

# 植物光敏色素入核机理的研究进展

陈春峰<sup>1,2</sup>, 陈由<sup>1</sup>, 王亚琴<sup>1,2\*</sup>

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广东省植物发育生物工程重点实验室, 广州 510631; 2. 华南理工大学生物科学与工程学院, 广州 510006)

**摘要:** 光敏色素是植物感受外界环境变化的重要光受体, 它对植物的生长发育具有重要的调控作用。在介绍植物光敏色素分子结构的基础上, 对不同光敏色素的入核机理以及核内定位进行了综述, 并根据最新研究进展对光敏色素入核机理进行了展望。

**关键词:** 光敏色素; 光受体; 分子结构; 入核机理; 研究进展

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2012.05.019

## Advances of Mechanism of Nuclear Accumulation in Plant Phytochromes

CHEN Chun-feng<sup>1,2</sup>, CHEN You<sup>1</sup>, WANG Ya-qin<sup>1,2\*</sup>

(1. Guangdong Key Laboratory of Biotechnology for Plant Development, College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China; 2. School of Bioscience and Bioengineering, South China University of Technology, Guangzhou 510006, China)

**Abstract:** Phytochromes are the best characterized photoreceptors, which sense external environment and play an important regulation role in growth and development of plants. The molecular structure, nuclear accumulation and nuclear location of different phytochromes have been reviewed and the latest research progresses on the mechanism of nuclear accumulation were prospected.

**Key words:** Phytochromes; Photoreceptors; Molecular structure; Nuclear accumulation; Review

在植物的整个生命周期中, 光对植物的生长发育具有重要的调控作用。光作为一种环境信号, 与植物的大多数生理功能密切相关, 它不仅提供光合作用所需的能量, 而且还提供植物便于适应周围环境进行正常生长发育所需要的信息。因此植物在长期的进化过程中形成了极其精细的、完善的光信号网络。植物通过这一网络感受光的方向、波长、强度以及光周期等信号, 调控体内相关基因的表达或抑制, 引起一系列生理功能的发生, 保证植物正常的生长发育。

植物接收光信号主要是由不同类型的光受体 (photoreceptor) 来实现的。正是通过这些光受体, 光才能与植物体内的生长发育程序相互作用, 调节相关基因的表达。现已报道在植物中主要存在 4 类光受体: (1) 光敏色素 (phytochrome, Phy), 主要

感受红光(620~700 nm)和远红光(700~800 nm)<sup>[1]</sup>; (2) 蓝光受体, 主要是隐花色素 (cryptochrome) 和向光素 (phototropin), 前者不仅存在于拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、水稻 (*Oryza sativa*) 等植物体内, 还存在于动物体内, 主要感受蓝光和近紫外光区域的光 UV-A (320~380 nm); 而后者能够感受蓝光 (380~500 nm)<sup>[2-3]</sup>; (3) 吸收蓝绿光的 ZTLs (Zeitlupes) 家族, 主要感受蓝绿光 (450~520 nm); (4) UV-B 受体, 感受紫外光 B 区域的光 (280~320 nm)<sup>[3]</sup>。其中光敏色素在植物光形态建成中发挥着重要的调控作用, 参与许多生理反应, 在模式植物拟南芥和重要粮食作物水稻中研究的较为深入。

### 1 光敏色素基因

光敏色素的发现是二十世纪植物学科的重大

收稿日期: 2011-11-02

接受日期: 2012-02-12

**基金项目:** 国家自然科学基金项目 (30970216); 广东省自然科学基金项目 (S2011010003358); 广东省科技计划项目 (2007A020100001) 资助

**作者简介:** 陈春峰 (1986~), 男, 硕士, 主要从事水稻光敏色素 A 入核的研究。E-mail: ccf19860125@163.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yqwang@scut.edu.cn

成就之一。早在 1920 年植物生理学家 Garner 和 Allard 首次报道了光周期现象<sup>[4]</sup>, Borthwick<sup>[5]</sup>的研究小组用单色光处理莴苣(*Lactuca sativa*)种子,结果表明红光促进莴苣种子萌发,而远红光抑制其萌发;于是提出在植物中存在一种吸收红光或远红光且可逆控制植物发育的色素的假设。直到 1960 年 Borthwick 和 Hendricks<sup>[6]</sup>才把这种吸收红光、远红光可逆转换的色素命名为光敏色素。

