

# 拟南芥 *QUA1* 基因在光信号途径中的表达与功能分析

陈兆进, 丁传雨, 郑远

南阳师范学院农业工程学院, 南阳 473061

**摘要:** 光信号在植物生长发育过程中具有非常重要的作用。不同的光信号通过调节植物下游基因的表达, 进而影响细胞分化、结构和功能的改变, 以及组织和器官的形成, 参与植物光形态建成。*QUA1* (*QUASIMODO1*) 是拟南芥糖基转移酶家族中的一个成员, 参与植物细胞壁中果胶的合成。本文以拟南芥 *qual-1/cry1* 以及 *qual-1/phyB* 双突变体为材料, 对 *QUA1* 基因在光信号途径中的功能进行了分析。结果显示, *qual-1* 突变体在暗、蓝光、红光以及远红外光培养条件下下胚轴的伸长均受到抑制, *QUA1* 基因的表达同样受到光信号的调节, 而且突变体中多种光信号调节基因的表达也受到了影响。通过对 *qual-1* 突变体下胚轴的观察发现, 突变体下胚轴表皮细胞长度明显变短。与 *cry1* 以及 *phyB* 突变体相比, *qual-1/cry1* 和 *qual-1/phyB* 双突变体下胚轴长度明显变短, 而且双突变体中光信号调节基因的表达也有明显变化, 表明 *QUA1* 可能参与了 *CRY1* 以及 *PHYB* 介导的蓝光及红光信号传导。以上结果表明 *QUA1* 影响了下胚轴细胞的伸长以及光信号调节基因的表达, 并参与调控多种光信号传导途径。

**关键词:** 拟南芥; *QUA1*; 光信号途径; 下胚轴伸长

## Expression and functional analyses of the *Arabidopsis QUA1* gene in light signal transduction

Zhaojin Chen, Chuanyu Ding, Yuan Zheng

School of Agricultural Engineering, Nanyang Normal University, Nanyang 473061, China

**Abstract:** Plants not only use light as an energy source for photosynthesis, but also have to monitor the light quality and quantity input to execute appropriate physiological and developmental responses, such as cell differentiation, structural and functional changes, as well as the formation of tissues and organs. The process is referred to as photomorphogenesis. *Arabidopsis QUA1* (*QUASIMODO1*), which functions in pectin synthesis, is identified as a member of glycosyltransferases. Previously, the hypocotyl elongation of the *qual-1* mutant was shown to be inhibited under dark conditions. In this study, we used the *qual-1/cry1* and *qual-1/phyB* double mutants as the materials to study the function of the *QUA1* gene in light signal transduction. The results showed that *QUA1* not only participated in hypocotyl elongation under dark conditions, but also in blue light, red light and far red light conditions. In *qual-1* mutant seedlings, both the cell length of hypocotyl and the light-regulated gene expression were affected. Compared

收稿日期: 2015-11-05; 修回日期: 2015-12-09

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 31400264)资助[Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 31400264)]

作者简介: 陈兆进, 博士, 讲师, 研究方向: 分子生物学。E-mail: zhaojin\_chen@163.com

通讯作者: 郑远, 博士, 讲师, 研究方向: 植物生物学。E-mail: zhengyuan051@163.com

DOI: 10.16288/j.ycz.15-456

网络出版时间: 2016/3/9 14:17:46

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20160309.1417.002.html>

with *cry1* and *phyB* mutants, *qual-1/cry1* and *qual-1/phyB* double mutants had the shorter hypocotyl. Light-regulated gene expression was also affected in the double mutants. These data indicated that *QUA1* might participate in the light signal transduction regulated by CRY1 and PHYB. Hence, the *QUA1* gene may play multiple roles in light signal transduction by regulating the cell elongation and light-regulated gene expression.

**Keywords:** *Arabidopsis*; *QUA1*; light signal transduction; hypocotyl elongation

植物在生长的各个阶段都受到外界环境的影响。光作为主要的环境因子, 不仅为植物提供光合作用所需的能量, 还作为一种环境信号调节植物的生长发育。光调节植物发育的过程称为光形态建成 (Photomorphogenesis), 具体包括细胞分化、结构和功能的改变, 以及组织和器官的形成, 其中植物下胚轴的伸长也是光形态建成的一个重要性状<sup>[1]</sup>。植物通过一系列光受体接收光信号信息, 这些信息包括光质(波长)、光强、光的方向和周期, 进而调控植物在整个生命周期中的生长发育<sup>[2,3]</sup>。目前, 在植物中已经发现 5 类光受体。其中光敏色素(Phytochromes, phys)负责感受红光和远红光(700~750 nm)<sup>[4-6]</sup>, UVR8 负责感受紫外线 B (UV-B) (280~315 nm)<sup>[7,8]</sup>, 而隐花色素(Cryptochromes, crys)<sup>[9-11]</sup>、向光素(Phototropins, phot)<sup>[12]</sup>和类蓝光受体 ZTF/FKF 共同负责感受蓝光(390~500 nm)<sup>[13]</sup>。光受体在接收光信号后, 通过改变自身结构或者亚细胞定位来激活或抑制下游基因的表达, 将光信号转化为生物信号, 从而调节植物在不同光照条件下的生长发育<sup>[14]</sup>。

