

DOI: 10.3724/SP.J.1005.2009.00698

植物叶绿素合成、分解代谢及信号调控

史典义^{1,2}, 刘忠香^{2,3}, 金危危¹

1. 中国农业国家玉米改良中心, 农业部作物基因组学与遗传改良重点开放实验室, 北京 100193;
2. 大庆师范学院生命科学学院, 大庆 163712;
3. 北京林业大学继续教育学院, 北京 100083

摘要: 叶绿素(Chlorophyll, Chl)合成是决定植物光合效率的重要性状, 是决定作物产量的重要因素。参与植物 Chl 合成、分解代谢及信号调控的基因数目众多, 其中任何一个基因发生突变都有可能引起 Chl 含量的变化, 从而表现为各种叶色异常甚至导致植株死亡。自然或人工创造突变体, 对于 Chl 相关基因的功能分析非常必要。目前, Chl 突变体已广泛应用于基础研究和生产实践。文章就该研究领域内的最新研究进展进行了概述。

关键词: 叶绿素合成; 叶绿素降解; 信号调控; 光合作用

Biosynthesis, catabolism and related signal regulations of plant chlorophyll

SHI Dian-Yi^{1,2}, LIU Zhong-Xiang^{2,3}, JIN Wei-Wei¹

1. National Maize Improvement Center of China, Key Laboratory of Crop Genetic Improvement and Genome of Ministry of Agriculture, China Agricultural University, Beijing 100193, China;
2. Department of Life Sciences, Daqing Normal College, Daqing 163712, China;
3. Adult Education College, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Plant photosynthesis is determined by chlorophyll (Chl) metabolism, which is an important factor of determining crop yield. The genes involved in Chl biosynthesis, catabolism, and related signal regulations are numerous, and the mutation of any of them may change the pigment level, causing abnormalities in leaf color and even inducing individual death. Spontaneous or artificial mutants are necessary for functional analysis of Chl related genes. At present, Chl mutants are widely used in foundational research and production practice. This article reviews the latest research progress in this field.

Keywords: chlorophyll biosynthesis; chlorophyll catabolism; signal regulation; photosynthesis

叶绿素(Chlorophyll, Chl)是绿色植物叶绿体内参与光合作用的重要色素, 在光合作用的能量捕获及能量传递中起着重要作用。植物在发育过程中受到多种因素的影响, 光照、温度以及逆境等外界因

素与核基因组、质体基因组所组成的内在因素之间相互作用。其中, 光照以多效性的方式调控植物的生长发育, 对叶绿体发育及 Chl 合成、分解代谢起主导性作用。在暗形态发生期间, 萌发的种子利用体

收稿日期: 2008-12-19; 修回日期: 2009-02-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 39870423)资助

作者简介: 史典义(1978-), 男, 博士研究生, 专业方向: 作物遗传育种。E-mail: onaboard@yahoo.cn;

刘忠香(1984-), 女, 本科, 专业方向: 园林植物与观赏园艺。E-mail: liuzhongx001@163.com

史典义和刘忠香同为第一作者

通讯作者: 金危危(1971-), 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 分子细胞遗传学。Tel: 010-62734909; E-mail: weiweijin@cau.edu.cn

内中的营养建立捕获光信号的条件, 此时子叶显著伸长并伸出土壤, 前质体也分化成白色体, 并在白色体片层结构中大量合成四吡咯化合物色素前体—原脱植基叶绿素(Protochlorophyllide, Pchl_{id}e)。子叶一旦暴露在光下就立即将 Pchl_{id}e 还原成脱植基叶绿素(Chlorophyllide, Chl_{id}e)。叶绿体随着片层结构中 Chl_{id}e 的还原而不断发育, 从而引起植物的快速绿化^[1]。

就内在因素而言, 参与 Chl 合成、分解代谢和信号调控的基因数目众多, 仅参与 Chl 合成的基因就有 20 多个。其中, 任何一个基因发生突变都有可能引起 Chl 含量的变化, 从而表现为各种叶色异常甚至导致植株死亡, 最终引起光合效率的变化, 造成作物减产。目前, 随着世界人口的持续增长, 特别是随着气候干旱和自然灾害的频繁发生, 光合效率的提高已经成为作物育种的重要目标。近年来, 科学家们对该领域进行了大量广泛而深入的研究, 鉴定出大量的 Chl 相关基因^[2~8]。本文简要概述有关 Chl 合成、分解代谢及信号调控的最新研究进展。

1 Chl 的生物合成

绿色植物的 Chl 合成是一个由许多酶参与的复杂过程。从谷氨酰-tRNA(Glu-tRNA)开始到 Chl *b* 的合成结束为止一共包括 16 步, 共由 20 多个基因编码的 16 种酶完成^[3]。该途径中任何一个环节发生突变都可能影响 Chl 的合成, 从而引起叶色变异。对高等植物光合作用基因的鉴定得益于对光合细菌的分子遗传学研究, 大部分编码基因都已鉴定出来^[4]。

