

植物紫外光受体UVR8的研究进展

李国良, 张鸿, 许泳清, 纪荣昌, 邱思鑫, 汤浩, 邱永祥*

福建省农业科学院作物研究所, 农业部南方薯类观测实验站, 福州350013

摘要: 紫外光UV-B对植物的生长发育至关重要, 高强度的UV-B导致DNA损伤, 而低强度的UV-B调节植物的光形态建成。UVR8最早是在模式植物拟南芥中发现的一种特异性吸收UV-B的光受体, 自然状态下UVR8二聚体在UV-B下解聚成单体与COP1结合, 调控下游基因的转录表达。本文主要从蛋白结构、分子进化、生理功能及光信号转导等方面介绍UVR8的最新研究进展。

关键词: 光受体; UVR8; 蛋白结构; 信号转导

Research Progress in Plant Photoreceptor UVR8

LI Guo-Liang, ZHANG Hong, XU Yong-Qing, JI Rong-Chang, QIU Si-Xin, TANG Hao, QIU Yong-Xiang*

Institute of Crop Sciences, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Scientific Observing and Experimental Station of Tuber and Root Crops in South China, Ministry of Agriculture, Fuzhou 350013, China

Abstract: Ultraviolet (UV-B) plays an important role in plant growth. High doses of UV-B can cause DNA damage, while low doses of UV-B regulate plant photomorphogenesis. UVR8 was firstly found in the model plant *Arabidopsis thaliana*, and was subsequently shown to act as a UV-B photoreceptor. UVR8 can be depolymerized to monomer which interacts with COP1 in response to UV-B, and then influences the transcriptional regulation of downstream genes. This review focuses on recent understandings of the structure, molecular evolution, physiological function and signal transduction of UVR8.

Key words: photoreceptor; UVR8; protein structure; signal transduction

紫外线对植物生长发育过程具有重要的调节作用, 依据其波长的不同可以将其分为短波紫外线UV-C (<280 nm)、中波紫外线UV-B (280~320 nm)和长波紫外线UV-A (320~400 nm)。地球的臭氧层能够吸收全部的UV-C和大部分的UV-B辐射, 而UV-A能够穿过臭氧层到达地球表面(钱珊珊和侯学文2011)。尽管只有极少量的UV-B到达地球表面, 但对植物生长产生重大影响, 高强度的UV-B对植物体产生损伤, 影响其正常的生理功能, 是逆境因子; 低强度的UV-B调控植物光形态的建成和生理反应, 是信号调控因子(Frohnmeier和Staiger 2003)。1976年, Wellmann (1976)发现低剂量的UV-B能影响植物的光形态建成, 不同于紫外线对DNA的损伤, 紫外线对DNA破坏的波段在260 nm处, 而UV-B影响植物光形态建成的波段是290~300 nm。UV-B影响植物的光形态建成包括下胚轴伸长和子叶伸展、叶片的光合作用和生物节律, 最明显的是影响植物体内黄酮类化合物的合成, 由于类黄酮并不能直接吸收光子, 而低剂量的UV-B能极大地提高花青素合成途径中查尔酮合酶的活

性, 促进花青素的合成, 因此推测植物体内存在一种未知的吸收UV-B的光受体(Jenkins 2014)。

21世纪以前, 科学家们始终没有找到吸收UV-B的光受体及其信号转导途径, 直到2002年, Kliebenstein等(2002)发现一株对UV-B超敏感的拟南芥突变体*uvr8-1*, 突变体内查尔酮合酶(chalcone synthase, CHS)的基因表达量降低, 类黄酮合成受阻。2011年, Rizzini等(2011)从拟南芥分离到UVR8蛋白, 证实UVR8就是UV-B的光受体。2012年, Wu等(2012)和Christie等(2012)分别解析了UVR8的晶体结构, 明确了色氨酸为UVR8中吸收UV-B的发色团。目前, 关于UVR8的研究主要集中在其蛋白结构、分子进化、光信号的吸收、传递和调控以及生理功能。

收稿 2015-07-22 修定 2015-09-25

资助 现代农业产业技术体系(CARS-11-B-13)、福建省财政专项——福建省农业科学院科技创新团队项目(CXTD-1-1301)、福建省农科院青年开放基金(2015QN-3)。

