



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL  
Y ECOLOGÍA



---

# PERCEPCIÓN Y SEÑALIZACIÓN DE LA RADIACIÓN UV-B EN PLANTAS

---

Trabajo de Fin de Grado



UNIVERSIDAD DE SEVILLA, CURSO 2021-2022

Alumno: JOAQUÍN MEDINA JIMÉNEZ

PROFESOR: ALFONSO DE CIRES SEGURA

DPTO: Biología Vegetal y Ecología. Área de Fisiología Vegetal

## ÍNDICE

<b>-RESUMEN.....</b>	<b>2</b>
<b>-INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>2</b>
<b>-EFECTOS DE LA LUZ UV-B.....</b>	<b>7</b>
<b>-PERCEPCIÓN Y SEÑALIZACIÓN.....</b>	<b>12</b>
<b>-MECANISMOS DE DEFENSA.....</b>	<b>20</b>
<b>-CONCLUSIONES.....</b>	<b>23</b>
<b>-BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>25</b>

## **RESUMEN**

La radiación ultravioleta B es un factor ambiental fundamental en la vida de las plantas, ya que éstas se encuentran gran parte de su vida expuestas a ella, por lo que han desarrollado mecanismos de percepción y vías de señalización mediante los cuales han podido sobrevivir y funcionar adecuadamente durante generaciones, ya que les permiten mitigar los posibles daños que dicha radiación pueda causar en sus tejidos y células, conformando así unos mecanismos de defensa que cumplen el mismo fin, gracias a los cuales no solamente consiguen evitarlos sino también repararlos una vez se hayan producido. Todos estos mecanismos de percepción y señalización están mediados por la proteína fotorreceptora UVR8, la cual absorbe la radiación UV-B monomerizándose en el proceso e iniciando así un proceso de señalización. En esta revisión se trata de estudiar y analizar todos estos mecanismos moleculares, además de todos los posibles efectos bioquímicos y fotomorfológicos que la radiación UV-B provoca en ellas, ya sean beneficiosos o perjudiciales, con el fin de entenderlos adecuadamente y en profundidad, discerniendo sus funcionamientos.

## **INTRODUCCIÓN**

La luz del sol alimenta la fotosíntesis y dota a las plantas de información vital sobre el medio que las rodea, pero también puede resultar ser un factor de estrés para las mismas, como es el caso de la radiación ultravioleta B (a partir de ahora, UV-B), la cual es un factor ambiental crucial para las plantas, dando lugar a diversas respuestas que afectan a su desarrollo y/o a su metabolismo, influyendo de manera directa en su viabilidad para sobrevivir y cumplir sus funciones como individuo (Podolec *et al.*, 2021).

La respuesta de la planta ante la radiación UV-B depende de la naturaleza del tratamiento que se le esté aplicando con dicha luz, además del tiempo de aplicación y la capacidad de la propia planta para aclimatarse al tratamiento, afectando también otros factores ambientales que interaccionan con ella y con la propia luz (Jenkins, 2009).

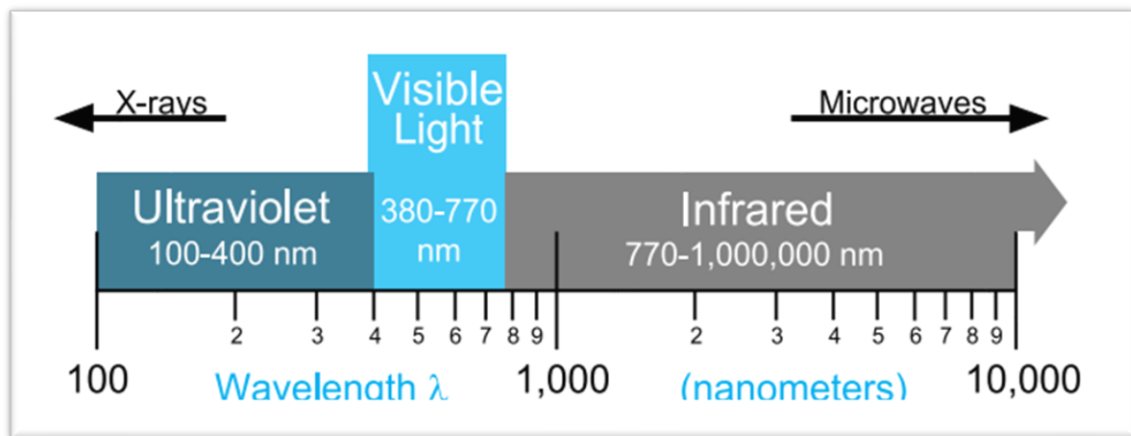


Figura 1: Sección óptica del espectro electromagnético (Ryer, 1997)

La energía proveniente del sol que incide sobre la superficie de la Tierra se compone de radiación infrarroja, visible y ultravioleta (Figura 1), siendo esta última la de más interés en esta revisión. La luz ultravioleta (a partir de ahora, UV) se encuentra entre frecuencias que van desde  $8 \times 10^{14}$  Hz hasta aproximadamente  $3 \times 10^{14}$  Hz, y sus fotones tienen una energía dentro del rango de 3,2 eV hasta  $1,2 \times 10^3$  eV. (Bohórquez-Ballén y Pérez Mogollón, 2007). De esta manera, la luz ultravioleta se divide en tres regiones asignadas arbitrariamente (Ryer, 1997) (Figura 2):

- **UV-A:** Presenta longitudes de onda que van desde los 315 hasta los 400 nm.
- **UV-B:** Presenta longitudes de onda que van desde los 280 hasta los 315 nm. Gran parte de esta es bloqueada por la atmósfera, y va a ser el tipo de luz UV objetivo de este escrito, debido a sus diferentes capacidades y efectos sobre las plantas.
- **UV-C:** Presenta longitudes de onda que van desde los 100 a los 280 nm. Es absorbida en la capa atmosférica, ya que forma ozono al colisionar sus fotones con los átomos de oxígeno.

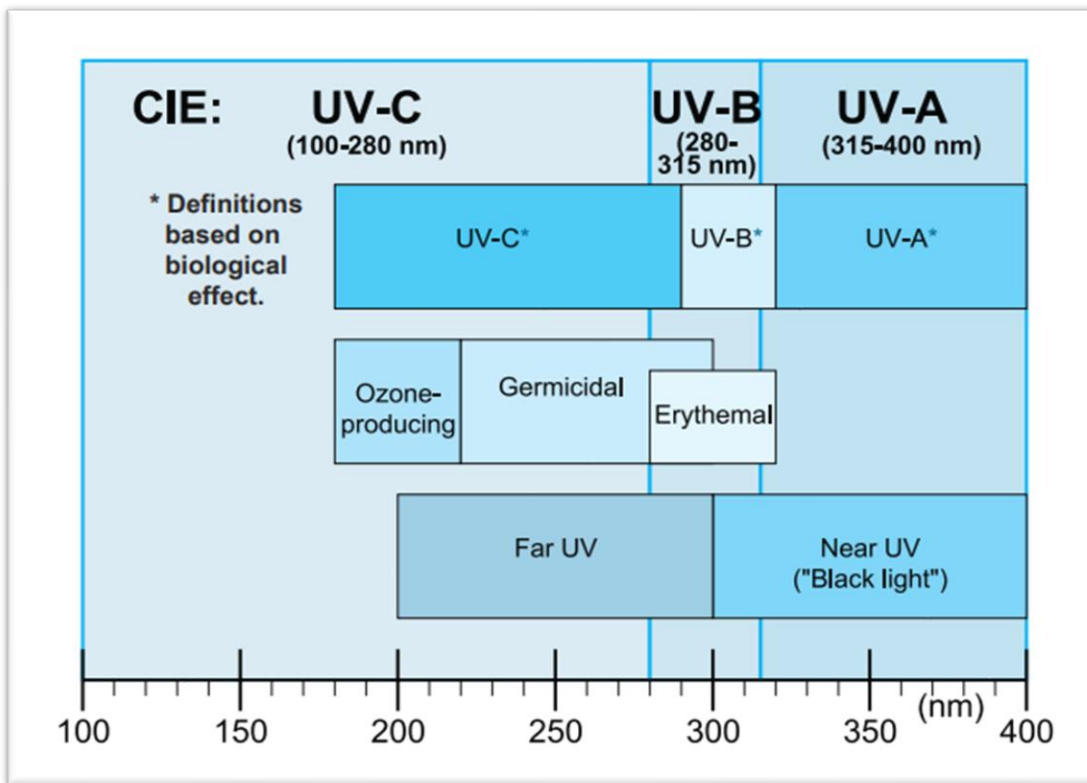


Figura 2: Designación común de la franja ultravioleta del espectro electromagnético. La franja delimitada como “Ozone-producing” es el rango de longitud de onda en el que se produce ozono a causa de la radiación UV, la delimitada como “Germicidal” es aquella en la que la radiación tiene acción germicida y la delimitada como “Erythemat” es en la que la radiación produce eritemas (inflamación, rojez) en la piel (Ryer, 1997).

De toda la radiación solar que incide sobre la Tierra solo el 7,2 % es luz ultravioleta, siendo solo un 1,3% correspondiente a la luz UV-B (Bohórquez-Ballén y Pérez Mogollón, 2007).

La respuesta ante UV-B en plantas puede estar mediada por vías de señalización específicas, que incluyen moléculas de señalización de fenómenos como el daño en el ADN, las especies reactivas de oxígeno (ROS) o heridas en los tejidos, así como moléculas de señalización involucradas en la defensa general de la planta; aunque también existen vías de señalización específicas para la luz UV-B, que median las respuestas fotomorfogénicas ante niveles bajos de dicha luz. Estas vías específicas son muy importantes porque su señalización estimula la expresión de genes que se ven involucrados en tareas como la protección ante luz UV, lo cual fomenta la supervivencia de la planta ante los posibles efectos dañinos de la radiación UV-B.