随着对不同种类光敏色素分子特性的鉴定与研究,人们认识到不同种类的光敏色素是由不同的氨基酸序列编码,因此提出了光敏色素是由不同基因所编码的假设。直到在拟南芥中测定了 5 种编码光敏色素的基因,才直接证明了这一观点。Sharrock和Quail等<sup>[7]</sup>首先克隆了拟南芥中 *PHYTOCHROME A (PHYA)*、*PHYB* 和 *PHYC* 的 cDNA 序列,之后Clack等<sup>[8]</sup>克隆了编码 *PHYD* 和 *PHYE* 的 cDNA 序列。Pratt 等<sup>[9]</sup>对番茄(*Solanum lycopersicum*)光敏色素基因的研究表明,番茄中也存在 5 种光敏色素基因,其中有 4 种与拟南芥中的光敏色素基因相似,分别是 *PHYA*、*PHYB1*、*PHYB2* 和 *PHYE*,它们与拟南芥的 *PHYA*、*PHYB*、*PHYD* 和 *PHYE* 的同源性达到 88%~98%。Alba 等<sup>[10]</sup>的研究表明,番茄中的另一种光敏色素为 *PHYF*,它与拟南芥的 *PHYC* 互为同源基因。另外,已知在双子叶植物,如拟南芥、番茄、烟草(*Nicotiana tabacum*)中,光敏色素基因有 5 种;而在玉米(*Zea mays*)、水稻、燕麦(*Avena sativa*)等单子叶植物中,只存在 *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC* 等 3 类光敏色素基因。

研究表明,所有 5 个光敏色素基因均能在拟南芥中表达,但其蛋白的含量和稳定性存在明显差异<sup>[11-12]</sup>。拟南芥 PhyA 在黄化幼苗中含量非常丰富,但很容易被降解;而 PhyB、PhyC、PhyD 和 PhyE 的含量则很少,并且对光很稳定。因此,根据它们基因表达的特点和表达产物的性质将光敏色素的类型分为 2 种,即光变化型(light-labile)和光稳定型(light-stable)。PhyA 属于第一类,PhyB~PhyE 属于第二类。*PHYA* 基因的转录可以受不同光调控,且表达模式存在差异:在照射红光或者白光时明显表现为快速降解,而在远红光调节下可表现为上调<sup>[13]</sup>。但在黑暗中, *PhyA* 通过转录和转录后水平的组合调节,表达水平能够达到光条件下的 100 倍以上<sup>[14-15]</sup>。相反, *PhyB* 在光条件下能够大量积累,成为含量最多的光敏色素,而 *PhyC*~*PhyE* 的积累

量则相对较少<sup>[8,16]</sup>。

## 2 光敏色素的分子结构

光敏色素广泛存在于细菌、藻类、真菌、苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物中,其分子结构大体相同。作为一种可溶性色素蛋白,光敏色素单体由大约 1100 个氨基酸残基的脱辅基蛋白 AP (apoprotein)和 1 个线性的四吡咯环生色团 PΦB (phytochromobilin)或者 PCB (phycocyanobilin)在细胞质中通过共价键连接构成。其中高等植物光敏色素由 AP 和 PΦB 构成,隐花色素由 AP 和 PCB 构成<sup>[17]</sup>。在天然状态下,单体通过 C 末端的氨基酸残基聚合成二聚体<sup>[18]</sup>。植物光敏色素主要由 2 个结构域构成:一个是分子量为 70 kDa 位于 N 末端的光感受区域,另一个是 55 kDa 的 C 末端光调节区域(图 1)<sup>[19]</sup>。光感受区域包括后色胆素裂解酶亚结构域(bilinlyase domain, BLD)和光敏色素亚结构域(phytochrome domain, PHY)<sup>[19]</sup>。光调节区域含有 2 个 PAS (Per/Arnt/Sim)同源重复序列和 1 个组氨酸激酶类作用区(histidine kinase related domain, HKRD),这一结构在光信号转导中发挥着重要的作用<sup>[20]</sup>。

光敏色素有 2 种不同的形式:红光吸收型(Pr,  $\lambda_{\max}$ =660 nm)和远红光吸收型(Pfr,  $\lambda_{\max}$ =730 nm)。其中 Pfr 是生理激活型,不稳定;而 Pr 是生理失活型,比较稳定(图 2)<sup>[21]</sup>。这 2 种光吸收型在红光和

