

# 光调控植物叶绿素生物合成的研究进展

王峰\*, 闫家榕, 陈雪玉, 姜程浩, 孟思达, 刘玉凤, 许涛, 齐明芳, 李天来\*

(沈阳农业大学园艺学院, 设施园艺省部共建教育部重点实验室, 北方园艺设施设计与应用技术国家地方联合工程研究中心(辽宁), 沈阳 110866)

**摘要:** 总结了光信号(光强、光质、光周期及昼夜节律中光暗变化)对叶绿素含量及其生物合成途径中相关基因的影响。重点归纳了光信号途径中主要转录因子对叶绿素合成基因的调控机制, 强调了表观遗传修饰在光调控叶绿素合成中的重要作用, 以期探索光调控叶绿素积累的有效途径及靶标分子, 为利用基因工程和环境调控手段定向调控有重要生物学功能的叶绿素提供理论基础。

**关键词:** 光; 叶绿素; 生物合成; 转录因子; 表观调控

**中图分类号:** S 6

**文献标志码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2019) 05-0975-20

## Light Regulation of Chlorophyll Biosynthesis in Plants

WANG Feng\*, YAN Jiarong, CHEN Xueyu, JIANG Chenghao, MENG Sida, LIU Yufeng, XU Tao, QI Mingfang, and LI Tianlai\*

(College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, the State Education Ministry and Liaoning Provincial Key Laboratory of Protected Horticulture, National & Local Joint Engineering Research Center of Northern Horticultural Facilities Design & Application Technology (Liaoning), Shenyang 110866, China)

**Abstract:** This review summarized the studies concerning with the effects of light signaling (such as light intensity, light quality, photoperiod and circadian rhythm) on Chl accumulation and its biosynthesis-related genes. The regulation mechanism of Chl biosynthesis-related genes by transcription factors in the light signaling pathway and histone epigenetic modifications were emphasized, which may help us to explore effective pathways and target molecules in light-regulation of Chl biosynthesis, and promote Chl accumulation via genetic engineering and environmental regulation.

**Keywords:** light; chlorophyll; biosynthesis; transcription factor; epigenetic regulation

叶绿素(Chlorophyll, Chl)是植物进行光合作用的重要色素,其功能是捕获光能并驱动电子传递到反应中心、将光能进行转化和重新导向(Fromme et al., 2003)。植物 Chl 的形成涉及多个过程,体内 Chl 稳定与精准合成对植物的生长发育至关重要,因为游离态的 Chl 及其合成过程的中间产物很容易被光激活,并与氧气发生作用,使活性氧大量暴发,导致植物的生长受到伤害(Chakraborty

**收稿日期:** 2019-01-22; **修回日期:** 2019-05-07

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2018YFD1000800); 国家自然科学基金项目(31801904); 辽宁省博士启动基金项目(20180540094); 国家现代农业产业体系建设专项资金项目(CARS-23-C01); 辽宁省“兴辽英才计划”项目(XLYC1807020); 辽宁省“百千万人才工程”项目(LNBQW2018W0483); 辽宁省高等学校创新人才支持计划项目; 沈阳农业大学科研启动基金项目(880418039)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: shegongwangfeng@163.com; tianlaili@126.com)

& Tripathy, 1992; Pattanayak & Tripathy, 2011)。因此，研究 Chl 的生物合成对保障植物的正常生长及提高园艺作物的产量具有重要的理论意义和应用价值。

近年来，光对 Chl 生物合成影响的研究已在拟南芥等模式植物和园艺作物中取得较多的进展 (Ilag et al., 1994; Fusada et al., 2000; Kobayashi et al., 2013; Ni et al., 2014)，本文对光调控植物 Chl 生物合成的主要研究进展进行总结，重点从转录调控方面阐释光对 Chl 生物合成的调控机制，同时总结光对 Chl 合成相关基因的表现调控，探索光调控 Chl 生物合成的有效途径及靶标分子，以期利用基因工程和光环境调控手段定向调节 Chl 的积累，为提高作物的产量提供理论基础。

## 1 光调控植物叶绿素生物合成

### 1.1 叶绿素合成途径及其相关酶和编码基因

植物通过光受体精确分辨太阳光不同的波长、方向、强度和周期等信息变化，经由复杂的信号感受、传递和响应，调节植物叶绿体发育和 Chl 合成等生物学过程 (Jiao et al., 2007)。研究发现，27 个基因编码的 15 个酶参与植物从 L-谷氨酰-tRNA (Glu-tRNA) 到 Chl.a 和 Chl.b 的形成过程 (Matsumoto et al., 2004; Beale, 2005; 图 1, 表 1)。本文对植物 Chl 生物合成途径 (图 1)，以及这一过程中涉及到的酶和编码酶的相关基因进行了归纳总结 (表 1)，为阐明光对植物 Chl 生物合成的调控过程奠定基础。

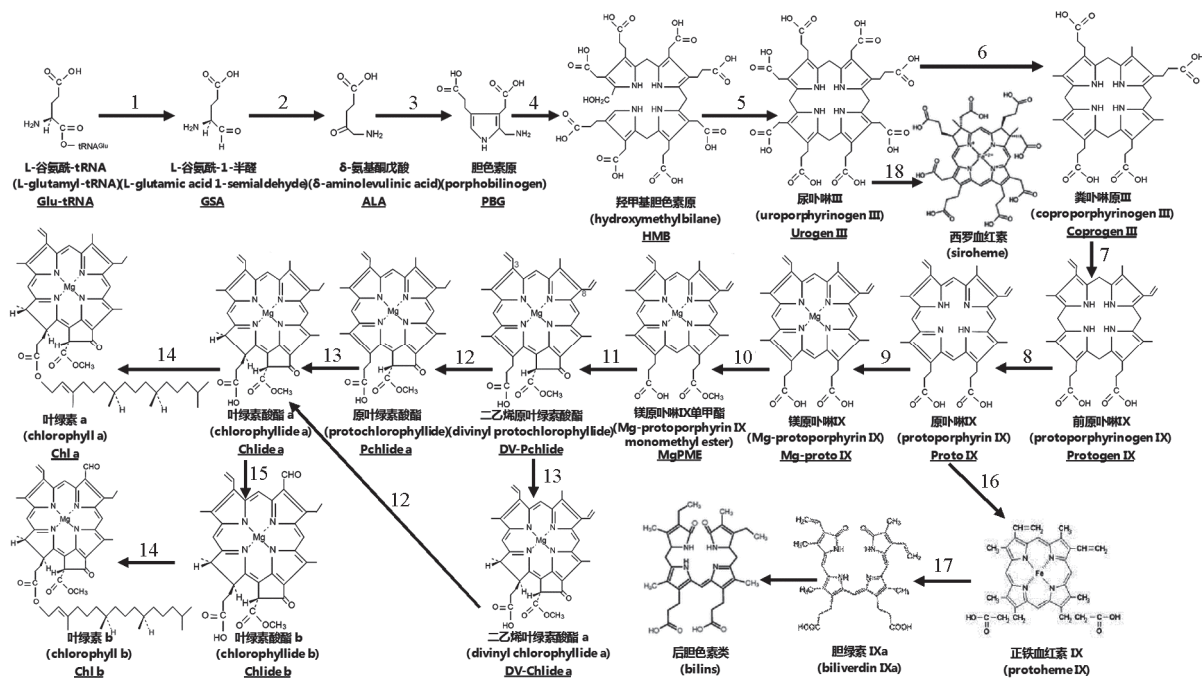


图 1 植物叶绿素生物合成途径

标有数字的箭头为表 1 中所列的酶。

Fig. 1 Biosynthetic pathway of chlorophyll in plants

The numbered arrows are the enzymes listed in Table 1.

**表 1 植物中参与叶绿素生物合成的酶及编码基因**  
**Table 1 Genes and enzymes involved in chlorophyll biosynthesis in plant**

编号 Number	酶 Enzyme	缩写 Abbreviation	基因 Gene	别名 Other name	基因注释 Locus tag
1	谷氨酰 - tRNA 还原酶 Glutamyl-tRNA reductase	GluTR	<i>HEMA1</i> <i>HEMA2</i> <i>HEMA3</i>		At1g58290 At1g09940 At2g31250
2	谷氨酸 - 1 - 半醛 - 2,1 - 氨基变位酶 Glutamate-1-semialdehyde-2,1-aminomutase	GSA-AM	<i>GSA1</i> <i>GSA2</i>	<i>HEML1</i> <i>HEML2</i>	At5g63570 At3g48730
3	$\delta$ - 氨基酮戊酸脱水酶 $\delta$ -Aminolevulinic acid dehydratase (胆色素原合酶 Porphobilinogen synthase)	ALAD	<i>HEMB1</i> <i>HEMB2</i>	<i>ALAD1</i> <i>ALAD2</i>	At1g69740 At1g44318
4	胆色素原脱氨酶 Porphobilinogen deaminase (羟甲基后胆色素原合酶 Hydroxymethylbilane synthase)	PBGD	<i>HEMC</i>	<i>PBGD</i>	At5g08280
5	尿卟啉原III合成酶 Uroporphyrinogen III synthase (尿卟啉原III共合酶 Uroporphyrinogen III co-synthase)	UROS	<i>HEMD</i>	<i>UROS</i>	At2g26540
6	尿卟啉原III脱羧酶 Uroporphyrinogen III decarboxylase	UROD	<i>HEME1</i> <i>HEME2</i>	<i>UROD1</i> <i>UROD2</i>	At2g40490 At3g14930
7	粪卟啉原III氧化酶 Coproporphyrinogen III oxidase	CPOX	<i>HEMF1</i> <i>HEMF2</i>	<i>CPOX1</i> <i>CPOX2</i>	At1g03475 At4g03205
8	原卟啉原氧化酶 Protoporphyrinogen IX oxidase	PPOX	<i>HEMG1</i> <i>HEMG2</i>	<i>PPOX1</i> <i>PPOX2</i>	At5g14220 At4g01690
9	Mg - 螯合酶 H 亚基 Magnesium chelatase H subunit Mg - 螯合酶 I 亚基 Magnesium chelatase I subunit Mg - 螯合酶 D 亚基 Magnesium chelatase D subunit	CHLH (GUN5) CHLI CHLD	<i>CHLH</i> <i>CHLI1</i> <i>CHLI2</i> <i>CHLD</i>		At5g13630 At4g18490 At5g45930 At1g08520
10	Mg - 原卟啉IX甲基转移酶 SAM Mg-protoporphyrin IX methyltransferase	MgPMT	<i>CHLM</i>		At4g25080
11	Mg - 原卟啉IX单甲基酯环化酶 Mg-Proto IX monomethyl ester cyclase	MgPMEC	<i>CRD1</i>	<i>CHL27</i>	At3g56940
12	3,8 - 联乙烯叶绿素酸酯 8 - 乙烯基还原酶 3,8-divinyl Chlide 8-vinyl reductase (二乙烯还原酶 Divinyl reductase)	DVR	<i>DVR</i>	<i>PCB2</i>	AT5g18660
13	原叶绿素酸酯氧化还原酶 NADPH: Protochlorophyllide oxidoreductase	POR	<i>PROA</i> <i>PROB</i> <i>PROC</i>		At5g54190 At4g27440 At1g03630
14	叶绿素合酶 Chlorophyll synthase	CHLG	<i>CHLG</i>		At3g51820
15	叶绿素酸酯 a 加氧酶 Chlorophyllide a oxygenase	CAO	<i>CAO</i>		At1g44446
16	亚铁螯合酶 Ferrochelatase	FC	<i>FC1</i> <i>FC2</i>		At5g26030 At2g30390
17	血红素氧化酶 Heme oxygenase	HO	<i>HO1</i> <i>HO2</i> <i>HO3</i> <i>HO4</i>		At2g26670 At2g26550 At1g69720 At1g58300
18	尿卟啉原III甲基转移酶 Uroporphyrinogen III methyltransferase	UPM	<i>UPM1</i>		At5g40850

