

专题介绍 Special Topics

植物的蓝光受体

孙燕, 许志茹*

东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040

Blue-light Photoreceptors in Plant

SUN Yan, XU Zhi-Ru*

College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

摘要: 文章介绍植物隐花色素、向光素和其他蓝光受体的研究进展。**关键词:** 蓝光受体; 隐花色素; 向光素

植物生长发育过程受很多外界环境的影响, 其中光是自然界中影响植物生长发育的重要环境因素之一。在植物生长和适应过程中不仅只受光限制, 其它如高山、极地、沙漠以及受干扰的开放环境中, 水和营养资源的重要性远远超过光的作用(Galen 等 2007), 但不管怎样光仍然是植物生长发育过程中必不可少的关键性影响因子。植物在进化过程中适应光环境的同时, 其光受体家族也逐渐进化。光受体主要包括: (1)吸收红光/远红光(波长为 600~750 nm)的光敏色素(phytochrome); (2)吸收蓝光/UV-A (波长为 320~500 nm)的隐花色素(cryptochrome)和向光素(phototropin); (3) UV-B (波长为 282~320 nm)受体, 但此受体迄今尚未分离得到(Briggs 和 Huala 1999; Briggs 和 Christie 2002)。隐花色素和向光素都能吸收蓝光, 也是目前研究最为广泛的蓝光受体。

大多数双子叶植物(包括模式植物拟南芥)均含有 2 种隐花色素(CRY1、CRY2)和 2 种向光素(PHOT1、PHOT2)基因。蓝光对植物生长发育的影响是至关重要的, 涉及多种生理过程的调节作用, 包括脱黄化、开花、昼夜节律、基因表达、向光性、叶绿体运动和气孔运动等(Lin 2000; Briggs 和 Huala 1999)。

早在 2 个世纪以前高等植物的蓝光效应就已有报道, 1993 年第 1 个蓝光受体——隐花色素 1 (CRY1)得到分离(Ahmad 和 Cashmore 1993)。不久, 隐花色素 2 (CRY2)被分离得到。2 年后, 向光素 1 (PHOT1)被分离得到(Christie 等 1999; Briggs

等 2001)。目前, 拟南芥中的 3 个隐花色素和 2 个向光素研究最广泛。

1 隐花色素

隐花色素(拟南芥中包括 CRY1 和 CRY2)是一种类光解酶的蓝光受体(Lin 2000), 存在于细菌、植物、动物和人体内。隐花色素分为三类: 动物隐花色素、植物隐花色素和 DASH 隐花色素(Lin 和 Todo 2005)。1993 年从拟南芥中克隆了 CRY1, 并发现其与原核生物 DNA 光解酶相似, 含有与蝶呤、脱氮黄素和黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)相结合的结构域, CRY1 的 C 端较长, 有研究表明, 除了 DASH 隐花色素具有修复单链 DNA 的功能(Selby 和 Sancar 2006)之外, 其它隐花色素都没有 DNA 修复功能。在 CRY1 和 CRY2 的 C 端包含一个可变区域, 即功能区域(Yang 等 2000); N 端有 2 种分子, 一个是蝶呤, 另一个是 FAD。CRY1 和 CRY2 都定位于细胞核内, 是一类吸收蓝光(400~500 nm)和近紫外光(320~400 nm)的光受体, 可以调节植物形态建成、新陈代谢变化及向光性反应, 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)。不同植物对蓝光效应的作用光谱稍有差异。隐花色素存在于植物和动物中。经过长期较深入的研究, 现已知隐花色素在植物

