

叶绿素b缺失与植物的光合作用

郭春爱 刘芳 许晓明*

南京农业大学生命科学学院植物科学系, 南京 210095

Chlorophyll-b Deficient and Photosynthesis in Plants

GUO Chun-Ai, LIU Fang, XU Xiao-Ming*

Department of Plant Sciences, College of Life Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

摘要 文章介绍叶绿素b的结构性质、生物合成和功能以及叶绿素b缺失与植物光合作用的关系的研究进展。

关键词 叶绿素b缺失; 光合作用; 生物合成; 光系统II捕光天线复合物的稳定性

光合作用是绿色植物特有的功能。在光合作用中, 光合膜上的叶绿素蛋白质复合体利用光能裂解水而放出氧气, 并产生还原力, 这是由2个光系统协作完成的过程。光系统I (photosystem I, PSI) 和光系统II (photosystem II, PSII) 均由含叶绿素a (chlorophyll a, Chl a) 的核心复合体和含叶绿素a及叶绿素b (chlorophyll b, Chl b) 的天线复合体构成。捕光天线复合体(light-harvesting complex, LHC) 捕获光能并将其迅速传递给反应中心(reaction center, RC) 引起光化学反应。叶绿素b是构成LHC的重要组成部分, 它不仅具有吸收和传递光能的作用, 而且在调控光合机构天线的大小、维持LHCII的稳定性及对各种环境的适应等过程中都起作用。

近年来, 人们已在玉米(Harpster等1984)、小麦(Falbel等1996)、大麦(Bellemare等1982)、大豆(Keck等1970)、水稻(Terao等1985)、豌豆(Ladygin 2003)、烟草(Schmid和Gaffron 1967)、油菜(杨胜洪等2001)、小白菜(郭士伟等2003)、莱茵藻(Michel等1983)等植物中发现了叶绿素缺失突变体, 并对其遗传特性、超微结构、吸收光谱、荧光特性和生理性状等进行了较多的研究, 以探讨不同光合色素在光合作用中的作用。目前已知的突变体大多为叶绿素b缺失突变体, Falbel等(1996)按照叶绿素a/b比值将叶绿素突变体划分为两大类: 一类为完全不含叶绿素b的突变体, 例如大麦突变体*chlorina f₂* (Bellemare等1982)和拟南芥突变体(Murray和Kohorn 1991), 与野生型相比, 它们在任何生长条件下都不能积累足够数量的捕光叶绿素a/b结合蛋白(Harrison等1993), 类

囊体膜的垛叠方式也发生改变(Staehelin 1986)。另一类突变体叶绿素b的合成明显减少, 但总叶绿素含量以及叶绿素a/b比值受生长环境中光照强度和温度变化而发生改变(Yang等1990)。本文就叶绿素b的结构、生物合成和功能以及其缺失时的光合作用作介绍。

1 叶绿素b结构、生物合成及功能

1.1 叶绿素b的结构 叶绿素b的分子结构和叶绿素a很相似, 都含有1个卟啉环的“头部”和1个叶绿醇的“尾巴”, 镁原子居于卟啉环的中央(图1)。两者的不同之处是在叶绿素b的II环位置3上有1个醛基而叶绿素a上则是1个甲基(Rüdiger 2002)。叶绿素b不溶于水, 而溶于有机溶剂, 如乙醇、丙酮、乙醚及氯仿等, 所以通常用乙

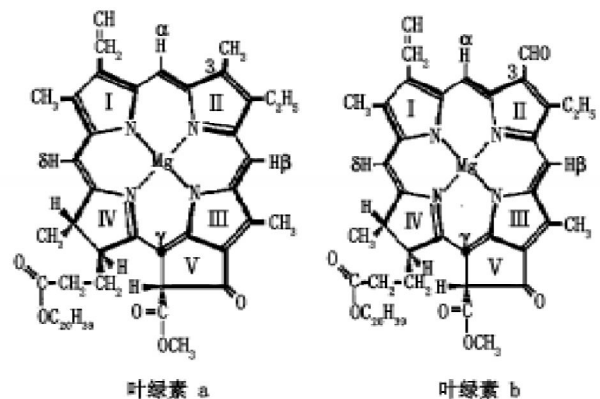


图1 叶绿素a和叶绿素b的结构(Wettstein等1995)