## 1.2 光照强度调控叶绿素的生物合成

光照不足会影响植物 Chl 的生物合成, 光照过强又会对植物产生光抑制, 也抑制 Chl 的合成 (何俊俊 等, 2014)。研究发现, 黑暗中大多数植物无法合成 Chl (Duanmu et al., 2013); 植物叶片长期遮光, 其 Chl 含量明显下降 (华劲松 等, 2009)。这是因为黑暗和长期遮光会限制植物的光合碳同化力和光合作用关键酶的活力, 造成植物 Chl 的合成减少, 引起叶片褪绿。当植物从黑暗转到光下时, 黄化苗逐渐转绿, 因为 Chl 生物合成的许多关键基因发生了变化。研究发现, 在植物变绿过程中, 编码谷氨酰 - tRNA 还原酶 (GluTR) 的 *HEMA1* 及编码谷氨酸 - 1 - 半醛 - 2,1 - 氨基变位酶 (GSA-AM) 的两个基因 *GSA1* 和 *GSA2* 逐渐被激活诱导, 促进  $\delta$  - 氨基酮戊酸 (ALA) 的合成 (Matsumoto et al., 2004; McCormac & Terry, 2004); 编码  $\delta$  - 氨基酮戊酸脱水酶 (ALAD) 的

*HEMB1* (Tang et al., 2012) 和编码尿卟啉原III脱羧酶 (UROD) 的 *HEME* (Mock et al., 1995) 明显增加; 同时编码 Mg - 螯合酶的 *CHLH*、*CHLI1*、*CHLI2* 和 *CHLD* 均被光诱导 (Stephenson & Terry, 2008); 大麦和烟草中编码 Mg - 原卟啉IX甲基转移酶 (MgPMT) 的 *CHLM* 在转录和翻译水平上均组成型表达, 光下几小时内 MgPMT 酶活性迅速增加 (Stenbaek & Jensen, 2010); 而编码 Mg - 原卟啉IX单甲基酯环化酶 (MgPMEC) 的 *CRD1* 在黄化苗中表达量较低, 但在植物变绿过程中却显著增加 (Yang et al., 2015)。

研究发现, 植物中的原叶绿素酸酯氧化还原酶 (POR) 依赖于光 (Yuan et al., 2010, 2012), 其将 3,8 - 二乙烯原叶绿素酸酯 (DV-Pchlide) 催化为二乙烯叶绿素酸酯 a (DV-Chlide a) 或将原叶绿素酸酯 a (Pchlide a) 转化为叶绿素酸酯 a (Chlide a)。目前在拟南芥中已经鉴定到编码 POR 酶的 3 个基因 *PORA*、*PORB* 和 *PORC*。研究发现, *PORA* 在黄化苗中有所表达, 但植物见光后 *PORA* 迅速下调, *PORA* 蛋白也快速降解至消失 (Armstrong et al., 1995); *PORB* 酶对光不敏感, 其基因和蛋白在黑暗和光下无显著变化; *PORC* 在黑暗下生长的幼苗中几乎不表达, 但在高光强下表达水平显著增加 (Masuda et al., 2003)。黄瓜和豌豆中仅有一个基因编码 POR 蛋白, 研究报道, 黄瓜中的 *POR* 受光诱导, 而豌豆中的 *POR* 在植株变绿的过程中保持不变 (Fusada et al., 2000), 这表明 *POR* 存在物种差异性, 光对这些基因的调控作用可能多样化。

叶绿素酸酯 a 加氧酶 (CAO) 可以将 Chlide a 转化为叶绿素酸酯 b (Chlide b)。研究发现, 拟南芥中的 *CAO* 在黑暗下表达量很低, 但在光下显著增加 (Espineda et al., 1999); 水稻中的 *OsCAO1* 在光和黑暗下的表达方式与拟南芥的 *CAO* 表达方式相似, 但水稻 *OsCAO2* 表达量却在光下明显下降 (Lee et al., 2005), 这说明在 Chl 生物合成基因中, 同一物种同一家族基因的表达方式也可能不同。含有  $Mg^{2+}$  的叶绿素合酶 (CHLG) 将 Chlide a 和 Chlide b 催化为 Chl.a 和 Chl.b。黑麦中的 *CHLG* 在黑暗与光下的转录速率相同 (Schmid et al., 2001), 但拟南芥中单拷贝的 *CHLG* 在见光后表达量逐渐增加 (Matsumoto et al., 2004)。以上结果表明, 黑暗或长期遮光不利于植物转绿, 光通过调控 Chl 生物合成途径中的关键基因影响 Chl 生物合成。然而, 在黄瓜、甜椒等作物中, 弱光或短暂遮光后, 叶片中的 Chl 合成却有所增加 (Nyitrai et al., 1994; 史庆华 等, 2005; 刘国顺 等, 2007; Sui et al., 2012; 李汉生和徐永, 2014), 其主要原因是减弱光强缓解了强光对植物的光抑制和对 Chl 的破坏, 同时植物对弱光做出适应反应, Chl.b 和总 Chl 含量升高且 Chl.a/b 比值降低, 这样有利于植物捕获更多光能, 弥补外界光照不足的缺陷 (刘国顺 等, 2007)。

强光下, 早期光诱导蛋白 ELIPs (early light-induced proteins) 迅速增加, 进而抑制谷氨酰 - tRNA 还原酶 GluTR 与 Mg - 螯合酶的亚基 *CHLH* 和 *CHLI*, 减少自由态 Chl 的生物合成, 从而减缓光氧化胁迫 (Tzvetkova-Chevolleau et al., 2007)。Zhang 等 (2016) 的研究报道, 强光下抑制线粒体的抗氰呼吸会增加质体 NADPH/NADP<sup>+</sup> 的比率, 促进 NADP<sup>+</sup> - 铁氧还蛋白 (FNR) 与叶绿体膜内的易位子 62 (Tic 62) 发生蛋白互作, 进而阻碍叶绿体蛋白向膜内的运输, 致使 Chl 合成酶 (如 GluTR、PBGD、PPOX、*CHLH*、*PORB*、*CHLG*) 和叶绿醇合成的香叶酰还原酶 GGR (Geranylgeranyl Reductase) 向膜内的运输受阻, 影响叶片中 Chl 的生物合成, 使其含量急剧下降 (Zhang et al., 2016)。以上结果表明, 植物变绿过程中光强会通过综合调控叶绿体和线粒体间的代谢信号, 以及 Chl 合成途径相关酶和基因的表达来调控植物 Chl 的生物合成。

### 1.3 光质调控叶绿素的生物合成

对植物而言, 不同光合色素 (如 Chl 和类胡萝卜素) 的吸收光谱不同, 故光质对光合色素合成的影响也不同 (刘晓英 等, 2010)。徐凯等 (2005) 利用不同颜色薄膜对草莓进行不同光质处理后

发现, 草莓叶片 Chl 的含量为: 红膜 > 白膜 > 黄膜 > 绿膜 > 蓝膜。对黄瓜、彩色辣椒、白菜、叶用莴苣、青蒜苗等的研究均表明, 红光有利于叶片中 Chl 的积累, 而蓝光则抑制 Chl 的积累, 但蓝光处理可提高 Chl.a 与 Chl.b 的比值, 红光可降低该比值 (杜洪涛 等, 2005; 倪纪恒 等, 2009; 许莉 等, 2010; 杨晓健 等, 2011; 陈祥伟 等, 2013)。然而, 同一种光质对不同植物 Chl 生物合成的影响也有所不同。Saebo 等 (1995)、Bach 和 Krol (2001) 在研究中分别发现, 蓝光促进桦树叶组织和风信子愈伤组织中 Chl 的形成, 红光则抑制 Chl 的积累。Kobayashi 等 (2013) 也在研究中发现, 蓝光下生长的水培莴苣叶片中的 Chl 含量高于红光, 但 Fan 等 (2013) 报道, 红蓝光处理较单色光处理, 白菜的叶绿素生物合成前体含量较高, 这可能因为不同植物对不同光质的响应不同。另外, Chl.a 在 430.6 和 660.9 nm 处有吸收峰, Chl.b 在 456.9 nm 和 643.8 nm 处有吸收峰 (卢东昱 等, 2006), 二者均在红光和蓝紫光区有明显的吸收, 同种光质的 LED 灯由于光谱范围的部分差异, 可能会对植物 Chl 合成的作用不同, 因此, 在试验中明确及限定光谱波长范围是解决上述问题的关键。

光受体感知自然界不同的光质, 参与植物 Chl 生物合成的调控过程。研究发现, 远红光和红光的受体光敏色素 A (phyA) 和 B (phyB) 均参与 Chl 的生物合成过程。白光下, phyA 和 phyB 不仅通过正调控 *POR* 促进 Chl 生物合成 (Huq et al., 2004), 还通过促进 Chl.a/b 结合蛋白 CAB 的积累诱导 Chl 的合成 (Feng et al., 2014); 红光下, phyB 正调控 Chl 的生物合成 (Zhao et al., 2013; Lim et al., 2018); 遮阴或低强度远红光下, *phyA* 突变体的 Chl 生物合成基因 (*HEMA1*、*GUN5*、*CHLM*、*PORB*、*PORC*) 明显受到抑制 (Brouwer et al., 2014; Lim et al., 2018)。但远红光会加速黄瓜中 Chl 的降解 (Tucker, 1981), 这可能与 phyA 介导远红光抑制植物变绿相关 (Barnes et al., 1996), 而位于 phyA 信号下游的 TFL2 (TERMINAL FLOWER2) 蛋白正调控 *PORA* 和 Chl 的生物合成, *tf2* 突变体中 *PHYA* 表达水平显著上升 (Valdés et al., 2012)。以上结果表明 phyA 与 phyB 在远红光和红光下对 Chl 生物合成的调节作用不同, 其机制有待深入研究。

研究发现, 隐花色素 (CRY) 和向光色素 (PHOT) 是感知蓝光的两类受体 (景艳军和林荣呈, 2017)。CRY 和 PHOT1 介导蓝光诱导 Chl 合酶基因 *CLH2* 的表达, 进而促进 Chl 的生物合成 (Banas et al., 2011); 而 CRY1、CRY2 和 phyA 介导蓝光对 Chl 结合蛋白 D2 合成基因 *psbD* 的转录激活 (Thum et al., 2001), 进而维持光系统 II 的正常运行; PHOT 诱导捕光复合体胁迫相关蛋白 LHCSR3 的积累, 启动光系统热耗散机制, 缓解强光对植物造成的伤害 (Petroustos et al., 2016)。强烈的紫外光 UV-C 照射会抑制 Chl 的生物合成 (Rusaczonok et al., 2015), 但低强度的紫外光可以促进 Chl 的合成 (Dhanya & Puthur, 2017)。研究发现, 番茄 UV-B 受体 UVR8 可以诱导 SIGLK2 (GOLDEN2-LIKE2) 蛋白的积累, 进而促进叶绿体的发育和 Chl 的生物合成 (Li et al., 2018)。以上结果说明, 光受体在光调控植物 Chl 生物合成中起着重要的作用。但光受体不只感受单一波长的光质, 因此单一光质下可能有多个光受体同时参与 Chl 的生物合成, 其作用机制及复杂的调控网络值得进一步研究。

#### 1.4 光周期及昼夜节律调控叶绿素的生物合成

光周期是指昼夜周期中光照期和暗期的交替变化, 光周期现象是植物对光暗循环变化所作出的响应, 该过程涉及到植物感知不同的光照, 进而区分日照长短、调节植物体内的生物钟等反应。马绍英等 (2010) 以葡萄砧木和变叶葡萄试管苗为试验材料, 用不同光周期对叶片色素含量进行研究, 结果表明光周期越短, Chl 合成能力越差。查凌雁和刘文科 (2017) 研究了红蓝光配比与光周期对樱桃萝卜生长的影响, 结果表明在红蓝光比例一致下, 光周期 (光/暗) 16 h/8 h 较 12 h/12 h 处理显著提高了樱桃萝卜新叶的 Chl 含量。何蔚等 (2018) 通过 3 种光周期 (光/暗: 14 h/10 h、7 h/5 h、3.5 h/2.5 h) 对番茄植株进行处理, 发现短日照 (7 h/5 h 和 3.5 h/2.5 h) 处理的番茄叶片出现缺绿症