* 通讯作者(E-mail: qyxlm@sohu.com; Tel: 0591-87572407)。

1 UVR8的蛋白结构与进化分析

拟南芥UVR8由440个氨基酸残基组成,分子量47 kDa,由7个片状的 β -螺旋纵向排列成环形结构,中空形成流水通道。序列对比发现拟南芥UVR8与人类的鸟苷酸交换因子(regulator of chromosome condensation 1, RCC1)具有较高的同源性,但这种相似性仅仅是结构上的,其生理功能具有较大的不同(Kliebenstein等2002)。Rizzini等(2011)证实野生型拟南芥UVR8在UV-B的照射下由二聚体解聚成为单体形式,随后, Wu等(2012)从重组的大肠杆菌中分离到完整的UVR8蛋白,但没有得到可以用X光解析的晶体结构,因为其N端和C端较不稳定,高可溶性的UVR8晶体结构缺少了N端的11个氨基酸残基和C端的59个氨基酸残基,然而这个UVR8核心区域(12~381 aa)的晶体在UV-B照射下依然能够发生断裂,成为单体形式。

UVR8的两个单体接触部位主要分布着精氨酸、酸性的天门冬氨酸、色氨酸和谷氨酸,依靠它们所组成的盐桥网络以维持二聚体结构的稳定,其盐桥作用使未煮沸的UVR8蛋白即使在较高浓度SDS溶液中依然不会分离成为两个单体(Rizzini等2011),但受溶液pH影响较大,当UVR8处于中性溶液中时,部分蛋白开始分离为两个单体,当pH低于4.5时,UVR8完全解聚成单体形式(Christie等2012)。Rizzini等(2011)证实R286突变会影响R286-D96/R286-D107的氢键作用,是一种组成型单体。Wu等(2012)也报道了R338突变成丙氨酸时,UVR8呈现一种单体状态。对拟南芥接触层的色氨酸点突变实验表明,UVR8^{W285F}和UVR8^{W285A}突变使UVR8变成组成型二聚体而不受UV-B的影响,但UVR8^{W285A}是一个比较弱的二聚体,在SDS-PAGE电泳中很快解聚成单体。同样地,UVR8^{W233F}和UVR8^{W233A}也突变成组成型二聚体,而W94和W337的突变对UVR8的二聚体结构和功能没有影响。

UVR8在植物体内的进化十分保守,不仅是被子植物,苔藓植物、石松植物和绿藻植物与拟南芥UVR8氨基酸序列相似性都较高,尤其是关键氨基酸的位置和数目,包括盐桥网络中的色氨酸和精氨酸,暗示不同植物的UVR8可能具有相同的分子作用机制(Rizzini等2011)。UVR8氨基酸序列的

保守性可能与早期光合藻类植物抵抗外界高强度的UV-B有较大关系,当时,地球臭氧层还没有完全形成,UV-B的强度远远高于现在的水平,UV-B射入水中会破坏光合藻类的光合作用,尤其是光系统II易受到UV-B的影响(Rozema等1997; Takahashi等2010),因此,UVR8可能在早期的光合藻类植物中就已经形成,深入探讨UVR8的进化需要分析原始藻类植物的基因组序列(Jenkins 2014)。

2 UVR8的亚细胞定位

荧光显微镜下观察到UVR8-GFP在细胞核和细胞质基质中都有分布,没有UV-B照射时,主要位于细胞质基质中,低波段的UV-B照射细胞时,UVR8在细胞核中迅速积累,这个过程是在5 min中内完成的,可能的原因是UVR8需要在细胞核内才能调节其他基因的表达(Brown等2005; Kaiserli和Jenkins 2007)。既然细胞核中的UVR8才能发挥作用,为什么细胞质也分布着一些UVR8? Jenkins (2014)认为,一种可能的原因是没有UV-B照射条件下,细胞质UVR8有利于植物的生长,UV-B照射驱使它们向细胞核中移动;另一种可能是合成的UVR8移动缓慢滞留在细胞质中,还有一种可能是细胞质中的UVR8参与细胞表层的代谢活动。