收稿 2007-10-22 修定 2008-01-14

资助 国家自然科学基金(30700560 和 30571510)。

* 通讯作者(E-mail: xuzhiru2003@126.com; Tel: 0451-82191783)。

种子萌发中的去黄化作用、光周期诱导开花和调节昼夜节律中均起作用。

最初, *CRY1* 是在研究 *hy4* 的遗传起源时分离到的。蓝光下, *CRY1* 可以调节胚轴伸长(Ahmad 和 Cashmore 1993)。在拟南芥中, 光形态建成组成型蛋白 COP1 (constitutive photomorphogenic protein 1) 是一个在光形态建成和发育中扮演重要角色的 E3 泛素连接酶。它是一个分子量为 76 kDa 的核蛋白, 由 3 个特殊的结构域组成, 即环形锌指结合域、卷曲螺旋形结构域和 WD-40 重复序列, 并含有一个核定位信号和一个新型细胞质定位信号。它是一个光形态建成的抑制因子, 是一个光调控植物发育的分子开关。已经证实隐花色素可以与 COP1 相互作用以影响酶底物蛋白的泛素化。*CRY1* 的 C 末端过量表达的畸形伸长的幼苗与 *cop1* 突变体具有相似表型——胚轴短, 子叶伸长, 缺少光信号时 HY5 蛋白积累(HY5 是第 1 个得到鉴定的 COP1 的作用靶位) (Yang 等 2000)。这些结果表明隐花色素和 COP1 是相互作用并相互制约的。光照下, 无论体内还是体外, 细胞核内的 *CRY1* 和 *CRY2* 均抑制 COP1 与 HY5 之间的互作(Wang 等 2001)。这些结论说明了一个转换机制, 即隐花色素的激活可以与 COP1 相互作用, 以调节其自身与 HY5 类似的正向调控能力。HY5 积累之后可以促进光形态建成(Spalding 和 Folta 2005)。

隐花色素的活性是受磷酸化影响的。黑暗条件下拟南芥隐花色素不能被磷酸化, 但蓝光照射 15 min 后 *CRY1* 即可以发生磷酸化, 照射 60 min 后其磷酸化程度增强(Shalitin 等 2002; Bouly 等 2003)。*CRY1* 连接 ATP 后可导致自身磷酸化(Bouly 等 2003)。体外实验表明, 隐花色素还可以被 phyA 磷酸化(Gyula 等 2003), 但经红光或远红光处理的拟南芥黄化苗中隐花色素的磷酸化很弱, 而在 *phy* 突变体中的隐花色素磷酸化则很活跃(Shalitin 等 2002)。从化学诱变剂甲基磺酸乙脂(ethyl methane sulfonate, EMS)筛选到的一株长下胚轴的拟南芥突变体幼苗中克隆到了 *CRY1* 的等位基因, 并用免疫印迹技术从突变体中检测出 *CRY1* 全长蛋白的表达, *CRY1* 全长基因的序列也已测定。这种结构功能关系显示, *CRY1* 的强等位基因可削弱磷酸化, 这暗示 *CRY1* 必须经过磷酸化后才可发挥作用(Shalitin 等 2002)。而体外分

析表明, *CRY1* 在其丝氨酸残基上发生磷酸化(Bouly 等 2003)。

在拟南芥中, *CRY2* 主要与控制花期和低照度光照下的形态建成有关。在短日照或是长日照下, *CRY2* 的过量表达都会导致开花延迟, 且腋生枝(axillary branch)生长加强(Giliberto 等 2005)。采用基因过量表达和病毒诱导的基因沉默两种手段检测的结果表明, 番茄 *CRY2* 基因表达量均发生改变。番茄的 *CRY2* 过量表达株系与拟南芥的表型相似但又不完全相同(下胚轴和节间在低和高蓝光通量条件下都缩短), 除此之外, 番茄的株系还出现新表型, 表现为叶中的花色素苷和叶绿素以及果实中的番茄红素均过量表达(Giliberto 等 2005)。

脱黄化作用往往发生在种子萌发和破土以及到达地表面上的生长过程中, 即是从种子萌发到第一片真叶形成的过程, 其生长环境是从黑暗、弱光直至强光都经历过。黑暗环境中生长的幼苗表现为茎伸长, 整个植株瘦长, 并形成顶钩弯曲。光照之后幼苗形态即发生变化, 表现为顶钩张开、叶伸展和茎伸长减缓等。蓝光是引起脱黄化作用的关键因素, 同时也已证明隐花色素是蓝光引起脱黄化作用的关键受体(Foo 等 2006)。在蓝光下, 拟南芥和番茄的 *cry1* 突变体表现为胚轴显著增长和子叶伸长减缓(Ahmad 和 Cashmore 1993)。与其野生型相比, 豌豆 *cry1* 突变体也发生了叶伸长相对减缓的现象(Platten 等 2005)。拟南芥在低照度的蓝光照射下, *CRY2* 的等位基因作用功能的减弱也表现为脱黄化作用减弱(Lin 等 1998)。另外, 除了隐花色素之外, 光敏色素对蓝光条件下的脱黄化也起调节作用。这在拟南芥、番茄和豌豆中已经得到证明, 蓝光下 phyA 和 phyB 与隐花色素一起调节脱黄化作用(Platten 等 2005)。最近又发现了 *CRY1* 的一个新功能, 即可以调节植物对强光照射的应答, 在光形态建成中, *CRY1* 诱导光保护机制以抵御高照度的强光胁迫(Kleine 等 2007)。

