

# 植物光敏色素的研究进展

惠 婕<sup>1</sup>, 杜 静<sup>2</sup>, 黄丛林<sup>1</sup>, 吴忠义<sup>1</sup>, 张秀海<sup>1</sup>

(1. 北京市农林科学院 农业生物技术研究中心, 北京 100097; 2. 北京市顺义区 园林绿化局, 北京 101300)

**摘要:** 简要综述了光敏色素的分子特性、亚细胞定位、感光性和它介导的光信号传导及调控作用等方面的研究进展。指出光敏色素是一种调节植物许多光反应的色素蛋白复合体, 不同的光敏色素具有特异的亚细胞定位和感光性。光敏色素家族介导的光信号传导构成了一个复杂的网络系统。同时, 还讨论了拟南芥光敏色素家族的研究成果。

**关键词:** 光敏色素; 感光性; 信号传导

**中图分类号:** Q 945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2010)07-0203-03

**第一作者简介:** 惠婕(1982-), 女, 硕士, 现主要从事农业生物技术研究工作。

**通讯作者:** 张秀海(1972-), 男, 副研, 现主要从事花卉生物技术育种工作。E-mail: zhangxiuhai@baafs.net.cn。

**基金项目:** 北京市农委科研资助项目(20070136); 北京市优秀人才引进资助项目(20061D200500041); 北京市菊花育种平台建设资助项目。

**收稿日期:** 2009-12-25

光是植物生活中最重要的环境因子之一, 它不仅为植物光合作用提供辐射能, 而且还为植物提供信号, 调节其发育过程。为适应光强、光质、光照方向、光照时间和光周期等环境条件的变化, 高等植物进化出一整套精细的光接受系统和光信号转导系统。

## 1 植物光受体

植物中已发现有 4 种类型的光受体参与了对光信号的传递及转导, 即蓝光受体、UV-A 受体、UV-B 受体和红光/远红光光敏色素受体。所有这些光受体都是由

[7] 匡邦郁, 李有泉. 云南的切叶蜂调查初报[J]. 蜜蜂杂志, 1987(5): 4.

[8] Zhang Q W, Richards K W, Luo K. Introduction of alfalfa leafcutter bees (*Megachile rotundata* F.) to pollinate alfalfa in China [J]. The Entomologist, 1994, 113(1): 63-69.

[9] 徐环李, 吴燕如. 内蒙古主要豆科牧草传粉蜜蜂种类及其传粉行为[J]. 草业科学, 1993, 10(6): 33-36.

[10] 陈合明, 李瑞军. 用苜蓿切叶蜂授粉的增产效果[J]. 中国养蜂, 1996, 47(5): 19.

[11] 藏福君等. 苜蓿切叶蜂繁育及对苜蓿种子产量影响初报[J]. 黑龙江畜牧兽医, 1999(8): 20-21.

[12] 金洪, 孟庆霞, 吴永敷, 等. 苜蓿切叶蜂在呼和浩特市地区为苜蓿授粉的研究[J]. 中国草地, 1998(6): 1-6.

[13] 张青文, 张巍巍, 蔡青年, 等. 苜蓿切叶蜂授粉扩散行为及苜蓿种子增产效应的研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(5): 606-608.

[14] 王凤鹤, 杨甫, 耿金虎, 等. 人工释放苜蓿切叶蜂的营巢行为观察[J]. 昆虫知识, 2008, 45(5): 795-798.

[15] 李少南, 张青文, 张昭. 苜蓿切叶蜂在北京地区为头茬苜蓿授粉后的回收与种子增产效应[J]. 草业科学, 1991, 8(2): 46-49.

[16] 张磊, 戴頔和, 李杰坤, 等. 苜蓿切叶蜂在杂交大豆育种上的应用[J]. 大豆通报, 2003(4): 10-11.

## The Application and Prospect of Leafcutter Bee (*Megachile rotundata* F.) for Pollination

XU Xi-lian, CHEN Qiang, WANG Feng-he, YANG Fu

(Institute of Information on Science and Technology of Agriculture, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097)

**Abstract:** China is a developing alfalfa-producing country, but the alfalfa seed yield is always low mainly due to lack of adequate pollination during the flowering season of alfalfa. Because of its special biological characteristics and mutualism relationship with alfalfa flowers, the leafcutter bee has been proved to be the most effective pollinator for alfalfa, and becomes one of indispensable means to produce the seeds of alfalfa in developed animal husbandry country. *Megachile rotundata* had been introduced to solve problem of deficient pollination of alfalfa in China, but the rate of parasitic wasps is too high to mass production, as well as the potential ecological risk on the domestic wild alfalfa leafcutter bees, so developing the domestic alfalfa leafcutter bees is imperative. In this paper, the application of alfalfa leafcutter bee for pollination was summarized on the basis of a large number of relevant literature both at home and abroad, and prospect on the future pollination application was given.