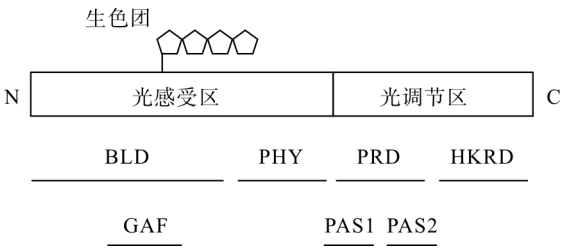


图1 光敏色素结构域示意图。BLD: 后色胆素裂解酶亚结构域; PHY: 光敏色素亚结构域; PRD: PAS相关结构域; HKRD: 组氨酸激酶类作用区; PAS: 生物钟蛋白Period/芳香烃受体核易位子/细胞发育调节因子single-minded; GAF: cGMP 特异性磷酸二酯酶/腺苷环化酶/甲酸脱氢酶转录激活因子。

Fig. 1 Schematic depiction of functional segments of the phytochrome. BLD: Billin lyase domain; PHY: Phytochrome (PHY) domain; PRD: PAS (Per/Arnt/Sim)-related domains (PRDs); HKRD: Histidine-kinase-related domain (HKRD); PAS: Per/Arnt/Sim; GAF: cGMP-specific phosphodiesterase/adenylate cyclases/formate hydrogen lyase transcription.

远红光照射下可以相互逆转<sup>[22]</sup>。其中 Pfr 向 Pr 的转换称为暗逆转,属于热过程而非光化学过程<sup>[23]</sup>。生色团 PΦB 与光感受区域中 BLD 的高度保守区段 GAF (cGMP-specific phosphodiesterase/adenylate cyclases/formate hydrogen lyase transcription)相结合<sup>[17]</sup>。当用红光 / 远红光照射时,生色团线形四吡咯环就发生光质异构化<sup>[24]</sup>,从而形成 Pfr 或 Pr 型光敏色素分子。拟南芥中 *PHYA* 的表达受光的负调节,在光下 mRNA 合成受到抑制。当用红光照射时,PhyA 形成 Pfr 型,通过与小分子蛋白 FHY1 (far-red-elongated hypocotyl 1) C 端的 ABD 结构域(PhyA binding domain)结合完成入核过程(图 3)<sup>[25]</sup>。而其余 4 种光敏色素基因表达不受光的影响,属于组成型表达。