Esta señalización fotomorfogénica está mediada por la proteína fotorreceptora UVR8 (del inglés *UV-B resistance locus 8*), que es un componente específico muy importante para la señalización de tal radiación. Este UVR8, junto con la proteína COP1 (del inglés *constitutive photomorphogenic 1*), es el responsable de la inducción la expresión del gen HY5 (del inglés *elongated hypocotyl 5*), que es un factor transcripcional que ocupa un papel crucial en la regulación de diversos genes involucrados en las respuestas fotomorfogénicas ante este tipo de radiación.



Figura 3: Estructura cristalina de la proteína UVR8 (Di Wu et al., 2012)

El UVR8 es una proteína que utiliza triptófanos específicos como cromóforos para la fotorrecepción de radiación UV-B en su estructura primaria, siendo el único fotorreceptor específico de esta radiación conocido hasta la fecha. La absorción de esta radiación hace que los fotorreceptores diméricos se disocien, ya que las uniones entre los monómeros se neutralizan, esto hace que se inicie la señalización por medio de la interacción con la proteína COP1, afectando transcripcionalmente a la expresión génica como ya se ha comentado anteriormente. Esto supone que el UVR8 sea responsable de la regulación de la transcripción de más de cien genes (Jenkins, 2014 A).

El UVR8 se trata de una proteína fotorreceptora única no solo por su mecanismo de acción, sino también por su estructura (Figura 3), la cual se compone de 440 aminoácidos que presentan un núcleo propulsor  $\beta$  de 7 láminas con una extensión N-terminal corta y una región C-terminal aparentemente flexible de unos 60 aminoácidos (Jenkins, 2014 A). Al compararla con otras proteínas de su misma familia, la RCC1 (del inglés *Regulator of chromosome condensation 1*), se hacen evidentes ciertas singularidades en sus características; entre las que destaca la cantidad de vueltas que presentan sus propulsores  $\beta$ , siendo tres en lugar de las típicas cuatro que presentan el resto de las proteínas de su grupo. Esta proteína se encuentra en el citoplasma y su abundancia no depende de la luz

UV-B, aunque su concentración sí que se encuentra redistribuida a causa de la presencia de dicha luz, generando que se acumule en el núcleo, siendo esto crucial para su funcionamiento. Esto es debido a que es en el núcleo donde se produce la interacción con la región promotora del HY5, siendo esta posiblemente una interacción con las histonas y no con el ADN de manera directa. Además, se cree que en el núcleo también se producen interacciones de la proteína UVR8 con cromatinas de genes que se activan en respuesta a la luz UV-B (Heijde y Ulm, 2012, A), aunque estas asociaciones todavía no se han dilucidado a ciencia cierta.

La COP1 es un represor constitutivo de la fotomorfogénesis que interactúa con factores activan dicho proceso, como puede ser el ya mencionado HY5, cumpliendo una función

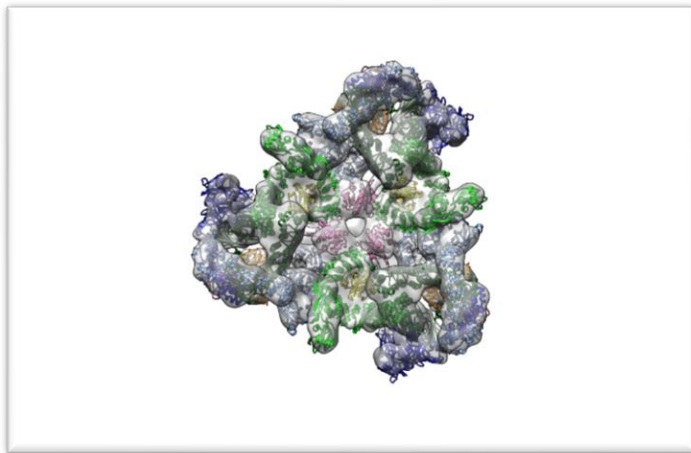


Figura 4: Modelo de la estructura cristalina de la proteína COP1 (Dodonova et al., 2015)

degradativa de los mismos (Saijo *et al.*, 2003). Su estructura (Figura 4) se compone de un dedo de zinc RING (del inglés "Really Interesting New Gene"), de una hélice superenrollada y dominios WD40, es decir, motivos estructurales cortos de aproximadamente 40 aminoácidos. Se trata de una proteína que está presente en plantas superiores y vertebrados, actuando en plantas como una E3 ubiquitin ligasa que se encarga de contener la señalización lumínica por medio de la focalización en los fotorreceptores y en la posterior ubiquitinación y degradación de los factores transcripcionales (Yi y Deng, 2005), en lo que resulta crucial su interacción con otro represor, el SPA1 (del inglés *Protein Suppressor of PHYA-105 1*) (Hoecker *et al.*, 1999), siendo dicha represión dependiente de la luz. El SPA1 es una proteína que actúa como represora del fitocromo A y regula las respuestas a la radiación infrarroja (Saijo *et al.*, 2003). Esta proteína presenta un dominio proteín quinasa, una hélice superenrollada y un dominio WD40 C-terminal, que es muy similar estructuralmente al de la COP1; de hecho, es gracias a esta similaridad en su estructura lo que podría justificar su unión por medio de sus hélices

superenrolladas y, por tanto, su función conjunta en la señalización. Es por esto por lo que la hélice superenrollada de SPA1 pueda tener la capacidad de aumentar la actividad E3 ligasa de la COP1 (Seo *et al.*, 2003).

La expresión del gen HY5 inhibe el crecimiento del hipocótilo y el desarrollo de las raíces laterales, y además se encarga de promover la acumulación de pigmentos de forma fotodependiente (Gangappa y Botto, 2016). Forma parte de diferentes procesos cumpliendo distintos papeles, funcionando como hormona, nutriente y factor de señalización de estrés abiótico o de especies reactivas de oxígeno, lo que hace que sea un gen muy importante en el centro de la red transcripcional de la planta debido a que regula la transcripción de un gran número de otros genes. Se ha observado que su expresión se activa bajo radiación UV-B (además de luz visible), por lo que se hace evidente su papel como señalizador de la misma fomentando el consumo de nitrato desde el brote hasta la raíz, así como el crecimiento de esta última. La percepción de la luz por parte de la planta tiene la capacidad de reprogramar transcripcionalmente su genoma hasta en un 35 % (Gangappa y Botto, 2016), lo cual hace más que evidente la importancia de su señalización y en consecuencia la de las proteínas y genes que acabamos de describir.

## **EFFECTOS DE LA LUZ UV-B**

Cuando hablamos de efectos de la luz ultravioleta la lista de elementos a tener en cuenta es bastante extensa, pero uno de los más destacables es el hecho de que las radiaciones ionizantes son absorbidas por los tejidos biológicos interactuando con, y por ende afectando a, moléculas y átomos de la célula, más particularmente con el agua, lo cual genera radicales libres que pueden dar lugar a diversos daños en diferentes tejidos de todos los seres vivos (Kovács y Keresztes, 2002). Esto es relevante con respecto a las plantas ya que generalmente el citoplasma de las células vegetales contiene un 80 % de agua. Es por esto que los cambios morfológicos en las plantas causados por la radiación UV-B son atribuidos generalmente a cambios químicos y biológicos en los distintos tejidos y células, causados evidentemente por la interacción con los ya mencionados radicales libres. Estos cambios morfológicos son numerosos, tal y como se observa en la Figura 5.



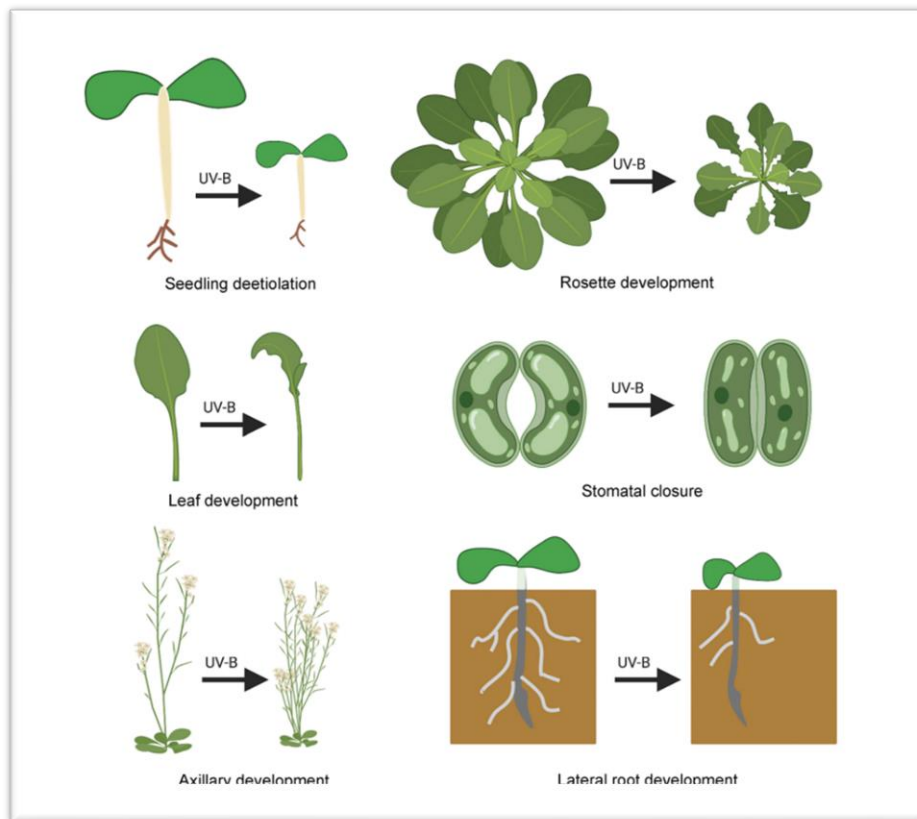


Figura 5: Representación de las diferentes alteraciones morfológicas en las plantas causadas por la radiación UV-B. Desetiación de las plántulas que altera la longitud del hipocotilo, disminución del tamaño de las rosetas y las hojas, cierre estomático, alteración del desarrollo axilar y de la ramificación de las raíces (Yadav et al., 2020)

La energía luminosa es absorbida por los pigmentos fotosintéticos, lo que hace que los electrones se exciten a un nivel superior. Estos pigmentos se encuentran asociados a proteínas en los complejos nucleares de ambos fotosistemas, I y II. Asimismo, los carotenoides protegen a la clorofila del daño cuando la actividad fotosintética es demasiado alta por saturación de la luz, haciendo que directamente se absorban los electrones excitados. Estos sistemas tanto de protección ante la saturación de la luz como de funcionamiento fotosintético se ven dañados por culpa de la radiación UV-B (Kovács y Keresztes, 2002).