状。另外,番茄幼苗从光周期(光/暗)12 h/12 h转到3 h/3 h下,Chl合成明显下调,但在辣椒中未受影响(Chi, 2003)。以上结果表明,延长光照时间可以促进叶片Chl的积累。为阐明上述作用机制,Wang等(2017)在水稻中鉴定到一个控制Chl合成途径中MgPMT酶活性的天然突变体 $yg118$ (*yellow-green leaf 18*),发现 $yg118$ 突变后的水稻Chl合成降低,但延长光周期后 $yg118$ 突变体的Chl合成显著增加。这可能是YGL18蛋白功能在 $yg118$ 突变体中并未完全丧失,长日照时突变体中产生了更多的YGL18蛋白并催化一小部分Mg-原卟啉IX单甲基酯环化酶(MgPMEC),最终导致了Chl的生物合成。另外,编码叶绿体NADPH硫氧还原酶的NTRC正调控Chl的生物合成,光周期从短日照(8 h/16 h)变为长日照(16 h/8 h)时, $ntrc$ 突变体中Chl生物合成降低的现象会被抑制(Lepisto et al., 2009)。而编码DPOR酶1个亚基的 $chlB$ 是短日照下调Chl合成的必需因子(Ueda et al., 2014)。然而,鲍顺淑等(2007)和刘庆(2015)分别在铁皮石斛和草莓苗中发现,随着光照时间的延长,铁皮石斛组培苗和草莓叶片的Chl含量均表现为先增加后减小的趋势,原因是随着光周期的延长,叶绿体内光合产物逐渐增加,当超过一定水平后,由于植物暂时不需要合成更多的光合产物,故通过负反馈作用阻止Chl的进一步合成。但也有研究发现,叶菜类(如叶用莴苣、红苋菜、红菠菜、瑞士甜菜、红甜菜、绿苋菜等)光周期(光/暗)为12 h/12 h时的Chl含量高于18 h/6 h和24 h/0 h(Ali et al., 2009; Park et al., 2013),这说明有些园艺植物并非光照时间越长,Chl合成越多。综上,适当延长光周期使植物的光合作用时间延长,有利于植物Chl的生物合成,但不同植物Chl合成的最佳光周期存在差异性,寻找不同园艺植物适当的光周期是提高园艺作物产量的重要环节之一。

昼夜节律是指生命活动以24 h左右为周期的变动。光受体感知光信号后,通常会将信号传递给生物钟和节律调节基因,并由其继续将信号向后传递。随着昼夜光照变化,植物对Chl的需求也有所不同(Stenbaek & Jensen, 2010)。ALA作为植物四吡咯生物合成的第1个产物,是植物四吡咯代谢调控的关键步骤,能够有效地控制Chl的生物合成。Kruse等(1997)和Huang等(1989)研究表明,ALA的合成具有明显的昼夜节律性。宽叶吊兰叶片ALA的积累在中午12:00时处于最低值,血红素(Heme)在此时却达到最大值,这是由于Heme的积累会导致ALA的合成受阻(Vothknecht et al., 1988; 董立花等, 2015);此外,黑暗下原叶绿素酸酯(Pchlide)的积累也会导致该代谢过程受阻,从而使Heme在黑暗条件下缓慢增加,抑制ALA的合成(Vothknecht et al., 1988; 董立花等, 2015);而Mg-proto IX和Heme的最大峰值呈现出此消彼长的现象,表明其在植物四吡咯代谢网络中存在着明显的竞争关系(董立花等, 2015)。有研究指出,宽叶吊兰中Mg-proto IX的昼夜节律变化与番茄中Mg-Proto IX的变化规律相似(Golden et al., 1997)。昼夜节律对植物镁离子螯合酶各亚基的表达也有调控作用,但调控模式不尽相同。在拟南芥中, $CHLI$ 、 $CHLD$ 和 $CHLH$ 的表达都具有相似的昼夜节律性,黑暗到光照下, $CHLI$ 、 $CHLD$ 和 $CHLH$ 表达达到高峰;在烟草中,尽管 $CHLH$ 和 $CHLI$ 的表达具有相同的节律性,但 $CHLD$ 的表达规律则不同,光照到黑暗的转变时表达到达最高峰(Papenbrock et al., 1999)。昼夜节律不仅可以调控镁离子螯合酶基因的表达,还可以通过调控叶绿体中游离ATP和镁离子的相对浓度来影响镁离子螯合酶的活性。如将菠菜从黑暗转到光下,其叶绿体基质中游离的镁离子浓度急剧上升(Ishijima et al., 2003),使镁离子螯合酶的构象发生变化,增强了镁离子螯合酶与其底物和ATP的结合能力(Reid & Hunter, 2004),进而提高了镁离子螯合酶的活性,促进菠菜叶片中Chl的生物合成。此外,昼夜节律会通过LHY和CCA1调控叶绿素a/b结合蛋白2( $CAB2$ )的基因表达,进而影响Chl的生物合成(Xu et al., 2007)。以上研究表明,Chl的生物合成受到昼夜节律的调控,但其中间代谢产物含量的变化规律部分与昼夜节律的变化规律并不完全一致。明确昼夜节律对Chl生物合成的调控机制,有利于充分利用设施园艺光

环境调控手段, 促进园艺植物的生长和发育。

## 2 光信号转录因子对叶绿素生物合成的调控作用

### 2.1 光信号转录因子及其靶基因启动子光响应元件

表 2 中总结了不同物种中对 Chl 生物合成起主要调控作用的转录因子及其靶基因、靶基因启动

**表 2 不同物种转录因子对叶绿素的调控作用**  
**Table 2 Regulation effect of transcription factors of different species on chlorophyll biosynthesis in plants**

转录因子 Transcription factor	靶基因 Target gene	启动子结合位点 Binding sites in promoter	叶绿素 含量 变化 Chl content	物种 Species	参考文献 Reference
HY5	<i>PORC/LHCA4/GUN5</i> ↑ <i>CAB1</i> ↑	G-box (CACGTG) Z-box(ATACGTGT 或 ACACATAT)	↑	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Catalá et al., 2011; Toledo-Ortiz et al., 2014
PIF1	<i>PORC</i> ↑ <i>FeChII</i> ↓	G-box (CACGTG)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Huq et al., 2004; Moon et al., 2008; Zhong et al., 2009
PIF3	<i>GUN5/LHCB2.2/PSBQ</i> <i>/PSAE1</i> ↓	G-box (CACGTG)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Shin et al., 2009; Liu et al., 2013b
PIF4	<i>PORC/LHCA4/GUN5</i> ↓ <i>NYE1</i> ↑ <i>GLK2</i> ↓	G-box (CACGTG) E-box (CACATG)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Toledo-Ortiz et al., 2014; Song et al., 2014
PIF5	<i>SGR1/NYCI</i> ↑	G-box (CACGTG)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Sakuraba et al., 2014; Zhang et al., 2015
PIL1	<i>PORB/CAO/GLK1</i> ↑ <i>GLK2</i> ↑	G-box (CACGTG) E-box (CACATG)	↑	水稻 <i>Oryza sativa</i>	Sakuraba et al., 2017
FHY3/FAR1	<i>HEMB1/ARC5</i> ↑	FBS-box (CACGCGC)	↑	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Ouyang et al., 2011; Tang et al., 2012
GLK1/2	<i>PORB/CAO/LHCB1/2/</i> <i>4</i> ↑ <i>LHCB6</i> ↑ <i>LHCA1/2/3</i> ↑	G-box (CACGTG) CCAATC G-box (CACGTG)	↑	水稻 <i>Oryza sativa</i> ; 番茄 <i>Solanum lycopersicum</i> ; 辣椒 <i>Capsicum frutescens</i> ; 拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Waters et al., 2009; Powell et al., 2012; Brand et al., 2014; Sakuraba et al., 2017
RVE1	<i>PORA</i> ↑	EE-box (AAAATATCT)	↑	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Xu et al., 2015
CCA1	<i>PORA</i> ↑	EE-box (AAAATATCT)	↑	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Ni et al., 2009
ABI5	<i>SGR1/NYCI</i> ↑	ABRE-box (YACGT)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Sakuraba et al., 2014
ERF13	<i>PPH</i> ↑	DRE-box (G/ACCGAC)	↓	柑橘 <i>Citrus reticulata</i> Blanco	Yin et al., 2016
EIN3	<i>NYE1/NYCI/PAO</i> ↑	EBS-box [A(C/T)G(A/T)A(C/T) CT]	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Qiu et al., 2015
ARF10	<i>GLK1</i> ↑	ARF-box (TGTCTC)	↑	番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	Yuan et al., 2018
MYC2/3/4	<i>PAO/NYCI/NYE1</i> ↑	G-box (CACGTG)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Zhu et al., 2015
MYB7	<i>SGR1</i> ↑	GGATG	↓	猕猴桃 <i>Actinidia chinensis</i> Planch	Ampomah-Dwamena et al., 2018
NAC016	<i>SGR1</i> ↑	NAC-box (TTGGATXXA)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Sakuraba et al., 2016
NAC046	<i>NYCI/SGR1/SGR2/</i> <i>PAO</i> ↑	NAC-box (TTGGATXXA)	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Oda-Yamamizo et al., 2016
WRKY40	<i>LHCB</i> ↓	W-box [TTGAC(C/T)]	↓	拟南芥 <i>Arabidopsis</i>	Liu et al., 2013a

注: ↑ 表示基因上调或叶绿素含量上升, ↓ 表示基因下调或叶绿素含量降低。

Note: ↑ indicates the upregulation of chlorophyll genes and content; ↓ indicates the downregulation of chlorophyll genes and content.

子上的结合位点、Chl 含量的变化等。光信号转录因子主要通过 Chl 生物合成相关基因启动子上的光响应元件（如 G-box、I-box、GT1-box 和 ATCTA-box）结合，进而转录激活下游靶基因。利用 PlantCARE 数据库对植物 Chl 生物合成途径中主要基因启动子上的光响应元件进行预测分析，结果显示大部分 Chl 生物合成基因的启动子上都有多个光响应元件（表 3），这进一步说明植物 Chl 的生物合成与光信号相关。

**表 3 拟南芥叶绿素生物合成相关基因启动子上的光响应元件**  
**Table 3 Light-responsive elements in the promoters of chlorophyll biosynthesis genes in Arabidopsis**

核心元件 Core sequence	叶绿素生物合成相关基因 Chlorophyll biosynthesis genes														
	HEMA1	GSA1	GSA2	HEMB1	HEMA1	HEMA2	HEMG1	CHLH	CRD1	DVR	PORA	PORB	PORC	CHLG	CAO
AAAC-motif (CAACAAAAACCT)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
ACE (ACGTGGA 或 CTAACGTATT 或 AAAACGTTTA 或 GACACGTATG)	1	0	0	1	3	2	0	2	0	0	2	0	2	0	0
AE-box (AGAAACA/TA/T)	4	0	0	0	4	0	3	0	1	0	2	1	0	1	1
3-AF1 binding site (AAGAGATATTT)	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
as-2-box (GATAATGATG)	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	4	0
AT1-motif (ATTAATTTTACA)	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ATC-motif (AGTAATCT 或 TGCTATCCA 或 GCCAATCC)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
ATCC-motif (CAATCCTC)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ATCT-motif (AATCTG/AATCC/G/T)	1	1	0	1	2	1	1	0	2	0	2	1	0	1	1
Box-4 (CACGTT 或 ATTAAT)	13	1	0	1	1	1	10	2	1	3	0	1	1	2	1
Box I (TTTCAAA)	2	3	2	0	1	0	3	2	2	3	0	2	0	4	2
Box II (TGGTAATAA 或 TCCACGTGGC)	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
CATT-motif (GCATTC)	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
chs-CMA1a (TTACTTAA)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
chs-CMA2a (TCACCTGA)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
4cl-CMA2b (TCTCACCAACC)	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
G-Box (CACGTC/G 或 CACATGG 或 TGACGTGG)	0	8	3	0	4	4	7	5	4	3	7	6	7	11	8
GA-motif (AAGGAAGA 或 AAAGATGA 或 ATAGATAA)	0	0	1	2	0	1	1	2	2	1	1	2	1	1	1
GAG-motif (G/AGAGAG/TT/G)	1	1	2	0	1	2	0	1	1	5	3	3	3	1	1
Gap-box (AAATGGAGA)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
GATA-motif (AAGGATAAGG 或 GATAGGA/G 或 AAGATAAGATT)	0	0	0	1	1	0	0	1	4	0	1	1	2	0	1
GATT-motif (CTCCTGATTGGA)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GT1-motif (GGTTAA 或 AATCCACA)	0	2	5	0	4	1	2	1	0	1	1	3	0	0	1
I-box (CTCTTATGCT 或 ATGATATGA 或 CCATATCCAAT 或 GATAA/T/GGG/A 或 TATTATCTAGA)	1	2	3	1	4	1	0	0	2	0	1	1	2	1	1