收稿 2006-03-17 修订 2006-07-10

资助 国家自然科学基金(30300217)。

*通讯作者(E-mail: xuxm@njau.edu.cn, Tel: 025-84395423)。

醇或丙酮来提取叶绿素。

1.2 叶绿素b的生物合成 植物体内的叶绿素不断地进行代谢, 以适应不同生理过程的需要。高等植物中叶绿素的生物合成是以谷氨酸与 α -酮戊二酸作为原料的, 然后合成 δ -氨基酮戊酸(ALA)。ALA在一系列酶的催化作用下形成叶绿素a(图2)。

一些研究者认为, 叶绿素开始合成时, 叶绿素a先于叶绿素b出现, 叶绿素b是由叶绿素a转化形成的。在此过程中, 叶绿素a经由叶绿素酸酯a, 然后在脱植基叶绿素a加氧酶(chlorophyll a oxygenase, CAO)的催化下经历2步反应形成叶绿素酸酯b, 叶绿素酸酯b形成叶绿素b。而叶绿素b在一定的条件下也可还原为叶绿素a。所以由叶绿素b到叶绿素a的还原或叶绿素b水解为叶绿素酸酯a和由叶绿素酸酯a合成叶绿素b的过程可以认为是一个循环, 类似于叶黄素循环, 称为叶绿素循环(图3)。

像叶黄素循环一样, 叶绿素循环不是作为一个整体循环同时起作用, 而是根据特殊的生理需要供给叶绿素a或叶绿素b。但对于叶绿素循环的

调控还不是很清楚。一个突破是CAO的发现, 生化和遗传分析表明CAO是唯一能使叶绿素a转化为叶绿素b的酶。植物潜在地利用叶绿素循环来调整叶绿素a/b的比值以适应不同的生理和环境需要(Rüdiger 2002)

1.3 叶绿素b的功能

1.3.1 吸收和传递光能 叶绿素b存在于高等植物和绿藻中, 其主要功能是吸收和传递光能, 无光敏化特性, 不能进行光化学反应。在绿藻和原绿藻中, 叶绿素b是外周天线复合体的一种色素(Green和Durnford 1996), 它在波长470~650 nm处吸收光能, 而叶绿素a不能有效地吸收此波段范围内的光能, 所以, 植物有机体可用其天线中的叶绿素b吸收更宽范围内的光能。

1.3.2 调控光合机构天线的大小, 维持LHCII的稳定性 叶绿素b除了具有吸收和传递光能的作用以外, 对调控光合机构天线的大小和维持LHCII的稳定性也起重要作用(Yamasato等2005)。在绿色植物中, PSII天线的大小是由与PSII中心复合物相连的LHCII的数量决定的(Jasson 1994)。LHCII的大小与叶绿素b的合成密切相关(Bailey等

