

光敏色素分子及其信号转导途径

杨玉珍,袁秀云

郑州师范高等专科学校 生命科学系,河南 郑州 450044

[摘要] 作为植物体内的一种光受体,光敏色素在植物的光形态建成过程中意义重大。植物光敏色素及由它介导的信号转导途径是目前细胞生物学、发育生物学和分子生物学研究的热点之一。本文介绍了光敏色素的分子特性、生理功能和信号转导途径等方面的研究进展。

[关键词] 光敏色素;信号转导;光形态建成

[中图分类号] Q945

[文献标识码] A

Phytochromes and their Signal Transduction Pathway

YANG Yu-zhen, YUAN Xiu-yun

Department of Life Science, Zhengzhou Teacher's College, Zhengzhou 450044, China

[Abstract] Phytochrome, as a kind of photoreceptor of plants, is very important in plant photomorphogenesis. The study of phytochrome and its signal transduction pathway is a topic of central issue in cytobiology, developed biology and molecular biology. In this article, the molecular properties, the physiological functions and the signal transduction pathways of phytochrome were introduced.

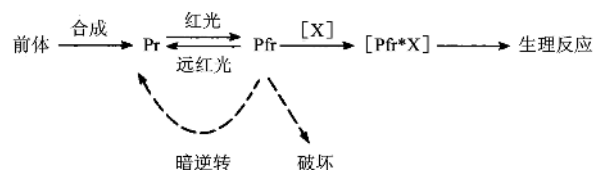
[Key words] phytochrome; signal transduction; photomorphogenesis

由于植物是一种固定生长的生物,因此周围多变的环境(如光、温度、水分等)对其生长发育起着非常重要的作用。其中,光对植物的作用最重要^[1],它不仅以能量的方式直接影响植物的光合作用,而且也作为信号分子调节植物的生长发育。光作为信号所引起的植物效应(即植物对光的反应)可分为3类:光形态建成、向光性生长和光周期现象。在植物的光反应中,目前发现的光受体有3种:光敏色素(phytochrome)、隐花色素(或称蓝光/紫外光-A受体, cryptochrome 或 blue/UV-A receptor)和紫外光-B受体(UV-B receptor)^[2]。其中光敏色素对植物的影响最为明显,对它研究得也较为深入,它在植物光形态建成中发挥着重要的调控作用,参与许多受光控制的生理反应。

1 光敏色素分子特性及其基因

自1959年发现光敏色素以来,人们就开始了对其分子结构的研究。研究发现,光敏色素是由生色团(chromophore)和蛋白质(脱辅基蛋白, apoprotein)2部分组成的。生色团是一个线状排列的四吡咯环结构化合物,相对分子质量约为612;脱辅基蛋白单体相对分子质量为 $120 \times 10^3 \sim 127 \times 10^3$ 。还发现光敏色素都是以2种不同的形式存在的,即红光吸收型(Pr)和远红光吸收型(Pfr)。Pfr是生理激活型,呈黄绿色,其最大吸收峰在730 nm左右,而Pr是生理失活型,呈蓝绿色,其最大吸收峰在660 nm左右。Pfr的蛋白质分子表面比Pr暴露得更多、疏水性更强,使Pfr分子更易与其他分子发生作用,这可能是二者不同生理活性的分子基

础。这2种形式的光敏色素是可以相互转变的,照射白光或红光后,Pr型转化为Pfr型。Pfr型不稳定,易为蛋白酶降解,在离体或活体条件下,Pfr会发生降解或暗逆转。照射远红光使Pfr型转化为Pr型,其转变是生色团异构化的结果^[1]。光敏色素的光转变如下式所示:



20世纪80年代在生理学、光谱学和免疫学方面的证据表明,植物黄化苗和绿苗中的光敏色素性质不同,并被分别命名为P I和P II。近年来,人们利用免疫学、分子生物学及生物突变技术等研究表明,不同种类的光敏色素蛋白是由不同的基因编码的。在拟南芥中,编码光敏色素的蛋白基因有5种(*phyA*, *phyB*, *phyC*, *phyD*, *phyE*)^[3]。Sharrock和Quail^[3]等测定了拟南芥中*phyA*、*phyB*、*phyC*的cDNA序列;随后,Clack^[4]等于1994年测定了*phyD*和*phyE*的cDNA序列。Pratt等对番茄*phy*基因的研究表明也含有5种*phy*基因,其中的4种与拟南芥相似,还有一种新的*phyF*。Alba^[5]的研究表明,番茄的*phyF*和拟南芥的*phyC*是同源的。拟南芥的*phyA*基因在黄化幼苗中含量非常丰富,但很容易被降解;而*phyB*、*phyC*、*phyD*、*phyE*的含量很少,并且对光很稳定^[3]。在从藻类到被子植物的许多类型植物中已发现与这些基因相似的序列。根据它们基因表达的特点和表达产物的各种性质,已确认*phyA*属于P I,而*phyB*、*phyC*、*phyD*、*phyE*属于P II。