近年来有研究发现, 被蓝光激活的隐花色素受体能形成一个稳定的中性黄素半醌体, 并促使受体吸收除蓝光以外的绿/黄光(500~630 nm), 受蓝光激活后的 *CRY1* 呈激活状态, 绿光可诱导其成还原态, 由此确定隐花色素的光还原/激活

是一个新的可逆机制(Bouly 等 2007)。但波长范围宽(500~600 nm)的绿光对蓝光激发隐花色素的抑制能力很低, 深入研究认为, 波长范围窄(500~518 nm)的绿光, 其抑制效果较好(Bouly 等 2007)。

2 向光素

向光素是继光敏色素和隐花色素之后发现的一种蓝光受体, 其可与黄素单核苷酸(flavin mononucleotide, FMN)结合后进行磷酸化作用。向光素是一个大约为 120 kDa 的膜蛋白(Neiss 和 Saalfrank 2003), 在其 N 端有 2 个相似的由大约 110 个氨基酸组成的光氧电位势(light-oxygen-voltage, LOV)发色团结构域(LOV1 和 LOV2), 在 C 端含有丝氨酸/苏氨酸激酶结构域, 中间是可以连接 LOV2 和激酶的区域(图 1)。向光素能够调节植物的趋光性、叶绿体运动、气孔开放、叶伸展和抑制黄化苗的胚轴伸长。

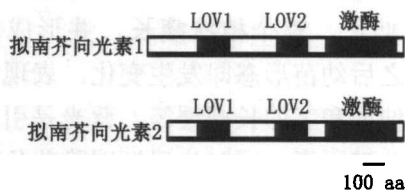


图1 拟南芥蓝光受体 PHOT1 和 PHOT2 的蛋白结构 (Briggs 和 Christie 2002)

两个 LOV 结构域都与一个 FMN 非共价结合作为发色团, 并且在光激活下与邻近的一个半胱氨酸和 FMN 的 C (4a) 共价结合形成发射信号。LOV2-半胱氨酸结构的形成会导致下游紧固的两性分子 α -螺旋的释放, 这一步必须经激酶的激活后才能完成。而后, LOV2-半胱氨酸结构开始慢慢衰变, 大约经过几秒或几分钟之后恢复到受体发色团组件各自的基态。LOV2 必须在光激活磷酸化和向光素介导的各种蓝光反应下才能起作用。LOV1 的具体功能尚不知道, 有可能起调节 LOV2 信号的作用(Briggs 等 2007)。LOV 结构域还形成一个 PAS (PER-ARNT-SIM) 结构域, 此结构对蛋白与蛋白间的相互作用起作用。