3 UVR8的生理功能

目前,关于UVR8在植物体内的生理功能还处于起始阶段,并且主要集中在拟南芥的研究中,包括抑制下胚轴的生长、叶肉细胞和表皮细胞的伸展、表皮气孔放大、调节生物节律、提高光合速率和提高对灰霉菌的抗性,其他植物可能还有许多未知的功能(Kliebenstein等2002; Favory等2009; Cloix等2012; Huang等2014; Demkura和Ballare 2012)。

Kliebenstein等(2002)分离到的拟南芥突变体*uvr8-1*不同于之前分离到的缺少酚类遮光化合物或者DNA损伤修复机制破坏的突变体,表现为对UV-B敏感,影响*CHS*的表达,减少保护性黄酮类化合物的合成,提高植物抗逆基因*PR1*和*PR5*的表达。Brown等(2005)分离到相同的*uvr8-1*突变体,证实*CHS*的表达仅仅受UV-B的影响而不受其他光质的影响,但随着研究的深入发现,UVR8也会受到其他光质的干扰,甚至是非光信号途径的影响;同时通过基因芯片技术发现拟南芥成熟叶片中有

超过70个基因受到UVR8的调节, 主要涉及到类黄酮合成途径、DNA和其他氧化损伤修复, 进一步研究还发现UVR8会调控叶绿体蛋白基因的表达。Favory等(2009)报道*uvr8-1*在UV-B照射下其下胚轴延伸, 而过量表达UVR8的拟南芥植株在UV-B下表现矮小, *uvr8-1*突变体具有比野生型更小的叶片。Wargent等(2009)认为主要是由于缺乏UVR8介导的表皮细胞数目补偿机制, 另外, 每个*uvr8-1*叶片表皮细胞的气孔数也少于野生型的, 但UVR8介导叶片反应的机制并不清楚。Davey等(2012)发现UV-B降低植物光合作用的速率, UVR8参与了其中的反应。植物体内叶片的生长受到各种激素相互作用的影响, 目前并没有UVR8与激素调控因子相互作用的报道。

植物体内的光敏色素和隐花色素具有调节生物节律的功能, Fehér等(2011)发现低剂量的UV-B也能调节拟南芥的生物节律, 并且UVR8和COP1参与了其中的反应, 与其他参与生物节律的光受体一样, UV-B也有一定的阈值, 因此其输出途径中的类黄酮途径和抗氧化反应也受到限制。在受到UVR8调节的化合物中, 除了抵抗UV-B的照射外, 有些酚类化合物还能够抵御昆虫和病原体, 在自然光环境下, UVR8引起的体内基因变化与植物受到草食动物侵食相类似, Demkura和Ballare (2012)报道了UV-B处理过的拟南芥植株提高对灰霉菌的抗性, 而*uvr8-1*则没有这种现象, 这是由于突变体内缺少了芥子酸合成途径中的关键酶——5-阿魏酸羟化酶, 而UVR8是否能够通过提高其他化合物的合成来提高植株的抗虫和抗病性仍是未知的。

4 UVR8的光信号吸收

关于UVR8的发色团在过去十几年一直都没有得到答案, 光受体通常利用其共价辅助因子作为发色团吸收特定波段的光, 例如光敏色素的发色团植物色素(phytochromobilin)和向光素的黄素单核苷酸(Jones和Quail 1989; Banerjee和Batschauer 2005; Rockwell和Lagarias 2006)。UVR8并没有结合的共价辅助基团, 其最大吸收峰是在280~315 nm处, 由于色氨酸的最大吸收峰是280 nm, 因此Brown等(2009)推测其可能利用特定的色氨酸残基作为发色团。拟南芥UVR8中具有14个色氨酸残基, 1个位于C末端, 6个位于 β -片状螺旋结构和7个

位于二聚体的接触部位, 位于 β -片状螺旋结构的6个氨基酸残基正好分落于各个螺旋结构中, 依靠与相邻氨基酸的氢键作用形成稳固的球状结构(O'Hara和Jenkins 2012)。位于二聚体接触部位的色氨酸残基, W233、W285和W337在一个高度保守的GWRHT区域内, W94位于这3个氨基酸的对面, 与此形成一个相互交错的金字塔排列, 另外3个色氨酸(W198、W250和W302)位于UVR8的外围, 它们的具体功能并不清楚(Christie等2012; Wu等2012)。