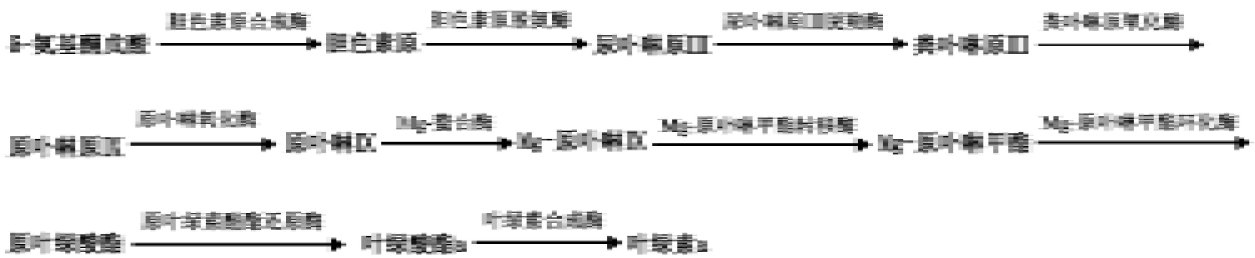


图2 叶绿素a的生物合成

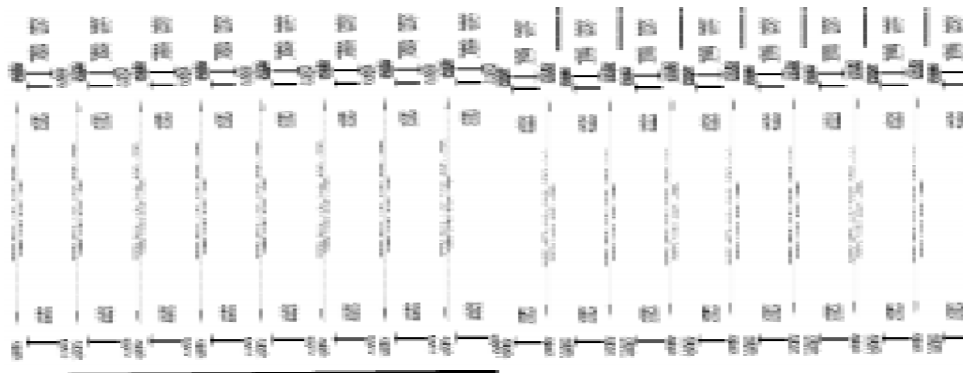


图3 叶绿素循环(Rüdiger 2002)

2001)。Tanaka等(1993)的研究表明, 当在叶绿素b的合成过程中施加其合成的前体物 δ -氨基酮戊酸时, LHCII即增大。叶绿素b缺失突变体的LHCII含量是下降的(Espineda等1999)。有人以叶绿素b缺失的大麦突变体进行研究的结果表明, 叶绿素b是2个最大的捕光天线LHCII b和LHCI b的脱辅基蛋白进入类囊体膜中所必需的, 并且在LHC的组装中其对翻译后的调控也起作用(Preiss和Thornber 1995)。

Hooper和Eggink(2001)提出, 叶绿素分子, 尤其是叶绿素b, 不仅在捕光色素复合体的装配中, 还在脱辅基蛋白早期转运到叶绿体的过程中起作用, 未能与足够叶绿素分子结合的脱辅基蛋白将不能继续转运到叶绿体中, 而是又回到细胞质中, 或者进入液泡中降解。Eggink等(2001)认为, 叶绿素b或c中的镁原子可与叶绿素a/b(c)结合的脱辅基蛋白中氨基酸侧链基团有力结合, 进而促使镁原子与脱辅基蛋白的氨基酸侧链基团进入叶绿体并组装成捕光天线复合体。

当植物生长在弱光下时, 叶绿素b的合成加快, 天线大小也随之增大(Bailey等2001)。LHCII在植物体内主要以三聚体的形式存在, 最近发现, LHCII三聚体含量受叶绿素b合成的影响(李良璧等2003)。Tanaka等(2001)在拟南芥中发现, 叶绿素b合成过程中的关键酶CAO过量表达时, 叶绿素a/b比值即从2.85降到2.65, 同时外周天线和内周天线的含量比也增加20%, LHCII和CP47的含量比增加40%。在缺失叶绿素b的莱茵藻突变体中, PSII的叶绿素从320个分子降到95个分子, 但PSI的天线不受影响(Po1le等2000)。

2 叶绿素b缺失与光合作用的关系

2.1 与类囊体膜色素蛋白和多肽组分的关系 叶绿体是植物进行光合作用的细胞器, 光合作用中光能的吸收、传递、转化和水裂解等过程均是在具有一定分子排列和空间构象并镶嵌于类囊体膜上的蛋白复合体中进行的。在4类复合体中, 除了ATP复合体之外, 其它蛋白复合体均与一定的色素结合, 称为色素蛋白复合体。叶绿素作为色素蛋白结合的有机小分子在稳定反应中心复合体和捕光天线复合体中是必需的(Herrin等1992)。PSI和PSII都含有各自的LHC, 即LHCI和LHCII。但由于

LHCII占有类囊体膜中近50%的色素和约1/3的蛋白质, 因其生理功能的复杂性和容易分离纯化, 而备受研究者的关注。目前已知, LHCII主要由6种色素蛋白复合体组成, 分别是LHC B1、LHC B2、LHC B3、LHC B4、LHC B5和LHC B6。其中, LHC B1、LHC B2、LHC B3在体内形成异质三聚体, 称为主体或大量LHCII, 即LHCIIb。LHC B4、LHC B5、LHC B6即LHCIIa、LHCIIc和LHCII d, 在体内只是以单体形式存在的, 又分别称为CP29、CP26、CP24, 三者合称微量LHCII。LHCII在类囊体膜中除能进行光能的吸收和传递之外, 对维持类囊体膜的结构、激发能在2个光系统之间的分配、光保护以及适应各种环境的过程中都起作用。