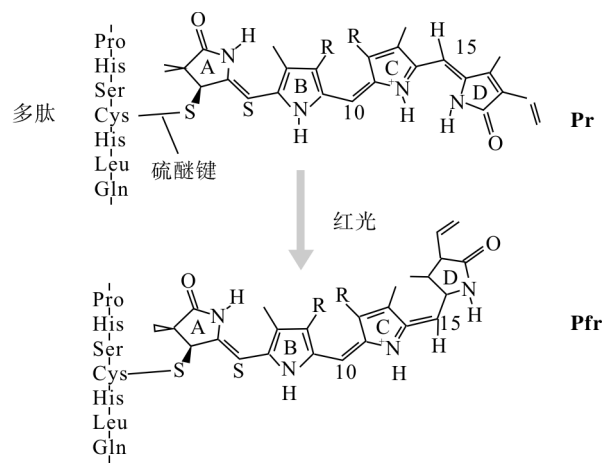


图2 光敏色素Pr和Pfr的分子结构

Fig. 2 Molecular structure of the phytochrome in Pr and Pfr

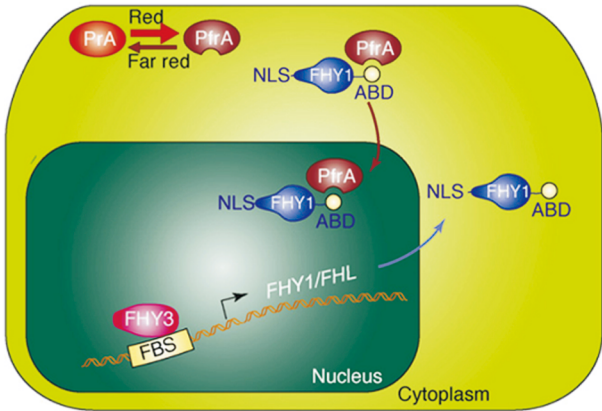


图3 拟南芥PhyA的光调控入核模式

Fig. 3 Model for the light-regulated import of PhyA in *Arabidopsis*

### 3 光敏色素的核内定位及入核机理

细胞质是蛋白质合成的场所,蛋白质从细胞质转移至细胞核是其调控基因表达的一个重要过程。光敏色素也不例外,光敏色素入核过程是其调控光信号的关键步骤,入核后光敏色素才能调控相关基因的表达,从而调控许多生理反应,发挥其重要的生物学功能。

PhyA 是介导极低辐照度反应(very low fluence response, VLFR)和高辐照度反应(high irradiance response, HIR)的光受体。PhyA 蛋白合成后,必须从细胞质转移到细胞核中才能发生作用,其中入核过程是其调节光信号的一个关键步骤。PhyA 入核后与各种转录因子如 PIFs (phytochrome-interacting factors)相互作用,诱导远红光应答核基因表达,而

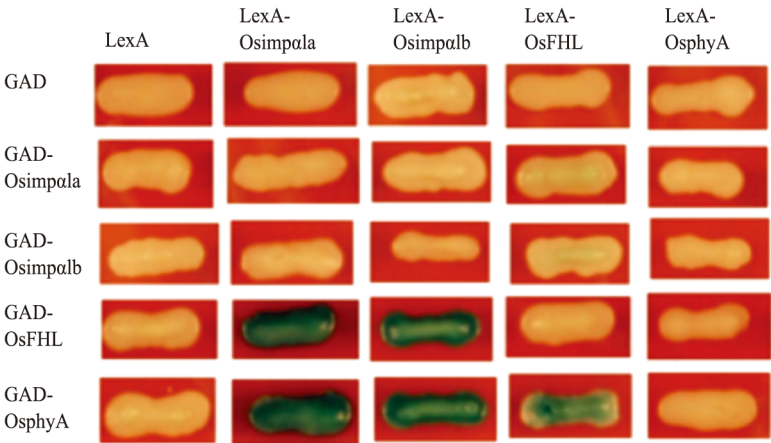


图4 酵母双杂交分析OsFHL、OsphyA、Osimpla1a、Osimpla1b相互作用(远红光和PCB处理)。GAD: pB42AD; LexA: pLexA; Osimpla1a: 水稻转运受体蛋白improtin a1a; Osimpla1b: 水稻转运受体蛋白improtin a1b; OsFHL: 水稻FHL; OsphyA: 水稻光敏色素A。

Fig. 4 The interaction among OsFHL, OsphyA, Osimpla1a and Osimpla1b by yeast two-hybrid system (+FR and PCB). GAD: pB42AD; LexA: pLexA; Osimpla1a: Improtin a1a in rice; Osimpla1b: Importin a1b in rice; OsFHL: FHL in rice; OsphyA: Phytochrome A in rice.



这些基因的表达是各种光反应如种子发芽、秧苗去黄化、开花等所必须的<sup>[26]</sup>。早在1999年Kircher等<sup>[27]</sup>就报道 *PHYA*-GFP 在光和发色团存在的情况下由细胞质被转运至细胞核,并指出PhyA依赖光入核是光形态建成中的一个关键环节。拟南芥作为模式植物,有关其PhyA入核的研究报道很多。Kim等<sup>[28]</sup>报道了拟南芥 *PHYA*-GFP 转入其phyA缺陷型植株可以互补突变体表型而且VLFR和HIR调节 *PHYA*-GFP 入核。Kircher等<sup>[29]</sup>研究了拟南芥PhyA的入核情况,认为在光的诱导下PhyA在核中聚集可以形成核亮点。目前遗传学研究已鉴定出两组对PhyA入核必不可少的同源基因:(1) *FAR1* (far-red-impaired response 1) 和 *FHY3* (far-red-elongated hypocotyl 3);(2) *FHY1* (far-red-elongated hypocotyl 1) 和 *FHL* (FHY1-like)<sup>[30-33]</sup>。Hiltbrunner等<sup>[34-35]</sup>的研究表明,拟南芥PhyA入核需要与FHY蛋白结合;次年通过对 *fhy1fhl* 双突变体的研究,认为FHY1/FHL以一种依赖光的形式调控PhyA入核,并阐明PhyA的N端406个氨基酸是其和FHY1/FHL相互作用的结合位点。Lin等<sup>[36]</sup>在研究拟南芥中FHY3和FAR1时发现,FHY3和FAR1是由转座酶衍生而来的转录因子,它们通过直接激活FHY1和FHL的转录来调节PhyA信号,而PhyA信号却抑制它们的表达,同时FHY1和FHL又调节PhyA入核以及光反应。Genoud等<sup>[37]</sup>进一步论述了在光诱导FHY1/FHL与拟南芥PhyA结合并介导其入核的过程中FHY1/FHL的作用。Kircher等<sup>[27]</sup>将各个光敏色素蛋白与绿色荧光蛋白(GFP)融合,经过不同的光照处理,发现光敏色素蛋白能从细胞质转移到细胞核内,并且在细胞核内形成核斑(nuclear bodies, NBS)。之后的进一步研究表明,PhyA能够非常迅速地在核内形成核斑,且这一过程受持续的远红光诱导,但不受持续的红光诱导。这些结果表明PhyA的入核转移仅仅受到远红光VLFR的调节。