1988 年, Gallagher 等最早报道了豌豆黄化苗的上胚轴生长区有一种能够被蓝光诱导而发生磷酸化作用的膜蛋白。之后的研究表明, 光引发的磷

酸化作用与向光性有密切关系。尽管在研究中对其磷酸化的很多特性(如最适 pH 值、钙调和核苷特异性等)已经很清楚, 但还是无法纯化此膜蛋白。1995 年 Liscum 和 Briggs 报道, 拟南芥 *nph* (*non-phototropic hypocotyl*) 的几种突变体缺乏或削弱其向光性反应(与野生黄化幼苗比较, 单侧蓝光照射下, 发生微弱或没有向光弯曲现象), 随后 Huala 等(1997)发现 *nph1~5* 基因可以编码此蛋白。Briggs 等(2001)获得的 *phot1* 突变体, 用低照度光照后, 并不发生向光弯曲现象, 但在单侧的高照度光照射后, *phot1* 突变体即发生向光弯曲, 据此他们推测还有第 2 个控制向光性的受体(Sakai 等 2001)。事实上, 第 2 个向光素基因 *PHOT2* (最初称为类向光素 1, *NPH-like1*, *NPL1*) 及其突变体已得到分离(Jarillo 等 1998; Nozue 等 2000; Kagawa 等 2001; Sakai 等 2001), 其向光性与野生型类似, 这说明 LOV2 结构域不像 LOV1 那样对向光性起决定性作用。*phot1 phot2* 突变体即使在强光照射下依然不发生弯曲, 这显示在低能量光诱导下, *PHOT1* 起作用; 而在强光诱导下, *PHOT1* 和 *PHOT2* 同时起作用(Briggs 等 2001)。光诱导磷酸化需要 3 个成分, 即酶作用底物、激酶和光受体, 从原则上讲, 一个、两个或三个蛋白都可以完成磷酸化反应。尽管光诱导的 *NPH1* 基因的克隆已经确定激酶和底物是同一蛋白, 并且知道光反应是一个自身磷酸化的过程, 但起作用的光受体蛋白还不清楚。Christie 等(1998)根据昆虫细胞系统表达基因的结果(即: ①在没有其他植物蛋白的情况下, 受体蛋白仍然可以在光诱导下发生自身磷酸化; ②受体蛋白必定包括 FMN), 认为这个蛋白是作用于磷酸化和向光性的双受体。而且激酶结构域中, 高度保守的天门冬氨酸必须在过去途径螯合 Mg^{2+} 的作用下生成天冬酰胺酸, 这样才能完全消除光诱导的磷酸化作用。因此认为磷酸化作用是向光素自身完成的(Christie 等 2002)。后来, Christie 等(2002)也证明 LOV 结构域必须束缚 FMN 后, 才能在大肠杆菌中表达。

PHOT1 和 *PHOT2* 通过自身磷酸化捕获信号, 信号从受体转移到下游的过程可能包括一个激酶反应(Gyula 等 2003)。近几年有人还发现弱蓝光条件下, 向光素对植物的生长发育起促进作用

(Takemiya 等 2005)。另外,除了拟南芥(Jarillo 等 1998)和豌豆(Khanna 等 1999)等双子叶植物,同类向光素也存在于单子叶植物中,如燕麦(Zacherl 等 1997)和水稻(Kanegae 等 2000),但其作用机制还不清楚。

Matsuoka 和 Tokutomi (2005)利用大肠杆菌表达体外向光素的重组细胞进行激酶试验,结果表明,没有 LOV 的底物酪蛋白可以发生磷酸化,磷酸化过程不受光影响;含有 2 个 LOV 或仅有 LOV2 的底物酪蛋白只有在光照条件下才可以被磷酸化。这说明,黑暗条件下 LOV2 制约底物酪蛋白的磷酸化,光下则反之。以上结果表明在黑暗中底物酪蛋白的激酶活性因受 LOV2 的制约而下降,光照下激酶活性则因 LOV2 的分解而增强(图 2),同时含有 LOV1 和 LOV2 的向光素重组细胞的激酶活性比仅含有 LOV2 的光敏感性低。因此认为 LOV1 是 LOV2 诱导激酶活性的一个衰减器。此外,燕麦的 LOV1 含有一个二聚化位点,可形成同型二聚体,而 LOV2 则没有二聚化位点(Salomon 等 2004)。

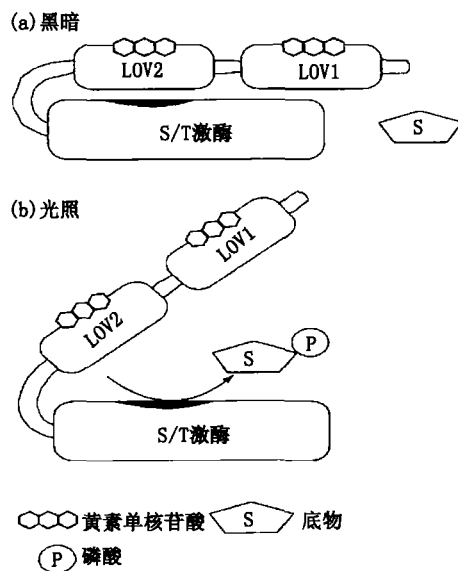


图2 光诱导磷酸化的向光素 LOV 和激酶结构域示意图 (Kimura 和 Kagawa 2006)