Teniendo esto en cuenta se hicieron pruebas en cloroplastos aislados de plántulas de *Vigna unguiculata* en una situación de 0°C, tanto con luz como en oscuridad, para probar los efectos bajo radiación UV-B. En los cloroplastos control se observó como toda la cadena de electrones y reacciones del fotosistema 2 se vieron mermadas considerablemente, cosa que también ocurrió con el fotosistema 1. Sin embargo, los

cloroplastos provenientes de las plántulas que fueron irradiadas con UV-B presentaron una estabilidad muy alta, teniendo la capacidad para ralentizar el proceso de inactivación de la actividad fotosintéticas observadas en las plántulas control. La pérdida de actividad en el fotosistema 2 es achacada principalmente a la pérdida de ciertos polipéptidos responsables del control de los cloroplastos, lo cual justificaría la ralentización de dicha pérdida en las plántulas que fueron tratadas con UV-B, ya que esta radiación sería la responsable de una pérdida más paulatina y marginal de estos polipéptidos ya mencionados (Kovács y Keresztes, 2002).

En plantas de guisante (*Pisum sativum*) se observó cómo la radiación UV-B generó daños en la estructura de los cloroplastos, los cuales se hacían evidentes por la dilatación de los tilacoides, ya que la estructura de los mismos se alteraba de manera progresiva y además la doble membrana que rodea al cloroplasto se desintegraba, a lo que se le suma una acumulación de grandes granos de almidón en él, la cual se debe a la inmovilización de los mismos, y no a un aumento en su síntesis (He *et al* 1994).

A pesar de que la irradiación con luz UV-B no genera singletes de oxígeno sí que produce radicales libres, principalmente hidroxilos y metilos. Esta ausencia de singletes de oxígeno demuestra que la deficiencia en el transporte de electrones inducido por UV-B en el fotosistema 2 difiere de la fotoinhibición causada por un exceso de radiación fotosintéticamente activa.

Lo que observamos en las membranas que han sido expuestas a UV-B son los ya mencionados radicales hidroxilos, metilos y, además, peroxilos en los tilacoides. A todo esto se le suma también una mayor producción de radicales de ascorbato, por lo que se concluye que la irradiación con luz UV-B genera estrés oxidativo a diferentes niveles en la planta. Estos resultados se observan incluso minutos después del cese de esta radiación (Hideg y Vass, 1996).

Se hicieron pruebas en semillas de tomate con el fin de estudiar los cambios causados por la radiación UV-B en el comportamiento germinativo de las semillas, además de en la morfología de las mismas, buscando comprobar si la irradiación sobre las semillas

afectaría al vigor de la planta y si provocaría variaciones morfológicas en la epidermis foliar de la misma. Se observó que con respecto al número de semillas que germinaron la

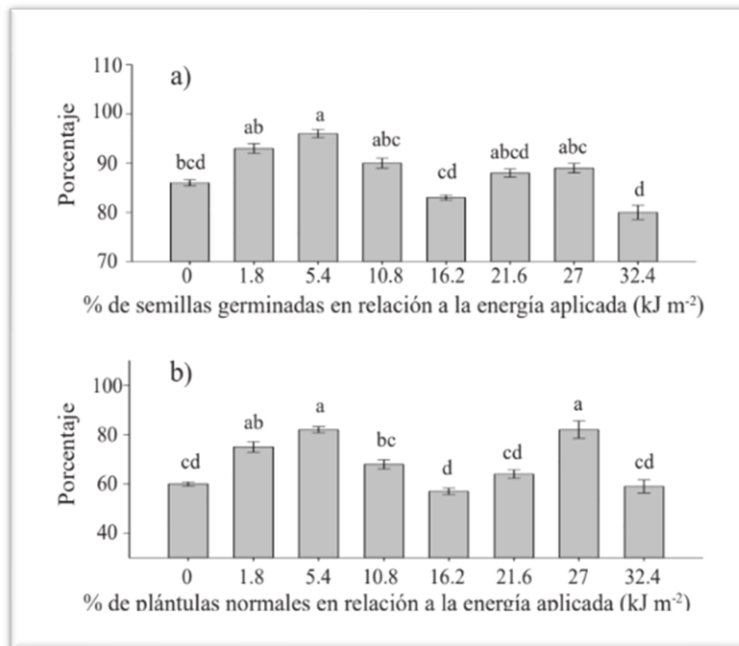


Figura 6: Efecto en la germinación y el vigor de las plántulas al irradiar con diferentes dosis de UV-B semillas de tomate (Díaz-Leyva et al., 2017).

irradiación con UV-B dio lugar a unos resultados más prolíficos que en el control de manera generalizada. Al parecer cuando las semillas son tratadas con  $5,4 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$  se desencadena una respuesta en la semilla que hace que la germinación se acelere a causa quizás de la intervención de ciertos receptores que dan lugar a esta respuesta, ya que posiblemente este valor de radiación sea un valor umbral en la respuesta ante la radiación. Se considera este valor como umbral debido a que al ser tratadas con dosis mayores de UV-B no se observaron resultados considerablemente superiores al control, aunque con una dosis de  $27 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$  se vuelve a observar unos valores superiores, pero menos significativos que con  $5,4 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$  (Díaz-Leyva et al., 2017). Esto lo podemos observar en la Figura 6A. Se observaron resultados bastante similares con respecto al porcentaje de plántulas que crecieron con normalidad, como puede verse en la Figura 6B teniendo incluso los umbrales con las mismas dosis de radiación. Esta similaridad en los umbrales puede ser debido a que haya relación entre los procesos de señalización, quizás presentando respuestas a causa de receptores similares o que ambos sean causados por una misma cascada de señalización. Esto hizo evidente que las semillas irradiadas con UV-B, especialmente aquellas que fueron tratadas con una dosis de  $5,4 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$  presentaban mayor frecuencia de germinación y una mayor tendencia a dar lugar a plántulas normales y funcionales. De la misma forma también se observó que en las etapas posteriores del crecimiento de estas plantas nacidas de las semillas irradiadas con UV-B

había una mayor densidad estomática del haz en todas ellas, independientemente de la dosis con la que fueron tratadas.

Este tipo de respuestas que presentan diferentes umbrales son muy positivas para las plantas, ya que les aporta a las semillas un amplio margen para adaptarse al medio y sobrevivir en diferentes condiciones ambientales porque así no depende de una única situación posible o de un único estímulo para poder germinar adecuadamente (Díaz-Leyva *et al.*, 2017). Se cree que esto es posible gracias a que cada umbral es causa de diferentes tipos de receptores que actúan de formas diferentes.

A la hora de ver los efectos de la radiación UV-B de forma suplementaria sobre la capacidad de la planta para resistir a enfermedades se podría decir que puede tener un efecto positivo para ello, ya sea porque desencadene en la planta una respuesta de resistencia ante patógenos de forma efectiva o bien porque afecte de forma directa sobre el propio patógeno, ya que la radiación UV-B puede resultar perjudicial para diversos organismos como lo pueden ser los hongos, bacterias, virus o insectos, mermando su actividad y ayudando a que la planta se libre de ellos.

De forma general la irradiación con luz UV-B da lugar a un efecto positivo en la activación de los mecanismos de defensa de la planta ante patógenos, aunque cabe destacar que la dosis de radiación que se le puede aplicar a según qué planta para generar dicho efecto positivo sin que llegue a ser perjudicial para la misma puede variar según la especie. Esto se hace evidente con dos ejemplos bastante claros; mientras que el brócoli (*Brassica oleracea var. italica*) presenta síntomas de fototoxicidad con una dosis diaria de  $2,2 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ , los girasoles (*Helianthus annuus*) pueden llegar a soportar hasta  $30 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$  al día (Meyer *et al.*, 2021). Esto es debido a que según la dosis aplicada de radiación se pueden dar lugar a respuestas considerablemente distintas, ya que puede inducir una respuesta al estrés o bien una aclimatación a la luz UV-B. Por ejemplo, al tratar una infección del hongo *Magnaporthe oryzae* sobre el arroz todas las dosis ayudaron a reducir la acción del patógeno, pero aquellas plantas que fueron sometidas a dosis más altas sufrieron de estrés a causa de la luz UV-B, mientras que aquellas que fueron tratadas con dosis pequeñas o medias presentaron una mayor resistencia ante el patógeno.