续表 3

核心元件 Core sequence	叶绿素生物合成相关基因 Chlorophyll biosynthesis genes														
	<i>HEMA1</i>	<i>GSA1</i>	<i>GSA2</i>	<i>HEMB1</i>	<i>HEME1</i>	<i>HEME2</i>	<i>HEMG1</i>	<i>CHLH</i>	<i>CRD1</i>	<i>DVR</i>	<i>PORA</i>	<i>PORB</i>	<i>PORC</i>	<i>CHLG</i>	<i>CAO</i>
LAMP-element (CCAAAACCA 或 CTTTATCA)	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
L-box (CTCACCA/TACC)	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
MBS (TAACTG)	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
MNF1 (GTGCCCA/T)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
MRE (AACCTAA)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
rbcS-CMA7a (GTCGATAAGG)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sp1 (CCG/ACCC)	1	2	2	0	0	1	0	3	1	2	1	0	2	1	0
TCCC-motif (TCTCCCT)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0
TCT-motif (TCTTAC)	3	4	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2
Circadian (CAANNNNATC)	3	1	0	3	2	6	0	1	1	1	3	2	3	4	3

## 2.2 光信号转录因子对叶绿素生物合成的调控机制

### 2.2.1 HY5

HY5 (ELONGATED HYPOCOTYL5) 是亮氨酸拉链 (bZIP) 类的转录因子, 位于光受体下游, 将光信号传递给下游作用元件。在可见光和 UV-B 的光照条件下, HY5 能够结合到本身基因的启动子上, 促进基因的表达 (Abbas et al., 2014; Binkert et al., 2014)。研究发现, HY5 在 GUN5 (GENOMES UNCOUPLED5) 和热激蛋白 HSP90 (Heat-shock protein) 下游参与 Chl 的生物合成调控 (Kindgren et al., 2012), 作者根据前人研究基础总结模式图 (图 2)。而 HSP90 是 Mg-Proto IX 的假定结合蛋白, 其 ATP 酶活性受到体外四吡咯的抑制 (Kindgren et al., 2012)。HY5 与 PRR5 (PSEUDO-RESPONSE REGULATORS) 协同抑制另一个转录因子 C-重复序列结合因子 CBFA (C-REPEAT BINDING FACTORS A) 的表达 (Noren et al., 2016; 图 2), 而 CBFA 是血红素激活蛋白 HAP (HEME ACTIVATOR PROTEIN) 转录复合体的 1 个非功能亚基, 可以促进血红素诱导基因的表达, 若 CBFA 基因表达受到抑制, 其他功能性亚基进入 HAP 复合体中, 诱导光合相关核基因 *PHOTOSYNTHESIS-ASSOCIATED NUCLEAR GENES (PhANGs)*, 如 *LHCB* 的表达 (Zhang et al., 2013)。在 GUN5-HSP90-HY5 信号通路中, HSP90 失活会导致昼夜节律元件 ZTL (ZEITLUPE) 转录水平下调 (Noren et al., 2016), 而 ZTL 转录活性的下调会诱导 HY5 和 PRR5 的表达, 进而抑制 *CBFA* 表达, 促进 *PhANGs* 的表达 (图 2)。黑暗下, GUN1 (GENOMES UNCOUPLED1) 质体定位的信号促进 *ABI4* (ABA INSENSITIVE 4) 的表达, *ABI4* 一方面直接结合到 *LHCB* 启动子上占据光信号转录因子 GBF 的结合位点 (CCACGT), 抑制 *LHCB* 的表达 (Koussevitzky et al., 2007; 图 2); 另一方面, *ABI4* 直接结合到 *COPI* (CONSTITUTIVE PHOTOMORPHOGENIC1) 的启动子上促进 *COPI* 的表达 (Xu et al., 2016; 图 2), E3 泛素连接酶 COP1 随后将 HY5 降解 (Osterlund et al., 2000), 抑制 *PhANGs* 的表达 (图 2)。研究发现, 植物从黑暗转到光下, 光促进了 HY5 蛋白的大量积累, 使 COP1 蛋白逐渐从细胞核转到细胞质中, 但光照初期 COP1 并未完全转移到细胞质中 (Jang et al., 2010), 细胞核中的 COP1 与 *ABI4* 互作并将其降解 (Xu et al., 2016); 同时, 转录因子 HY5 结合到 *COPI* 的启动子上抑制其表达 (图 2), 减少了 COP1 对 HY5 的抑制作用, 进而促进了 *PhANGs* 和 Chl 合成相关基因的表达。光暗变化中, HY5、COP1 及 *ABI4* 在细胞核与细胞质中的动态过程, 调控了 *PORA*、*HEMA2*、*FC2* 等许多四吡咯合成酶的关键基因 (Xu et al., 2016), 从而影响了 Chl 的生物合成过程。但 HY5 转录因子对下游 Chl 生物合成靶基因的直接调控作用及机制尚不清楚, 值得深入研究。

### 2.2.2 PIFs

基本螺旋-环-螺旋转录因子 (bHLH) 是植物中最大的转录因子家族之一。植物光敏色素互作因子 (PIFs) 是 bHLH 家族中的一类蛋白, 可直接与光敏色素结合, 负调控植物的光形态建成 (Shin et al., 2009)。目前发现, 模式植物番茄中有 8 个 PIFs (Rosado et al., 2016), 但其在 Chl 生物合成中的作用尚不清楚。而 PIF1 和 PIF3 被认为是拟南芥 6 个 PIFs 蛋白 (PIF1、PIF3、PIF4、PIF6、PIF7 和 PIF8) 中最主要的光响应转录因子 (Shin et al., 2009)。研究发现, *pif1* 突变体中原叶绿素酯 (Pchl<sub>ide</sub>) 大量积累易发生光漂白。因为 PIF1 蛋白可以与 EIN3/EIL1 蛋白互作进而抑制 Pchl<sub>ide</sub> 大量积累 (Zhong et al., 2009)。在植物去黄化过程中, PIF1 可以直接调控 *CHLH*、*PORC*、*CAO*、*FC*、*HO3* 等 Chl 合成相关的靶基因, 进而影响 Chl 的生物合成 (Huq et al., 2004; Moon et al., 2008; 图 2)。值得注意的是, 尽管 PIF1 可以直接与 *PORC* 启动子上的 G-box 结合, 并激活 *PORC* 在黑暗中的表达, 但有研究报道, *PORC* 仅在光下才开始翻译 (Moon et al., 2008), 而 PIF1 蛋白在光下逐渐降解, 因此, PIF1 可能不是调控 *PORC* 表达的最关键因子, 其潜在调控因子需要深入挖掘与探索。由于 POR 家族基因在不同物种及同种物种间均存在多样性 (Waters et al., 2009), 园艺植物中不同 PIFs 蛋白是否参与调控不同 POR 家族基因有待进一步研究。

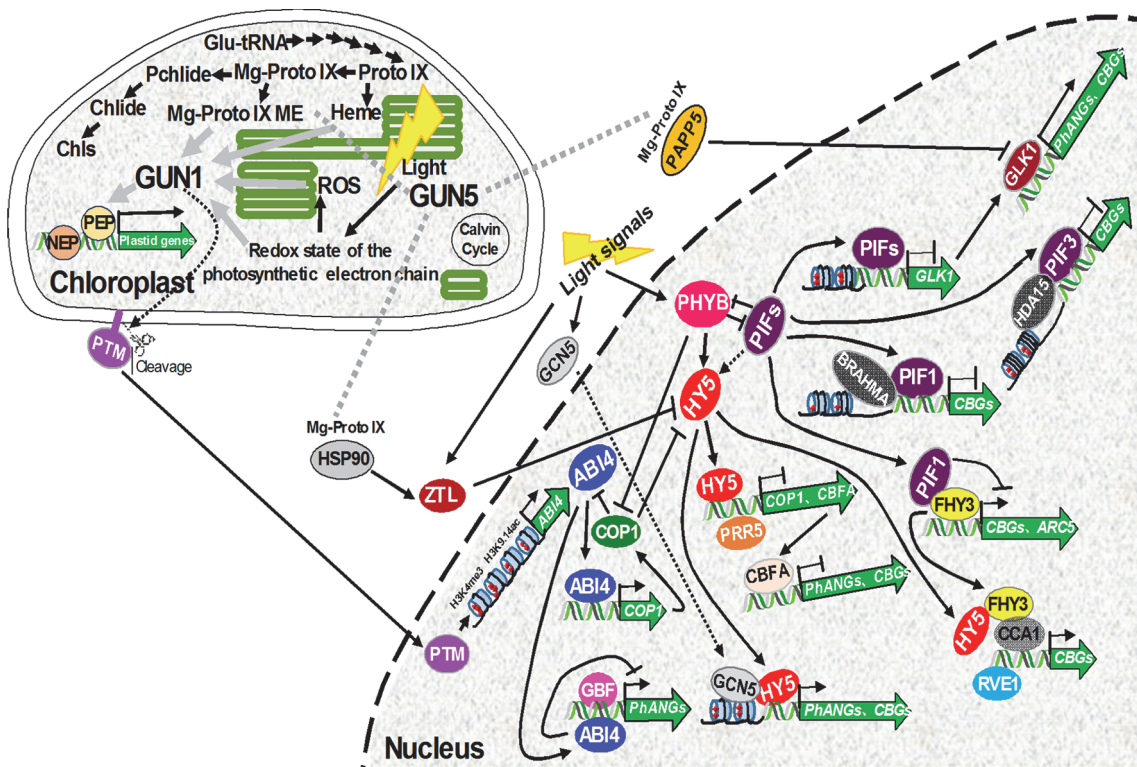


图 2 光信号对植物叶绿素生物合成基因的调控模型

Fig. 2 Model of light signaling regulation of chlorophyll biosynthetic genes in plants

黑暗下, PIFs 不仅介导光敏色素 B (PHYB) 的降解 (Ni et al., 2014), 而且直接结合到质体信号途径 *GLK1* (*GOLDEN2-LIKE*) 基因的启动子上, 抑制它的表达 (Martin et al., 2016; 图 2), 进而抑制 Chl 合成基因 (*CHLOROPHYLL BIOSYNTHESIS GENES*, *CBGs*) 的表达; 光照下, PIFs 蛋白迅速被降解, 质体信号途径 GUN1-GLK1 激活, GLK1 和 GLK2 转录因子正调控光合作用相关

核基因(如 *LHCs* 等)和 Chl 合成基因(如 *HEMA1*、*CUN4*、*CHLH* 和 *CAO* 等)的表达,进而促进 Chl 的生物合成(Waters et al., 2009; Martin et al., 2016)。另外, *GUN5* 下游的质体信号因子 Mg-proto IX 结合蛋白 PAPP5 (PHYTOCHROME ASSOCIATED PROTEIN PHOSPHATASE 5) 负调控 *GLK1* 和 *GLK2* 的表达(Barajas-Lopez et al., 2013; 图 2), 抑制 Chl 的生物合成, 因此, 转录因子 GLKs 在 Chl 生物合成中也起着重要的作用, 但 GLKs 是否直接调控 *PORs* 基因的表达尚不清楚。

### 2.2.3 FHY3 和 RVE1

FHY3 (FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL 3) 是远红光信号转导途径中的重要组分, 是一类由古老转座酶衍变而来的新型转录因子, 以同源或异源二聚体的形式特异结合在下游靶基因的 FBS (FHY3/FAR1 DNA binding sites) 顺式元件上调控基因表达(Ouyang et al., 2011)。研究发现, 光可以诱导 *FHY3* 和 *FAR1* 的表达, *FHY3/FAR1* 转录因子直接结合到 *HEM1* 的启动子上激活其表达, 促进植物 Chl 的生物合成(图 2); 在这个过程中, *PIF1* 会通过与 *FHY3* 发生蛋白互作来抑制 *HEM1* 的表达(Tang et al., 2012; 图 2), 从而维持植物体内的 Chl 水平, 防止过多自由态 Chl 产生引起氧化胁迫。此外, *FHY3* 还通过激活 *ARC5* 参与叶绿体发育的调控过程(Ouyang et al., 2011)。

研究发现, 昼夜节律中的其他成分也参与光信号对 Chl 合成的调控过程(Yuan et al., 2016)。黑暗下, *RVE1* 直接结合到 *PORA* 的启动子上激活其表达(Xu et al., 2015; 图 2), 因此, 在过表达 *RVE1* 的拟南芥植株中 *PORA* 的表达显著上调, 致使 Pchl<sub>ide</sub> 积累减少; 但同时发现, 过表达 *RVE1* 植株中的 *GSA2*、*CHLH*、*CRD1* 表达量均下降, 而 *HEMA1* 却未发生变化(Xu et al., 2015), 因此, *RVE1* 可能通过调控不同的 Chl 生物合成基因来影响 Chl 的合成。此外, 昼夜节律控制的中央振荡器组分 *CCA1* (CIRCADIAN CLOCK ASSOCIATED 1) 可以与 *PORA* 启动子上的 EE-box 相结合, 进而激活 *PORA* 的表达(Ni et al., 2009; 图 2)。*FHY3* 除了直接转录调控 Chl 生物合成靶基因 *HEM1* 外(Tang et al., 2012; 图 2), 还可能与光信号重要转录因子 *HY5* 及昼夜节律重要组分 *CCA1* 发生蛋白互作(Li et al., 2011; 图 2), 形成蛋白复合体共同调控植物 Chl 的生物合成, 明确这些蛋白复合体在光调控园艺植物 Chl 生物合成中的作用机制及调控网络有着重要的生物学意义。