已有报道证实, 拟南芥 *QUA1*(*QUASIMODO1*) 基因编码一个膜定位的糖基转移酶, 在细胞壁果胶合成中具有非常重要的作用。在 *qual-1* 突变体中, a-1-4-D-半乳糖醛基转移酶的活性下降 20%, 半乳糖醛酸(Galacturonic acid, GalA)的含量下降 25%。在暗培养条件下, *qual-1* 突变体的下胚轴明显变短, 而且下胚轴表皮细胞黏附性下降, 下胚轴表面有明显凸起<sup>[15,16]</sup>。为了进一步确定 *QUA1* 基因在光信号途径中的功能, 本研究对各种光信号条件下 *QUA1* 基因的表达以及 *qual-1* 突变体的表型进行了分析。结果表明, 在暗、蓝光、红光以及远红外光条件下 *qual-1* 突变体下胚轴的伸长均受到抑制, 而 *QUA1* 基因的表达也受到不同光信号的调节。分析发现 *qual-1* 突变体下胚轴细胞数量并没有明显变化, 但细胞的长度变短。在蓝光以及红光条件下, *QUA1* 基因的突

变能够分别抑制蓝光受体突变体 *cry1* 以及红光受体突变体 *phyB* 下胚轴的伸长。双突变体中多个受光信号调节基因的表达也受到影响。这些结果表明 *QUA1* 影响了下胚轴细胞的伸长以及光信号调节基因的表达, 并参与调控多种光信号传导途径。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料和生长条件

实验所用植物材料为拟南芥(*Arabidopsis thaliana*), 其中 *qual-1* 突变体为 Wassilewskija (*Ws*)生态型, *cry1* 突变体为 Landsberg *erecta* (*Ler*)生态型, *phyB-9* 突变体为 Columbia (*Col-0*)生态型。为保证实验严谨性, 双突变体所对应的野生型均为不同生态型野生型杂交后代。所用植物材料均来自于中国农业大学郭岩教授实验室。种子播种于 MS (Murashige and Skoog)培养基, 黑暗条件下 4 春化 3 d, 红光条件下诱导萌发 2 h, 然后分别置于黑暗、蓝光、红光以及远红外光条件下培养适当天数, 培养温度 22 。

### 1.2 下胚轴及下胚轴细胞长度测量

将植株幼苗整齐放置在固体培养基上, 拍照并利用 Image J 软件对照片中植株下胚轴的长度进行测量, 数值为 20 株植株下胚轴长度的平均值。对植株幼苗的下胚轴进行压片, 在显微镜下拍照并用 Image J 软件测量下胚轴细胞的长度, 细胞从根部开始编号, 各数值代表下胚轴不同部位表皮细胞的平均值, 重复 3 次。

### 1.3 转基因植株的构建

以拟南芥基因组 DNA 为模板, 通过 PCR 方法扩增包括 *QUA1* 基因启动子序列(约 1.5 kb)、*QUA1* 基因序列(约 2.1 kb)以及终止序列(约 1 kb)在内的基因组片段, 将此序列构建入植物双元载体 pCAMP1307 中。经测序鉴定后, 将此质粒转化入农杆菌, 通过

农杆菌侵染的方法对 *qual-1* 突变体进行转化。通过潮霉素筛选阳性植株，并对筛选植株 *QUAI* 基因的表达进行进一步鉴定。选取无分离的 T<sub>3</sub> 植株作为 *qual-1* 突变体的互补植株。

1.4 不同光照条件下基因表达变化检测

将种子播种于 MS 培养基平板上，黑暗条件下 4 春化 3 d，红光条件下诱导萌发 2 h，22 黑暗条件下培养 4 d，然后分别置于白光、蓝光、红光以及远红外光条件下处理 4 h，提取植株 RNA，通过实时荧光定量 PCR 方法检测基因的表达量。

1.5 实时荧光定量 PCR

采用 Trizol 法提取植株总 RNA，利用 DNA 酶 70 处理 10 min，并通过琼脂糖凝胶电泳进行检测，最后反转录成 cDNA。按照 SYBR<sup>®</sup> Premix Ex Taq<sup>™</sup> (Perfect Real Time) (TaKaRa 公司)试剂盒配置反应体系，对基因表达量进行检测。