黑暗中,向光素激酶结构的磷酸化与 LOV2 结合而受抑制;光照下,由于 LOV2 的释放而诱导激酶发生磷酸化作用。

拟南芥下胚轴中的 PHOT1 可在很大光照强度范围内($0.01\sim 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)起作用,但是 PHOT2 只能在光照强度 $>1\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时才能起作用(Sakai

等 2001)。向光素还可以在组织水平上调节叶伸展,即扩大叶的接受光能的范围(Sakamoto 和 Briggs 2002),同时 PHOT1 和 PHOT2 在分子水平上介导蓝光调节气孔开放、控制气体交换和蒸腾作用(Kinoshita 等 2001)。此外,在细胞水平上转动的叶绿体其光合作用效率可达到最优。当光合作用时的光照强度适中时,叶绿体在叶肉细胞中横向转动可以充分捕获光,若光照强度过高并且伤害光合作用功能时,叶绿体则横向移动以避免光合系统反应中心受到光的氧化伤害(避光反应)。光合产物积累受 PHOT1 和 PHOT2 的调节,在调节过程中,具有向光性反应的 PHOT1 和 PHOT2 的作用在某种程度上是类似的(Sakai 等 2001)。在高照度光条件下,拟南芥 *phot2* 突变体会因光合系统的损伤而坏死或死亡(Kasahara 等 2002)。另外,在以红光为背景的情况下加照低照度的蓝光,拟南芥生长发育明显受到促进,但 *phot1 phot2* 突变体则不出现此现象(Takemiya 等 2005),这些结果证明向光素在光调节中是起作用的。

许多绿色生物体都含有向光素,其基因也已得到克隆(Harada 和 Shimazaki 2007),如莱茵衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的 *CrPHOT* (Huang 和 Beck 2002)、铁线蕨(*Adiantum capillus-veneris*)的 *AcPHOT1* 和 *AcPHOT2* (Nozue 等 2000)、立碗藓(*Physcomitrella patens*)的 *PHOTA1*、*PHOTA2*、*PHOTB1* 和 *PHOTB2* (Kasahara 等 2004)等。

光可以诱导植物体产生一系列积极的反应(包括光合作用、向光性等),同时光作为热源,对植物体也有负面影响,如灼伤或使其干燥脱水,至于是否存在一种蓝光驱动过程来调节它们之间的平衡和向光素是否调节叶的向光性,都是值得探讨的问题(Spalding 和 Folta 2005)。

3 含有 BLUF 结构域的蓝光受体

BLUF (blue light using the FAD)属于第三类蓝光受体蛋白(包含一个黄素发色团),是由大约 100 个氨基酸残基组成的序列(Gomelsky 和 Klug 2002)。Gomelsky 和 Kaplan (1998)用浑球红细菌(*Rhodobacter sphaeroides*)研究光合作用的抑制基因时,从与蓝光受体相关的 AppA 蛋白的 N 端区域中发现了第 1 个 BLUF 结构。第 2 个 BLUF 结构是在真核藻类小眼虫(*Euglena gracilis*)的光激活腺苷酸环化酶(photoactivated adenylyl cyclase, PAC)

中发现的, 它作为蓝光受体调节小眼虫的避光反应。在PAC单体中, 一单位的BLUF-环化酶结构域重复连接, 进而有可能形成一个异八聚体(Iseki等2002)。DNA数据库的搜索结果显示, BLUF结构存在于很多细菌中。BLUF蛋白可以分为两类: 一是多结构蛋白, 包括AppA、PAC和YcgF; 另一个是所谓的“short”蛋白, 其N端有BLUF结构域, C端则是由40~50个氨基酸残基组成(Okajima等2003)。

此外, Nozue等(1998)在铁线蕨(*Adiantum capilla-veneris*)中也鉴定了一个光敏受体, 其N端的566个氨基酸与光敏色素高度同源, 在大肠杆菌中表达的重组蛋白可与吸收红光/远红光的藻蓝素生色团结合; 而N端的下游部分却与向光素十分相似, 也含有两个LOV和一个丝氨酸/苏氨酸激酶结构域, 因此, 这个特殊的色素蛋白称之为光敏色素3(phy3)或超级色素(superchrome)(图3)。近年来, 在转板藻(*Mougeotia scalaris*)中也发现了phy3的同族体neochrome 1和neochrome 2(Suetsugu等2005)。迄今, 尽管在高等植物中尚未发现此类光敏素受体, 也没有证明其与蓝光的相关关系, 但此类光敏素受体与向光素结构的相似性及其自身的特殊结构说明, phy3也是值得深入研究的。