Es por esto por lo que podemos concluir que con respecto a la defensa ante patógenos la luz UV-B tiene efectos positivos, tanto en dosis altas como bajas, aunque es destacable

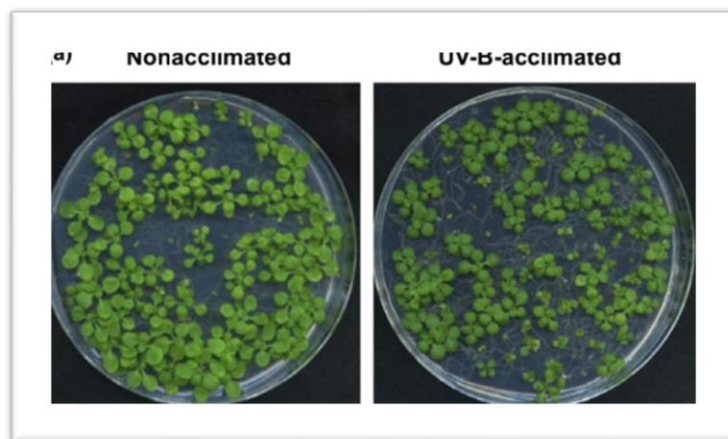


Figura 7: Aspecto de plantas de *Arabidopsis thaliana* aclimatadas y no aclimatadas a UV-B. Estas plantas crecieron durante 2 semanas con un ciclo de 16h:8h de luz:oscuridad diario, siendo irradiadas con  $0,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de UV-B (UV-B acclimated) o no (Nonacclimated) (Liao, Liu et al., 2020)

que por regla general parece que las dosis pequeñas son más que suficientes para presentar un efecto positivo sin generar estrés por la radiación. Aunque se ha observado que en ciertas especies como *Arabidopsis* hasta las altas dosis no resultan dañinas, debido a

que tal y como se observa en la Figura 7 tiene una capacidad de aclimatación muy alta, incluso cuando se le somete a pequeñas dosis de UV-B. Es por esto que debemos concluir que la dosis a la que aparecen los síntomas del estrés por UV-B es relativa a la especie en cuestión, ya que varía considerablemente de una a otra, habiendo algunas que presentan dichos síntomas incluso a dosis considerablemente bajas, como el caso del brócoli (*Brassica oleracea var. italica*) anteriormente mencionado.

## PERCEPCIÓN Y SEÑALIZACIÓN

La señalización de la luz UV-B por medio de la proteína fotorreceptora UVR8 es principalmente nuclear en la célula, ya que afecta a la expresión génica y por ello da lugar a muchas respuestas fisiológicas distintas por parte de la planta. Se conocen dos mecanismos de señalización activada por luz UV-B por medio de la UVR8. En uno de ellos, cuando esta proteína UVR8 se encuentra activa inhibe a una ubiquitin ligasa E3, la COP1, dando lugar a que se estabilicen los factores de transcripción afectados por la COP1, lo cual genera que la expresión génica cambie cuando está inducida por luz UV-B. Es por esto por lo que la interacción UVR8-COP1 da lugar a la desestabilización más

intensa aún de ciertos factores de transcripción, lo cual supone que la exposición a luz UV-B genera represión génica. El otro mecanismo supone una conexión directa del UVR8 con los factores de transcripción específicos, lo cual es un proceso que inhibe la transcripción de los factores que se unen al ADN y, por tanto, inhibe también la actividad transcripcional en general. Se conoce que la vía de señalización de la interacción UVR8-COP1 proviene evolutivamente de las algas verdes y se ha conservado hasta las plantas superiores, y sin embargo la conservación evolutiva y el origen de la interacción directa del UVR8 con los factores de transcripción específicos siguen siendo inciertos a día de hoy (Podolec *et al.*, 2021).

El ciclo inducido por la luz UV-B del UVR8 (Figura 8) se compone de la formación de homodímeros UVR8 en estado inactivo, la absorción de UV-B basada en triptófano dando lugar a la monomerización del UVR8, la interacción de dichos monómeros activos de UVR8 con la COP1 y, por último, la redimerización del UVR8 a su estado homodimérico basal, que viene dado por la acción de las proteínas RUP1 (del inglés *Repressor of UV-B Photomorphogenesis-1*) y RUP2 (Gruber *et al.*, 2010).

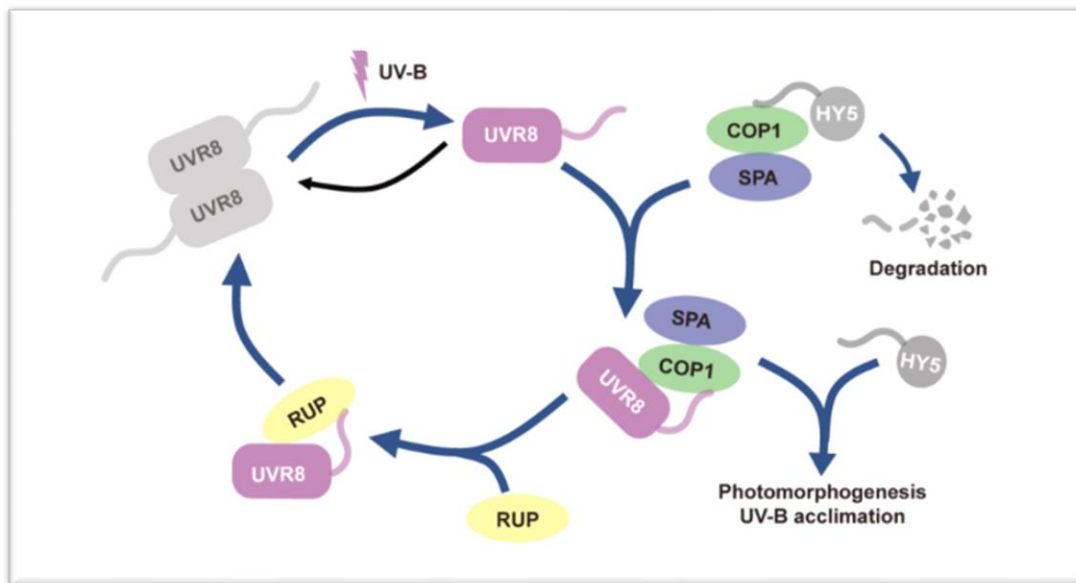


Figura 8: Diagrama esquemático del ciclo inducido por la luz UV-B de la proteína UVR8 (Wang *et al.*, 2022)

La proteína UVR8 deriva evolutivamente del RCC1, la cual funciona como un factor intercambiador de nucleótidos de guanina para la GTPasa Ran (Brown *et al.*, 2005); sin embargo, la UVR8 no presenta esta actividad debido a que ha adquirido capacidad fotorreceptora específica de la luz UV-B (Rizzini *et al.*, 2011).

En su forma inactiva presenta homodímeros dispuestos en una configuración de simetría dual. Las interacciones de los dímeros están mediadas por una red compleja de residuos de arginina (Arg, R) y ácido aspártico (Asp, D) cargados, dispuestos en posiciones complementarias entre ellos. Los más determinantes para la estabilidad de los dímeros entre ellos son R286, R338, D96 y D107. Cabe destacar que este fotorreceptor, a diferencia de otros, no requiere de cromóforos extrínsecos debido a que obtiene la capacidad de absorción de radiación UV-B por medio de un residuo de triptófano (Trp, W), el cual aporta esa función de cromóforo (Galvão y Fankhauser, 2015). El UVR8 presenta 14 residuos Trp: 6 que son parte del propulsor  $\beta$ , 7 que se localizan en la interfaz del dímero y 1 en la extensión del terminal C. Este último residuo de Trp (W400) parece prescindible funcionalmente, a diferencia de 3 de los residuos presentes en el propulsor  $\beta$ , los cuales son cruciales para la integridad estructural de la proteína como conjunto (O'Hara y Jenkins, 2012). Los 7 residuos presentes en la interfaz del dímero pueden ser separados en dos grupos diferentes, uno de los cuales está compuesto por W233, W285 y W337, que son parte de la denominada pirámide de Trp, que interactúa con el residuo W94 (Christie *et al.*, 2012). Los residuos W233 y W285 cumplen un papel muy importante en la percepción de los fotones de UV-B. Los otros 4 residuos de Trp en la interfaz del dímero (W94, W198, W250 y W302) forman un grupo que no resulta esencial para la función fotorreceptora del UVR8 *in vivo*. Hay indicios de que estos residuos, junto con los triptófanos del núcleo del propulsor  $\beta$ , forman una antena de recolección de luz UV-B (Li *et al.*, 2020); de hecho 26 triptófanos estructurales por cada homodímero de UVR8 constituyen una red de transferencia energética, canalizando toda esa energía de excitación al centro de la pirámide de triptófano, donde dicha excitación induce la monomerización, la cual se inicia con la propagación de la señal. De esta forma se determina que la eficacia en percepción general de la luz ultravioleta B por parte de la pirámide de triptófano pasa de ser de un 35% por excitación directa a un 73% mediante la recolección de la luz (Li *et al.*, 2020).

Tras la absorción de UV-B el homodímero de UVR8 se convierte de manera instantánea en monómeros. El mecanismo de monomerización del UVR8 puede que funcione de diferentes formas posibles. Una de ellas puede ser mediante la disrupción de las interacciones entre cationes  $\pi$  entre residuos de Trp y Arg en la interfaz del dímero, lo cual puede generar cambios conformacionales en torno a R286 y R338, rompiendo así interacciones cruciales para mantener la estructura del propio dímero. Otra opción puede ser que la absorción de UV-B por parte del triptófano dé lugar a la neutralización de las interacciones de los puentes salinos por medio de los pares electrones que se transfieren a la pirámide de triptófano próxima a los residuos de arginina. También se teoriza que el residuo W233 puede actuar como sumidero para la energía de excitación y que una vez se haya producido la absorción de la radiación UV-B esta energía de excitación genere una separación de cargas entre los residuos W233 y W285 que desestabiliza los puentes salinos (Voityuk *et al.*, 2014). Se han realizado cristalografías dinámicas comparando los cristales de UVR8 antes y después de la exposición a radiación UV-B, y se observa que la activación por UV-B también supone una reorientación de los cromóforos W285 y W233 debido a la separación de las cargas, dando lugar a la liberación de una molécula de agua, la cual debilita la red de puentes salinos al combinarse con ella (Zeng *et al.*, 2015), dando lugar entonces a la monomerización. Los análisis espectroscópicos también respaldan esa reestructuración de los residuos de triptófano y arginina/ácido aspártico tras la absorción de la radiación UV-B (Heilmann *et al.*, 2015).