色氨酸具有以下特性: 当两个色氨酸足够靠近时, 会产生激子耦合现象, 在远紫外圆二色性(circular dichroism, CD)光谱产生一种强烈的信号(Grishina和Woody 1994)。纯化的UVR8蛋白在234和221 nm光谱处也能观察这种信号, 当UVR8暴露于UV-B时, CD信号消失即激子耦合作用消失, 其中的一个原因是二聚体解聚后金字塔结构被破坏。金字塔结构中的色氨酸不论是突变成丙氨酸还是苯丙氨酸, CD信号都会大幅度地降低, 影响最大的是UVR8^{W233F}。这些现象都表明金字塔晶体结构中的色氨酸具有激子耦合的作用。此外, W233和W285突变成丙氨酸或者苯丙氨酸都会使UVR8暴露于UV-B, 产生CD信号的作用消失, 而W337的突变对UVR8的光感受影响较小, W94突变甚至没有影响光感受作用, 因此, W233和W285就是UVR8中的发色团。另外, Christie等(2012)还发现苯丙氨酸能够吸收波长为257 nm的UV-C光, 尽管UVR8^{W285F}突变不再吸收UV-B, 但可以微弱地吸收UV-C, 从而引起UVR8解聚而不产生CD信号。这个现象更进一步证明W285是UVR8的核心光感受器。

O'Hara和Jenkins (2012)还对其中一些色氨酸进行突变(UVR8^{W250A}、UVR8^{W400A}、UVR8^{W92A,W94A}、UVR8^{W196A,W198A}、UVR8^{W300A,W302A}), 发现并不会影响在UV-B下与COP1结合, 而UVR8^{W39A,W144A,W352A}则会阻止UVR8与COP1的结合, 同时观察到UVR8^{W233A,W337A}依然能够响应UV-B而解聚, UVR8^{W285}的突变则散失UV-B的光响应, UVR8^{W285F}形成组成型二聚体, 而UVR8^{W285A}都是以单体形式存在而不受UV-B的影响, 尽管UVR8^{W285A}和COP1组成型结合, 但并没有使下游基因转录表达, 拟南芥*uvr8-1/Pro35S::GFP-UVR8^{W285A}*并没有恢复

正常表型。然而, Heijde等(2013)研究发现部分拟南芥UVR8^{W285A}株系UVR8组成型表达, 表现为在UV-B下野生型拟南芥下游基因转录激活、花青素含量和UV-B耐受值提高等形态, 而UVR8^{W285F}则没有发现。Huang等(2014)的研究进一步表明UVR8的解聚是在其吸收UV-B后发生的, 他们观察到UVR8^{W285A}和UVR8^{R338A}的拟南芥突变体表现为短的下胚轴和高花青素含量的UVR8组成型表达形态, 而UVR8^{W233A, W233F, W285F}的拟南芥突变体则没有这种表型。UVR8氨基酸突变的体内外实验也表明W285是UVR8的光感受部位。

5 UVR8的光形态建成模型

尽管已知色氨酸是UVR8的发色团, 以及维持二聚体结构稳定的盐桥键和氨基酸残基, 但是从吸收UV-B到盐桥相互作用而解聚的过程并不清楚。Wu等(2012)认为UVR8在解聚过程中, 被激发的色氨酸电子传递到相邻的氨基酸残基, 使盐桥作用减弱, 从而使两个单体分开。解聚的UVR8单体与COP1结合起始信号传递, UVR8-COP1复合物重新与SPA (suppressor of phyA-105)蛋白结合, 引起下游转录因子(HY5、HYH)的转录, 调控下游基因的表达。Yin等(2015)研究发现UVR8与COP1的结合主要通过两个结构域: β -螺旋结构域和C27aa结构。早期的研究中, COP1是一个光敏色素光形态建成的抑制因子, 具有E3泛素连接酶活性, 使转录因子LAF1、HY5、HFR1等泛素化, 抑制下游基因的表达, 而在UV-B反应中, COP1与UVR8单体结合, 却能促进转录因子HY5基因的转录表达(Oravec等2006)。HY5和HYH属于同源蛋白, 拟南芥中HY5属于碱性亮氨酸拉链类型的转录因子, 为光形态建成的正调控因子, 低强度的UV-B就可以介导HY5和HYH的转录表达(Canton和Quail 1999)。