以 *ACTIN2* 基因作为内参基因，扩增基因的引物序列见表 1。数据处理采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  方法计算基因相对表达量。取每种基因在暗培养条件下野生型中的表达量为 1，其他情况下表达量为相对值。qPCR 扩增条件为：94 预变性 3 min；94 15 s，55 15 s，72 15 s，共 40 个循环；最后 72 延伸 10 min。每个待测样品设置 3 个重复，对 3 个 *C<sub>t</sub>* 值取平均值，用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法进行计算。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件下 *qual-1* 突变体的表型分析

在 *qual-1* 突变体中，由于 T-DNA 的插入，造成 T-DNA 末端与 *QUAI* 基因的通读，导致 *QUAI* 基因

的功能受到影响，但其功能并未完全丧失<sup>[15]</sup>。本文首先构建了 *qual-1* 突变体的互补植株 *qual-1::QUAI-1* 和 *qual-1::QUAI-2*，分析发现两者 *QUAI* 基因的表达量与野生型基本相同(图 1A)。对 *qual-1* 及 *qual-1::QUAI* 植株表型进行分析后发现，黑暗条件下 *qual-1* 突变体下胚轴明显短于野生型，而 *qual-1::QUAI* 下胚轴长度与野生型基本一致(图 1，B 和 C)，表明 *QUAI* 基因参与了黑暗条件下下胚轴的伸长。

进一步分析发现，在蓝光、红光以及远红外光条件下，*qual-1* 突变体下胚轴长度均短于野生型，而 *qual-1::QUAI* 下胚轴长度与野生型基本一致(图 1，B 和 C)。这些结果表明，*QUAI* 基因参与了不同光信号条件下植株下胚轴的伸长。

2.2 *QUAI* 基因的表达特征

为了分析 *QUAI* 基因的时空表达模式，首先构建了 *QUAI* 启动子驱动的 GUS 转基因植株。通过对转基因植株中 GUS 活性进行分析发现，在幼苗中，除真叶和根尖外，其他部位都具有较高的 GUS 活性；在开花植株中，花序中尤其是雄蕊中具有较高的 GUS 活性，其他部位具有较弱的 GUS 活性(图 2，A~D)。另外，通过 RT-PCR 方法对各个器官中 *QUAI* 基因的表达进行检测。结果显示，*QUAI* 基因在根、茎、叶、花和果荚等器官中都有表达，其中茎中的表达量最高，而根中的表达量最低(图 2E)。

同时，利用实时定量 PCR 方法对不同光照条件下 *QUAI* 基因的表达情况进行检测(图 2F)。结果显示，在不同光照条件下，*QUAI* 基因的表达量明显不同，黑暗条件下 *QUAI* 基因的表达量最高，蓝光和远红外光条件下，*QUAI* 基因的表达量最低，表明 *QUAI* 基因的表达受到光照条件的影响。

表 1 引物序列  
Table 1 Primer sequence

基因	ID 号	正向引物(5'→3')	反向引物(5'→3')
<i>TUBULIN7</i>	AT2G29950	ACGAGGCGAGTTGTGGAAG	CTCTGGGACAGTGAGGTTACG
<i>QUAI</i>	AT3G25140	CGTATGTGCCTGTGTTGAAGC	AGTTTCGGGTACATCTCG
<i>ACTIN2</i>	AT3G18780	GGTAACATTGTGCTCAGTGGTGG	GGTAACATTGTGCTCAGTGGTGG
<i>CAB3</i>	AT1G29910	GCGAGTCACCGAGCTACCTTAC	ACCAAACCGCCTCTCCGAAC
<i>CHS</i>	AT5G13930	CTACTTCCGCATCACCAAC	TGCCTAGCTTAGGGACTTC
<i>PIF4</i>	AT2G43010	ATGGCGAGATGGACAAGTG	GAGAAGAAGTGGGAGGAGAAG