**Key words:** leafcutter bee; alfalfa; pollination

可以吸收光信号的生色团和脱辅基蛋白共价结合形成的蛋白复合体。光受体能吸收不同波段的光波并且把信号传递给细胞下游因子, 最终导致应答反应。

在植物和动物中都发现了隐花色素, 它是一种蓝光受体。在拟南芥中发现了 3 种隐花色素基因 *cry1*、*cry2*<sup>[1]</sup>、*cry3*<sup>[2]</sup>, 它们编码的蛋白结构与 DNA 光修复酶相似, 但是不具有 DNA 光修复酶的活性<sup>[3]</sup>。在拟南芥中 *Cry1* 参与了植物发育的多个方面, 最显著的是调节幼苗的昼夜节律钟和去黄化, 而 *Cry2* 参与花期调控中胚轴的伸长<sup>[4]</sup>。

向光蛋白是一种 UV-A 光受体, 调节向光性、叶绿体的运动和高等植物气孔的开启<sup>[5]</sup>。拟南芥中发现了 2 个向光蛋白基因 *phot1* 和 *phot2*。

第 3 类光受体为 UV-B 受体, 虽然 UV-B 在高辐射下会导致 DNA 损伤, 但是在低辐射下有一些特定的光形态建成是由 UV-B 受体引起的<sup>[6]</sup>。例如, UV-B 可诱导类黄酮和花青素的合成, 许多试验证明光敏色素和隐花色素都没有类似的功能<sup>[7]</sup>。

红光/远红光光敏色素是水溶性色素蛋白同型二聚体, 其单体由一个脱辅基蛋白(120~130 KDa) N 端 Cys 残基保守序列和一个线性四吡咯环生色团构成。光敏色素生色团在前质体中合成后迁移到细胞溶质中, 光敏色素脱辅基蛋白在细胞溶质中合成并且自身催化与生色团结合。图 1 显示光敏色素受体的各种功能结构域。拟南芥中存在 5 种基因型光敏色素光受体, 即 *phyA*~*phyE*<sup>[8]</sup>。光敏色素家族可以分为二类: i 为光不稳定型, 主要由 *phyA* 作用, 在幼苗去黄化反应中起重要作用; ii 为光稳定型, 主要 *phyB*~*phyE* 作用。

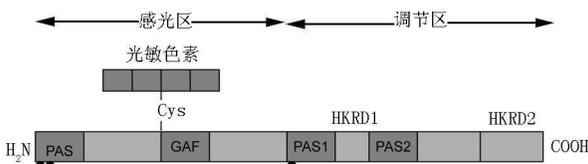


图 1 光敏色素的结构域组成示意

注: 光敏色素的结构域组成: N 端感光区包括 PAS 结构域和生色团结合结构域(即与 GAF 携带的半胱氨酸位点结合)。C 端包括 2 个 PAS 结构域以及组氨酸激酶相关结构域(HKRD1 和 HKRD2), C 端结构域传递信号到光敏色素下游蛋白。黑点部位为磷酸位点。

## 2 光敏色素与光信号传导

光敏色素介导的光反应可以分为光诱导、光周期和红光/远红光效应。研究发现, 黑暗中拟南芥红光吸收型在细胞质中存在, 经光诱导后转化为远光吸收型迁移到细胞核<sup>[9]</sup>, 在细胞核中与其它蛋白质相互作用诱导目的基因的表达<sup>[10]</sup>。除了光调控核定位激发活性外, 还有另外一种重要的方式可以微调光敏色素介导的光反应, 即磷酸化和去磷酸化。用磷酸化酶如 PAPP5(type 5

protein phosphatase)<sup>[11]</sup>和 FyPP(protein phosphatase 2A)将 *phyA* 去磷酸化, 可以增强植物的感光性。