La interacción del UVR8 activado por UV-B con la COP1 es muy importante en la vía de señalización de dicho UVR8 (Figura 8). Esta interacción se produce por medio de dos dominios distintos de la COP1, pertenecientes al dominio de repeticiones WD40. El núcleo del dominio del propulsor  $\beta$  del UVR8 interactúa con dependencia de la luz UV-B con la COP1, siendo esta interacción desencadenada por la monomerización causada por la exposición a la luz UV-B. Esta interacción es compatible con las interacciones de los distintos mutantes del UVR8 con la COP1 en ausencia de radiación UV-B, aun así esta interacción por sí sola no tiene la capacidad para iniciar respuestas a UV-B *in vivo* (Heilmann *et al.*, 2016). Por otra parte, el dominio C-terminal del UVR8 interactúa con la COP1 y resulta crucial para la señalización de la UVR8, de forma que la subregión C27



de este dominio contiene un motivo Val-Pro (a partir de ahora, VP), que se encuentra en varias proteínas que interactúan con la COP1. De esta manera las mutaciones presentes en los motivos VP que generan residuos de alanina, lo cual anula la interacción del terminal C del UVR8 con la COP1 y, por ende, disminuye las respuestas fisiológicas de la planta ante la radiación UV-B (Yin *et al.*, 2015). El dominio C-terminal del UVR8 presenta una extensión flexible, lo cual contribuye a la posibilidad por parte del UVR8 de adoptar múltiples conformaciones de la proteína, lo cual incluso podría justificar el estado activo de la misma para la señalización (Camacho *et al.*, 2019). Además, en este dominio C-terminal existe una subregión C17 que parece mostrar interacción con el dominio N-terminal del UVR8, lo cual posiblemente suponga una contribución a las diferentes conformaciones del dominio C-terminal, por lo que la eliminación de esta subregión C17 pueda dar lugar al aumento de la fotomorfogénesis provocada por radiación UV-B, posiblemente ajustando la afinidad de la interacción UVR8-COP1 (Lin *et al.*, 2020).

A pesar de que existen estudios que demuestran que existe actividad COP1 por sí misma (Seo *et al.*, 2003), el complejo COP1/SPA funciona como sustrato de un complejo E3 ligasa mayor, el cual contiene un CUL4-DDB1 (del inglés *Cullin 4-Damaged DNA Binding Protein 1*), de manera que la interacción con el UVR8 perturba dicho complejo y así se forma un complejo UVR8-COP1/SPA único, el cual interrumpe la ubiquitinización de la proteína objetivo. Cabe destacar que la proteína represora SPA no tiene capacidad de interactuar con el UVR8 de forma directa a pesar de tener mucha similitud con la COP1 secuencialmente, por lo que sólo podrá interactuar con la UVR8 de forma indirecta por medio de la COP1 (Huang *et al.*, 2013).

RUP1 y RUP2 son proteínas compuestas por repeticiones WD40 muy parecidas a la COP1 y a SPA1-SPA4, pero se diferencian de éstas en que contienen únicamente dichos dominios de repeticiones WD40 precedidos por una corta extensión N-terminal, y no presentan los dominios de hélices superenrolladas ni el dedo de zinc RING que presenta la COP1, ni tampoco los dominios quinasa de las proteínas SPA (Gruber *et al.*, 2010). Estas proteínas RUP1 y RUP2 pueden ser inducidas por la radiación UV-B de forma dependiente de la UVR8 y de la COP1. A diferencia de la COP1, la cual muestra una alta afinidad por el monómero activo de UVR8, estas dos proteínas interactúan tanto con el

homodímero como con los monómeros de UVR8, aunque cabe destacar que presentan una afinidad algo más fuerte por estos últimos. También es diferente con respecto a la interacción UVR8-COP1, ya que al parecer solo interviene el motivo VP del C-terminal del UVR8 cuando interactúa con ellas, la RUP1 y RUP2 (Cloix *et al.*, 2012). Es por esto que en el estado inactivo el motivo VP del UVR8 resulta accesible para RUP1 y RUP2, pero mucho menos para COP1; por lo que la fuerte interacción UVR8-COP1 dependiente de UV-B, la cual está posiblemente relacionada con la interacción adicional de la COP1 con el núcleo del UVR8, no se observa cuando actúan RUP1 y RUP2 (Yin *et al.*, 2015).

Como ya se ha comentado anteriormente, la RUP1 y RUP2 son responsables de facilitar la redimerización del UVR8 *in vivo* de manera eficiente, lo cual se hace evidente al comparar los tiempos de redimerización de esta proteína en *Arabidopsis in vivo*, cuyo proceso dura en torno a 2 horas (Heilmann y Jenkins, 2012), con el mismo proceso *in vitro*, el cual llega a las 30 horas (Heijde y Ulm, 2012, B). RUP1 y RUP2 cumplen funciones redundantes en cuanto a la redimerización del UVR8, ajustando la relación dímero/monómero con el fin de alcanzar un equilibrio fotoquímico (Findlay y Jenkins, 2016). Es por esto por lo que un cambio absoluto en dicho equilibrio que resulte relevante sólo puede ocurrir bajo condiciones experimentales con una dosis de radiación UV-B que resulte en estrés, ya que en condiciones naturales se tiende a mantener. La temperatura resulta ser un parámetro muy a tener en cuenta con respecto a la regulación de este equilibrio fotoquímico, ya que con temperaturas elevadas se observan unos índices de redimerización superiores. Además de la redimerización del UVR8 con respecto a la luz UV-B, se ha observado que la luz azul fomenta dicho proceso por medio de la activación transcripcional de RUP1 y RUP2 mediante criptocromos (Tissot y Ulm, 2020).

RUP1 y RUP2 contienen motivos WD40 que están también presentes en las proteínas que interactúan con DDB1 (del inglés *Damaged DNA Binding Protein 1*), lo que sugiere que cumplen la función de ser sustratos del complejo receptor CUL4-DDB1-E3 ubiquitin ligasa. Es por esto que resulta destacable que, aunque los motivos WD40 no estén involucrados de forma directa con el DDB1 (Scrima *et al.*, 2008), su interacción se ve mermada cuando dichos motivos mutan (Chen *et al.*, 2010), de manera que estos motivos WD40 mutantes de RUP2 merman su función como represor de la fotomorfogénesis

causada por UV-B (Ren *et al.*, 2019). Además de esto se ha observado que el adaptador DHU1 (del inglés *DWD Hypersensitive To UV-B 1*) del complejo CUL4-DDB1 regula de manera negativa las respuestas mediadas por UVR8 interactuando de forma directa con la COP1 y la RUP1, aunque el mecanismo mediante el cual realiza dicha función aún se desconoce (Kim *et al.*, 2017).

El HY5 es un factor de transcripción conformado por una cremallera de leucina que juega un papel fundamental en la señalización de la luz UV-B. Este gen, junto con su homólogo HYH, forma homo y heterodímeros los cuales resultan ser reguladores positivos de la fotomorfogénesis causada por UV-B (Holm *et al.*, 2002), teniendo la capacidad de adherir el ADN y de regular la expresión génica en diferentes loci (Lee *et al.*, 2007). El HY5 y su homólogo HYH cumplen funciones que se solapan entre sí con respecto a las vías de señalización del fitocromo, criptocromo y los fotorreceptores UVR8, aunque cabe destacar que es el HY5 el que presenta una mayor relevancia a la hora de cumplir dicha función en las diferentes condiciones luminosas.

El HY5 es sustrato del complejo COP1/SPA E3 ubiquitin ligasa y se estabiliza en presencia de luz, incluyendo la UV-B, lo cual se equilibra con el hecho de que la acumulación de RUP1 y RUP2 en presencia de UV-B funcionan de forma que su diana es el HY5 como parte del complejo CUL4-DDB1 ubiquitin ligasa (Ren *et al.*, 2019). Además, la RUP2 interactúa de forma directa con la COP1, por lo que también inhibe la interacción COP1-HY5, de forma que podemos concluir que COP1 regula negativamente los niveles de RUP2. Es por esto que se cree que la suma de todos estos mecanismos se postula como crucial para la regulación de los niveles de HY5 bajo radiación UV-B.

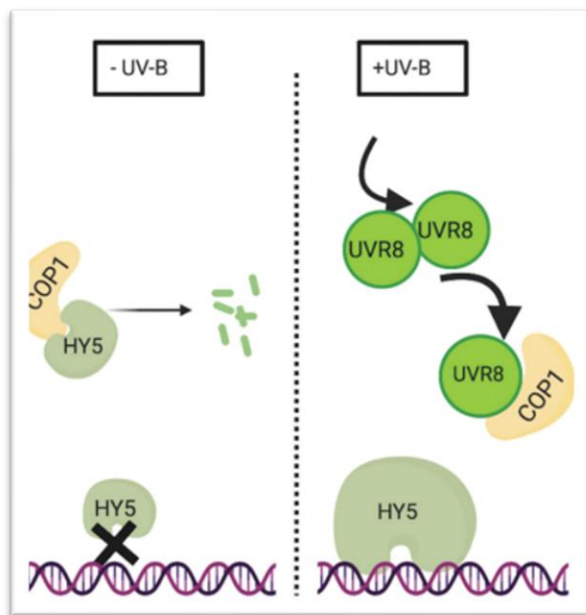


Figura 9: Representación esquemática de la monomerización de la proteína UVR8 tras la percepción de UV-B y la rotura de la unión COP1-HY5 (Yadav *et al.*, 2020)

La exposición a luz UV-B da lugar a una inducción de la expresión génica de HY5 y HYH de una manera transitoria y rápida, siendo esta expresión dependiente de UVR8 y COP1. Es por esto que se asume que HY5 y HYH regulan la mayoría de la inducción génica mediada por el UVR8 (Jenkins, 2014 B). El HY5 se asocia con regiones promotoras de varios genes que resultan diana del mismo en presencia de UV-B, en los que encontramos RUP1, RUP2 y COP1, entre otros, tal y como se

observa en la figura 9 con la propia COP1; siendo estas asociaciones dependientes de UVR8 (Binkert *et al.*, 2014). La manera exacta en la que el HY5 activa la expresión de sus genes diana en respuesta a UV-B aún no está esclarecida, pero existe un grupo de proteínas B-box, las cuales contienen reguladores transcripcionales que funcionan en consonancia con el HY5 en respuesta a la luz visible (Bursch *et al.*, 2020), por lo que se cree que quizás tengan relación con dicho mecanismo desconocido.