Kircher等<sup>[27]</sup>将水稻 *PHYA*、烟草 *PHYB* 转入烟草中,发现红光和远红光分别诱导水稻 *PHYA*-GFP 和烟草 *PHYB*-GFP 入核,在核体中有荧光亮点出现。Mateos等<sup>[38]</sup>报道燕麦 *PHYA* 氨基端结构域含有核定位信号NLS,其核转移受到VLFR的调节,但HIR对其无调控作用。那么在单子叶植物中,PHYA是如何入核的呢?至今还没有研究透彻。通过拟南芥FHY1氨基酸序列的数据库筛选不同种高等植物,

发现水稻、番茄、马铃薯(*Solanum tuberosum*)中均含有FHY1同源基因<sup>[39]</sup>。其中水稻 *FHL* (*OsEHL*) 与拟南芥 *FHY1/FHL* 的同源性为19.6%和17.4%。*OsFHL* 包含两个位于C端的NES序列(NES1:L181MLL和NES2:L233LIL)和一个位于N端的NLS序列(K49KRK)。笔者所在的实验室通过酵母双杂交方法已经初步证明水稻PhyA与转运受体蛋白importin  $\alpha$ 1a、 $\alpha$ 1b可以相互作用,而水稻PhyA与OsFHL相互作用较弱(图4)。在此基础上,提出水稻PhyA可能具有两种入核方式的假设。一是与拟南芥PhyA一样的依赖于光和OsFHL的入核方式;二是依赖于光的单独入核方式。水稻属于单子叶植物,而单子叶植物起源于最原始的草本双子叶植物。其光敏色素具有与双子叶植物拟南芥不一样的单独入核方式可能是在进化过程中为了适应环境发展起来的一种独特的入核方式,而同时也保留了双子叶植物光敏色素依赖光和NLS蛋白的入核方式。这有待其它实验的进一步论证。

光敏色素B是负责低辐照度反应LFR的主要光受体。Matsushita等<sup>[40]</sup>利用蛋白结构域缺失的手段对PhyB不同结构域进行亚细胞定位研究,发现在黑暗条件下PhyB的羧基端结构域分散保留在细胞核中,而大部分氨基末端结构域仍会保留在细胞质中,表明PhyB的羧基端含有核定位信号NLS,氨基端和羧基端对光敏色素的亚细胞定位共同起作用。Gil等<sup>[41]</sup>发现黄化苗中的 *PHYB*:GFP 定位于细胞质内。经过持续的红光处理后, *PHYB*:GFP 会转移到细胞核内形成核斑,而这一过程随后可以通过远红光照处理逆转。这表明PhyB入核受LFR的调节,而且只有持续的红光能够有效诱导 *PHYB*:GFP 的累积和核斑形成。Chen<sup>[42]</sup>对不同光条件下PhyB定位的恒定动力学研究发现,PhyB亚细胞定位存在弥散核斑、小而多的核斑、有小有大的核斑以及仅有大的核斑这四种形式。并且PhyB在NBS中的积累量主要是由PhyB蛋白活化形式Pfr所占百分率所决定的。