最近, Park^[6]等利用生物物理和生物化学等手段发现,光敏色

[收稿日期] 2005-03-03

[作者简介] 杨玉珍(1965-),女,副教授, (E-mail) yzjxb@sohu.com

素包括 2 个中心区域,即 N 端光感受区和 C 端光调节区,而且他还认为,其他作用因子是通过与光敏色素 C 端而发生作用的。

2 光敏色素的生理功能

判断一个反应是否受光敏色素的调节,就是检验红光能否诱导这个反应,而紧随其后的远红光能否把该反应逆转到单独远红光效应的水平上。光敏色素作为植物体内敏感的光受体之一,在植物光形态建成中发挥着重要的调控作用,也参与其他许多受光控制的生理反应,而研究得最多的还是光敏色素在植物成花中的作用。

2.1 光敏色素在植物个体发育中的作用

实验表明,在植物个体发育的整个过程中都离不开光敏色素的作用。光敏色素以可以相互转化的 2 种形式存在,在不同植物、植物发育的不同时期和器官的不同细胞中调节不同的反应。目前已知有 200 多个反应受光敏色素的调节,包括从种子的萌发到幼苗生长、从植株地上部分发育到根的生长和根冠比调节、从花芽分化到叶片等器官衰老、休眠的调节等^[7]。表 1 列举了一些受光敏色素调节的重要反应。

表 1 绿色植物中一些典型的受光敏色素控制的反应

藻类、苔藓类	裸子植物	被子植物
孢子萌发	种子萌发	种子萌发
叶绿体运动	胚芽弯钩伸直	胚芽弯钩伸直和子叶展开
原丝体生长运动	节间伸长	茎节间伸长
	芽萌发	根原基分化和根的生长
		叶片分化和生长
		单子叶植物叶片展开
		叶绿体发育及叶绿素合成
		叶感夜运动
		向光性敏感性
		膜电位、膜透性变化和离子流动
		蛋白质、核酸合成及酶活性
		花青素合成
		光周期成花诱导

2.2 光敏色素与光周期

光敏色素主要接收红光和远红光信号,影响植物的成花诱导。当以各种单色光对暗期进行间断试验,分别观察它们花原基发生的影响时,发现抑制短日植物(大豆和苍耳)和促进长日植物(冬大麦)开花的作用光谱类似:以 600~660 nm 的红光最有效,而 480 nm 左右的蓝光效果很差;且远红光可以反复逆转红光对暗期的间断效应。但成花作用不是决定于红光和远红光的绝对量,而是受 Pfr/Pr 比值的影响。短日植物在较低的 Pfr/Pr 比值下成花,而长日植物成花刺激物质的形成则要求相对较高的 Pfr/Pr 比值。如果暗期被红光间断,则 Pfr/Pr 的比值升高,使短日植物成花受到抑制。长日植物对 Pfr/Pr 比值的的要求不如短日植物严格,但足够长的光照时间、比较高的辐照度和远红光光照对于诱导长日植物开花是必不可少的。对此,人们研究发现,PhyA 与长日植物诱导的光周期有关,它是感受延长光照信号所必需的^[8],而 PhyB 与短日植物诱导光周期有关。

光敏色素不仅调节开花,而且能控制性别表达和育性。王伟^[9]等在光敏核不育水稻中的研究说明,PhyA 在暗期中的显著增加可能是诱导育性转变的光周期反应所必需的。童哲^[10]曾证明光敏色素通过光周期参与调节光敏稻的雄性器官发育。

3 光敏色素信号传导途径

根据光敏色素独特的理化性质——红光诱导引发的光反应可被紧随其后的远红光充分逆转,人们先后发现许多基因的表达受它的调控。那么,从 Pfr 形成到基因表达之间的信号传递过程是怎样的呢?我们知道,光敏色素存在于细胞质中,并有证据表明,光活化的光敏色素分子本身并不能移动到细胞核里去直接调节目的基因的表达。大量证据说明,在一个细胞里从光敏色素的活化到基因表达之间存在着许多信号中间体,而从单个细胞的光反应到组织或器官水平的形态建成反应还有细胞之间的信号转导^[11]。