Estas proteínas B-Box son una gran familia de factores transcripcionales conformados por dedos de zinc. Muchos de ellos están involucrados en respuestas fotomorfogénicas a la luz visible, normalmente en consonancia con la COP1 y con HY5 (Vaishak *et al.*, 2019), como ya hemos mencionado.

## MECANISMOS DE DEFENSA

La radiación UV-B induce daños en el ADN, teniendo la capacidad de llegar a perjudicar e incluso imposibilitar procesos como la transcripción y/o la replicación del propio ADN. Es por esto por lo que las plantas han desarrollado evolutivamente diferentes mecanismos para poder soportar, o incluso evitar, este tipo de daños, ya que se encuentran en exposición constante a la luz solar.

Los principales mecanismos de defensa ante la radiación UV presentes en plantas superiores se diferencian en dos tipos: la filtración óptica de la radiación por medio de los tejidos periféricos de la hoja y la reparación de los daños en el ADN (Hada *et al.*, 2001). Estos mecanismos requieren de la acumulación de sustancias que sean capaces de absorber la radiación UV, que normalmente suelen ser flavonoides y compuestos fenólicos relacionados, como las antocianinas, los cuales se acumulan en las capas más externas de la epidermis de las hojas (Tevini *et al.*, 1991); de hecho se ha observado en ejemplares de *Phaseolus trilobus* que como respuesta a la luz UV-B desarrollan hojas más gruesas, incrementando en ellas los niveles de flavonoides y antocianinas (Ravindran *et al.*, 2010). Estas sustancias son efectivas a la hora de atenuar los efectos dañinos de forma directa de la radiación UV-B solar, pero sin embargo transmiten radiación fotosintéticamente activa a través de todas las capas de la epidermis foliar.

Por otro lado, el mecanismo de defensa que se basa en la reparación de los daños causado por la radiación se centra en la reparación de la escisión de los nucleótidos, lo cual se lleva a cabo mediante etapas endonucleolíticas, la liberación de los oligonucleótidos dañados y la resíntesis del propio ADN. Uno de los mecanismos para reparar estos daños que se ha encontrado en diversas especies de plantas y que es reconocido como la principal vía de reparación de los dímeros de pirimidina causados por la radiación UV-B es la fotorreactivación (Friedberg, 2015). Este proceso es una reparación del ADN de forma directa y en él se produce la monomerización de los ya mencionados dímeros de pirimidina, que se encuentran unidos de forma covalente a causa de la exposición a UV-B, gracias a ser expuesto a luz visible. La fotorreactivación está catalizada por las fotoliasas, las cuales utilizan energía electromagnética de longitudes de onda cuyo rango

puede oscilar desde luz azul hasta UV-A (Sancar, 1994). Las fotoliasas reconocen de manera específica a los dímeros de pirimidina y se anclan a ellos formando un complejo molecular que es estable en ausencia de luz, y una vez que se absorbe un fotón de luz dentro del rango antes descrito estos dímeros de pirimidina pasan a ser monómeros (Prado *et al.*, 2011). Este proceso de reparación requiere aproximadamente una hora para completarse (Takeuchi *et al.*, 2007).

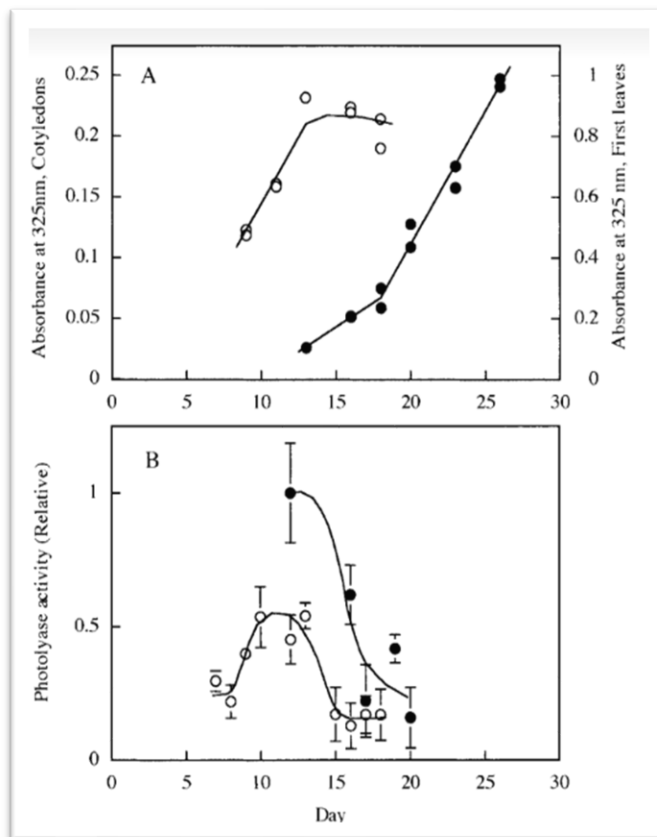


Figura 10: Cambios en el contenido de sustancias que absorben UV (A) y en la actividad de la fotoliasa (B) en los cotiledones (Círculos huecos) y en las primeras hojas (Círculos cerrados) en plántulas de espinaca durante el crecimiento (Hada *et al.*, 2001).

En plántulas de espinaca (*Spinacia oleracea*) se observó que los dos mecanismos de defensa a los daños por UV-B funcionan en diferentes proporciones con respecto a la etapa del crecimiento en la que se encuentre el individuo, tal y como se observa en la Figura 10 (Hada *et al.*, 2001). La actividad de las fotoliasas resulta muy elevada en las etapas tempranas del crecimiento, lo que sugiere una alta actividad fotorreactivadora, pero una vez se alcanzan etapas posteriores del crecimiento esta actividad decrece de forma considerable hasta niveles bastante bajos; en

contraste con esto, las cantidades de flavonoides y compuestos fenólicos aumentan considerablemente en etapas posteriores del crecimiento, lo que evidentemente sugiere un funcionamiento más cuantioso de la actividad del mecanismo de filtración óptica. Esta disparidad en el crecimiento de ambos tipos de mecanismos sugiere que en aquellas células que no hay replicación activa del ADN la actividad fotorreactivadora no es muy elevada, siendo así su principal mecanismo de defensa ante la radiación UV-B la

acumulación de estas sustancias acumuladoras, y por el contrario, la actividad de las fotoliasas es mucho más pronunciada en aquellas células que sí replican activamente el ADN (Hada *et al.*, 2001).

Al estudiar la actividad de las fotoliasas en la fotorreactivación del ADN en *Arabidopsis* se observa que los niveles de esta enzima son regulados por la radiación UV-B y que presenta un funcionamiento muy consistente en diferentes especies que están constantemente expuestas a la luz solar y, por tanto, a luz UV-B (Waterworth, 2002), incluso fuera del reino *Plantae*. Un ejemplo de esto es el

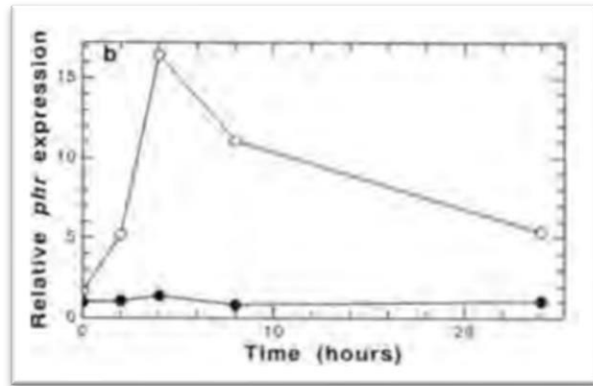


Figura 11: Inducción del gen de la fotoliasa de *Carassius auratus* por medio de luz visible. Expresión relativa del gen de la fotoliasa al ser irradiadas con luz visible (Círculos huecos) o sin ella (Círculos cerrados) (Yasuhira y Yasui, 1992)

pez dorado (*Carassius auratus*), el cual al permanecer gran parte de su vida en aguas poco profundas está en constante exposición a radiación solar, y por lo tanto UV-B, presentando una regulación de las fotoliasas muy similar a la de las plantas (Yasuhira y Yasui, 1992).