2007 年 Quail 确定了光敏色素介导的信号转导网络途径中的许多组成元件。图 2 显示了拟南芥光敏色素介导的主要的信号转导途径, 由图 2 可知 *PhyA* 和 *PhyB* 介导的信号转导途径中有大量重叠, 暗示了这 2 类光受体在许多情况下互相配合作用。拟南芥光敏色素介导的信号转导途径中 70% 的光调控基因由连续红光和远红光激活<sup>[12-14]</sup>。其中 30% 的光调控基因是连续远红光下由 *phyB* 调控的<sup>[13]</sup>, 而大约 10% 是由 *phyA* 调控的<sup>[12]</sup>。*phyA* 和 *phyB* 介导的信号转导途径中调控应答的重叠可能是因为它们共用了一些信号转导因子和转录调节因子。例如, 随着光诱导蛋白产物转移到细胞核内, *phyA* 和 *phyB* 二者都以 Pfr 活性形式与 PIF3 相互作用, 随后迅速诱导其它转录因子应答, 最终调控了光形态建成的各个方面。一些主要的靶基因如 CCA1 (circadian clock associated 1) 和 LYH (late elongated hypocotyl) 是昼夜节律钟机制的核心部分, 光敏色素调控基因表达一般是通过直接的转录调控或者间接的消除昼夜节律钟, 即激活捕光叶绿素 a/b 结合蛋白基因 CAB 的表达等来实现。

## 3 光敏色素家族成员的作用

不同光受体在自然光下反应的复杂性是由于光下多种信号及信号转导途径的复杂性造成的。*phyA* 在连续的白光下不起任何作用, 但在远红光下对种子萌发、去黄化和胚轴伸长抑制方面起决定性的作用(Parks and Quail, 1993); *phyB* 在红光下起抑制胚轴伸长的作用, *phyB* 的缺失会导致叶柄明显延长、叶子发育迟缓和早花现象; *phyC* 在红光下感光作用较弱, 它与 *phyB*、*phyD*、*phyE* 共同参与避荫反应和调节光下植物生长<sup>[15]</sup>。

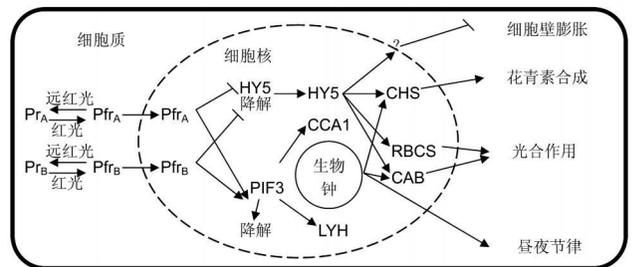


图 2 光敏色素主要的信号传导分子链示意图

注: 经光诱导后, *phyA* 和 *phyB* 都以 Pfr 的活性形式转移到核内, 导致 bHLH 转录因子的降解如 PIF3 和正调节因子的生成如 HY5。PIF 类的转录因子有两面性, 这主要取决于光反应(如 PIF3 增加了花青素的合成但是降低了叶绿素的合成)。CCA1 和 LYH 调节昼夜节律钟增加了光敏色素的多效性。

异源的燕麦 *phyA* 在烟草、拟南芥、番茄和马铃薯这些双子叶植物中的过量表达以及在单子叶大米和小

麦中的表达。Robson 等<sup>[16]</sup>将燕麦 *phyA* 转入烟草中,发现避荫反应受阻、植株矮化。也有类似的关于 *phyB* 的研究,拟南芥 *phyB* 在马铃薯中过量表达会改变其外观、增强光形态建成和增加块茎的数量<sup>[17]</sup>,烟草 *phyB1* 在菊花中过量表达会使植株矮小、叶子更绿<sup>[18]</sup>。拟南芥 *phyC* 在拟南芥和烟草中过量表达会导致植株叶片的增大。拟南芥 *phyD* 过量表达到目前为止未发现任何表型,而 *phyE* 在 *phyB* 缺失和白光下过量表达可使下胚轴延长。

自从发现光敏色素家族以来,不同光敏色素分子的特异感光性及其生理功能的研究已经取得了实质性进展。目前该领域的‘热点’已经转向光敏色素信号传导,随着生命科学各领域新技术的发展,相信对光敏色素信号传导的调节过程及整体协调将有进一步的了解,这将有利于培育出适于不同光环境尤其是弱光环境下的农林作物新品种。