光敏色素介导的光形态建成中, SPA与COP1同属WD40家族蛋白, 并通过coiled-coil结构与COP1相互结合, 形成复合物(Hoecker和Quail 2001; Saijo等2003; Zhu等2008)。在蓝光的信号转导中, COP1-SPA复合体与CRY1和CRY2相互作用降低COP1的E3泛素连接酶的活性, 保护HY5转录因子不被降解(Liu等2011; Zuo等2011), Huang等(2013)报道了在spa突变体中, UV-B的反应受损, 暗示SPA参与了UV-B的信号转导, 另外, UVR8与COP1-

SPA1复合体的核心区域结合, 在UV-B照射下能够提高HY5的稳定性, HY5促进类黄酮合成的转录因子MYB12和MYB111基因的转录表达(Stracke等2010)。Cloix等(2012)通过酵母双杂交实验观察到UVR8与COP1相互作用需要C末端一段27 aa序列(C27aa)参与, 同时, 这段C27aa可以直接与COP1互作而不依赖于UV-B和UVR8的螺旋结构区域, 但Yin等(2015)研究发现缺少C27aa的UVR8在UV-B下同样可以和COP1互作。由于COP1主要是与WD40结构域相结合, 这段氨基酸序列是否也是结合区域或者是否还有其他区域参与COP1-UVR8相互作用, 需要进一步的实验证明。

任何信号通路都具有多种正负调节机制。Lippuner等(1996)研究发现, STO/BBX24和RUP1、RUP2 (repressor of UV-B photomorphogenesis 1)是UVR8路径的负调控因子, STO属于B-box型锌指蛋白, 因此也命名为BBX24, 与CONSTANS具有较高的序列相似性, 在体外酵母实验中表现出耐盐性; 随后Indorf等(2007)研究表明STO也是光敏色素和蓝光光形态建成中的一个负调控因子, 在去黄化过程中调节CHS的表达; Jiang等(2012)报道了STO在UV-B的光形态建成中同样是一个负调控因子, bbx24/sto突变体表现为对UV-B敏感的矮小株型, 花青素合成量增加。RUP1和RUP2是一类具有7个重复WD40结构域的小分子蛋白, Gruber等(2010)首次报道了RUP1和RUP2是UVR8-COP1下游的负反馈调控因子, 受UV-B调控激活, 双分子荧光互补及免疫共沉淀实验显示RUPs能与UVR8相互作用; 酵母双杂交实验表明RUP1能与UVR8^{W233A}、UVR8^{W233F}、UVR8^{W285A}和UVR8^{R286A}持续性互作, 而不能与UVR8^{WT}、UVR8^{W285F}和UVR8^{R338A}互作, RUP2则能与上述各突变蛋白互作(Huang等2014)。Cloix等(2012)在酵母双杂交实验中发现RUPs是与UVR8的C27aa区域互作, 由于UVR8的C27aa同样能与COP1互作, 因此推断RUPs主要受UV-B诱导不断积累, 与UVR8结合具有数量优势而起到反馈调节作用。Yin等(2015)研究发现RUPs仅与UVR8的C27aa互作, 而不能通过 β -螺旋结构域。