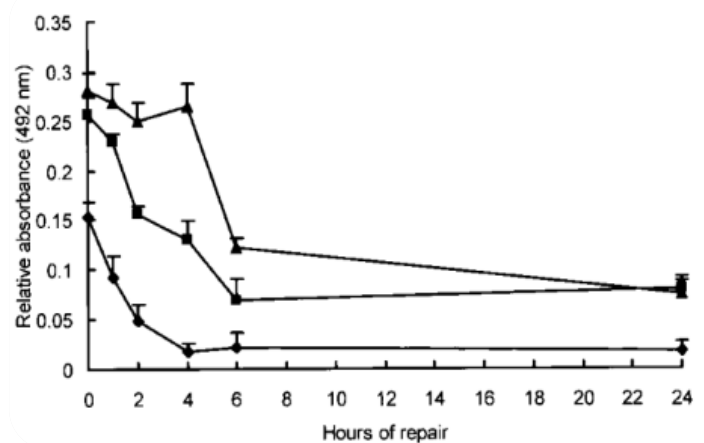


Figura 12: Plantas de *Arabidopsis* desarrolladas a la luz fueron expuestas a oscuridad durante e irradiadas con UV-B ( $0,36 \text{ W m}^{-2}$ ) durante diferentes periodos de tiempo (♦ 24 horas ■ 48 horas ▲ 72 horas) antes de ser irradiadas con luz blanca fotorreactivadora (Waterworth, 2002).

Otro factor a destacar con respecto a las fotoliasas en *Arabidopsis* es el hecho de que éstas se mantienen en los tejidos aéreos de la planta hasta 3 días, lo que significa que su vida útil es bastante larga, tal y como se observa en la Figura 12, y que por lo tanto su tasa de reciclaje resulta considerablemente lenta, lo cual implica que cuando una planta ha sido expuesta previamente a luz solar con ciclos día/noche normales siempre tendrá unos niveles basales de fotoliasas presentes en los tejidos, lo que implica que estas plantas siempre van a tener la capacidad de tener actividad fotorreactivadora de forma inmediata cuando son expuestas a luz solar, y por ende a luz UV-B. Esto fue comprobado al colocar en total oscuridad plantas de *Arabidopsis*, las cuales crecieron en campo abierto, durante 24-48 horas; ya que retuvieron una cantidad considerable, aunque algo reducida, de estas proteínas fotoliasas, mostrando además una reparación casi instantánea de los daños cuando fueron expuestas a radiación UV-B (Figura 12). Por el contrario, aquellas plantas que crecieron en total oscuridad mostraron cantidades ínfimas, incluso indetectables, de las fotoliasas, mostrando un retraso de hasta 2 horas antes de actuar fotorreactivamente cuando fueron expuestas a luz blanca (400-500 nm) (Waterworth, 2002). Esta comparación permite concluir que no es posible que la enzima fotoliasa se mantenga en los tejidos por un periodo superior a 3 días, además de que resulta imposible que se reparen los dímeros de pirimidina causados por la luz UV-B en dichos tejidos hasta que no ocurra de nuevo la síntesis de las fotoliasas, inducida por un cambio en la exposición lumínica.

## **CONCLUSIONES**

La radiación ultravioleta B resulta ser un factor ambiental crucial para la vida de las plantas, debido a que éstas se encuentran expuestas constantemente a dicha radiación, por lo que es fundamental que presenten mecanismos de defensa que le permitan evitar los daños que pueda causar en la mayor medida de lo posible, así como mitigar los mismos una vez hayan ocurrido. Estos mecanismos de defensa y reparación ante los daños causados por la radiación UV-B en las plantas resultan efectivos y su correcto funcionamiento es posible gracias a que presentan unos mecanismos de percepción y unas vías de señalización que los permiten, estando sus mecanismos fuertemente conectados.



Los daños que puede causar la radiación UV-B en las plantas son más que considerables, ya que no solo generan radicales libres que causan cambios morfológicos en sus estructuras causados por cambios químicos y biológicos, instigados por los propios radicales libres, que se producen en los diferentes tejidos y células de la misma, sino que también generan lesiones de manera completamente directa en el material genético de sus células, es decir, en el ADN, afectando así a todos los procesos en los que éste está involucrado, con todo lo que eso conlleva.

A pesar de todo lo negativo recientemente mencionado, también cabe destacar que la radiación UV-B puede tener cierto efecto positivo en las plantas, ya que puede provocar un efecto positivo a la hora de activar ciertos mecanismos de defensa ante patógenos, así como por el efecto perjudicial que supone de forma directa sobre ciertos posibles patógenos del vegetal, debido a que evidentemente esta radiación puede resultar dañina no solo para plantas sino también para todo tipo de animales, hongos, bacterias o virus que puedan ser perjudiciales para la planta. Cabe destacar que este efecto positivo es muy relativo, ya que la capacidad que tiene cada especie para soportar esta radiación es variable, como por ejemplo puede ser el contraste entre dos de las especies mencionadas anteriormente: el brócoli (*Brassica oleracea* var. *Itálica*) el cual tiene una tolerancia muy baja a UV-B y presenta daños y síntomas de fototoxicidad con dosis considerablemente bajas de la misma, y el girasol (*Helianthus annuus*) el cual puede soportar dosis de radiación UV-B hasta 13 veces mayor por día de lo que puede soportar el brócoli. De forma definitiva podemos concluir que a pesar de que la capacidad para soportar la radiación UV-B sea relativa a la especie, los efectos positivos con respecto a la defensa ante patógenos se hacen evidentes aún con dosis pequeñas de dicha radiación, sin necesidad de llegar a causar estrés por la misma, lo cual es inherentemente gracias a los mecanismos de defensa y de percepción y señalización anteriormente mencionados y explicados.

## BIBLIOGRAFÍA

- Brown, B., Cloix, C., Jiang, G., Kaiserli, E., Herzyk, P., Kliebenstein, D. and Jenkins, G., 2005. A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50), pp.18225-18230.
- Binkert, M., Kozma-Bognár, L., Terecskei, K., De Veylder, L., Nagy, F. and Ulm, R., 2014. UV-B-Responsive Association of the *Arabidopsis* bZIP Transcription Factor Elongated Hypocotyl 5 with Target Genes, Including Its Own Promoter. *The Plant Cell*, 26(10), pp.4200-4213.
- Bohórquez-Ballén, J. and Pérez Mogollón, J., 2007. Radiación ultravioleta. *Ciencia & Tecnología para la Salud Visual y Ocular*, (9), p.97.
- Bursch, K., Toledo-Ortiz, G., Pireyre, M., Lohr, M., Braatz, C. and Johansson, H., 2020. Identification of BBX proteins as rate-limiting cofactors of HY5. *Nature Plants*, 6(8), pp.921-928.
- Christie, J., Arvai, A., Baxter, K., Heilmann, M., Pratt, A., O'Hara, A., Kelly, S., Hothorn, M., Smith, B., Hitomi, K., Jenkins, G. and Getzoff, E., 2012. Plant UVR8 Photoreceptor Senses UV-B by Tryptophan-Mediated Disruption of Cross-Dimer Salt Bridges. *Science*, 335(6075), pp.1492-1496.
- Chen, H., Huang, X., Gusmaroli, G., Terzaghi, W., Lau, O., Yanagawa, Y., Zhang, Y., Li, J., Lee, J., Zhu, D. and Deng, X., 2010. *Arabidopsis* CULLIN4-Damaged DNA Binding Protein 1 Interacts with Constitutively Photomorphogenic1-Suppressor of PHYA Complexes to Regulate Photomorphogenesis and Flowering Time. *The Plant Cell*, 22(1), pp.108-123
- Cloix, C., Kaiserli, E., Heilmann, M., Baxter, K., Brown, B., O'Hara, A., Smith, B., Christie, J. and Jenkins, G., 2012. C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(40), pp.16366-16370.
- Camacho, I., Theisen, A., Johannissen, L., Díaz-Ramos, L., Christie, J., Jenkins, G., Bellina, B., Barran, P. and Jones, A., 2019. Native mass spectrometry reveals the conformational diversity of the UVR8 photoreceptor. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(4), pp.1116-1125.

- Díaz-Leyva, C., Bacópulos-Mejía, E., Ruiz-Torres, N., Ibarra-Jiménez, L. and Benavides-Mendoza, A., 2017. Irradiación de semillas de tomate con UV-B y UV-C: impacto sobre germinación, vigor y crecimiento. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8(1), pp.105-118.
- Dodonova, S., Diestelkoetter-Bachert, P., von Appen, A., Hagen, W., Beck, R., Beck, M., Wieland, F. and Briggs, J., 2015. A structure of the COPI coat and the role of coat proteins in membrane vesicle assembly. *Science*, 349(6244), pp.195-198.
- Jenkins, G., 2009. Signal Transduction in Responses to UV-B Radiation. *Annual Review of Plant Biology*, 60(1), pp.407-431.
- Di Wu, Hu, Q., Yan, Z., Chen, W., Yan, C., Huang, X., Zhang, J., Yang, P., Deng, H., Wang, J., Deng, X. and Shi, Y., 2012. Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature*, 484(7393), pp.214-219.
- Friedberg, E., 2015. A history of the DNA repair and mutagenesis field. *DNA Repair*, 33, pp.35-42.
- Findlay, K. and Jenkins, G., 2016. Regulation of UVR8 photoreceptor dimer/monomer photo-equilibrium in Arabidopsis plants grown under photoperiodic conditions. *Plant, Cell & Environment*, 39(8), pp.1706-1714.
- Gangappa, S. and Botto, J., 2016. The Multifaceted Roles of HY5 in Plant Growth and Development. *Molecular Plant*, 9(10), pp.1353-1365.
- Galvão, V. and Fankhauser, C., 2015. Sensing the light environment in plants: photoreceptors and early signaling steps. *Current Opinion in Neurobiology*, 34, pp.46-53.
- Gruber, H., Heijde, M., Heller, W., Albert, A., Seidlitz, H. and Ulm, R., 2010. Negative feedback regulation of UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(46), pp.20132-20137.
- Heilmann, M., Christie, J., Kennis, J., Jenkins, G. and Mathes, T., 2015. Photoinduced transformation of UVR8 monitored by vibrational and fluorescence spectroscopy. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 14(2), pp.252-257.
- Hada, M., Hino, K. and Takeuchi, Y., 2001. Development of UV Defense Mechanisms during Growth of Spinach Seedlings. *Plant and Cell Physiology*, 42(7), pp.784-787.
- He, J., Huang, L. and Whitecross, M., 1994. Chloroplast ultrastructure changes in *Pisum sativum* associated with supplementary ultraviolet (UV-B) radiation. *Plant, Cell and Environment*, 17(6), pp.771-775.