### 参考文献

- [1] Ahmad M, Cashmore A R. HY4 gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue light photoreceptor[J]. *Nature*, 1993, 366: 162-166.
- [2] Kleine T, Lockhart P, Batschauer A. An *Arabidopsis* protein closely related to synchronize cryptochrome is targeted to organelles[J]. *Plant J.*, 2003, 35: 93-103.
- [3] Sancar A. Structure and function of DNA photolyase and cryptochrome blue light photoreceptors[J]. *Chem. Rev.*, 2003, 103: 2203-2237.
- [4] El-Din El-Assal S, Alonso-Blanco C, Peeters, et al. The role of cryptochrome 2 in flowering in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 133: 1504-1516.
- [5] Briggs W R, and Christie J M. Phototropins 1 and 2: versatile plant blue light receptors[J]. *Trends in Plant Science*, 2002(7): 204-210.
- [6] Ulm R. UV-B perception and signalling in higher plants[M]. *Photomorphogenesis in Plants and Bacteria*. 3rd Ed. (Schäfer, E., Nagy, F., eds)

2006: 279-304.

- [7] Kim B C, Tennessen D J, Last R L. UV-B induced photomorphogenesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant J.*, 1998, 15: 667-674.
- [8] Sharrock R A, Clack T. Patterns of expression and normalized levels of the five *Arabidopsis* phytochromes[J]. *Plant Physiol.*, 2002, 130: 442-456.
- [9] Nagatani A. Light-regulated nuclear localization of phytochrome[J]. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2004(7): 708-711.
- [10] Khanna R, Huq E, Kikis A. novel molecular recognition motif necessary for targeting photoactivated phytochrome signalling to specific basic helix-loop-helix transcription factors[J]. *Plant Cell*, 2004, 16: 3033-3044.
- [11] Ryu J S., Kim. Phytochrome-specific type 5 phosphatase controls light signal flux by enhancing phytochrome stability and affinity for a signal transducer[J]. *Cell*, 2005, 120: 395-406.
- [12] Tepperman J M, Zhu T O. Multiple transcription factor genes are early targets of phytochrome A signalling[J]. *Proc Natl. Acad. Sci.*, 2001, 98: 9437-9442.
- [13] Tepperman J M, Hudson M E. Expression profiling of *phyB* mutant demonstrates substantial contribution of other phytochromes to red-light-regulated gene expression during seedling de-etiolation[J]. *Plant J.*, 2004, 38: 725-739.
- [14] Tepperman J M, Hwang. *phyA* dominates in transduction of red-light to rapidly responding genes at the initiation of *Arabidopsis* seedling de-etiolation[J]. *Plant J.*, 2006, 48: 728-742.
- [15] Franklin K A, Davis S J. Mutant analyses define multiple roles for phytochromes C in *Arabidopsis thaliana* photomorphogenesis[J]. *Plant Cell*, 2003(15): 1981-1989.
- [16] Robson P R H, McComac. Genetic engineering of harvest index in tobacco through overexpression of a phytochrome gene[J]. *Nature Biotechnol.*, 1996, 14: 995-998.
- [17] Schittnehl S, Menge-Hartmann U, Oldenburg E. Photosynthesis, carbohydrate metabolism, and yield of phytochrome B overexpression potatoes under different light regimes[J]. *Crop Sci.*, 2004, 44: 131-143.
- [18] Zheng Z L, Yang Z, Jang J C, Metzger. Modification of plant architecture in chrysanthemum by ectopic expression of tobacco phytochrome B1 gene[J]. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 2001, 126: 19-26.

## Advances of Researches on Phytochromes in Plants

HUI Jie<sup>1</sup>, DU Jing<sup>2</sup>, HUANG Cong-lin<sup>1</sup>, WU Zhong-yi<sup>1</sup>, ZHANG Xiu-hai<sup>1</sup>

(1. Beijing Agro-Biotechnology Research Center, Beijing 100097; 2. Shunyi Bureau of Landscape and Forestry, Beijing 101300)

**Abstract:** Plants have developed multiple photoreceptors to sense and respond to the changes in the light environment. Recent advances in elucidating the properties, subcellular localization, photoperception and signal transduction of phytochromes were briefly described in this review. Phytochrome is a chromoprotein that regulates many light responses in plants. Individual phytochromes have specific subcellular localization and photoperception. Phytochrome-mediated signal transduction constitutes a complicated signaling cascade. The advances of researches on phytochromes in *Arabidopsis thaliana* were also discussed.

**Key words:** phytochromes; photoperception; signal transduction