6 展望

研究植物光受体对于理解光对作物生长的影响具有重要意义, 光不仅为作物光合作用提供能

量, 还作为信号因子调节作物的生长发育(杨剑飞等2014), 光强与植物生长发育、光合作用和激素调节等密切相关(韩霜和陈发棣2013)。植物紫外光受体UVR8在近十几年来被广泛研究, 但多集中在模式植物拟南芥中, 在其他植物的研究较少, 是否具有其他生理功能目前还不清楚; 尽管UVR8的晶体结构已被解析, 但还不是完整的晶体结构, 另外, 在早期光合藻类植物中是否存在与拟南芥结构相似的UVR8, 其在响应UV-B的反应机制尚待深入研究; 科研人员观察到UVR8响应UV-B时的细胞内移动, 但其具体的机制并不清楚。尽管UVR8的光形态建成有了初步模型, 但仍有许多问题尚待解析, 如COP1在光敏色素路径是负调控因子, 而在UVR8路径中是正调控因子, COP1如何同时调控光信号转导路径? 缺少C27aa的UVR8依然可以与COP1互作, 引起下游基因转录表达, 那么C27aa的具体作用是什么? 此外, 本研究组已经从紫叶甘薯中分离到UVR8, 紫薯花青苷合成途径目前已有初步研究(李霞等2014), UV-B是否也促进紫薯花青苷的积累, 以及UVR8在紫叶甘薯抵抗紫外线UV-B和调控花青苷合成扮演何种角色, 都需要进一步的研究。

参考文献

- 韩霜, 陈发棣(2013). 植物对弱光的响应研究进展. 植物生理学报, 49: 309~316
- 李霞, 王欣, 刘亚菊, 后猛, 闫会, 李强, 马代夫(2014). 甘薯花青苷生物合成调控研究进展. 分子植物育种, 12: 567~576
- 钱珊珊, 侯学文(2011). 植物UV-B生理效应的分子机制研究进展. 植物生理学报, 47: 1039~1046
- 杨剑飞, 王宇, 杨琳, 李玉花(2014). 光敏色素互作因子PIFs是整合多种信号调控植物生长发育的核心元件. 植物生理学报, 50: 1109~1118
- Banerjee R, Batschauer A (2005). Plant blue-light receptors. *Planta*, 220: 498~502
- Brown BA, Cloix C, Jiang GH, Kaiserli E, Herzyk P, Kliebenstein DJ, Jenkins GI (2005). A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102: 18225~18230
- Brown BA, Headland LR, Jenkins GI (2009). UV-B action spectrum for UVR8-mediated *HY5* transcript accumulation in *Arabidopsis*. *Photochem Photobiol*, 85: 1147~1155
- Canton FR, Quail PH (1999). Both phyA and phyB mediate light-imposed repression of *PHYA* gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 121: 1207~1216
- Christie JM, Arvai AS, Baxter KJ, Heilmann M, Pratt AJ, O'Hara A, Kelly SM, Hothorn M, Smith BO, Hitomi K et al (2012). Plant UVR8 photoreceptor senses UV-B by tryptophan-mediated disruption of cross-dimer salt bridges. *Science*, 335: 1492~1496
- Cloix C, Kaiserli E, Heilmann M, Baxter KJ, Brown BA, O'Hara A, Smith BO, Christie JM, Jenkins GI (2012). C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 16366~16370
- Davey MP, Susanti NI, Wargent JJ, Findlay JE, Paul QW, Paul ND, Jenkins GI (2012). The UV-B photoreceptor UVR8 promotes photosynthetic efficiency in *Arabidopsis thaliana* exposed to elevated levels of UV-B. *Photosynth Res*, 114: 121~131
- Demkura PV, Ballare CL (2012). UVR8 mediates UV-B-induced *Arabidopsis* defense responses against *Botrytis cinerea* by controlling sinapate accumulation. *Mol Plant*, 5: 642~652
- Favory JJ, Stec A, Gruber H, Rizzini L, Oravec A, Funk M, Albert A, Cloix C, Jenkins GI, Oakeley EJ et al (2009). Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *EMBO J*, 28: 591~601
- Fehér B, Kozma-Bognar L, Kevei E, Hajdu A, Binkert M, Davis SJ, Schafer E, Ulm R, Nagy F (2011). Functional interaction of the circadian clock and UV RESISTANCE LOCUS 8-controlled UV-B signaling pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 67: 37~48
- Frohnmeyer H, Staiger D (2003). Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiol*, 133: 1420~1428
- Grishina IB, Woody RW (1994). Contributions of tryptophan side chains to the circular dichroism of globular proteins: exciton couplets and coupled oscillators. *Faraday Discuss*, 99: 245~262
- Gruber H, Heijde M, Heller W, Heller W, Albert A, Seidlitz HK, Ulm R (2010). Negative feedback regulation of UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107: 20132~20137
- Heijde M, Binkert M, Yin R, Ares-Orpel F, Rizzini L, Van De Slijke E, Persiau G, Nolf J, Gevaert K, De Jaeger G et al (2013). Constitutively active UVR8 photoreceptor variant in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 110: 20326~20331
- Hoecker U, Quail PH (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
- 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, Yang P, Ouyang X, Chen L, Deng XW (2014). Photoactivated UVR8-COP1 module determines photomorphogenic UV-B signaling output in *Arabidopsis*. *PLoS Genet*, 10: e1004218
- Indorf M, Cordero J, Neuhaus G, Rodriguez-Franco M (2007). Salt tolerance (STO), a stress-related protein, has a major role in light signalling. *Plant J*, 51: 563~574
- Jenkins GI (2014). The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *Plant Cell*, 26: 21~37