近年来, 研究叶绿素缺失突变体的结果表明, 叶绿素b缺失对其类囊体膜色素蛋白和多肽组分都有很大的影响。杨胜洪等(2001)采用温和电泳和聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)分析抽薹期叶绿素缺失油菜突变体(Cr3529)的类囊体膜色素蛋白和多肽组成的结果显示, 突变体中色素蛋白复合体发生变化的同时, RC-LHC区和RC-Core区的组分以及LHCII复合物单体和三聚体的含量明显减少, PSII的CP47和CP43多以单体形式存在。突变体油菜类囊体膜的蛋白内源荧光也明显异于野生型, 这些都显示突变体油菜子叶中类囊体膜蛋白组成已发生了变化(魏慧敏等2005)。赵云等(2001)以免疫印迹技术研究的结果表明, 突变体所有LHCII组分的含量仅为野生型的1/3。LHCII含量虽然减少, 但其LHCII的多肽组成并未发生变化, 都含有分子量分别为28、27和25 kDa的3条多肽组分, 其中25 kDa多肽的缺失程度高于28和27 kDa多肽, 据此有人推测, 在LHCII脱辅基蛋白的转运和LHCII的组装过程中, 可能叶绿素分子与LHCII的3种脱辅基蛋白的作用方式不同, 因而叶绿素的缺失对3种多肽的影响也有差别(张年辉等2004)。林宏辉等(1997)分离和比较叶绿素缺失大麦突变体类囊体膜色素蛋白的结果显示, 这种突变体的LHCII和LHCI含量都比野生型的明显少, 他们用SDS-PAGE技术进一步揭示突变体中LHCII和LHCI的多肽含量也较少。与野生型相比, 大麦突变体的LHCII含量明显降低, 其

多肽组分也发生变化, 26 kDa的多肽缺失, 24、27和30 kDa多肽含量也减少(林宏辉等2001)。这与Krol等(1995)看到的间隙光下生长的野生大麦含有26 kDa的多肽, 而突变体*chlorina f₂*不含26 kDa的多肽的结果是一致的。Lin等(2003a)研究2个新的水稻叶绿素b缺失突变体的结果表明, 此种突变体仅有2个色素带, 没有25和26 kDa多肽, 21 kDa多肽含量减少, 但是32、33、56、66和19 kDa多肽含量则增加, 即LHCII缺失, LHCI含量减少, 一些反应中心多肽含量增加。Terao等(1985)报道的水稻叶绿素b缺失突变体也缺失LHCII和LHCI。戴新宾等(2000)研究水稻叶绿素b缺失突变体的结果表明, 突变体的LHCII含量减少, 他们认为这可能有2个原因: 一是叶绿素b含量减少, 捕光天线复合体不能正确组装; 二是捕光天线复合体的多肽合成受阻, 叶绿素b不能进入复合体。

2.2 与叶绿体超微结构的关系 在光合作用中, 光能的吸收、传递和转化过程是在类囊体膜上进行的。高等植物叶绿体中的类囊体不是杂乱无章排列的, 它们大多数垛叠形成基粒, 叶绿体中基粒的垛叠程度与环境条件密切相关, 比如阳生植物基粒的垛叠程度小于阴生植物。多数研究结果表明, 由叶绿素b合成缺失而产生的突变体, 其叶绿体的内部结构也发生一定的变化。赵云等(2003)对油菜叶绿素b缺失突变体(Cr3529)叶片细胞中叶绿体数目及结构进行显微和亚显微观察的结果显示, 突变体与野生型细胞中叶绿体的数目没有显著差异, 但叶绿体结构有较大变化, 突变体叶绿体基粒类囊体数少, 基质类囊体数较多; 而且, 基粒类囊体中的基粒片层数也较少, 大部分基粒只有几个片层, 平均片层数为5.46, 约为野生型的一半。Jarvis等(1998)以电镜观察拟南芥叶绿素b缺失突变体也得到类似结果, 在叶片生长早期, 突变体中叶绿体体积较小, 基粒片层数也较少, 他们认为这可能是叶绿体外被膜上蛋白质转运机器的一个构件TOC33没有表达, 因而叶绿体蛋白转运受阻, 最终导致叶绿体发育受阻所致。林宏辉等(2001)研究大麦叶绿素b缺失突变体的结果表明, 突变体中类囊体排列不规则, 基粒数少, 基质片层相对发达, 而野生型大麦的类囊