Kricher等<sup>[29]</sup>通过对 *PHYC*:GFP、*PHYD*:GFP 和 *PHYE*:GFP 的研究表明,三者都可以在暗培养幼苗的细胞核内积累,但是没有核斑形成。在受到白光诱导后, *PHYC*:GFP 和 *PHYE*:GFP 可以在核内形成核斑。这对于研究 *PHYC* 和 *PHYE* 基因的入核机理提供了实验依据。但是,光敏色素核斑的具体功能仍然不清楚,一种观点认为核斑是由Pfr的构

像改变所造成,另一种观点认为核斑可能是下调光敏色素信号传导或活化转录复合体汇集的场所,通过这一场所来调节相关基因的表达。Huq 和 Bauer 等<sup>[43-44]</sup>认为光敏色素在核斑区域与 PIFs 等转录因子形成转录调控复合体。Seo 等<sup>[45]</sup>提出光敏色素核斑是进行 E3 连接酶 COP1 介导的蛋白质修饰的场所。Mas 等<sup>[46]</sup>报道在核斑中发生了光敏色素与其他光受体的相互作用。而 Hiltbrunner 等<sup>[35]</sup>研究拟南芥 PhyA 在核中的积累时提出,对于 PhyA 引起的核斑可能代表的是其降解的位点。总之,无论是光敏色素自身的磷酸化作用还是与其它蛋白分子之间发生相互作用,对于研究其核内定位、如何发挥生物学功能都有着很大的参考价值。

## 4 展望

目前,利用分子生物学、遗传学、细胞生物学等技术对双子叶模式植物拟南芥光敏色素入核机理、光信号传导网络的构成及各个组分的功能都有了较为深入的研究<sup>[47]</sup>。但是,一系列更深层次的问题有待我们去解决。在微观方面,多种基因和蛋白因子参与光敏色素的入核过程<sup>[48]</sup>,这些基因或蛋白因子之间存在着怎样的联系,它们之间是否存在相互调控作用,各个转录因子之间调控网络是如何构成的,光调节基因之间是否存在协同或者拮抗作用等等;其它光敏色素 PhyC、PhyD 和 PhyE 的入核过程与 PhyA 有无差异,是否存在着特异性的调控因子,这都值得进一步去研究;而且光敏色素介导的光形态建成往往是多种光受体共同参与调控的过程,它们的整体功能也需要深入研究;而宏观方面,其他植物的光敏色素入核过程是否与拟南芥相似,单子叶植物与双子叶植物的光敏色素入核过程是否有区别,是否都是依赖于光和 FHL 的入核方式还是其他的入核方式,这些都值得我们去研究。同时从进化的角度来看,研究透彻植物光敏色素的入核机理对于植物进化历程的研究亦有着非常重要的参考价值。

## 参考文献

[1] Nagy F, Schäfer E. Phytochromes control photomorphogenesis by differentially regulated, interacting signaling pathways in higher plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2002, 53: 329–355.  
[2] Briggs W R, Christie J M. Phototropins 1 and 2: Versatile plant blue-light receptors [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(5): 204–210.