- Jiang L, Wang Y, Li QF, Bjorn LO, He JX, Li SS (2012). *Arabidopsis* STO/BBX24 negatively regulates UV-B signaling by interacting with COP1 and repressing HY5 transcriptional activity. *Cell Res*, 22: 1046~1057
- Jones AM, Quail PH (1989). Phytochrome structure: peptide fragments from the amino-terminal domain involved in protein-chromophore interactions. *Planta*, 178: 147~156
- Kaiserli E, Jenkins GI (2007). UV-B promotes rapid nuclear translocation of the *Arabidopsis* UV-B specific signaling component UVR8 and activates its function in the nucleus. *Plant Cell*, 19: 2662~2673
- Kliebenstein DJ, Lim JE, Landry LG, Last RL (2002). *Arabidopsis* UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1. *Plant Physiol*, 130: 234~243
- Lippuner V, Cyert MS, Gasser CS (1996). Two classes of plant cDNA clones differentially complement yeast calcineurin mutants and increase salt tolerance of wild-type yeast. *J Biol Chem*, 271: 12859~12866
- 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
- O'Hara A, Jenkins GI (2012). *In vivo* function of tryptophans in the *Arabidopsis* UV-B photoreceptor UVR8. *Plant Cell*, 24: 3755~3766
- Oravecz A, Baumann A, Mate Z, Brzezinska A, Molinier J, Oakeley EJ, Adam E, Schafer E, Nagy F, Ulm R (2006). CONSTITUTIVELY PHOTOMORPHOGENIC1 is required for the UV-B response in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 1975~1990
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, Faggionato D, O'Hara A, Kaiserli E, Baumeister R, Schafer E, Nagy F, Jenkins GI et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 332: 103~106
- Rockwell NC, Lagarias JC (2006). The structure of phytochrome: a picture is worth a thousand spectra. *Plant Cell*, 18: 4~14
- Rozema J, Van De Staaij J, Bjorn LO, Caldwell M (1997). UV-B as an environmental factor in plant life: stress and regulation. *Trends Ecol Evol*, 12: 22~28
- 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
- Stracke R, Favory JJ, Gruber H, Bartelniewoehner L, Bartels S, Binkert M, Funk M, Weisshaar B, Ulm R (2010). The *Arabidopsis* bZIP transcription factor HY5 regulates expression of the *PFG1/MYB12* gene in response to light and ultraviolet-B radiation. *Plant Cell Environ*, 33: 88~103
- Takahashi S, Milward SE, Yamori W, Evans JR, Hillier W, Badger MR (2010). The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiol*, 153: 988~993
- Wargent JJ, Gegas VC, Jenkins GI, Doonan JH, Paul ND (2009). UVR8 in *Arabidopsis thaliana* regulates multiple aspects of cellular differentiation during leaf development in response to ultraviolet B radiation. *New Phytol*, 183: 315~326
- Wellmann E (1976). Specific ultraviolet effects in plant morphogenesis. *Photochem Photobiol*, 24: 659~660
- Wu D, Hu Q, Yan Z, Chen W, Yan C, Huang X, Zhang J, Yang P, Deng H, Wang J et al (2012). Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature*, 484: 214~219
- Yin R, Arongaus AB, Binkert M, Ulm R (2015). Two distinct domains of the UVR8 photoreceptor interact with COP1 to initiate UV-B signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 27: 202~213
- 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