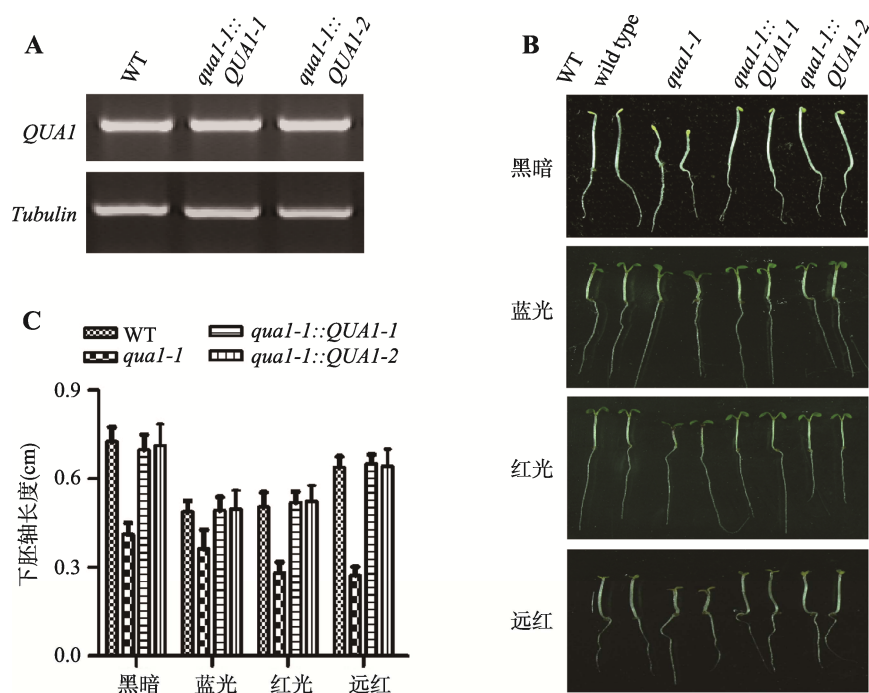


图 1 不同光照条件下 *qua1-1* 突变体下胚轴表型分析

**Fig. 1 Hypocotyl length analysis of *qua1-1* mutant seedlings under different light condition**

A : *qua1-1* 互补植株中 *QUA1* 基因的表达检测 ; B : 不同光照条件下培养 4 d 野生型(WT)、*qua1-1* 突变体、互补植株 *qua1-1::QUA1-1* 和 *qua1-1::QUA1-2* 的下胚轴表型 ; C : 不同光照条件下下胚轴长度统计。

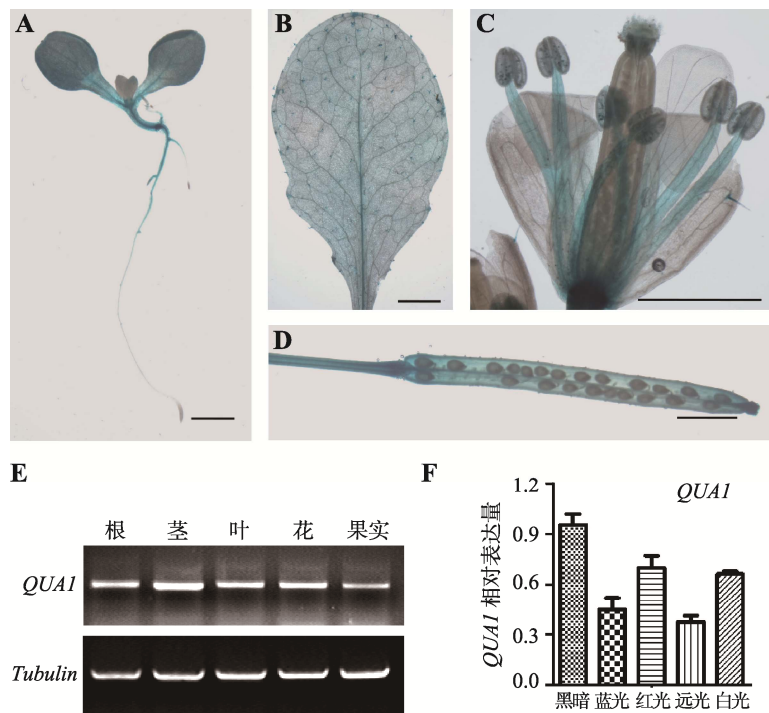


图 2 *QUA1* 基因表达模式分析

**Fig. 2 Transcriptional pattern analysis of *QUA1* gene**

A~D : *QUA1* 启动子在幼苗中的 GUS 活性分析, 标尺长度为 2 mm ; E : RT-PCR 分析 *QUA1* 基因在根、茎、叶、花、果实中的表达 ; F : qPCR 分析不同光照条件下 *QUA1* 基因的表达。

### 2.3 黑暗条件下 *QUA1* 基因的功能分析

为了研究 *QUA1* 基因如何参与植株下胚轴的伸长, 实验检测了 *qual-1* 突变体下胚轴细胞形态。结果显示, 与野生型相比, *qual-1* 突变体中下胚轴细胞的数目并没有明显变化, 但单个细胞长度小于野生型植株, 特别是下胚轴中最长细胞的长度远小于野生型(图 3)。这表明 *qual-1* 突变体下胚轴变短的主要原因可能是细胞长度的减小。

### 2.4 蓝光条件下 *QUA1* 基因的功能分析

CRY1 是拟南芥蓝光受体, 蓝光条件下 *cry1* 突变体下胚轴明显变长, 而 *cry1* 突变体中一些受光诱导基因(如: 叶绿素 a/b 结合蛋白 *CAB3*、查尔酮合成酶 *CHS* 和光敏色素结合蛋白 *PIF4*)的表达量则明显下降<sup>[17-20]</sup>。为了研究 *QUA1* 基因如何参与蓝光下植株下胚轴伸长, 本文构建了 *cry1/qual-1* 双突变体,