3.1 光敏色素对基因表达的调控

许多实验都证明,光敏色素对基因表达的调控大都在转录水平上进行^[12]。而且,人们也利用生物化学的手段证明 G 蛋白、cGMP、cAMP 磷脂酶、IP₃、Ca²⁺等都是光敏色素信号传递链的组分^[13]。Trctyn^[14]提出,依赖 Ca²⁺的信号传导途径可能是光敏色素作用机制的一个典型例子。而 Anceta^[15]也指出,光敏色素和钙调蛋白的磷酸化有关。最近,Quail^[16]的研究也表明,不同光敏色素的功能可能是由将信号途径特定地分向不同家族成员所导致的。Sharma^[17]研究认为,光敏色素作为一种丝氨酸激酶而使其自身磷酸化或使其他蛋白磷酸化而调节基因的转录水平。近年来一个重大进展是 Ni^[18]等发现的蛋白因子 PIF3 (转录调节因子),它与 PhyB 的 Pfr 直接结合,控制基因的表达,而且他还发现,PhyB N 端的生色团结合区和 C 端二聚体区对 PIF3 的结合力很弱,好象与结合 PIF3 的长度有关。Neuhaus^[19]曾利用功能互补实验,分离到一个 17 bp 的天冬酰氨合成酶 (ASI) 基因的顺式作用启动子,而这种启动子是 Phy 调节 ASI 所必需的,并且它的活性是受 Ca²⁺和 cGMP 调节的。

最近, Frankhauser^[20]在拟南芥中发现了一种作用因子 RSF1, 它被认为是幼苗 PhyA 介导的光信号传导的一个组分,它对 PhyA 的稳定性和生物合成没有影响,但在成熟的植物中 RSF1 的缺乏并不影响拟南芥的光周期开花反应。Deng^[21]等发现了光敏色素作用因子 COP1, 它由 3 种特殊的结构域组成,并含有核定位信号 (NLS) 和细胞质定位信号 (CLS), 在光下 COP1 可以从核内转到细胞质,在暗中它却存在于核内抑制光形态建成,而在亚细胞内 COP1 的定位变化是 NLS 和 CLS 协调作用的结果。

3.2 光敏色素信号转导途径

如上所述,我们知道很多信号分子都参与了信号转导。但是,是否存在不同的信号传递链?信号链是分支的还是不分支的?下面分别来探讨细胞内和细胞之间的信号转导。

研究光敏色素信号链一般选择细胞水平反应,蔡南海设计的显微注射单细胞测定法是一个成功的例子^[22]。为了克服以器官、整株植物为材料研究光敏色素信号转导的弊端,他们采用单细胞鉴定参与光信号转导的分子,即把拟似的光敏色素信号链成员或效应剂,如 PhyA、G 蛋白激动剂或抑制剂、Ca²⁺/CaM、cGMP 等以及它们的不同组合显微注射入单细胞,然后观察被注射细胞的反应。以花色苷合成、叶绿体发育以及 cab-GUS 嵌合基因的表达作为 PhyA 信号的标志。实验材料是番茄黄化突变体 aurea, 由于其中缺少有生理活性的 PhyA, 在光下不表现与 PhyA 有关的生理过程,因而非常适合作显微注射的受体。研究表明,每细胞注入 10 000~50 000 个 PhyA 分子就可以使突变体细胞

恢复正常,G蛋白参与PhyA信号转导并诱导与PhyA相同的细胞反应,而在G蛋白下游,PhyA信号链分支,且其一依赖于Ca²⁺/CaM,另一个分支则依赖于cGMP,分别诱导不同的生理反应或协同控制某一生理反应,如叶绿体的发育。更为重要的是上述所有反应只发生在注射细胞中,相邻细胞则无反应。这不仅说明光敏色素信号转导过程存在不同的、分支的信号传递链,而且说明光敏色素信号是细胞自主性的。图1简要说明了光敏色素信号转导途径的轮廓^[2]。光信号被适当的光敏色素受体接收后,活化某一信号转导途径,可能包括Ca²⁺/CaM、G蛋白及cGMP。早期的信号事件诱导转录因子活化,克服被COP和DET蛋白对光敏色素反应基因的负调节。