体则排列规则, 基粒发达。此外, 林宏辉等(1998)在另一组实验中也观察到, 大麦叶绿素b缺失突变体基粒发育不良, 类囊体大多平行排列, 很少垛叠, 处于叶绿体发育的初始阶段, 因此推测突变体大麦叶绿体发育受阻可能与26 kDa多肽缺失有关。

2.3 与光合效率的关系 近年来, 研究叶绿素b缺失突变体的结果表明, 叶绿素b的缺失会导致总的叶绿素含量降低, 天线系统减小, 因而捕光效率低, 光合效率下降(杨胜洪等2001; 林宏辉等1997)。绝大多数叶绿素b缺失突变体的PSII最大光化学效率与野生型接近或更低(Lin等2003b), 但也有PSII最大光化学效率较高的现象(谭新星等1996; 戴新宾等2000)。突变体光化学效率较高是因为其PSII天线的减小幅度大于PSI天线的减小幅度, PSII捕获的光能相对较弱, 这有利于向状态1的转换, 从而可减少激发能由PSII向PSI的转移, 从而提高PSII最大光化学效率(谭新星等1997)。戴新宾等(2000)在研究水稻叶绿素缺失突变体中也得到类似的结果。

2.4 逆境条件下叶绿素b缺失与光合作用的关系

2.4.1 叶绿素b缺失突变体对高光照度的响应 在光合机构将光能转化成化学能用于二氧化碳和其他碳同化的反应中, 光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的量时, 过剩的光能即可引起光合量子效率和光化学效率的降低, 即发生光抑制。当叶绿素b缺失时, 不同植物表现出不同的光抑制特性。Havaux和Tardy(1997)研究高光照度下叶绿素b缺失大麦突变体(*chlorina f₂*)的结果表明, 与野生型相比, 突变体中LHCII含量减少, 高光照度下对光抑制更敏感, 高光照度胁迫下PSII供体侧受到损伤。高光照度处理大麦叶绿素b缺失突变体的结果显示, 此种突变体对光抑制的敏感性与玉米黄质含量多少无关, 与叶黄素循环的脱还原氧化状态高低也无关, 但与玉米黄质的速率变化呈弱相关, 与叶黄素循环的脱还原氧化状态的变化速率呈显著线性关系(彭长连2004)。谭新星等(1996)研究大麦突变体的结果表明, 经高光照度处理后, 大麦突变体PSII最大光化学效率(F_v/F_m)降低程度较小, 说明突变体对高光照度的敏感性不如野生型的。大麦突变体叶绿素含量低, 捕光

能力弱, 在高光照度下产生过剩光能的可能性小, 或者过剩能量较少, 这可能是其对高光照度敏感性较弱的主要原因。戴新宾等(2000)研究水稻叶绿素缺失突变体的结果表明, 水稻突变体的光合机构对高光照度的耐受性强于野生型。在大田自然条件下, 中午前后水稻叶片出现光抑制现象, 野生型水稻叶片受光抑制的程度比突变体严重, 也就是说, 水稻叶绿素缺失突变体具有比野生型更大的适应高光照度的特性。许晓明等(2004)的研究表明, 此突变体主要是通过减少光能吸收, 提高电子传递活性从而减轻高光照度下过剩光能伤害之果。

2.4.2 叶绿素b缺失突变体对高温的响应 温度是影响光合机构形成与功能的主要环境因子之一。叶绿素b缺失突变体对高温响应的相关研究较少, 已有的研究表明, 叶绿素b缺失突变体对高温更敏感。Havaux和Tardy(1997)研究高温下大麦叶绿素b缺失突变体(*chlorina f₂*)的结果表明, 虽然叶绿素b缺失对大麦突变体叶片的光合作用影响不大, 但在高温下对其PSII则产生很大的影响, 即高温下PSII的热稳定性显著降低。这种热敏感性的增加可能是电子传递供体一侧减弱, 适度高温胁迫导致PSII外周33 kDa蛋白从放氧复合体脱离之果。林植芳等(2004)研究2个新的水稻叶绿素b缺失突变体光合作用热稳定性的结果表明, 叶绿素b缺失突变体对高温敏感, LHCII中缺失叶绿素b可能导致PSII的结构不稳定和功能丧失, 高温下叶绿体超微结构也发生变化, 突变体的破坏程度大于野生型。他们关于H₂O₂累积和组织定位的研究进一步表明, 突变体组织中H₂O₂累积较多, 从而再次说明突变体的热敏感性高于野生型(林植芳等2004)。