并对其蓝光下表型进行分析(图 4, A 和 B)。结果显示, 与 *cry1* 突变体相比, *qual/cry1* 双突变体的下胚

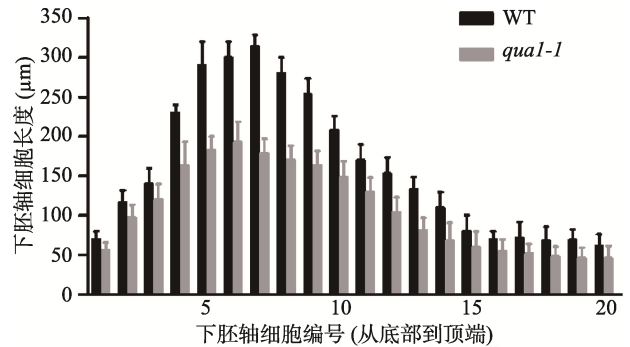


图 3 黑暗条件下 *qual-1* 突变体下胚轴表皮细胞长度统计

Fig. 3 Epidermal cell length analysis of *qual-1* hypocotyl under dark condition

暗培养条件下生长 4 d 野生型和 *qual-1* 突变体下胚轴表皮细胞长度统计, 数值为 20 个细胞长度的平均值。

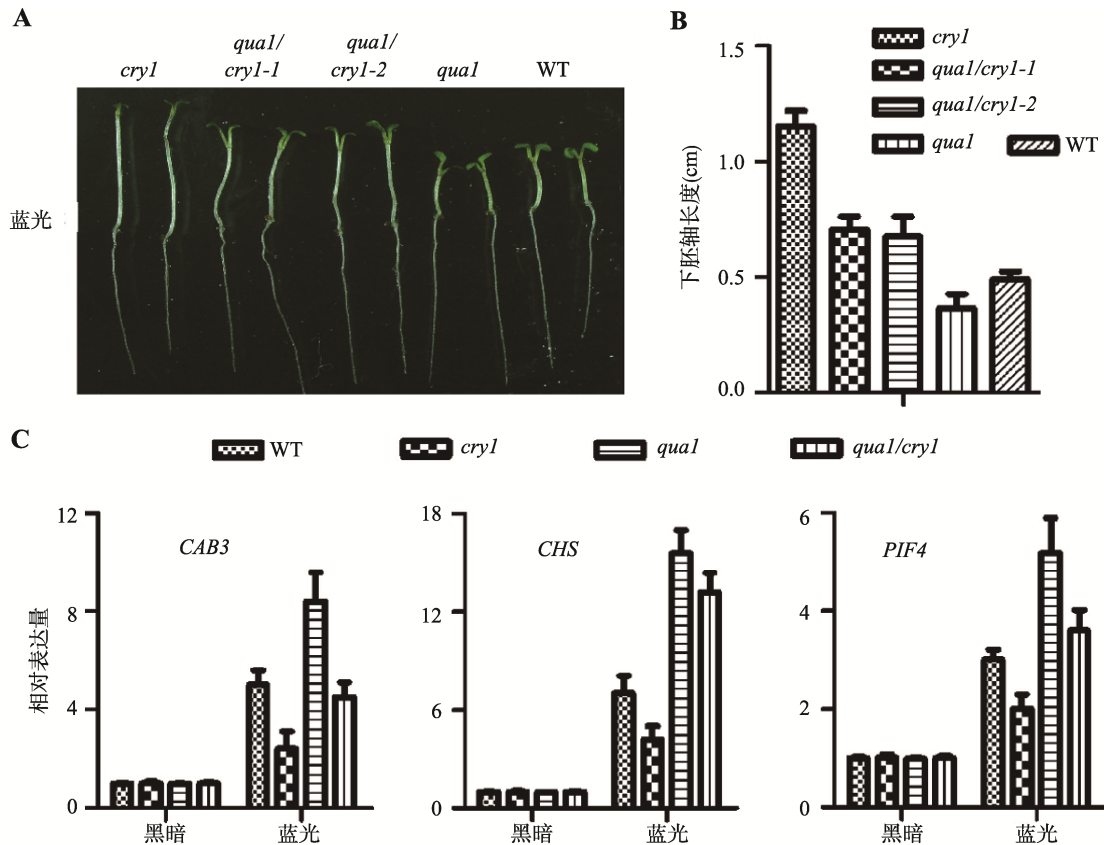


图 4 蓝光条件下 *QUA1* 基因的功能分析

Fig. 4 Functional analysis of *QUA1* gene under blue light condition

A: 蓝光条件下生长 6 d 的野生型、*qual-1*、*cry1* 和 *qual/cry1* 突变体表型; B: 蓝光条件下生长 6 d 的野生型、*qual-1*、*cry1* 和 *qual/cry1* 突变体下胚轴长度统计; C: 蓝光诱导下, 野生型、*qual-1*、*cry1* 和 *qual/cry1* 突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达分析。