[3] Ulm R, Nagy F. Signaling and gene regulation in response to ultraviolet light [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8(5): 477–482.  
[4] Garner W W, Allard H A. Effect of Relative Length of Day and Night and Other Factors of the Environment on Growth and Reproduction in Plants [M]. Washington DC: US Government Printing Office, 1920: 553–606.  
[5] Borthwick H A, Hendricks S B, Parker M W, et al. A reversible photoreaction controlling seed germination [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1952, 38(8): 662–666.  
[6] Borthwick H A, Hendricks S B. Photoperiodism in plants [J]. *Science*, 1960, 132(3435): 1223–1228.  
[7] Sharrock R A, Quail P H. Novel phytochrome sequences in *Arabidopsis thaliana*: Structure, evolution, and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family [J]. *Genes Dev*, 1989, 3(11): 1745–1757.  
[8] Clack T, Mathews S, Sharrock R A. The phytochrome apoprotein family in *Arabidopsis* is encoded by five genes: The sequences and expression of *PHYD* and *PHYE* [J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 25(3): 413–427.  
[9] Pratt L H, Cordonnier-Partt M M, Kelmenson P M, et al. The phytochrome gene family in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) [J]. *Plant Cell Environ*, 1997, 20(6): 672–677.  
[10] Alba R, Kelmenson P M, Cordonnier-Pratt M M, et al. The phytochrome gene family in tomato and the rapid differential evolution of this family in Angiosperms [J]. *Mol Biol Evol*, 2000, 17(3): 362–373.  
[11] Somers D E, Quail R H. Temporal and spatial expression patterns of *PHYA* and *PHYB* genes in *Arabidopsis* [J]. *Plant J*, 1995, 7(3): 413–427.  
[12] Goosey L, Paleeanda L, Sharrock R A. Differential patterns of expression of the *Arabidopsis* *PHYB*, *PHYD* and *PHYE* phytochrome genes [J]. *Plant Physiol*, 1997, 115(3): 959–969.  
[13] Büche C, Poppe C, Schäfer E, et al. A new *Arabidopsis* mutant hypersensitive in phytochrome A dependent high-irradiance responses [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(4): 547–558.  
[14] Clough R C, Jordan-Beebe E T, Lohman K N, et al. Sequences within both the N- and C-terminal domains of phytochrome A are required for PFR ubiquitination and degradation [J]. *Plant J*, 1999, 17(2): 155–167.  
[15] Hennig L, Büche C, Eichenberg K, et al. Dynamic properties of endogenous phytochrome A in *Arabidopsis* seedlings [J]. *Plant Physiol*, 1999, 121(2): 571–578.  
[16] Hirschfeld M, Tepperman J M, Clack T, et al. Coordination of phytochrome levels in *phyB* mutants of *Arabidopsis* as revealed by apoprotein-specific monoclonal antibodies [J]. *Genetics*, 1998, 149(2): 523–535.  
[17] Rockwell N C, Su Y S, Lagarias J C. Phytochrome structure and signaling mechanisms [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 837–858.