以上资料是一个细胞内的结果,另有许多光形态建成反应

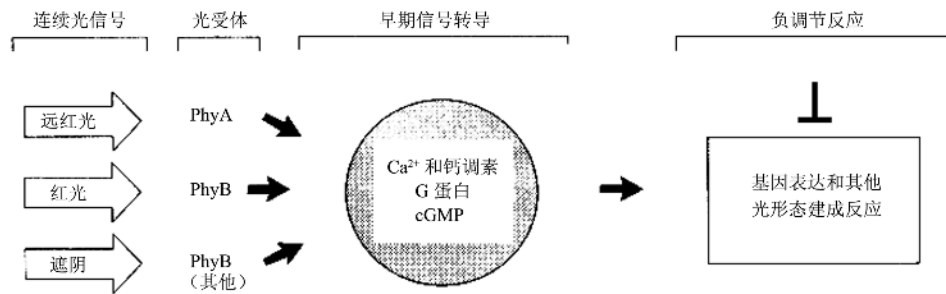


图1 介入光形态建成中的信号事件

参考文献

- [1] Whitelam GC, Devlin PF. Light signalling in *Arabidopsis* plant [J]. *Physiol Biochem*, 1998,36(1-2):125
- [2] 武维华,主编. 植物生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2003
- [3] Sharroc RA, Quail PH. Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family[J]. *Genes Dev*, 1989,3:1745
- [4] Clack T, Mathews S, Sharrock RA. The phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is enclosed by few genes: the sequences and expression of PHYD and PHYE[J]. *Plant Mol Biol*, 1994,25:413
- [5] Alba R, Kelmenson PM, Cordonnier-Pratt MM, et al. The phytochrome gene family in tomato and the rapid differential evolution of this family in angiosperms[J]. *Mol Biol Evolution*, 2000,17(3):362
- [6] Park CM, Bhoo SH, Song PS. Inter-domain crosstalk in the phytochrome molecules[C]. *Seminars Cell Dev Biol*, 2000,11(6):449
- [7] 李合生,主编. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003
- [8] Reed JW, Nagatani A, Eilch TD, et al. Phytochrome A and phytochrome B have overlapping but distinct functions in *Arabidopsis* development[J]. *Plant Physiol*, 1994,104(4):1139
- [9] 王伟,洪宇,董哲,等. 光周期对光敏核不育水稻光敏色素A含量及其mRNA丰度的影响[J]. *植物学报*, 1997,39(10):914
- [10] Tong Z, Wang T, Xu Y. Evidence for involvement phytochromeregulation in male-sterility of a mutant of *Oryza sativa* [J]. *Photochem Photobiol*, 1990,52:161
- [11] 余叔文,汤章城,主编. 植物生理与分子生物学(第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 2001
- [12] 董哲,赵玉锦,王台,等. 植物的光受体和光控发育研究[J]. *植物学报*,

包括细胞之间的信号转导。例如光周期现象中信号的接收器官是叶片,而反应器官是茎顶端的分生组织。光敏色素信号与最终效应(开花)之间存在较长的时空距离以及光敏色素分子种类、功能的多样性,皆意味着完全阐明光敏色素信号转导途径还需要一段时间。Quail总结了近50年来在光敏色素信号转导的分子、细胞和生化等作用机制上的5个具有重大意义的进展^[23]:①光敏色素分子光诱导核基因转录;②光敏色素分子与转录因子的直接作用;③光敏色素在光信号转导链上游作用于转录因子的基因;④与光敏色素结合蛋白的激酶活性;⑤通过关键转录调节子的特定降解调节转录后的信号转导。虽然此领域的研究取得了一些进展,但廓清光敏色素信号转导的完整网络仍有待更深入的研究。

2000, 42(2):111

- [13] Kendrick RE, Kronenberg G. *Photomorphogenesis in Plants*(2nd Edition)[M]. Dordrecht: Kluwer, 1994
- [14] Tretyn A. Calcium-dependent signal transduction pathways in plants: phytochrome mechanism of action as an example[J]. *Polish J Pharmacol*, 1999,51(2):145
- [15] Sanan N, Sopory SK. Phytochrome and calcium regulated protein phosphorylation in *Sohum bicolor* [J]. *J Plant Biochem Biotechnol*, 1999,8(1):31
- [16] Quail PH. The phytochrome family: dissection of functional roles and signalling pathways among family members [J]. *Philosophical Trans Royal Soc London Series Biol Sci*, 1998,353(1374):1399
- [17] Sharma R. Phytochrome: A serine kinase illuminates the nucleus[J]. *Current Science*, 2001,80(2):178
- [18] Ni M, Tepperman JM. Binding of phytochrome B to its nuclear signaling partner PIF3 is reversibly induced by light[J]. *Nature*, 1999, 400:781
- [19] Neuhaus G, Bowler C, Hiratsuka K. Phytochrome-regulated repression of gene expression requires calcium and cGMP [J]. *EMBO J*, 1997,16(10):2554
- [20] Fankhauser C, Chory J. RSR1, an *Arabidopsis* locus implicated in phytochrome A signaling [J]. *Plant Physiol*, 2000,124(1):39
- [21] Deng XW, Matsci M, Wei N, et al. COP1, an *Arabidopsis* regulatory gene, encodes a protein with both a zinc-binding motif and a G beta homologous domain[J]. *Cell*, 1992,71:791
- [22] 王伟. 光敏色素信号转导研究的一项重要结果[J]. *生命科学*, 1997, 9(2):55
- [23] 高荣孚,张鸿明. 植物光调控的研究进展[J]. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5/6):235