轴明显变短。结合 *QUA1* 基因对下胚轴细胞伸长的影响, 表明 *QUA1* 同样可能通过影响下胚轴细胞长度参与蓝光下 *CRY1* 介导的下胚轴伸长。

另外, 本文对 *QUA1* 是否参与蓝光信号转导也进行了检测。结果显示, 黑暗培养条件下, *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达量较低, 但在蓝光诱导下, 三者的表达量迅速升高。与野生型相比, *cry1* 突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达量明显下降, *qua1-1* 突变体中三者的表达量则明显升高。*qua1/cry1* 双突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达与两种突变体都不相同, 表达量位于两种突变体之间(图 4C)。结果表明, *QUA1* 可以通过影响蓝光下基因的表达, 参与 *CRY1* 介导的植株下胚轴伸长。

## 2.5 红光条件下 *QUA1* 基因的功能分析

*PHYB* 是拟南芥红光受体, 是响应红光调节植

株去黄化反应的最主要的光受体。红光条件下, *phyB* 突变体在幼苗子叶展开、下胚轴伸长、*CAB* 基因诱导表达以及叶绿素积累等方面都受到影响<sup>[21~23]</sup>。为了研究 *QUA1* 基因如何参与红光下植株的下胚轴伸长, 本文构建了 *phyB-9/qua1-1* 双突变体, 并对其红光下的表型进行了分析(图 5, A 和 B)。结果显示, 与 *phyB* 突变体相比, *qua1/phyB* 双突变体的下胚轴也有明显的变短, 表明 *QUA1* 同样可以通过影响下胚轴细胞长度参与红光下 *PHYB* 介导的下胚轴伸长。

另外, 生长 7 d 的 *phyB* 突变体幼苗只有两片子叶, 而 *qua1/phyB* 双突变体子叶不仅明显增大, 而且已长出两片真叶, 表明 *QUA1* 还参与红光下 *PHYB* 介导的植株形态建成。红光条件下, 与野生型相比, *phyB* 突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达量明显下降, *qua1-1* 突变体中三者的表达量则明显升高,