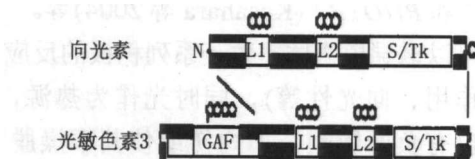


图3 向光素和光敏色素3的结构比较(Matsuoka等2007)
L1: LOV1; L2: LOV2; S/Tk: S/T激酶。

4 结语

隐花色素和向光素的信号转导是植物生长和发育过程的有机组成部分, 蓝光受体结构有了初步了解之后, 鉴定和研究蓝光受体的功能及其调节的相关基因已成为目前最为重要的研究任务。包括拟南芥在内, 植物中除了CRY1、CRY2、PHOT1和PHOT2之外, 可能还有其他蓝光受体, 这一问题的研究范围仍须扩大。

迄今, 光受体仍然是国际植物学界研究的前沿和热点, 近几年光受体的研究不断有新的突破

性进展, 如新的光受体和光受体新功能的发现等。有报道指出, 植物体中可能存在绿光受体(Folta 2004), 由此我们可以假设, 在不同波长光范围内有可能存在一种或几种光受体, 而其信号转导途径又有各自的特性和相关性, 这可能也将成为光受体的研究热点。

尽管拟南芥等模式植物的蓝光受体研究已较为深入, 但在其他很多高等植物中, 其结构及作用机制尚不清楚。光信号转导的途径很多, 需要很多不同功能的传递因子参与。就目前光受体和光信号转导研究而言, 人们对光信号转导本质的揭示还很肤浅, 还有许多问题需要深入研究。

参考文献

- Ahmad M, Cashmore AR (1993). *HY4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 366: 162~166
- Bouly JP, Giovani B, Djamei A, Mueller M, Zeugner A, Dudkin EA, Batschauer A, Ahmad M (2003). Novel ATP-binding and autophosphorylation activity associated with *Arabidopsis* and human cryptochrome-1. *FEBS J*, 270: 2921~2928
- Bouly JP, Schleicher E, Dionisio-Sese M, Vandenbussche F, Van der Straeten D, Bakrim N, Meier S, Batschauer A, Galland P, Bittl R et al (2007). Cryptochrome blue-light photoreceptors are activated through interconversion of flavin redox states. *J Biol Chem*, 282 (13): 9383~9391
- Briggs WR, Beck CF, Cashmore AR, Christie JM, Hughes J, Jarillo JA, Kagawa T, Kanegae H, Liscum E, Nagatani A et al (2001). The phototropin family of photoreceptors. *Plant Cell*, 13: 993~997
- Briggs WR, Christie JM (2002). Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 7: 204~210
- Briggs WR, Huala E (1999). Blue-light photoreceptors in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 15: 33~62
- Briggs WR, Tseng TS, Cho HY, Swartz TE, Sullivan S, Bogomolni RA, Kaiserli E, Christie JM (2007). Phototropins and their LOV domains: versatile plant blue-light receptors. *J Integr Plant Biol*, 49: 4~10
- Christie JM, Salomon M, Nozue K, Wada M, Briggs WR (1999). 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*, 96: 8779~8783
- Christie JM, Reymond P, Powell GK, Bernasconi P, Raibekas AA, Liscum E, Briggs WR (1998). *Arabidopsis* NPH1: a flavoprotein with the properties of a photoreceptor for phototropism. *Science*, 282: 1698~1701
- Christie JM, Swartz TE, Bogomolni RA, Briggs WR (2002). Phototropin LOV domains exhibit distinct roles in regulating photoreceptor function. *Plant J*, 32: 205~219
- Folta KM (2004). Green light stimulates early stem elongation,

- antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiol*, 135: 1407~1416
- Foo E, Platten JD, Weller JL, Reid JB (2006). PhyA and cry1 act redundantly to regulate gibberellin levels during de-etiolation in blue light. *Physiol Plant*, 127: 149~156
- Galen C, Rabenold JJ, Liscum E (2007). Functional ecology of a blue light photoreceptor: effects of phototropin-1 on root growth enhance drought tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 173: 91~99
- Gallagher S, Short TW, Ray PM, Pratt LH, Briggs WR (1988). Light-mediated changes in two proteins found associated with plasma membrane fractions from pea stem sections. *Proc Natl Acad Sci USA*, 85: 8003~8007
- Giliberto L, Perrotta G, Pallara P, Weller JL, Fraser PD, Bramley PM, Fiore A, Tavazza M, Giuliano G (2005). Manipulation of the blue light photoreceptor cryptochrome 2 in tomato affects vegetative development, flowering time, and fruit antioxidant content. *Plant Physiol*, 137: 199~208
- Gomelsky M, Kaplan S (1998). AppA, a redox regulator of photosystem formation in *Rhodobacter sphaeroides* 2.4.1, is a flavoprotein. Identification of a novel FAD binding domain. *J Biol Chem*, 273: 35319~35325
- Gomelsky M, Klug G (2002). BLUF: a novel FAD-binding domain involved in sensory transduction in microorganisms. *Trends Biochem Sci*, 27: 497~500
- Gyula P, Schäfer E, Nagy F (2003). Light perception and signalling in higher plants. *Cur Opin Plant Biol*, 6: 446~452
- Harada A, Shimazaki KI (2007). Phototropins and blue light-dependent calcium signaling in higher plants. *Photochem Photobiol*, 83: 102~111
- Huala E, Oeller PW, Liscum E, Han IS, Larsen E, Briggs WR (1997). *Arabidopsis* NPH1: a protein kinase with a putative redox-sensing domain. *Science*, 278: 2120~2123
- Huang K, Beck CF (2002). Phototropin is the blue-light receptor that controls multiple steps in the sexual life cycle of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100: 6269~6274
- Iseki M, Matsunaga S, Murakami A, Ohno K, Shiga K, Yoshida K, Sugai M, Takahashi T, Hori T, Watanabe M (2002). A blue-light-activated adenylyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature*, 415: 1047~1051
- Jarillo JA, Ahmad M, Cashmore AR (1998). NPH2 (accession no. AF053941): a second member of the NPH serine/threonine kinase family of *Arabidopsis* (PGR 98~100). *Plant Physiol*, 117: 719
- Kagawa T, Sakai T, Suetsugu N, Oikawa K, Ishiguro S, Kato T, Tabata S, Okada K, Wada M (2001). *Arabidopsis* NPL1: a phototropin homolog controlling the chloroplast highlight avoidance response. *Science*, 291: 2138~2141
- Kanegae H, Tahir M, Savazzini F, Yamamoto K, Yano M, Sasaki T, Kanegae T, Wada M, Takano M (2000). Rice NPH1 homologues, *OsNPH1a* and *OsNPH1b*, are differently photoregulated. *Plant Cell Physiol*, 41: 415~423
- Kasahara M, Kagawa T, Oikawa K, Suetsugu N, Miyao M, Wada M (2002). Chloroplast avoidance movement reduces photodamage in plants. *Nature*, 420: 829~832
- Kasahara M, Kagawa T, Sato Y, Kiyosue T, Wada M (2004). Phototropins mediate blue and red light-induced chloroplast movements in *Physcomitrella patens*. *Plant Physiol*, 135: 1388~1397
- Khanna R, Lin X, Watson JC (1999). Photoregulated expression of the *PsPK3* and *PsPK5* genes in pea seedlings. *Plant Mol Biol*, 39: 231~242
- Kimura M, Kagawa T (2006). Phototropin and light-signaling in phototropism. *Cur Opin Plant Biol*, 9: 503~508
- Kinoshita T, Doi M, Suetsugu N, Kagawa T, Wada M, Shimazaki K (2001). PHOT1 and PHOT2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, 414: 656~660
- Kleine T, Kindgren P, Benedict C, Hendrickson L, Strand Å (2007). Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for CRYPTOCHROME1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance. *Plant Physiol*, 144 (3): 1391~1406
- Lin C (2000). Plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci*, 5: 337~342
- Lin C, Shalitin D (2003). Cryptochrome structure and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 54: 469~496
- Lin C, Todo T (2005). The cryptochromes. *Genome Biol*, 6: 220
- Lin C, Yang H, Guo H, Mockler T, Chen J, Cashmore AR (1998). Enhancement of blue-light sensitivity of *Arabidopsis* seedlings by a blue light receptor cryptochrome 2. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 2686~2690
- Liscum E, Briggs WR (1995). Mutations in the NPH1 locus of *Arabidopsis* disrupt the perception of phototropic stimuli. *Plant Cell*, 7: 473~485
- Matsuoka D, Iwata T, Zikihara K, Kandori H, Tokutomi S (2007). Primary processes during the light-signal transduction of phototropin. *Photochem Photobiol*, 83: 122~130
- Matsuoka D, Tokutomi S (2005). Blue light-regulated molecular switch of Ser/Thr kinase in phototropin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 13337~13342
- Neiss C, Saalfrank P (2003). Ab initio quantum chemical investigation of the first steps of the photocycle of phototropin: a model study. *Photochem Photobiol*, 77: 101~109
- Nozue K, Christie JM, Kiyosue T, Briggs WR, Wada M (2000). Isolation and characterization of a fern phototropin (accession no. AB037188), a putative blue-light photoreceptor for phototropism (*PGR00-039*). *Plant Physiol*, 122: 1457
- Nozue K, Kanagae T, Imaizumi T, Fukada S, Okamoto H, Yeh KC, Lagarias JC, Wada M (1998). A phytochrome from the fern *Adiantum* with features of the putative photoreceptor NPH1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 15826~15830
- Okajima K, Yoshihara S, Geng X, Katayama M, Ikeuchi M (2003). Structural and functional analysis of a novel flavoprotein in cyanobacteria. *Plant Cell Physiol*, 44: s162
- Platten JD, Foo E, Elliott RC, Hecht V, Reid JB, Weller JL (2005). Cryptochrome 1 contributes to blue light sensing in pea. *Plant Physiol*, 139: 1472~1482
- Sakai T, Kagawa T, Kasahara M, Swartz TE, Christie JM, Briggs WR, Wada M, Okada K (2001). *Arabidopsis* nph1 and npl1: blue light receptors that mediate both phototropism and