## 3 光对叶绿素生物合成基因的表达遗传调控

### 3.1 表观遗传在光调控叶绿素合成中的作用

光响应中的光信号和氧化还原信号均调控植物核基因的表达, 这个过程中除转录因子外, 表观遗传调控(DNA 甲基化、染色质重塑和组蛋白修饰等)也起着重要的作用(Dietzel et al., 2015)。在光对 Chl 生物合成的调控过程中, 表观遗传调控起着重要的作用, 依据前人的研究基础, 总结(图 3)如下: 一是光通过对光信号转录因子的表观遗传调控, 进而影响 Chl 生物合成基因的表达(间接作用); 二是光通过调节表观遗传调控因子直接影响 Chl 生物合成基因的表达(直接作用); 三是光对光信号转录因子表观遗传修饰的同时, 转录因子与一些表观遗传的重要调控因子(如组蛋白甲基转移酶、乙酰转移酶、去乙酰化酶、染色质重组 ATP 酶等)互作, 共同调控 Chl 生物合成基因的表达。而在这个过程中, 组蛋白 N-端赖氨酸残留的甲基化和乙酰化是两种最常见的表观遗传修饰(Li et al., 2012)。

### 3.2 甲基化与乙酰化

#### 3.2.1 甲基化及去甲基化

通过 Chip-chip 测序分析发现, 植物幼苗从黑暗到光下的转化过程中, 许多光响应基因和 Chl 生物合成基因启动子上的组氨酸在不同位置 (如 H3K4me3、H3K9me、H3K9me2、H3K9me3、H3K27me3、H3K36me3 等) 上发生不同形式的甲基化 (Guo et al., 2008; Li et al., 2015)。研究发现, 具有 H3K4me3 修饰作用的跨膜转录因子 PTM 进入细胞核后对 *ABI4* 基因启动子上组蛋白进行甲基化修饰 (H3K4me3), 同时增加 *ABI4* 启动子上组蛋白乙酰化 (H3K9ac 和 H3K14ac) 的水平, 诱导 *ABI4* 的表达 (Sun et al., 2011; 图 2、图 3)。Li 等 (2015) 从拟南芥中共鉴定出 728 个组蛋白甲基转移酶 SDG8 的直接基因靶标, 其中约 64% 易被光信号激活 (Li et al., 2015); 进一步研究发现, 组氨酸甲基转移酶 SDG8 通过改变 Chl 合成基因 (包括 *HEMA1*、*PORB* 和 *CHLM*) 启动子上组蛋白的甲基化 (H3K36) 水平, 调控它们的表达 (Li et al., 2015)。此外, 有研究指出, SWI2/SNF2 染色质重组 ATP 酶 BRAHMA (BRM) 与 PIF1 蛋白发生蛋白互作 (图 2、图 3), 并结合到 Chl 合成基因 *PORC* 的启动子上, 负调控该基因的组蛋白甲基化 (H3K4me3), 进而抑制 Chl 的合成 (Zhang et al., 2017)。而 BRM 向 *PORC* 基因调控区域的聚集可能是植物为了保证体内适量的 Chl 合成而产生的一种自我平衡机制, 因为在植物幼苗绿化过程中, PIF1 正调控 *PORC* 的表达 (Huq et al., 2004), 为了避免弱光环境下产生过多游离态的 Chl, 植物通过招募 BRM 使其抑制 *PORC* 的表达, 进而与 PIF1 形成了拮抗作用。

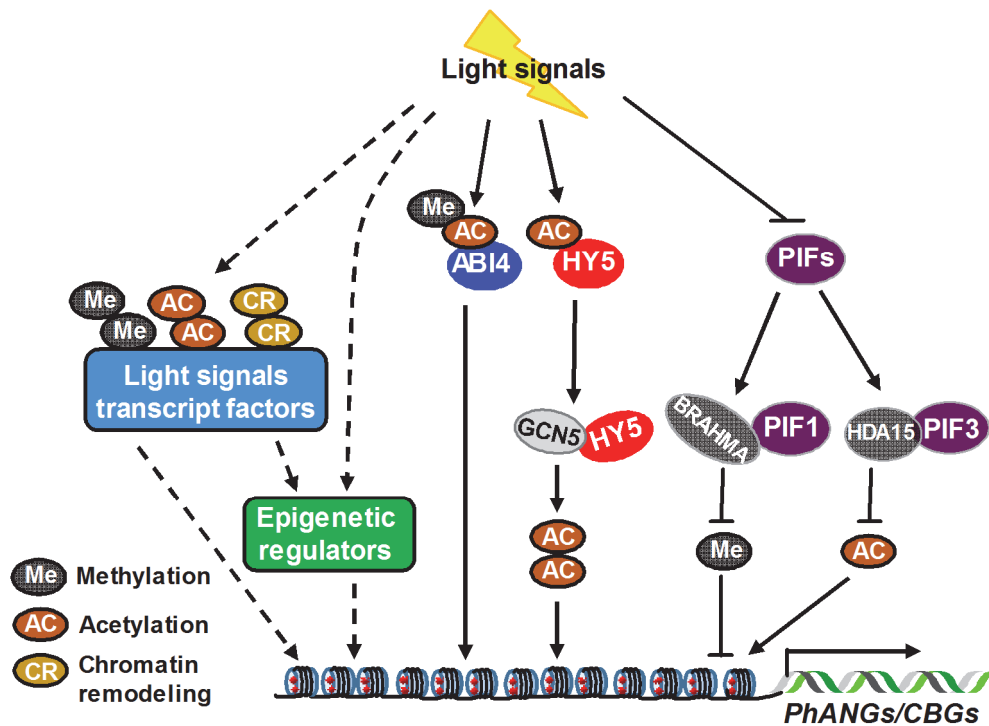


图 3 表观修饰在光调控植物叶绿素生物合成中的作用

Fig. 3 Roles of epigenetic modifications in light-regulation of chlorophyll biosynthesis in plants

### 3.2.2 乙酰化及去乙酰化

组蛋白乙酰化和去乙酰化对光调控核基因的表达至关重要 (Benhamed et al., 2006)。利用拟南芥乙酰转移酶 GCN5 (GENERAL CONTROL NONDEREPRESSIBLE 5) 对全基因组基因启动子进行

筛选, 研究发现, GCN5 可以结合到光响应基因的启动子上, 其中也有 HY5 的靶基因 (Benhamed et al., 2008)。进一步研究发现, HY5 可以与 GCN5 蛋白互作, 招募 GCN5 到光响应基因 (*PhANGs*) 和 Chl 合成相关基因 (*CBGs*) 的启动子上 (Servet et al., 2010; 图 2), 诱导 H3K9ac 及 H3K27ac 位点处的组蛋白发生乙酰化修饰 (Charron et al., 2009; 图 3), 进而促进这些基因的表达来增强植物 Chl 的生物合成 (Osterlund et al., 2000; Kindgren et al., 2012; Noren et al., 2016; Xu et al., 2016)。此外, 光信号对转录因子 HY5/HYH 启动子上 H3K9ac 位点的组蛋白乙酰化修饰也较高 (Charron et al., 2009; 图 3), 这表明光信号不仅可以直接改变 Chl 合成基因的乙酰化水平, 而且还可以对光信号转录因子进行表观修饰, 通过两方面的作用影响植物 Chl 的生物合成。研究报道, 黑暗下 PIF3 可以直接与组蛋白去乙酰化酶 HDA15 发生蛋白互作 (图 2、图 3), 招募 HDA15 共同结合到 PIF3 的靶基因上, 通过降低这些光合相关基因 (*PhANGs*) 和 Chl 合成基因 (*CBGs*) 的乙酰化水平及 RNA 聚合酶的活性 (图 3), 进而抑制 Chl 合成相关基因 *CBGs* (如 *CRD1*、*CHLH*、*CHLD*) 和光合相关基因 *PhANGs* (如 *LHCB2.2*) 的表达 (Liu et al., 2013b; 图 2、图 3); 而 HDA15 对靶基因的去乙酰化作用依赖于 PIF3, 只有 PIF3 存在时 HDA15 才可以结合到 *CBGs* 和 *PhANGs* 的启动子上, 所以由黑暗转到光下时, 随着植物体内 PIF3 蛋白被降解 (Ni et al., 2014), HDA15 也从 PIF3 的靶基因上解离 (Liu et al., 2013b), 光合相关基因开始大量表达, 进而促进植物 Chl 的生物合成 (图 3)。以上结果表明, 表观遗传修饰与设施光环境变化有着密不可分的关系, 因此, 深入挖掘表观遗传修饰在光调控 Chl 生物合成中的作用机制, 对充分了解设施光环境调控园艺植物 Chl 生物合成及生长发育有着重要的生物学意义。

## 4 展望

栽培中的光照条件是影响设施园艺作物生长水平的重要因素。气候条件、栽培季节、地理纬度、设施结构、栽培管理技术等因素对设施内的光照水平有极大的影响。在设施园艺生产过程中, 光照依旧靠自然光照, 低温弱光、高温强光极易出现, 均不利于植物 Chl 的生物合成, 影响其生长发育和产量的提高。因此, 明确光对园艺植物 Chl 生物合成的调控机制, 根据实际情况在设施内对园艺植物的光环境进行合理调控, 对生产实际有着重要的应用价值。

前人借助模式植物, 对植物 Chl 生物合成途径中的诸多基因进行克隆、鉴定及功能验证, 在光调控 Chl 生物合成中取得了一系列进展, 极大地推进了人们对该领域的认识, 然而还有许多问题值得进一步思考: (1) 尽管对于植物在光暗转变过程中 Chl 的合成已有很好的了解, 但对于植物如何区分光的强度及光谱变化还缺乏足够的认识, 这就需要在光受体和下游光信号转导两个层面进行深入研究; (2) 由于 Chl 生物合成网络复杂, 有较多支路, 转录复合体的形成、其对下游基因的转录以及这些复合体如何受光信号均有待阐明; (3) DNA 甲基化、组蛋白乙酰化和染色质重塑等表观遗传修饰在光影响 Chl 生物合成过程中的精细调控作用及分子机制值得深入研究; (4) 植物生长发育及逆境响应相关的小 RNA 或非编码区序列是否参与光对 Chl 生物合成的调控过程尚不清楚; (5) Chl 作为植物进行光合作用的主要色素, 目前其生物合成的环境调控因素以光照为主, 而在 Chl 形成特定过程中, 光与其他环境因素 (如高/低温、干旱、水涝、病虫害等) 及内源激素信号 (如赤霉素、乙烯、脱落酸、油菜素内酯等) 间如何耦合, 进而在转录、转录后、翻译和翻译后等多个水平上互作仍需深入研究; (6) 光对园艺作物, 尤其是茄果类、瓜类和叶菜类蔬菜中 Chl 合成关键调控因子的影响及其分子作用机制亟待研究。

以上几方面的深入研究不仅可以遗传改良植物光受体及其信号转导组分, 为园艺作物育种提供理论基础; 而且可以通过调控设施园艺光环境, 合理调节园艺作物 Chl 的生物合成, 进而提高园艺作物的光合效率、延缓其衰老、增强其环境适应性, 这在生产实际中也有着极大的应用价值。

