蓝光诱导的向光反应与野生型没有特别显著的差异<sup>[32]</sup>。然而, 光敏色素和隐花色素可能通过调控向光弯曲的角度对向光性进行有限度的调控<sup>[33]</sup>。例如, 隐花色素可能影响生长发育间接引起向光反应的变化<sup>[32, 34]</sup>, 红光/远红光受体光敏色素可能直接影响向光性的信号传递过程<sup>[35, 36]</sup>。在环境因子多变的自然界, 这些微小的调控可能对幼苗生长中的向光性有重要的作用, 降低不良条件对幼苗的伤害, 使幼苗获得最佳的生存空间。

蓝光预处理可以改变黄化苗的向光反应能力<sup>[37]</sup>。刘公社等<sup>[37]</sup>研究蓝光影响萝卜黄化苗下胚轴向光反应能力的结果表明, 蓝光辐射 0~2 h 后, 向光反应能力按比例增加; 蓝光辐射 2~12 h 的向光反应能力增加并趋于饱和, 而且这种诱导增强的向光反应能力在 0~8 h 的黑暗中可以保持 1 h, 随后便逐渐自行减弱。这暗示可能存在与向光反应能力形成相关的特异蛋白或 mRNA 的存在, 调控受蓝光预处理后幼苗的向光反应能力。

红光处理能够增强幼苗的向光反应<sup>[33, 36]</sup>, 光敏色素 *phyA* 和 *phyB* 是增强向光性的主要光受体<sup>[38~40]</sup>。刘玉军和赵南明<sup>[41]</sup>在玉米胚芽鞘中的研究表明, 红光对脉冲蓝光诱导的向光性的影响属于超低光量反应, 而红光对蓝光照射时间依赖型向光性的影响属于低光量反应, 可以为随后的远红光逆转。由此推测, 在不同的向光反应途径中可能存在不同的光敏色素调控途径<sup>[41]</sup>。目前对光敏色素参与向光反应这一信号途径的分子机制还缺乏深入了解, 但拟南芥和玉米中的研究结果表明, 光敏色素可能改变了向光性信号途径下游组分的含量或活性, 而这些下游信号组分是无光敏色素活性时向光反应的限速成分<sup>[40, 42]</sup>。

## 6 展望

目前人们已对向光素1和向光素2的结构和功能有了初步的了解, 也找到了一些光受体下游可能的信号组分, 但从总体来说, 向光反应信号途径的研究还只是刚刚起步, 尚有很多问题没有答案。如向光素1和向光素2在结构上有何差异? 二者分别在低辐照和高辐照蓝光下起作用的分子基础是什么? 向光素在不同组织细胞(如下胚轴、保卫细胞、叶肉细胞)中发挥功能的机制是否相同? 还有没有其它未知的光受体参与向光性反应? 另外, 对于向光素感知光信号、信号转导以及受体的脱敏作用的分子机制仍然需要深入研究。

向光性反应是植物生长发育中的重要生理过程。近十几年来, 模式植物拟南芥的蛋白互作分析和基因组的研究极大推动了向光信号转导领域的发展, 今后这些技术仍将是这一领域研究中的有力工具。相信随着研究的深入, 将有越来越多的向光反应受体功能及调控相关基因会被鉴定出来, 拟南芥的生物信息学和遗传学研究将有助于人们进一步了解参与光信号转导的各个组分的相互关系以及光信号与其他信号之间的互作与整合, 从而全面了解植物的生长发育机制。

## 参考文献

- 1 Darwin C. The power of movement in plants. New York: D. Appleton and Company, 1881
- 2 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
- 3 Christie JM, Salomon M, Briggs WR et al. LOV (light, oxygen, or voltage) domains of the blue light photoreceptor phototropin (*nph1*): Binding sites for the chromophore flavin mononucleotide. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96:8779~8783
- 4 Briggs WR, Christie JM. Phototropins 1 and 2: Versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 2002, 7:204~210
- 5 Briggs WR, Beck CF, Cashmore AR et al. The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 2001, 13:993~997
- 6 Reymond P, Short TW, Briggs WR et al. Light-induced phosphorylation of a membrane protein plays an early role in signal transduction for phototropism in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1992, 89:4718~4721
- 7 Christie JM, Briggs WR. Blue light sensing in higher plants. *J Biol Chem*, 2001, 276:11457~11460
- 8 Liscum E, Briggs WR. Mutations in the *NPH1* locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli. *Plant Cell*, 1995, 7:473~485
- 9 Sakai T, Wada T, Ishiguro S et al. RPT2: A signal transducer of the phototropic response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2000, 12:

- 225~236
- 10 Huala E, Oeller PW, Liscum E et al. *Arabidopsis* NPH1: A protein kinase with a putative redox-sensing domain. *Science*, 1997, 278:2120~2123
- 11 Sakai T, Kagawa T, Kasahara M et al. *Arabidopsis* nph1 and nph11: Blue light receptors that mediate both phototropism and chloroplast relocation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98:6969~6974
- 12 Briggs WR, Huala E. Blue-light photoreceptors in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 1999, 5:33~62
- 13 Lin C. Blue light receptors and signal transduction. *Plant Cell*, 2002, 14: S207~S225
- 14 Christie JM, Reymond P, Powell GK. *Arabidopsis* NPH1: A flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*, 1998, 282:1698~1701
- 15 Sakamoto K, Briggs WR. Cellular and subcellular localization of phototropin I. *Plant Cell*, 2002, 14:1723~1735
- 16 童哲编译. 向光色素phototropin I的细胞和亚细胞定位. *植物学通报*, 2002, 49(5):639~639
- 17 Jarillo J, Ahmad M, Cashmore AR. NPL1 (accession No. AF053941): A second member of the NPH serine/threonine kinase family of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1998, 117:719
- 18 Salomon M, Christie JM, Knieb E et al. Photochemical and mutational analysis of the FMN binding domains of the plant blue light receptor, phototropin. *Biochem*, 2000, 39:9401~9410
- 19 Kagawa T, Sakai T, Suetsugu N et al. *Arabidopsis* NPL1: A phototropin homolog controlling the chloroplast high-light avoidance response. *Science*, 2001, 29:2138~2141
- 20 Jarillo JA, Gabrys H, Capel J et al. Phototropin-related NPL1 controls chloroplast relocation induced by blue light. *Nature*, 2001, 410:952~954
- 21 Liscum E, Briggs WR. Mutations of *Arabidopsis* in potential transduction and response components of the phototropic signaling pathway. *Plant Physiol*, 1996, 112:291~296
- 22 Motchoulski A, Liscum E. *Arabidopsis* NPH3: A NPH1 photoreceptor-interacting protein essential for phototropism. *Science*, 1999, 286:961~964
- 23 Harper RM, Stowe-Evans EL, Luesse DR et al. The NPH4 locus encodes the auxin response factor ARF7, a conditional regulator of differential growth in aerial *Arabidopsis* tissue. *Plant Cell*, 2000, 12:757~770
- 24 Briggs WR. The phototropic responses of higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 1963, 14:311~352
- 25 Guilfoyle T, Hagen G, Ulmasov T et al. How does auxin turn on genes? *Plant Physiol*, 1998, 118:341~347
- 26 Baum G, Long JC, Jenkins GI et al. Stimulation of the blue light phototropic receptor NPH1 causes a transient increase in cytosolic  $Ca^{2+}$ . *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96:13554~13559
- 27 Babourina O, Newman I, Shabala S. Blue light-induced kinetics of  $H^+$  and  $Ca^{2+}$  fluxes in etiolated wild-type and phototropin-mutant *Arabidopsis* seedlings. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99:2433~2438
- 28 Stoelzle S, Kagawa T, Wada M et al. Blue light activates calcium-permeable channels in *Arabidopsis* mesophyll cells in phototropin signaling pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100:1456~1461
- 29 Harada A, Sakai T, Okada K. Phot1 and phot2 mediate blue light-induced transient increase in cytosolic  $Ca^{2+}$  differently in *Arabidopsis* leaves. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100:8583~8588
- 30 Neff M, Fankhauser C, Chory J. Light: an indicator of time and place. *Genes Dev*, 2000, 14:257~271
- 31 Casal JJ. Phytochromes, cryptochromes, phototropin: photoreceptor interaction in plants. *Photochem Photobiol*, 2000, 71:1~11
- 32 Lascève G, Leymarie J, Olney MA et al. *Arabidopsis* contains at least four independent blue-light-activated signal transduction pathways. *Plant Physiol*, 1999, 120:606~614
- 33 Liscum E, Stowe-Evans EL. Phototropism: a "simple" physiological response modulated by multiple interacting photosensory response pathways. *Photochem Photobiol*, 2000, 72:273~282
- 34 Stowe-Evans EL, Luesse DR, Liscum E. The enhancement of phototropin-induced phototropic curvature in *Arabidopsis* occurs via a photoreversible phytochrome A-dependent modulation of auxin responsiveness. *Plant Physiol*, 2001, 126:826~834
- 35 Poff KL, Janoudi A-K, Rosen ES et al. The physiology of tropisms. In: Meyerowitz EM, Somerville CR (eds). *Arabidopsis*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1994. 639~664
- 36 Iino M. Phototropism: mechanisms and ecological implications. *Plant Cell Environ*, 1990, 13:633~650
- 37 刘公社, 任建宏, 张俊英等. 蓝光对萝卜向光性反应能力的调节. *应用与环境生物学报*, 1995, 1(3):205~208
- 38 Parks BM, Quail PH, Hangarter RP. Phytochrome A regulates red-light induction of phototropic enhancement in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1996, 110:155~162
- 39 Janoudi A-K, Gordon WR, Wagner D et al. Multiple phytochromes are involved in red-light-induced enhancement of first-positive phototropism in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 1997, 113:975~979
- 40 Janoudi A-K, Konjevic R, Whitlam G et al. Both phyA and phyB are required for normal expression of phototropism in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Physiol Plant*, 1997, 101:278~282
- 41 刘玉军, 赵南明. 植物光敏素在玉米胚芽鞘不同类型向光性反应中的作用模式. *植物学报*, 2001, 43(9):923~928
- 42 Liu YJ, Iino M. Phytochrome is required for the occurrence of time-dependent phototropism in maize coleoptiles. *Plant Cell Environ*, 1996, 19:1379~1388