- chloroplast relocation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98: 6969~6974
- Sakamoto K, Briggs WR (2002). Cellular and subcellular localization of phototropin1. *Plant Cell*, 14: 1723~1735
- Salomon M, Lempert U, Rüdiger W (2004). Dimerization of the plant photoreceptor phototropin is probably mediated by the LOV1 domain. *FEBS Lett*, 572: 8~10
- Selby CP, Sancar A (2006). A cryptochrome/photolyase class of enzymes with single-stranded DNA-specific photolyase activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103: 17696~17700
- Shalitin D, Yang H, Mockler TC, Maymon M, Guo H, Whitelam GC, Lin C (2002). Regulation of *Arabidopsis* cryptochrome 2 by blue-light-dependent phosphorylation. *Nature*, 417: 763~767
- Spalding EP, Folta KM (2005). Illuminating topics in plant photobiology. *Plant Cell Environ*, 28: 39~53
- Suetsugu N, Mittmann F, Wagner G, Hughes J, Wada M (2005). A chimeric photoreceptor gene, *NEOCHROME*, has arisen twice during plant evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 13705~13709
- Takemiya A, Inoue SI, Doi M, Kinoshita T, Shimazaki K (2005). Phototropins promote plant growth in response to blue light in low light environments. *Plant Cell*, 17: 1120~1127
- Wang H, Ma LG, Li JM, Zhao HY, Deng XW (2001). Direct interaction of *Arabidopsis* cryptochromes with COP1 in light control development. *Science*, 294: 154~158
- Yang HQ, Wu YJ, Tang RH, Liu D, Liu Y, Cashmore AR (2000). The C termini of *Arabidopsis* cryptochromes mediate a constitutive light response. *Cell*, 103: 815~827
- Zacherl M, Huala E, Rüdiger W, Briggs WR, Salomon M (1997). Isolation and characterization of cDNAs from oat encoding a serine/threonine kinase: an early component in signal transduction for phototropism (accession nos. AF033096 and AF033097) (PGR 98~028). *Plant Physiol*, 116: 869