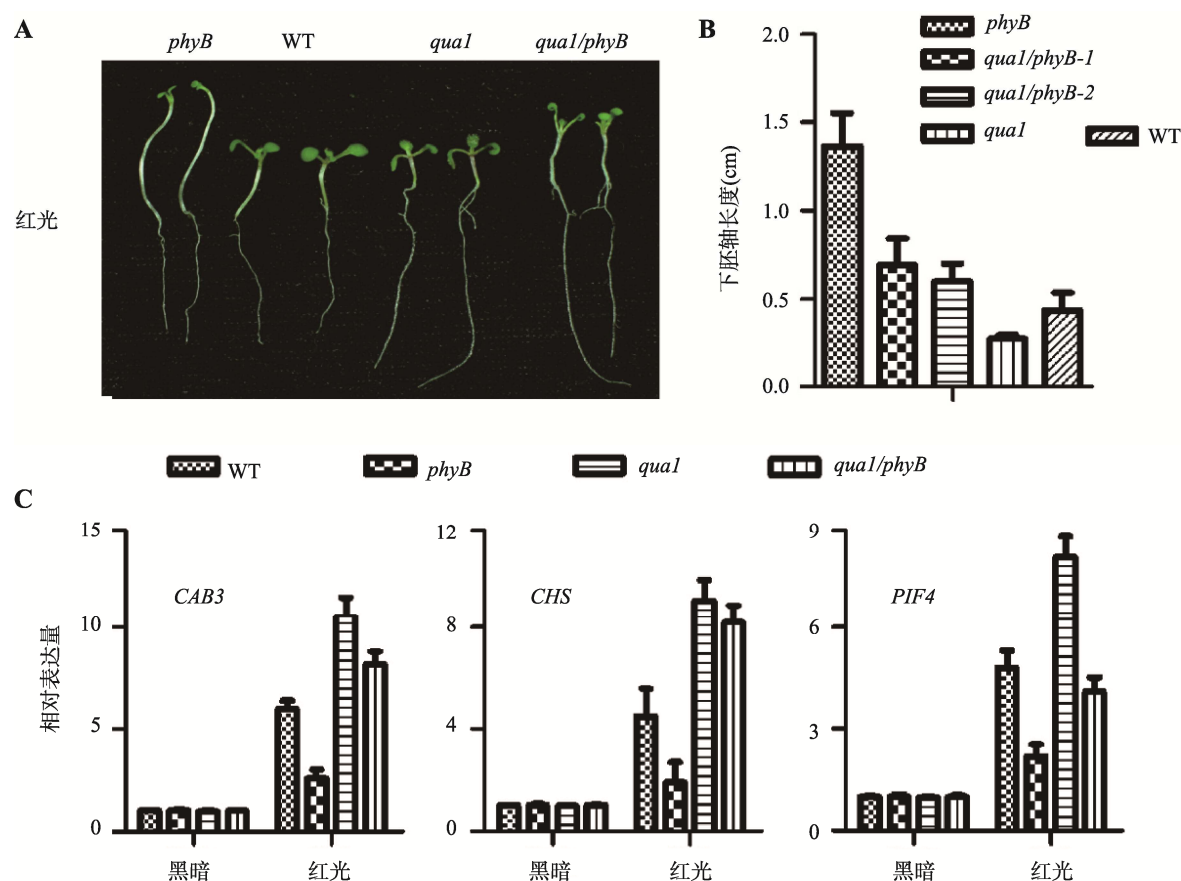


图 5 红光条件下 *QUA1* 基因的功能分析

Fig. 5 Functional analysis of *QUA1* gene under red light condition

A: 红光条件下生长 7 d 的野生型、*qua1-1*、*phyB* 和 *qua1/phyB* 突变体表型; B: 红光条件下生长 7 d 的野生型、*qua1-1*、*phyB* 和 *qua1/phyB* 突变体下胚轴长度统计; C: 红光诱导下, 野生型、*qua1-1*、*phyB* 和 *qua1/phyB* 突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达分析。

*qual1/phyB* 双突变体中 3 个基因的表达也与两种突变体有明显不同(图 5C)。这些结果表明, *QUA1* 同样可以通过影响红光下基因表达, 参与 *PHYB* 介导的植株下胚轴伸长以及形态建成。

### 3 讨 论

植物在光受体感知光信号后, 可以通过调节下游目的基因的表达, 将光信号转化成分子信号, 指导自身的生长发育。这些下游基因中, 包括催化合成细胞各种物质的酶, 它们在植物生长发育过程中具有非常重要的作用。之前有报道称, 拟南芥 *QUA1* 是一个定位于高尔基体的糖基转移酶, 参与细胞壁中果胶的合成, *QUA1* 基因的突变会导致细胞黏附性下降<sup>[15]</sup>。本研究发现, 在各种光照条件下 *qual1-1* 突变体下胚轴的伸长均受到了影响, 分析发现突变体下胚轴细胞的数量并没有明显减少, 但细胞的长度明显短于野生型。这可能是由 *qual1-1* 突变体中细胞壁合成缺陷所导致。当下胚轴细胞需要快速伸长时, *qual1-1* 突变体由于细胞壁的合成受阻, 导致了细胞伸长受到了影响, 最终表现为 *qual1-1* 突变体具有较短的下胚轴。同时, *QUA1* 基因的表达也受到光照条件的影响。在黑暗条件下植株下胚轴伸长速度最快, 而 *QUA1* 基因的表达量也最高, 这可能是为了加速植物细胞壁的合成, 为下胚轴的伸长做准备。而白光条件下 *QUA1* 基因的表达量也相对较高, 这可能是由于白光条件下为了完成植株的光形态建成, 迅速实现子叶、真叶的分化, 需要大量细胞的生成, 导致细胞壁合成的增多, 因此 *QUA1* 基因表达量也相对较高。

另一方面, 与野生型相比 *qual1-1* 突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达量均有明显升高, 表明 *QUA1* 可以通过影响下游基因的表达参与植物光信号转导。*CRY1* 和 *PHYB* 分别作为已知的蓝光受体和红光受体, 在植物光信号传导过程中具有非常重要的作用。通过对 *qual1/cry1* 以及 *qual1/phyB* 双突变体的分析发现, *QUA1* 基因的突变可以抑制 *cry1* 和 *phyB* 突变体下胚轴的伸长, 同时双突变体中子叶的生长与 *qual1* 突变体也更加相似。双突变体中 *CAB3*、*CHS* 和 *PIF4* 基因的表达也与两个单突变体不同, 其表达量介于

两个单突变体的表达量之间。这些结果表明, *QUA1* 可能通过影响细胞壁合成, 非特异的抑制 *CRY1* 和 *PHYB* 介导的蓝光及红光下植株的下胚轴生长; 另一方面, 在蓝光和红光条件下, *QUA1* 通过调节不同下游光诱导基因的表达, 特异地影响 *cry1* 和 *phyB* 突变体在不同光下的生长。但 *qual1* 突变体不能完全抑制 *cry1* 和 *phyB* 突变体下胚轴的伸长, 以及双突变体中基因的表达与两个单突变体并不相同, 表明 *QUA1* 的功能与两者并不完全重叠。与此同时, *QUA1* 在远红外条件下的功能以及 *QUA1* 如何参与调节不同光信号条件下基因的表达还需要进一步的研究。