## References

- Abbas N, Maurya J P, Senapati D, Gangappa S N, Chattopadhyay S. 2014. *Arabidopsis* CAM7 and HY5 physically interact and directly bind to the HY5 promoter to regulate its expression and thereby promote photomorphogenesis. *The Plant Cell*, 26 (3): 1036 - 1052.
- Ali M B, Khandaker L, Oba S. 2009. Comparative study on functional components, antioxidant activity and color parameters of selected colored leafy vegetables as affected by photoperiods. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 7 (3): 392 - 398.
- Ampomah-Dwamena C, Thrimawithana A H, Dejnopratt S, Lewis D, Espley R V, Allan A C. 2018. A kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) R2R3-MYB transcription factor modulates chlorophyll and carotenoid accumulation. *New Phytologist*, 221 (1): 309 - 325.
- Armstrong G A, Runge S, Frick G, Sperling U, Apel K. 1995. Identification of NADPH: protochlorophyllide oxidoreductases A and B: a branched pathway for lightdependent chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, 108 (4): 1505 - 1517.
- Bach A, Krol A. 2001. Effect of light quality on somatic embryogenesis in *Hyacinthus orientalis* L. Delft's blue. *Biological Bulletin of Poznan*, 38 (1): 103 - 107.
- Banas A K, Labuz J, Sztatelman O, Gabrys H, Fiedor L. 2011. Expression of enzymes involved in chlorophyll catabolism in *Arabidopsis* is light controlled. *Plant Physiology*, 157 (3): 1497 - 1504.
- Bao Shunshu, He Dongxian, Guo Shunxing. 2007. Suitable photoperiod of dendrobium officinal *in vitro* under controlled environment. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 9 (6): 90 - 94. (in Chinese)
- 鲍顺淑, 贺冬仙, 郭顺星. 2007. 可控环境下光照时间对铁皮石斛组培苗生长发育的影响. *中国农业科技导报*, 9 (6): 90 - 94.
- Barajas-López J de D, Kremnev D, Shaikhali J, Piñas-Fernández A, Strand Å. 2013. PAPP5 is involved in the tetrapyrrole mediated plastid signalling during chloroplast development. *PLoS ONE*, 8 (3): e60305.
- Barnes S A, Nishizawa N K, Quaggio R B, Whitelam G C, Chua N H. 1996. Far-red light blocks greening of *Arabidopsis* seedlings via a phytochrome A-mediated change in plastid development. *The Plant Cell*, 8 (4): 601 - 615.
- Beale S I. 2005. Green genes gleaned. *Trends in Plant Science*, 10 (7): 309 - 312.
- Benhamed M, Bertrand C, Servet C, Zhou D X. 2006. *Arabidopsis* GCN5, HD1, and TAF1/HAF2 interact to regulate histone acetylation required for light-responsive gene expression. *The Plant Cell*, 18 (11): 2893 - 2903.
- Benhamed M, Martin-Magniette M L, Taconnat L, Bitton F, Servet C, De Clercq R, De Meyer B, Buyschaert C, Rom-bauts S, Villarroel R, Aubourg S, Beynon J, Bhalerao R P, Coupland G, Grissem W, Menke F, Weisshaar B, Renou J P, Zhou D X, Hilson P. 2008. Genome-scale *Arabidopsis* promoter array identifies targets of the histone acetyltransferase GCN5. *The Plant Journal*, 56 (3): 493 - 504.
- Binkert M, Kozma-Bognár L, Terecskei K, de Veylder L, Nagy F, Ulm R. 2014. UV-B-responsive association of the *Arabidopsis* bZIP transcription factor ELONGATED HYPOCOTYL5 with target genes, including its own promoter. *The Plant Cell*, 26 (10): 4200 - 4213.
- Brand A, Borovsky Y, Hill T, Rahman K A, Bellalou A, van Deynze A, Paran I. 2014. CaGLK2 regulates natural variation of chlorophyll content and fruit color in pepper fruit. *Theoretical Applied Genetics*, 127 (10): 2139 - 2148.
- Brouwer B, Gardeström P, Keech O. 2014. In response to partial plant shading, the lack of phytochrome A does not directly induce leaf senescence but alters the fine-tuning of chlorophyll biosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 65 (14): 4037 - 4049.
- Catalá R, Medina J, Salinas J. 2011. Integration of low temperature and light signaling during cold acclimation response in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108 (39) : 16475 - 16480.
- Chakraborty N, Tripathy B C. 1992. Involvement of singlet oxygen in 5-aminolevulinic acid-induced photodynamic damage of cucumber (*Cucumis sativus* L.) chloroplasts. *Plant Physiology*, 98 (1): 7 - 11.
- Charron J B, He H, Elling A A, Deng X W. 2009. Dynamic landscapes of four histone modifications during deetiolation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 21 (12): 3732 - 3748.

- Chen Xiang-wei, Liu Shi-qi, Liu Qing, Cheng Bo, Feng Lei, Liu Jing-kai. 2013. Effects of different light qualities on growth and photosynthetic characteristics of Pakchoi. *Northern Horticulture*, (22): 1 - 4. (in Chinese)
- 陈祥伟, 刘世琦, 刘 庆, 成 波, 冯 磊, 刘景凯. 2013. 不同 LED 光源对小白菜生长及光合特性的影响. *北方园艺*, (22): 1 - 4.
- Chi S H. 2003. Effect of photoperiod shortening on the nutrient uptake and carbon metabolism of tomato and hot pepper seedlings grown hydroponically. *Protected Horticulture and Plant Factory*, 12 (3): 121 - 126.
- Dhanya Thomas T T, Puthur J T. 2017. UV radiation priming: a means of amplifying the inherent potential for abiotic stress tolerance in crop plants. *Environmental and Experimental Botany*, 138: 57 - 66.
- Dietzel L, Glaßer C, Liebers M, Hiekel S, Courtois F, Czarnecki O, Schlicke H, Zubo Y, Borner T, Mayer K, Grimm B, Pfannschmidt T. 2015. Identification of early nuclear target genes of plastidial redox signals that trigger the long-term response of *Arabidopsis* to light quality shifts. *Molecular Plant*, 8 (8): 1237 - 1252.
- Dong Li-hua, Yang Yong, Han Qiao-hong, Jia Xue-jing, Yuan Ming. 2015. Effect of circadian rhythm change on chlorophyll biosynthesis in *Chlorophytum capense*. *Plant Science Journal*, 33 (4): 528 - 535. (in Chinese)
- 董立花, 杨 勇, 韩巧红, 贾学静, 袁 明. 2015. 宽叶吊兰叶绿素生物合成的昼夜节律变化. *植物科学学报*, 33 (4): 528 - 535.
- Duanmu D, Casero D, Dent R M, Gallaher S, Yang W, Rockwell N C, Martin S S, Grossman A R, Lagarias J C. 2013. Retrograde bilin signaling enables chlamydomonas greening and phototrophic survival. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 110 (9): 3621 - 3626.
- Du Hong-tao, Liu Shi-qi, Pu Gao-bin. 2005. Effects of light qualities on growth and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of color pepper seedling. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 14 (1): 41 - 45. (in Chinese)
- 杜洪涛, 刘世琦, 蒲高斌. 2005. 光质对彩色甜椒幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响. *西北农业学报*, 14 (1): 41 - 45.
- Espineda C E, Linford A S, Devine D, Brusslan J A. 1999. The *AtCAO* gene, encoding chlorophyll a oxygenase, is required for chlorophyll b synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 96 (18): 10507 - 10511.
- Fan X X, Zang J, Xu Z G, Guo S R, Jiao X L, Liu X Y, Gao Y. 2013. Effects of different light quality on growth, chlorophyll concentration and chlorophyll biosynthesis precursors of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris L.*). *Acta Physiologiae Plantarum* 35 (9): 2721 - 2726.
- Feng C M, Qiu Y, Van Buskirk E K, Yang E J, Chen M. 2014. Light-regulated gene repositioning in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 5: 3027.
- Fromme P, Melkozernov A, Jordan P, Krauss N. 2003. Structure and function of photosystem I : interaction with its soluble electron carriers and external antenna systems. *FEBS Letters*, 555 (1): 40 - 44.
- Fusada N, Masuda T, Kuroda H, Shiraiishi T, Shimada H, Ohta H, Takamiya K. 2000. NADPH-protochlorophyllide oxidoreductase in cucumber is encoded by a single gene and its expression is transcriptionally enhanced by illumination. *Photosynthesis Research*, 64 (2 - 3): 147 - 154.
- Golden S S, Ishiura M, Johnson C H, Kondo T. 1997. Cyanobacterial circadian rhythms. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48 (1): 327 - 354.
- Guo L, Zhou J, Elling A A, Charron J B, Deng X W. 2008. Histone modifications and expression of light regulated genes in *Arabidopsis* are cooperatively influenced by changing light conditions. *Plant Physiology*, 147 (4): 2070 - 2083.
- He Jun-jun, Yang Jing-ping, Yang Hu, Zhao Xing, Ye Xin-yi. 2014. Effects of light intensity and nitrogen supply on the dynamic characteristics of leaf SPAD value of rice canopy. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 40 (5): 495 - 504. (in Chinese)
- 何俊俊, 杨京平, 杨 虎, 赵 杏, 叶欣怡. 2014. 光照及氮素水平对水稻冠层叶片 SPAD 值动态变化的影响. *浙江大学学报 (农业与生命科学版)*, 40 (5): 495 - 504.
- He Wei, Chen Dan-yan, Hu Xiao-ting, Wang Xiao-xu, Chen Le-han, Zhang Hai-chun, Yang Zhen-chao. 2018. Effects of different photoperiods and photonflux ratios of red and blue LEDs on growth and development of tomato plants. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 27 (4): 562 - 570. (in Chinese)
- 何 蔚, 陈丹艳, 胡晓婷, 王晓旭, 陈乐涵, 张海春, 杨振超. 2018. 不同光周期与光质配比对番茄植株生长发育的影响. *西北农业学报*, 27 (4): 562 - 570.

- Hua Jin-song, Dai Hong-yan, Xia Ming-zhong. 2009. Effects of different light Intensity on photosynthetic characteristic and yield characters of kidney bean. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 18 (2): 136 - 140. (in Chinese)
- 华劲松, 戴红燕, 夏明忠. 2009. 不同光照强度对芸豆光合特性及产量性状的影响. *西北农业学报*, 18 (2): 136 - 140.
- Huang L, Bonner B A, Castelfranco P A. 1989. Regulation of 5-aminolevulinic acid (ALA) synthesis in developing chloroplast regulation of ALA-synthesizing capacity by phytochrome. *Plant Physiology*, 90 (3): 1003 - 1008.
- Huq E, Al-Sady B, Hudson M, Kim C, Apel K, Quail P H. 2004. Phytochrome-interacting factor 1 is a critical bHLH regulator of chlorophyll biosynthesis. *Science*, 305 (5692): 1937 - 1941.
- Ilag L L, Kumar A M, Söll D. 1994. Light regulation of chlorophyll biosynthesis at the level of 5-aminolevulinate formation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 6 (2): 265 - 275.
- Ishijima S, Uchibori A, Takagi H, Maki R, Ohnishi M. 2003. Light-induced increase in free  $Mg^{2+}$  concentration in spinach chloroplasts: measurement of free  $Mg^{2+}$  by using a fluorescent probe and necessity of stromal alkalinization. *Archives of Biochemistry & Biophysics*, 412 (1): 126 - 132.
- Jang I C, Henriques R, Seo H S, Nagatani A, Chua N H. 2010. *Arabidopsis* PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR proteins promote phytochrome B polyubiquitination by COP1 E3 ligase in the nucleus. *The Plant Cell*, 22 (7): 2370 - 2383.
- Jiao Y, Lau O S, Deng X W. 2007. Light-regulated transcriptional networks in higher plants. *Nature Reviews Genetics*, 8 (3): 217 - 230.
- Jing Yan-jun, Lin Rong-cheng. 2017. Progress in plant light signal transduction in China. *Chinese Bulletin of Botany*, 52 (3): 257 - 270. (in Chinese)
- 景艳军, 林荣呈. 2017. 我国植物光信号转导研究进展概述. *植物学报*, 52 (3): 257 - 270.
- Kindgren P, Noren L, Barajas-Lopez J D, Shaikhali J, Strand A. 2012. Interplay between HEAT SHOCK PROTEIN 90 and HY5 controls PHANG expression in response to the GUN5 plastid signal. *Molecular Plant*, 5 (4): 901 - 913.
- Kobayashi K, Amore T, Lazaro M. 2013. Light-Emitting diodes (LEDs) for miniature hydroponic lettuce. *Optics and Photonics Journal*, 3 (1): 74 - 77.
- Koussevitzky S, Nott A, Mockler T C, Hong F, Sachtetomartins G, Surpin M, Lim J, Mittler R, Chory J. 2007. Signals from chloroplasts converge to regulate nuclear gene expression. *Science*, 316 (5825): 715 - 719.
- Kruse E, Grimm B, Beator J, Kloppstech K. 1997. Developmental and circadian control of the capacity for 5-aminolevulinic acid synthesis in green barley. *Planta*, 202 (2): 235 - 241.
- Lee S, Kim J H, Yoo E S, Lee C H, Hirochika H, An G. 2005. Differential regulation of chlorophyll a oxygenase genes in rice. *Plant Molecular Biology*, 57 (6): 805 - 818.
- Lepisto A, Kangasjarvi S, Luomala E M, Brader G, Sipari N, Keranen M, Keinanen M, Rintamaki E. 2009. Chloroplast NADPH-thioredoxin reductase interacts with photoperiodic development in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 149 (3): 1261 - 1276.
- Li G, Siddiqui H, Teng Y, Lin R, Wan X Y, Li J, Lau O S, Ouyang X, Dai M, Wan J, Devlin P F, Deng X W, Wang H. 2011. Coordinated transcriptional regulation underlying the circadian clock in *Arabidopsis*. *Nature Cell Biology*, 13 (5): 616 - 622.
- Li Han-sheng, Xu Yong. 2014. Effect of light on synthesis of chlorophylls. *Modern Agricultural Science and Technology*, (21): 161 - 164. (in Chinese)
- 李汉生, 徐永. 2014. 光照对叶绿素合成的影响. *现代农业科技*, (21): 161 - 164.
- Li H R, Li Y X, Deng H, Sun X C, Wang A Q, Tang X F, Gao Y F, Zhang N, Wang L H, Yang S Z, Liu Y S, Wang S H. 2018. Tomato UV-B receptor SIUVR8 mediates plant acclimation to UV-B radiation and enhances fruit chloroplast development via regulating *SIGLK2*. *Scientific Reports*, 8 (1): 6097.
- Li J, Terzaghi W, Deng X W. 2012. Genomic basis for light control of plant development. *Protein & Cell*, 3 (2): 106 - 116.
- Li Y, Mukherjee I, Thum K E, Tanurdzic M, Katari M S, Obertello M, Edwards M B, McCombie W R, Martienssen R A, Coruzzi G M. 2015. The histone methyltransferase SDG8 mediates the epigenetic modification of light and carbon responsive genes in plants. *Genome Biology*, 16 (1): 79.
- Lim J, Park J H, Jung S, Hwang D, Nam H G, Hong S. 2018. Antagonistic roles of phyA and phyB in far-red light-dependent leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 59 (9): 1753 - 1764.
- Liu Guo-shun, Qiao Xin-rong, Wang Fang, Yang Chao, Guo Qiao-yan, Yun Fei. 2007. Effects of light intensity on photosynthetic capabilities,