- [18] Sun D Y, Guo Y L, Ma L G, et al. Cell Signal Transduction [M]. Beijing: Science Press, 2001: 1–247.  
孙大业, 郭艳林, 马力耕, 等. 细胞信号转导 [M]. 北京: 科学出版社, 2001: 1–247.
- [19] Wu S H, Lagarias J C. Defining the bilin lyase domain: Lessons from the extended phytochrome superfamily [J]. Biochemistry, 2000, 39(44): 13487–13495.
- [20] Schneider-Poetsch H W, Braun B, Marx S, et al. Phytochromes and bacterial sensor proteins are related by structural and functional homologies hypothesis on phytochrome-mediated signal-transduction [J]. FEBS Lett, 1991, 281(1/2): 245–249.
- [21] Pan R Z, Wang X J, Li N H. Plant Physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2008: 1–208.  
潘瑞炽, 王小菁, 李娘辉. 植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 1–208.
- [22] Lincoln T, Eduarcelo Z. Plant Physiology [M]. Sunderland: Sinauer Associates, 2002: 1–376.
- [23] Hennig L, Schäfer E. Both subunits of the dimeric plant photoreceptor phytochrome require chromophore for stability of the far-red light-absorbing form [J]. J Biol Chem, 2001, 276(11): 7913–7918.
- [24] Andel F III, Lagarias J C, Mathies R A. Resonance Raman analysis of chromophore structure in the Lumi-R photoproduct of phytochrome [J]. Biochemistry, 1996, 35(50): 15997–16008.
- [25] Chen M, Fankhauser C. Transposing phytochrome into the nucleus [J]. Trends Plant Sci, 2008, 13(11): 596–601.
- [26] Nagy F, Kircher S, Schäfer E. Nucleo-cytoplasmic partitioning of the plant photoreceptors phytochromes [J]. Semin Cell Dev Biol, 2000, 11(6): 505–510.
- [27] Kircher S, Kozma-Bognár L, Kim L, et al. Light quality-dependent nuclear import of the plant photoreceptors phytochrome A and B [J]. Plant Cell, 1999, 11(8): 1445–1456.
- [28] Kim L, Kircher S, Toth R, et al. Light-induced nuclear import of phytochrome-A: GFP fusion proteins is differentially regulated in transgenic tobacco and *Arabidopsis* [J]. Plant J, 2000, 22(2): 125–133.
- [29] Kircher S, Gil P, Kozma-Bognár L, et al. Nucleocytoplasmic partitioning of the plant photoreceptors phytochrome A, B, C, D and E is regulated differentially by light and exhibits a diurnal rhythm [J]. Plant Cell, 2002, 14(7): 1541–1555.
- [30] Hudson M, Ringli C, Boylan M T, et al. The FAR1 locus encodes a novel nuclear protein specific to phytochrome A signaling [J]. Genes Dev, 1999, 13(15): 2017–2027.
- [31] Desnos T, Puente P, Whitelam G C, et al. FHY1: A phytochrome A-specific signal transducer [J]. Genes Dev, 2001, 15(22): 2980–2990.
- [32] Wang H Y, Deng X W. *Arabidopsis* FHY3 defines a key phytochrome A signaling component directly interacting with its homologous partner FAR1 [J]. EMBO J, 2002, 21(6): 1339–1349.
- [33] Zhou Q W, Hare P D, Yang S W, et al. FHL is required for full phytochrome A signaling and shares overlapping functions with FHY1 [J]. Plant J, 2005, 43(3): 356–370.
- [34] Hiltbrunner A, Viczián A, Bury E, et al. Nuclear accumulation of the phytochrome A photoreceptor requires FHY1 [J]. Curr Biol, 2005, 15(23): 2125–2130.
- [35] Hiltbrunner A, Tscheuschler A, Viczián A, et al. FHY1 and FHL act together to mediate nuclear accumulation of the phytochrome A photoreceptor [J]. Plant Cell Physiol, 2006, 47(8): 1023–1034.
- [36] Lin R C, Ding L, Casola C, et al. Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in *Arabidopsis* [J]. Science, 2007, 318(5854): 1302–1305.
- [37] Genoud T, Schweizer F, Tscheuschler A, et al. FHY1 mediates nuclear import of the light-activated phytochrome A photoreceptor [J]. PLoS Genet, 2008, 4(8): e1000143.
- [38] Mateos J L, Luppi J P, Ogorodnikova O B, et al. Functional and biochemical analysis of the N-terminal domain of phytochrome A [J]. J Biol Chem, 2006, 281(45): 34421–34429.
- [39] Zeidler M, Zhou Q W, Sarda X, et al. The nuclear localization signal and the C-terminal region of FHY1 are required for transmission of phytochrome A signals [J]. Plant J, 2004, 40(3): 355–365.
- [40] Matsushita T, Moehizuki N, Nagatani A. Dimers of the N-terminal domain of phytochrome B are functional in the nucleus [J]. Nature, 2003, 424(6948): 571–574.
- [41] Gil P, kircher S, Adam E, et al. Photocontrol of subcellular partitioning of phytochrome-B: GFP fusion protein in tobacco seedlings [J]. Plant J, 2000, 22(2): 135–145.
- [42] Chen M, Schwab R, Chory J. Characterization of the requirements for localization of phytochrome B to nuclear bodies [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2003, 100(24): 14493–14498.
- [43] Huq E, Quail P H. PIF4: A phytochrome-interacting bHLH factor, functions as a negative regulator of phytochrome B signaling in *Arabidopsis* [J]. EMBO J, 2002, 21(10): 2441–2450.
- [44] Bauer D, Viczián A, Kircher S, et al. Constitutive photomorphogenesis 1 and multiple photoreceptors control degradation of phytochrome interacting factor 3, a transcription factor required for light signaling in *Arabidopsis* [J]. Plant Cell, 2004, 16(6): 1433–1445.
- [45] Seo H S, Watanabe E, Tokutomi S, et al. Photoreceptor ubiquitination by COP1 E3 ligase desensitizes phytochrome A signaling [J]. Genes Dev, 2004, 18(6): 617–622.
- [46] Más P, Devlin P F, Panda S, et al. Functional interaction of phytochrome B and cryptochrome 2 [J]. Nature, 2000, 408(6809): 207–211.
- [47] Franklin K A, Quail P H. Phytochrome functions in *Arabidopsis* development [J]. J Exp Bot, 2010, 61(1): 11–24.
- [48] Yang S W, Jang I C, Henriques R, et al. Far-red elongated hypocotyl1 and FHY1-like associate with the *Arabidopsis* transcription factors LAF1 and HFR1 to transmit phytochrome A signals for inhibition of hypocotyl elongation [J]. Plant Cell, 2009, 21(5): 1341–1359.