### 参考文献(References):

- [1] Kendrick RE, Kronenberg GHM. Photomorphogenesis in plants. 2nd ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994.
- [2] Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, Fankhauser C. Light-regulated plant growth and development. *Curr Top Dev Biol*, 2010, 91(1): 29–66.
- [3] Christie JM, Blackwood L, Petersen J, Sullivan S. Plant flavoprotein photoreceptors. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56(3): 401–413.
- [4] Chen M, Chory J. Phytochrome signaling mechanisms and the control of plant development. *Trends Cell Biol*, 2011, 21(1): 664–671.
- [5] Wang H, Wang HY. Phytochrome signaling: time to tighten up the loose ends. *Mol Plant*, 2015, 8(4): 540–551.
- [6] Xu XS, Paik I, Zhu L, Huq E. Illuminating progress in phytochrome-mediated light signaling pathways. *Trends Plant Sci*, 2015, 20(10): 641–650.
- [7] Jenkins GI. The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *Plant Cell*, 2014, 26(1): 21–37.
- [8] Li GL, Zhang H, Xu YQ, Ji RC, Qiu SX, Tang H, Qiu YX. Research progress in plant photoreceptor UVR8. *Plant Physiol Commun*, 2015, 51(11): 1809–1814.  
李国良, 张鸿, 许泳清, 纪荣昌, 邱思鑫, 汤浩, 邱永祥. 植物紫外光受体 UVR8 的研究进展. *植物生理学报*, 2015, 51(11): 1809–1814.
- [9] Zhuang WJ. Advances in cryptochromes and their signal transduction. *Hereditas (Beijing)*, 2005, 27(2): 325–334.  
庄伟建. 隐光敏素及其信号传导研究进展. *遗传*, 2005, 27(2): 325–334.
- [10] Chaves I, Pokorny R, Byrdin M, Hoang N, Ritz T, Brettel K, Essen LO, van der Horst GTJ, Batschauer A, Ahmad M. The cryptochromes: blue light photoreceptors in plants

- and animals. *Annu Rev Plant Biol*, 2011, 62(1): 335–364.
- [11] Conrad KS, Manahan CC, Crane BR. Photochemistry of flavoprotein light sensors. *Nat Chem Biol*, 2014, 10(10): 801–809.
- [12] Christie JM. Phototropin blue-light receptors. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58(1): 21–45.
- [13] Suetsugu N, Wada M. Evolution of three LOV blue light receptor families in green plants and photosynthetic stramenopiles: phototropin, ZTL/FKF1/LKP2 and aureochrome. *Plant Cell Physiol*, 2013, 54(1): 8–23.
- [14] Zhang K, Cui BX. Optogenetic control of intracellular signaling pathways. *Trends Biotechnol*, 2015, 33(2): 92–100.
- [15] Bouton S, Leboeuf E, Mouille G, Leydecker MT, Talbotec J, Granier F, Lahaye M, Höfte H, Truong HN. *QUASIMODO1* encodes a putative membrane-bound glycosyltransferase required for normal pectin synthesis and cell adhesion in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14(10): 2577–2590.
- [16] Orfila C, Sørensen SO, Harholt J, Geshi N, Crombie H, Truong HN, Reid JSG, Knox JP, Scheller HV. *QUASIMODO1* is expressed in vascular tissue of *Arabidopsis thaliana* inflorescence stems, and affects homogalacturonan and xylan biosynthesis. *Planta*, 2005, 222(4): 613–622.
- [17] Ahmad M, Cashmore AR. *HY4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 1993, 366(6451): 162–166.
- [18] Sun XD, Kang XJ, Ni M. Hypersensitive to red and blue light and its modification by protein phosphatase 7 are implicated in the control of *Arabidopsis* stomatal aperture. *PLoS Genet*, 2012, 8(5): e1002674.
- [19] Liu HT, Liu B, Zhao CX, Pepper M, Lin CT. The action mechanisms of plant cryptochromes. *Trends Plant Sci*, 2011, 16(12): 684–691.
- [20] Gao J, Wang X, Zhang M, Bian MD, Deng WX, Zuo ZC, Yang ZM, Zhong DP, Lin CT. Trp triad-dependent rapid photoreduction is not required for the function of *Arabidopsis* CRY1. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(29): 9135–9140.
- [21] Schepens I, Duek P, Fankhauser C. Phytochrome-mediated light signalling in *Arabidopsis*. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(5): 564–569.
- [22] Bae G, Choi G. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59(1): 281–311.
- [23] Sadanandom A, Ádám É, Orosa B, Viczián A, Klose C, Zhang CJ, Josse EM, Kozma-Bognár L, Nagy F. SUMOylation of phytochrome-B negatively regulates light-induced signaling in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(35): 11108–11113.

(责任编辑: 张根发)