3 展望

叶绿素b在光合作用中不仅能够吸收传递光能, 而且在LHCII复合体的组装及其维持其稳定性中也是必不可少的。一系列以叶绿素b缺失突变体的实验结果也证实了这一点。目前人们对叶绿素b的结构和理化性质的了解已很清楚, 其生物合成途径也基本明确。但植物如何合成适量的叶绿素和捕光色素蛋白以适应它所生长的环境等问题仍不清楚。在类囊体膜的生物合成过程中, 叶

绿素的生物合成与叶绿素结合蛋白的积累紧密相关, 并且是一个受光、温调节的过程(Falbel和Staehelein 1994)。国内外许多实验室采用叶绿素b不同程度减少的突变体进行了相关问题的研究。迄今为止, 有些叶绿素b缺失突变体已得到鉴定。Falbel和Staehelein(1994)分析5个叶绿素b缺失程度不同的小麦突变体中叶绿素合成前体库的结果表明, 这些同源等位基因突变体中叶绿素合成阻断的最初部位都是相同的, 从这些突变体中分离得到的叶绿体, 其镁螯合酶的活性很低, 叶绿素b缺失程度愈高, 此酶活性下降程度愈大, 据此他们推测, 此酶活性受阻滞是此类叶绿素b缺失突变体表型发生变化的根本原因。另外, 还有研究表明CAO也直接参与叶绿素合成的调控。叶绿素a通过CAO氧化形成7-羟甲基叶绿素, 而后形成叶绿素b。因而Tanaka等(1998)认为, 叶绿素a和叶绿素b之间的相互转化可能是通过7-羟甲基叶绿素实现的, 所以可以更有效和更直接地调节叶绿素a/b的比值。这从叶绿素a和叶绿素b之间的相互转化对叶绿素b降解, 以及植物对不同光照度的适应来说, 似乎是有意义的。总之, 植物可以通过叶绿素循环调节叶绿素a/b的比值以适应不同的生理环境。但叶绿素循环的调控机制如何仍不清楚, 值得探讨。此外, 突变体叶绿素b合成与光合膜形成之间的关系以及与光合机构稳定性的研究也很少, 也应该开展起来。

参考文献

- 戴新宾, 曹树青, 许晓明, 陆巍, 张荣铎, 许长成, 成耀东, 匡廷云(2000). 低叶绿素b高产水稻突变体及其光合特性的研究. 植物学报, 42(2): 1289~1294
- 郭士伟, 张云华, 金永庆, 师素云, 谭秀云, 刘嵩民(2003). 小白菜(*Brassica chinensis* L.)黄苗突变体的叶绿素荧光特性. 作物学报, 29(6): 958~960
- 李良璧, 孙钦秒, 冷静, 王梅, 匡廷云(2003). 光系统II捕光色素蛋白复合体的结构与功能. 见: 匡廷云主编. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控. 南京: 江苏科学技术出版社, 111~142
- 林宏辉, 杜林方, 贾勇炯, 梁厚果, 汤泽生(1997). 野生和黄化大麦类囊体膜色素蛋白的分离和比较. 西北植物学报, 17(1): 34~38
- 林宏辉, 何军贤, 梁厚果, 杜林方(1998). 叶绿素缺乏大麦突变体PSII色素蛋白复合物的研究. 生物化学与生物物理学报, 30