- Heilmann, M. and Jenkins, G., 2012. Rapid Reversion from Monomer to Dimer Regenerates the Ultraviolet-B Photoreceptor UV RESISTANCE LOCUS8 in Intact *Arabidopsis* Plants. *Plant Physiology*, 161(1), pp.547-555.
- Holm, M., Ma, L., Qu, L. and Deng, X., 2002. Two interacting bZIP proteins are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Genes & Development*, 16(10), pp.1247-1259.
- Huang, X., Ouyang, X., Yang, P., Lau, O., Chen, L., Wei, N. and Deng, X., 2013. Conversion from CUL4-based COP1–SPA E3 apparatus to UVR8–COP1–SPA complexes underlies a distinct biochemical function of COP1 under UV-B. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(41), pp.16669-16674.
- Hoecker, U., Tepperman, J. and Quail, P., 1999. SPA1, a WD-Repeat Protein Specific to Phytochrome A Signal Transduction. *Science*, 284(5413), pp.496-499.
- Heijde, M. and Ulm, R., 2012 A. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants. *Trends in Plant Science*, 17(4), pp.230-237.
- Heijde, M. and Ulm, R., 2012 B. Reversion of the *Arabidopsis* UV-B photoreceptor UVR8 to the homodimeric ground state. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(3), pp.1113-1118.
- Hideg, É. and Vass, I., 1996. UV-B induced free radical production in plant leaves and isolated thylakoid membranes. *Plant Science*, 115(2), pp.251-260.
- Heilmann, M., Velanis, C., Cloix, C., Smith, B., Christie, J. and Jenkins, G., 2016. Dimer/monomer status and *in vivo* function of salt-bridge mutants of the plant UV-B photoreceptor UVR8. *The Plant Journal*, 88(1), pp.71-81.
- Jenkins, G., 2014, A. Structure and function of the UV-B photoreceptor UVR8. *Current Opinion in Structural Biology*, 29, pp.52-57.
- Jenkins, G., 2014, B. The UV-B Photoreceptor UVR8: From Structure to Physiology. *The Plant Cell*, 26(1), pp.21-37.
- Kovács, E. and Keresztes, Á., 2002. Effect of gamma and UV-B/C radiation on plant cells. *Micron*, 33(2), pp.199-210.
- Kim, S., Kim, H., Chung, S. and Lee, J., 2017. DHU1 negatively regulates UV-B signaling via its direct interaction with COP1 and RUP1. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 491(2), pp.285-290.

- Lin, L., Dong, H., Yang, G. and Yin, R., 2020. The C-terminal 17 amino acids of the photoreceptor UVR8 is involved in the fine-tuning of UV-B signaling. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(9), pp.1327-1340.
- Lee, J., He, K., Stolc, V., Lee, H., Figueroa, P., Gao, Y., Tongprasit, W., Zhao, H., Lee, I. and Deng, X., 2007. Analysis of Transcription Factor HY5 Genomic Binding Sites Revealed Its Hierarchical Role in Light Regulation of Development. *The Plant Cell*, 19(3), pp.731-749.
- Li, X., Liu, Z., Ren, H., Kundu, M., Wang, L., Gao, J. and Zhong, D., 2020. Dynamics and mechanism of light harvesting in UV photoreceptor UVR8. *Chemical Science*, 11(46), pp.12553-12569.
- Liao, X., Liu, W., Yang, H. and Jenkins, G., 2020. A dynamic model of UVR8 photoreceptor signalling in UV-B-acclimated *Arabidopsis*. *New Phytologist*, 227(3), pp.857-866.
- Li, X., Ren, H., Kundu, M., Liu, Z., Zhong, F., Wang, L., Gao, J. and Zhong, D., 2020. A leap in quantum efficiency through light harvesting in photoreceptor UVR8. *Nature Communications*, 11(1).
- Meyer, P., Van de Poel, B. and De Coninck, B., 2021. UV-B light and its application potential to reduce disease and pest incidence in crops. *Horticulture Research*, 8(1).
- O'Hara, A. and Jenkins, G., 2012. In Vivo Function of Tryptophans in the *Arabidopsis* UV-B Photoreceptor UVR8. *The Plant Cell*, 24(9), pp.3755-3766.
- Podolec, R., Demarsy, E. and Ulm, R., 2021. Perception and Signaling of Ultraviolet-B Radiation in Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 72(1), pp.793-822.
- Prado, F., Rosa, M., Prado, C., Podazza, G., Interdonato, R., González, J. and Hilal, M., 2011. UV-B Radiation, Its Effects and Defense Mechanisms in Terrestrial Plants. *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*, pp.57-83.
- Ryer, A., 1997. *Light measurement handbook*. Newburyport, MA: International Light. 64 pp.
- Rizzini, L., Favory, J., Cloix, C., Faggionato, D., O'Hara, A., Kaiserli, E., Baumeister, R., Schäfer, E., Nagy, F., Jenkins, G. and Ulm, R., 2011. Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 Protein. *Science*, 332(6025), pp.103-106.
- Ren, H., Han, J., Yang, P., Mao, W., Liu, X., Qiu, L., Qian, C., Liu, Y., Chen, Z., Ouyang, X., Chen, X., Deng, X. and Huang, X., 2019. Two E3 ligases antagonistically regulate

- the UV-B response in *Arabidopsis*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 116(10), pp.4722-4731.
- Ravindran, K., Indrajith, A., Balakrishnan, V., Venkatesan, K. and Kulandaivelu, G., 2010. Determination of defense mechanism in *Phaseolus trilobus* seedlings treated under UV-B radiation. African Crop Science Journal, 16(2).
- Sancar, A., 1994. Structure and function of DNA photolyase. Biochemistry, 33(1), pp.2-9.
- Scrima, A., Koničková, R., Czyzewski, B., Kawasaki, Y., Jeffrey, P., Groisman, R., Nakatani, Y., Iwai, S., Pavletich, N. and Thomä, N., 2008. Structural Basis of UV DNA-Damage Recognition by the DDB1–DDB2 Complex. Cell, 135(7), pp.1213-1223.
- Saijo, Y., Sullivan, J., Wang, H., Yang, J., Shen, Y., Rubio, V., Ma, L., Hoecker, U. and Deng, X., 2003. The COP1–SPA1 interaction defines a critical step in phytochrome A-mediated regulation of HY5 activity. Genes & Development, 17(21), pp.2642-2647.
- Seo, H., Yang, J., Ishikawa, M., Bolle, C., Ballesteros, M. and Chua, N., 2003. LAF1 ubiquitination by COP1 controls photomorphogenesis and is stimulated by SPA1. Nature, 423(6943), pp.995-999.
- Tevini, M., Braun, J. and Fieser, G., 1991. The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation. Photochemistry and Photobiology, 53(3), pp.329-333.
- Takeuchi, Y., Inoue, T., Takemura, K., Hada, M., Takahashi, S., Ioki, M., Nakajima, N. and Kondo, N., 2007. Induction and inhibition of cyclobutane pyrimidine dimer photolyase in etiolated cucumber (*Cucumis sativus*) cotyledons after ultraviolet irradiation depends on wavelength. Journal of Plant Research, 120(3), pp.365-374.
- Tissot, N. and Ulm, R., 2020. Cryptochrome-mediated blue-light signalling modulates UVR8 photoreceptor activity and contributes to UV-B tolerance in *Arabidopsis*. Nature Communications, 11(1).
- Voityuk, A., Marcus, R. and Michel-Beyerle, M., 2014. On the mechanism of photoinduced dimer dissociation in the plant UVR8 photoreceptor. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(14), pp.5219-5224.
- Vaishak, K., Yadukrishnan, P., Bakshi, S., Kushwaha, A., Ramachandran, H., Job, N., Babu, D. and Datta, S., 2019. The B-box bridge between light and hormones in plants. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 191, pp.164-174.

- Waterworth, W., 2002. Characterization of Arabidopsis photolyase enzymes and analysis of their role in protection from ultraviolet-B radiation. *Journal of Experimental Botany*, 53(371), pp.1005-1015.
- Wang, Y., Wang, L., Guan, Z., Chang, H., Ma, L., Shen, C., Qiu, L., Yan, J., Zhang, D., Li, J., Deng, X. and Yin, P., 2022. Structural insight into UV-B-activated UVR8 bound to COP1. *Science Advances*, 8(16).
- Yin, R., Arongaus, A., Binkert, M. and Ulm, R., 2015. Two Distinct Domains of the UVR8 Photoreceptor Interact with COP1 to Initiate UV-B Signaling in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 27(1), pp.202-213.
- Yi, C. and Deng, X., 2005. COP1 – from plant photomorphogenesis to mammalian tumorigenesis. *Trends in Cell Biology*, 15(11), pp.618-625.
- Yadav, A., Singh, D., Lingwan, M., Yadukrishnan, P., Masakapalli, S. and Datta, S., 2020. Light signaling and UV-B-mediated plant growth regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 62(9), pp.1270-1292.
- Yasuhira, S. and Yasui, A., 1992. Visible light-inducible photolyase gene from the goldfish *Carassius auratus*. *Journal of Biological Chemistry*, 267(36), pp.25644-25647.
- Zeng, X., Ren, Z., Wu, Q., Fan, J., Peng, P., Tang, K., Zhang, R., Zhao, K. and Yang, X., 2015. Dynamic crystallography reveals early signalling events in ultraviolet photoreceptor UVR8. *Nature Plants*, 1(1).