- growth and quality of flue-cured tobacco. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 27 (9): 1833 - 1837. (in Chinese)
- 刘国顺, 乔新荣, 王 芳, 杨 超, 郭桥燕, 云 菲. 2007. 光照强度对烤烟光合特性及其生长和品质的影响. *西北植物学报*, 27 (9): 1833 - 1837.
- Liu Qing. 2015. Effect of different photoperiod and light qualities on physiological characters and quality in strawberry [M. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agriculture University. (in Chinese)
- 刘 庆. 2015. 不同光周期及光质对草莓生理特性及品质的影响 [硕士学位论文]. 泰安: 山东农业大学,
- Liu R, Xu Y H, Jiang S C, Lu K, Lu Y F, Feng X J, Wu Z, Liang S, Yu Y T, Wang X F, Zhang D P. 2013a. Light-harvesting chlorophyll a/b-binding proteins, positively involved in abscisic acid signalling, require a transcription repressor, WRKY40, to balance their function. *Journal of Experimental Botany*, 64 (18): 5443 - 5456.
- Liu X, Chen C Y, Wang K C, Luo M, Tai R, Yuan L, Zhao M, Yang S, Tian G, Cui Y, Hsieh H L, Wu K. 2013b. PHYTOCHROME INTERACTING FACTOR3 associates with the histone deacetylase HDA15 in repression of chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in etiolated *Arabidopsis* seedlings. *The Plant Cell*, 25 (4): 1258 - 1273.
- Liu Xiao-ying, Xu Zhi-gang, Chang Tao-tao, Guo Shi-rong. 2010. Growth and photosynthesis of cherry tomato seedling exposed to different low light of LED light quality. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 30 (4): 725 - 732. (in Chinese)
- 刘晓英, 徐志刚, 常涛涛, 郭世荣. 2010. 不同光质 LED 弱光对樱桃番茄植株形态和光合性能的影响. *西北植物学报*, 30 (4): 725 - 732.
- Lu Dong-yu, Cui Xin-tu, Huang Jing-rong, Zhao Fu-li. 2006. Investigation on absorption spectrum of chlorophyll. *College Physics*, 25 (1): 51 - 53. (in Chinese)
- 卢东昱, 崔新图, 黄镜荣, 赵福利. 2006. 叶绿素吸收光谱的观测. *大学物理*, 25 (1): 51 - 53.
- Martin G, Leivar P, Ludevid D, Tepperman J M, Quail P H, Monte E. 2016. Phytochrome and retrograde signaling pathways converge to antagonistically regulate a light-induced transcriptional network. *Nature Communications*, (7): 11431.
- Ma Shao-ying, Li Sheng, Niu Jun-yi, Zhang Zhen, Liu Yuan, Xue Chong. 2010. Effects of different LED light on physiological and biochemical characters of grape rootstock plantlets. *Journal of Gansu Agricultural University*, 45 (5): 56 - 62. (in Chinese)
- 马绍英, 李 胜, 牛俊义, 张 真, 刘 媛, 薛 冲. 2010. LED 不同光质对葡萄砧木试管苗生理生化特性的影响. *甘肃农业大学学报*, 45 (5): 56 - 62.
- Masuda T, Fusada N, Oosawa N, Takamatsu K, Yamamoto Y Y, Ohta M, Nakamura K, Goto K, Shibata D, Shirano Y, Hayashi H, Kato T, Tabata S, Shimada H, Ohta H, Takamiya K. 2003. Functional analysis of isoforms of NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase (POR), PORB and PORC, in *Arabidopsis thaliana*. *Plant & Cell Physiology*, 44 (10): 963 - 974.
- Matsumoto F, Obayashi T, Sasaki-Sekimoto Y, Ohta H, Takamiya K, Masuda T. 2004. Gene expression profiling of the tetrapyrrole metabolic pathway in *Arabidopsis* with a mini-array system. *Plant Physiology*, 135 (4): 2379 - 2391.
- McCormac A C, Terry M J. 2004. The nuclear genes Lhcb and HEMA1 are differentially sensitive to plastid signals and suggest distinct roles for the GUN1 and GUN5 plastid-signalling pathways during de-etiolation. *The Plant Journal*, 40 (5): 672 - 685.
- Mock H P, Trainotti L, Kruse E, Grimm B. 1995. Isolation, sequencing and expression of cDNA sequences encoding uroporphyrinogen decarboxylase from tobacco and barley. *Plant Molecular Biology*, 28 (2): 245 - 256.
- Moon J, Zhu L, Shen H, Huq E. 2008. PIF1 directly and indirectly regulates chlorophyll biosynthesis to optimize the greening process in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 (27): 9433 - 9438.
- Ni Jiheng, Chen Xuehao, Chen Chunhong, Xu Qiang. 2009. Effects of supplemental different light qualities on growth, photosynthesis, biomass partition and early yield of greenhouse cucumber. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (7): 2615 - 2623. (in Chinese)
- 倪纪恒, 陈学好, 陈春宏, 徐 强. 2009. 补充不同光质对温室黄瓜生长发育光合和期产量的影响. *中国农业科学*, 42 (7): 2615 - 2623.
- Ni W, Xu S L, Tepperman J M, Stanley D J, Maltby D A, Gross J D, Burlingame A L, Wang Z Y, Quail P H. 2014. A mutually assured destruction mechanism attenuates light signaling in *Arabidopsis*. *Science*, 344 (6188): 1160 - 1164.
- Ni Z, Kim E D, Ha M, Lackey E, Liu J, Zhang Y, Sun Q, Chen Z J. 2009. Altered circadian rhythms regulate growth vigour in hybrids and allopolyploids. *Nature*, 457 (7277): 327 - 331.
- Noren L, Kindgren P, Stachula P, Ruhl M, Eriksson M E, Hurry V, Strand A. 2016. Circadian and plastid signaling pathways are integrated to ensure correct expression of the *CBF* and *COR* genes during photoperiodic growth. *Plant Physiology*, 171 (2): 1392 - 1406.

- Nyitrai P, Sarvari E, Keresztes A, Lang F. 1994. Organization of thylakoid membranes in low light grown maize seedlings. Effect of lincomycin treatment. *Journal of Plant Physiology*, 144 (3): 370 - 375.
- Oda-Yamamizo C, Mitsuda N, Sakamoto S, Ogawa D, Ohme-Takagi M, Ohmiya A. 2016. The NAC transcription factor ANAC046 is a positive regulator of chlorophyll degradation and senescence in *Arabidopsis* leaves. *Scientific Reports*, 6: 23609.
- Osterlund M T, Hardtke C S, Wei N, Deng X W. 2000. Targeted destabilization of HY5 during lightregulated development of *Arabidopsis*. *Nature*, 405 (6785): 462 - 466.
- Ouyang X, Li J, Li G, Li B, Chen B, Shen H, Huang X, Mo X, Wan X, Lin R, Li S, Wang H, Deng X W. 2011. Genome-wide binding site analysis of FAR-RED ELONGATED HYPOCOTYL3 reveals its novel function in *Arabidopsis* development. *The Plant Cell*, 23 (7): 2514 - 2535.
- Papenbrock J, Mock H P, Kruse E, Grimm B. 1999. Expression studies in tetrapyrrole biosynthesis: inverse maxima of magnesium chelatase and ferrochelatase activity during cyclic photoperiods. *Planta*, 208 (2): 264 - 273.
- Park J E, Jeong B R, Seungjae H. 2013. Growth of lettuce in closed-type plant production system as affected by light intensity and photoperiod under influence of white LED light. *Protected Horticulture and Plant Factory*, 22 (3): 228 - 233.
- Pattanayak G K, Tripathy B C. 2011. Overexpression of protochlorophyllide oxidoreductase C regulates oxidative stress in *Arabidopsis*. *PLoS ONE*, 6 (10): e26532.
- Petroutsos D, Tokutsu R, Maruyama S, Flori S, Greiner A, Magneschi L., Cusant L, Kottke T, Mittag M, Hegemann P, Finazzi G, Minagawa J. 2016. A blue-light photoreceptor mediates the feedback regulation of photosynthesis. *Nature*, 537 (7621): 563 - 566.
- Powell A L, Nguyen C V, Hill T, Cheng K L, Figueroa-Balderas R, Aktas H, Ashrafi H, Pons C, Fernández-Muñoz R, Vicente A, Lopez-Baltazar J, Barry C S, Liu Y, Chetelat R, Granell A, Van Deynze A, Giovannoni J J, Bennett A B. 2012. Uniform ripening encodes a Golden 2-like transcription factor regulating tomato fruit chloroplast development. *Science*, 336 (6039): 1711 - 1715.
- Qiu K, Li Z, Yang Z P, Chen J Y, Wu S X, Zhu X Y, Gao S, Gao J, Ren G D, Kuai B, Zhou X. 2015. EIN3 and ORE1 accelerate degreening during ethylene-mediated leaf senescence by directly activating chlorophyll catabolic genes in *Arabidopsis*. *PLoS Genetics*, 11 (7): e1005399.
- Reid J D, Hunter C N. 2004. Magnesium-dependent ATPase activity and cooperativity of magnesium chelatase from *Synechocystis* sp. PCC6803. *Journal of Biological Chemistry*, 279 (26): 26893 - 26899.
- Rosado D, Gramagna G, Cruz A, Lira B S, Freschi L, de Setta N, Rossi M. 2016. Phytochrome interacting factors (PIFs) in *Solanum lycopersicum*: diversity, evolutionary history and expression profiling during different developmental processes. *PLoS ONE*, 11 (11): e0165929.
- Rusaczonok A, Czarnocka W, Kacprzak S, Witoń D, Ślesak I, Szechyńska-Hebda M, Gawroński P, Karpiński S. 2015. Role of phytochromes A and B in the regulation of cell death and acclimatory responses to UR stress in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 66 (21): 6679 - 6695.
- Saebo A, Krekling T, Appelgren M. 1995. Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of birch plantlets *in vitro*. *Plant Cell Tissue & Organ Culture*, 41 (2): 177 - 185.
- Sakuraba Y, Han S H, Lee S H, Hörtensteiner S, Paek N C. 2016. *Arabidopsis* NAC016 promotes chlorophyll breakdown by directly upregulating *STAYGREEN1* transcription. *Plant Cell Reports*, 35 (1): 155 - 166.
- Sakuraba Y, Jeong J, Kang M Y, Kim J, Paek N C, Choi G. 2014. Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in *Arabidopsis*. *Nature Communications*, 14 (5): 4636.
- Sakuraba Y, Kim E Y, Han S H, Piao W, An G, Todaka D, Yamaguchi-Shinozaki K, Paek N C. 2017. Rice Phytochrome-Interacting Factor-Like1 (OsPIL1) is involved in the promotion of chlorophyll biosynthesis through feed-forward regulatory loops. *Journal of Experimental Botany*, 68 (15): 4103 - 4114.
- Schmid H C, Oster U, Kogel J, Lenz S, Rudiger W. 2001. Cloning and characterisation of chlorophyll synthase from *Avena sativa*. *Biological Chemistry*, 382 (6): 903 - 911.
- Servet C, Conde e Silva N, Zhou D X. 2010. Histone acetyl-transferase AtGCN5/HAG1 is a versatile regulator of developmental and inducible gene expression in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 3 (4): 670 - 677.
- Shin J, Kim K, Kang H, Zulfugarov I S, Bae G, Lee C H, Lee D, Choi G. 2009. Phytochromes promote seedling light responses by inhibiting four