- (50): 530~532
- 林宏辉, 何礼, 晏婴才, 代其林, 杜林方, 梁厚果, 汤泽生, 何兴金 (2001). 叶绿素缺乏大麦突变体叶绿体结构功能及生化特性的研究. 四川大学学报(自然科学版), 38 (6): 899~904
- 林植芳, 彭长连, 徐信兰, 林桂珠, 张景六 (2004). 两个新的水稻缺叶绿素b突变体光合作用的热稳定性. 中国科学(C辑), 34 (5): 395~401
- 彭长连 (2004). 突变体的光氧化. 见: 匡廷云主编. 作物光能利用效率与调控. 济南: 山东科学技术出版社, 173~196
- 谭新星, 许大全, 汤泽生 (1996). 叶绿素缺乏的大麦突变体的光合作用和叶绿素荧光. 植物生理学报, 22 (1): 51~57
- 谭新星, 许大全, 汤泽生 (1997). 叶绿素缺乏的大麦突变体PSII光化学效率较高的原因. 植物生理学报, 23 (3): 251~256
- 魏慧敏, 陈云伟, 张年辉, 赵云, 杜林方 (2005). 黄化油菜突变体Cr3529子叶类囊体膜光谱性质研究. 西北植物学报, 25 (2): 250~255
- 许晓明, 张荣铎, 唐运来 (2004). 低叶绿素含量对水稻突变体吸收光能分配特性的影响. 中国农业科学, 7 (3): 339~343
- 杨胜洪, 杜林方, 赵云, 张义正 (2001). 抽薹期叶绿素缺乏油菜突变体类囊体膜的研究. 云南植物研究, 23 (1): 97~104
- 张年辉, 杜林方, 赵云, 林宏辉, 梁厚果 (2004). 叶绿素缺乏油菜突变体的LHCII多肽组成、蛋白含量与cab基因转录研究. 西北植物学报, 24 (3): 484~487
- 赵云, 杜林方, 杨胜洪, 李世崇, 张义正 (2001). 缺乏叶绿素油菜突变体的叶绿体组成和结构变化. 植物学报, 43 (8): 877~880
- 赵云, 王茂林, 李江, 张义正 (2003). 幼叶黄化油菜(*Brassica napus* L.)突变体Cr3529叶绿体超微结构观察. 四川大学学报(自然科学版), 40 (5): 974~977
- Bailey S, Walters RG, Jansson S, Horton P (2001). Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 213 (5): 794~801
- Bellemare G, Bartlett SG, Chua NH (1982). Biosynthesis of chlorophyll a/b-binding polypeptides in wild type and the chlorina f₂ mutant of barley. *J Biol Chem*, 257 (13): 7762~7767
- Eggink LL, Park H, Hooper JK (2001). The role of chlorophyll b in photosynthesis: hypothesis. *BMC Plant Biol*, 1: 2
- Espineda CE, Linford AS, Devine D, Brusslan JA (1999). The *AtCAO* gene, encoding chlorophyll a oxygenase, is required for chlorophyll b synthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96 (18): 10507~10511
- Falbel TG, Meehl JB, Staehelin LA (1996). Severity of mutant phenotype in a series of chlorophyll-deficient wheat mutants depends on light intensity and the severity of the block in chlorophyll synthesis. *Plant Physiol*, 112 (2): 821~832
- Falbel TG, Staehelin LA (1994). Characterization of a family of chlorophyll-deficient wheat (*Triticum*) and barley (*Hordeum vulgare*) mutants with defects in the magnesium-insertion step of chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiol*, 104 (2): 639~648
- Green BR, Durnford DG (1996). The chlorophyll-carotenoid proteins of oxygenic photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47 (1): 685~714
- Harpster MH, Mayfield SP, Taylor WC (1984). Effects of pigment-deficient mutants on the accumulation of photosynthetic proteins in maize. *Plant Mol Biol*, 3: 59~71
- Harrison MA, Nemson JA, Melis A (1993). Assembly and composition of the chlorophyll a-b light harvesting complex in barley: immunochemical analysis of chlorophyll b-less and chlorophyll b-deficient mutants. *Photosynth Res*, 38: 141~151
- Havaux M, Tardy F (1997). Thermostability and photostability of photosystem II in leaves of the chlorina-f₂ barley mutant deficient in light-harvesting chlorophyll a/b protein complexes. *Plant Physiol*, 113: 913~923
- Herrin DL, Battey JF, Greer K, Schmidt GW (1992). Regulation of chlorophyll apoprotein expression and accumulation. Requirements for carotenoids and chlorophyll. *J Biol Chem*, 267 (12): 8260~8269
- Hooper JK, Eggink LL (2001). A potential role of chlorophylls b and c in assembly of light-harvesting complex. *FEBS Lett*, 489: 1~3
- Jarvis P, Li HM, Chen LJ, Peto CA, Fankhauser C, Chory J (1998). An *Arabidopsis* mutant defective in the plastid general protein import apparatus. *Science*, 282 (5386): 100~103
- Jasson S (1994). The light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein. *Biochim Biophys Acta*, 1184: 1~19
- Keck RW, Dilley RA, Allen CF (1970). Chloroplast composition and structure differences in a soybean mutant. *Plant Physiol*, 46: 692~695
- Krol M, Spangfort MD, Huner NP, Oquist G, Gustafsson P, Jansson S (1995). Chlorophyll a/b-binding proteins, pigment conversions, and early light-induced proteins in a chlorophyll b-less barley mutant. *Plant Physiol*, 107 (3): 873~883
- Ladygin VG (2003). Pigment composition and photosynthetic activity of pea chlorophyll mutants. *Изв Акад Наук (Сер Биол)* [*Izv Akad Nauk (Ser Biol)*], 4: 447~454
- Lin ZF, Lin GZ, Peng CL, Zhang JL (2003a). Alteration of chlorophyll-protein complex components and distribution of excitation energy between two photosystems in two new rice chlorophyll b-less mutants. *Photosynthetica*, 41 (4): 589~595

- Lin ZF, Peng CL, Lin GZ, Ou ZY, Yang CW, Zhang JL (2003b). Photosynthetic characteristics of two new chlorophyll b-less rice mutants. *Photosynthetica*, 41 (1): 61~67
- Michel H, Tellenbach M, Boschetti A (1983). A chlorophyll b-less mutant of *Chlamydomonas reinhardtii* lacking in the light-harvesting chlorophyll a/b-protein complex but not in its apoproteins. *Biochim Biophys Acta*, 725 (3): 417~424
- Murray DL, Kohorn BD (1991). Chloroplasts of *Arabidopsis thaliana* homozygous for the ch-1 locus lack chlorophyll b, lack stable LHCP II and have stacked thylakoids. *Plant Mol Biol*, 16: 71~79
- Polle JE, Benemann JR, Tanaka A, Melis A (2000). Photosynthetic apparatus organization and function in the wild type and a chlorophyll b-less mutant of *Chlamydomonas reinhardtii*. Dependence on carbon source. *Planta*, 211 (3): 335~344
- Preiss S, Thornber JP (1995). Stability of the apoproteins of light-harvesting complex I and II during biogenesis of thylakoids in the chlorophyll b-less barley mutant *chlorina f₂*. *Plant Physiol*, 107: 709~717
- Rüdiger W (2002). Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle. *Photosynth Res*, 74: 187~193
- Schmid GH, Gaffron H (1967). Light metabolism and chloroplast structure in chlorophyll-deficient tobacco mutants. *J Gen Physiol*, 50: 563~582
- Staehelein LA (1986). Chloroplast structure and supramolecular organization of photosynthetic membranes. In: Pirson A, Zimmermann MH (eds). *Encyclopedia of Plant Physiology*. Berlin: Springer-Verlag, 1~84
- Tanaka A, Ito H, Tanaka R, Tanaka NK, Yoshida K, Okada K (1998). Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophyll a. *Proc Natl Acad Sci USA*, 95: 12719~12723
- Tanaka A, Tanaka Y, Tsuji H (1993). Preferential accumulation of apoproteins of the light-harvesting chlorophyll a/b-protein complex in greening barley leaves treated with 5-aminolevulinic acid. *Planta*, 192 (1): 92~97
- Tanaka R, Koshino Y, Sawa S, Ishiguro S, Okada K, Tanaka A (2001). Overexpression of chlorophyllide a oxygenase (CAO) enlarges the antenna size of photosystem II in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 26 (4): 365~373
- Terao T, Yamashita A, Katoh S (1985). Chlorophyll b-deficient mutants of rice I. Absorption and fluorescence spectra and chlorophyll a/b ratios. *Plant Cell Physiol*, 26 (7): 1361~1367
- Wettstein DV, Gough S, Kannangara CG (1995). Chlorophyll biosynthesis. *Plant Cell*, 7 (7): 1039~1057
- Yamasato A, Nagata N, Tanaka R, Tanaka A (2005). The N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase confers protein instability in response to chlorophyll B accumulation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 17 (5): 1585~1597
- Yang CM, Osterman J, Markwell J (1990). Temperature sensitivity as a general phenomenon in a collection of chlorophyll-deficient mutants of sweetclover. *Biochem Genet*, 28 (12): 31~40