- negatively-acting phytochrome-interacting factors. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (18): 7660 - 7665.
- Shi Qing-hua, Zhu Zhu-jun, Ying Quan-shen, Qian Qiong-qiu. 2005. Effects of excess Mn on photosynthesis characteristics in cucumber under different light intensity. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16 (6): 1047 - 1050. (in Chinese)
- 史庆华, 朱祝军, 应泉盛, 钱琼秋. 2005. 不同光强下高锰对黄瓜光合作用特性的影响. *应用生态学报*, 16 (6): 1047 - 1050.
- Song Y, Yang C, Gao S, Zhang W, Li L, Kuai B. 2014. Age-triggered and dark-induced leaf senescence require the bHLH transcription factors PIF3, 4, and 5. *Molecular Plant*, 7 (12): 1776 - 1787.
- Stenbaek A, Jensen P E. 2010. Redox regulation of chlorophyll biosynthesis. *Phytochemistry*, 71 (8 - 9): 853 - 859.
- Stephenson P G, Terry M J. 2008. Light signalling pathways regulating the Mg-chelatase branchpoint of chlorophyll synthesis during de-etiolation in *Arabidopsis thaliana*. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 7 (10): 1243 - 1252.
- Sui X L, Mao S L, Wang L H, Zhang B X, Zhang Z X. 2012. Effect of low light on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll a fluorescence during leaf development of sweet pepper. *Journal of Integrative Agriculture*, 11 (10): 1633 - 1643.
- Sun X, Feng P, Xu X, Guo H, Ma J, Chi W, Lin R, Lu C, Zhang L. 2011. A chloroplast envelope-bound PHD transcription factor mediates chloroplast signals to the nucleus. *Nature Communications*, (2): 477.
- Tang W, Wang W, Chen D, Ji Q, Jing Y, Wang H, Lin R. 2012. Transposase-derived proteins FHY3/FAR1 interact with PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR1 to regulate chlorophyll biosynthesis by modulating HEMB1 during deetiolation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 24 (5): 1984 - 2000.
- Thum K E, Kim M Y, Christopher D A, Mullet J E. 2001. Cryptochrome 1, cryptochrome 2, and phytochrome A co-activate the chloroplast psbD blue light-responsive promoter. *The Plant Cell*, 13 (12): 2747 - 2760.
- Toledo-Ortiz G, Johansson H, Lee K P, Bou-Torrent J, Stewart K, Steel G, Rodríguez-Concepción M, Halliday K J. 2014. The HY5-PIF regulatory module coordinates light and temperature control of photosynthetic gene transcription. *PLoS Genetics*, 10 (6): e1004416.
- Tucker D J. 1981. Phytochrome regulation of leaf senescence in cucumber and tomato. *Plant Science Letters*, 23 (1): 103 - 108.
- Tzvetkova-Chevolleau T, Franck F, Alawady A E, Dall'Osto L, Carrière F, Bassi R, Grimm B, Nussaume L, Havaux M. 2007. The light stress-induced protein ELIP2 is a regulator of chlorophyll synthesis. *The Plant Journal*, 50 (5): 795 - 809.
- Ueda Minoru, Tanaka Ayumi, Sugimoto Kazuhiko, Shikanai Toshiharu, Nishimura Yoshiki. 2014. *ChlB* requirement for chlorophyll biosynthesis under short photoperiod in *Marchantia polymorpha* L. *Genome Biology Evolution*, 6 (3): 620 - 628.
- Valdés A E, Rizzardi K, Johannesson H, Para A, Sundås-Larsson A, Landberg K. 2012. *Arabidopsis thaliana* TERMINAL FLOWER2 is involved in light-controlled signalling during seedling photomorphogenesis. *Plant Cell and Environment*, 35 (6): 1013 - 1025.
- Vothknecht U C, Kannangara C G, Von W D. 1988. Barley glutamyl tRNA-Glu reductase: mutations affecting haem inhibition and enzyme activity. *Phytochemistry*, 47 (4) : 513 - 519.
- Wang Z H, Hong X, Hu K K, Wang Y, Wang X X, Du S Y, Li Y, Hu D D, Cheng K, An B G, Li Y S. 2017. Impaired magnesium protoporphyrin IX methyltransferase (ChlM) impedes chlorophyll synthesis and plant growth in rice. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1 - 18.
- Waters M T, Wang P, Korkaric M, Capper R G, Saunders N J, Langdale J A. 2009. GLK transcription factors coordinate expression of the photosynthetic apparatus in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 21 (4): 1109 - 1128.
- Xu G, Guo H, Zhang D, Chen D, Jiang Z, Lin R. 2015. REVEILLE1 promotes NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase A expression and seedling greening in *Arabidopsis*. *Photosynthesis Research*, 126 (2 - 3): 331 - 340.
- Xu Kai, Guo Yan-ping, Zang Shang-long. 2005. Effect of light quality on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in strawberry leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 38 (2): 369 - 375. (in Chinese)
- 徐 凯, 郭延平, 张上隆. 2005. 不同光质对草莓叶片光合作用和叶绿素荧光的影响. *中国农业科学*, 38 (2): 369 - 375.
- Xu Li, Wei Hui, Qi Lian-dong, Hao Shu-qin, Liang Qing-ling, Yu Wen-yan, Liu Shi-qi. 2010. Effects of different light qualities on growth and quality of *Lactuca sativa* L. *China Fruit & Vegetable*, (4): 19 - 22. (in Chinese)
- 许 莉, 尉 辉, 齐连东, 郝树芹, 梁庆玲, 于文艳, 刘世琦. 2010. 不同光质对叶用莴苣生长和品质的影响. *中国果菜*, (4): 19 - 22.
- Xu X, Chi W, Sun X, Feng P, Guo H, Li J, Lin R, Lu C, Wang H, Leister D, Zhang L. 2016. Convergence of light and chloroplast signals

- for de-etiolation through ABI4-HY5 and COP1. *Nature Plants*, 2 (6): 16066.
- Xu X, Hotta C T, Dodd A N, Love J, Sharrock R, Lee Y W, Xie Q G, Johnson C H, Webb A A. 2007. Distinct light and clock modulation of cytosolic free  $Ca^{2+}$  oscillations and rhythmic CHLOROPHYLL A/B BINDING PROTEIN2 promoter activity in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 19 (11): 3474 - 3490.
- Yang L, Lou Y, Peng Z, Zhao H, Sun H, Gao Z. 2015. Molecular characterization and primary functional analysis of PeMPEC, a magnesium-protoporphyrin IX monomethyl ester cyclase gene of bamboo (*Phyllostachys edulis*). *Plant Cell Reports*, 34 (11): 2001 - 2011.
- Yang Xiao-jian, Liu Shi-qi, Zhang Zi-kun, Liu Zhong-liang, Ma Lin, Zhang Yu. 2011. Effects of different light emitting diode sources on growth and chlorophyll fluorescence parameters in garlic seedling. *China Vegetables*, (6): 62 - 67. (in Chinese)
- 杨晓健, 刘世琦, 张自坤, 刘中良, 马琳, 张宇. 2011. 不同 LED 光源对青蒜苗生长及叶绿素荧光特性的影响. *中国蔬菜*, (6): 62 - 67.
- Yin X R, Xie X L, Xia X J, Yu J Q, Ferguson I B, Giovannoni J J, Chen K S. 2016. Involvement of an ethylene response factor in chlorophyll degradation during citrus fruit degreening. *The Plant Journal*, 86 (5): 403 - 412.
- Yuan M, Yuan S, Zhang Z W, Xu F, Chen Y E, Du J B, Lin H H. 2010. Putative mutation mechanism and light responses of a protochlorophyllide oxidoreductase-less barley mutant NYB. *Plant & Cell Physiology*, 51 (8): 1361 - 1371.
- Yuan M, Zhang D W, Zhang Z W, Chen Y E, Yuan S, Guo Y R, Lin H H. 2012. Assembly of NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase complex is needed for effective greening of barley seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 169 (13): 1311 - 1316.
- Yuan S, Zhang Z W, Zheng C, Zhao Z Y, Wang Y, Feng L Y, Niu G, Wang C Q, Wang J H, Feng H, Xu F, Bao F, Hu Y, Cao Y, Ma L, Wang H, Kong D D, Xiao W, Lin H H, He Y. 2016. *Arabidopsis* cryptochrome 1 functions in nitrogen regulation of flowering. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (27): 7661 - 7666.
- Yuan Y J, Mei L H, Wu M B, Wei W, Shan W, Gong Z H, Zhang Q, Yang F Q, Yan F, Zhang Q, Luo Y Q, Xu X, Zhang W F, Miao M J, Lu W J, Li Z G, Deng W. 2018. *SLARF10*, an auxin response factor, is involved in chlorophyll and sugar accumulation during tomato fruit development. *Journal of Experimental Botany*, 69 (22): 5507 - 5518.
- Zha Lingyan, Liu Wenke. 2017. Effects of light quality and photoperiod on growth and yield of cherry radish grown under red plus blue LEDs. *China Illuminating Engineering Journal*, 28 (6): 83 - 91. (in Chinese)
- 查凌雁, 刘文科. 2017. LED 红蓝光质比及其光周期对樱桃萝卜品种生长与产量的影响. *照明工程学报*, 28 (6): 83 - 91.
- Zhang D, Li Y, Zhang X, Zha P, Lin R. 2017. The SWI2/SNF2 chromatin-remodeling ATPase BRAHMA regulates chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 10 (1): 155 - 167.
- Zhang D W, Yuan S, Xu F, Zhu F, Yuan M, Ye H X, Guo H Q, Lv X, Yin Y, Lin H H. 2016. Light intensity affects chlorophyll synthesis during greening process by metabolite signal from mitochondrial alternative oxidase in *Arabidopsis*. *Plant Cell & Environment*, 39 (1): 12 - 25.
- Zhang Y, Liu Z, Chen Y, He J X, Bi Y. 2015. PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 5 (PIF5) positively regulates dark-induced senescence and chlorophyll degradation in *Arabidopsis*. *Plant Science*, 237: 57 - 68.
- Zhang Z W, Feng L Y, Cheng J, Tang H, Xu F, Zhu F, Zhao Z Y, Yuan M, Chen Y E, Wang J H, Yuan S, Lin H H. 2013. The roles of two transcription factors, ABI4 and CBFA, in ABA and plastid signalling and stress responses. *Plant Molecular Biology*, 83 (4-5): 445 - 458.
- Zhao J, Zhou J J, Wang Y Y, Gu J W, Xie X Z. 2013. Positive regulation of phytochrome B on chlorophyll biosynthesis and chloroplast development in rice. *Rice Science*, 20 (4): 243 - 248.
- Zhong S, Zhao M, Shi T, Shi H, An F, Zhao Q, Guo H. 2009. EIN3/EIL1 cooperate with PIF1 to prevent photooxidation and to promote greening of *Arabidopsis* seedlings. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106 (50): 21431 - 21436.
- Zhu X, Chen J, Xie Z, Gao J, Ren G, Gao S, Zhou X, Kuai B. 2015. Jasmonic acid promotes degreening via MYC2/3/4- and ANAC019/055/072-mediated regulation of major chlorophyll catabolic genes. *The Plant Journal*, 84 (3): 597 - 610.