首先, Glu-tRNA 经过反应形成带有不完整碳环结构的 δ -氨基乙酰丙酸(δ -aminolevulinic acid, ALA)^[9]。第二步, 两分子的 ALA 缩合形成单卟啉胆色素原(Porphobilinogen, PBG)。这一步的反应由 ALA 脱水酶催化。然后, 四分子的 PBG 由胆色素原脱氨酶催化形成线性四吡咯分子羟甲基胆色素原(Hydroxymethylbilane, Hmb)。接下来的反应包括环的闭合和同时在 D 卟啉环发生乙酰基和丙酰基的异构化形成尿卟啉原(Uroporphyrinogen, Uro)。再经过卟啉环侧链脱羧后生成粪卟啉原(Coproporphyrinogen, Coprogen), 继而氧化形成原卟啉(Protoporphyrin, Proto IX)^[9, 10](图 1)。

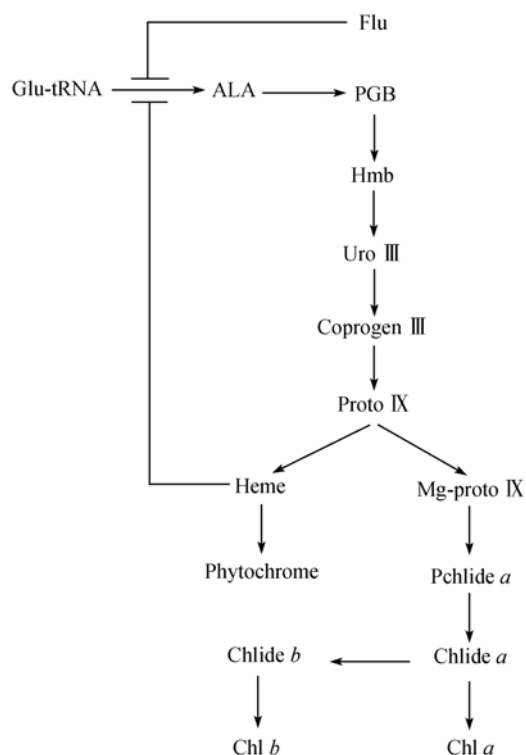


图 1 植物 Chl 的生物合成途径

ALA: δ -氨基乙酰丙酸; PBG: 单卟啉胆色素原; Hmb: 羟甲基胆色素原; Uro : 尿卟啉原 ; Coprogen : 粪卟啉原 ; Proto : 原卟啉 ; Mg-proto : Mg-原卟啉 ; Pchl_a: 原脱植基叶绿素 *a*; Chl_{id} *a*: 脱植基叶绿素 *a*; Chl *a*: 叶绿素 *a*; Chl_{id} *b*: 脱植基叶绿素 *b*; Chl *b*: 叶绿素 *b*。

在 Proto IX 处有两条分支。一条是合成亚铁血红素(Heme)和光敏色素的铁分支, 另一条是形成 Chl 的镁分支。亚铁螯合酶和镁螯合酶分别催化这两条分支的第一个特异性反应。镁螯合酶催化 Mg^{2+} 加入到 Proto 中形成 Mg-原卟啉 IX (Mg-protoporphyrin, Mg-proto), 经甲基化和环化后形成 Pchl_a。随后, Pchl_a D 环 C₁₇ 和 C₁₈ 之间的双键发生氧化而形成 Chl_{id} *a*。Chl 合成的最后一步反应是 Chl_{id} *a* 通过酯化作用添加叶绿醇基团形成 Chl *a*。Chl *b* 则是通过 Chl_{id} *a* 氧化形成 Chl_{id} *b*, 然后再通过酯化作用添加叶绿醇基团而形成^[9~11](图 1)。

在高等植物中镁分支非常复杂, 但是经过最近十几年大量的研究, 在大麦、拟南芥、水稻以及玉米中鉴定出很多 Chl 合成突变体, 很多相关编码基因都已鉴定出来^[12~20]。Jung 等^[12]用 T-DNA 法产生大量水稻插入基因系。在 T₂ 代 1 995 个株系中, 筛选出 189 个具有 Chl 缺乏表型的突变体。在这些突

变体中, 有 10 个株系的叶片是 β -葡聚糖酶阳性。株系 9-07117 的 T-DNA 插入基因与大麦中 *XANTHA-F* 基因和拟南芥 *CHLH* 基因同源。进一步分析表明, *OsCHLH* 基因编码水稻镁螯合酶的 H 亚基, T-DNA 插入导致基因表达异常。

Sawers 等^[18]采用 Mutator 插入的方法从玉米中克隆到一个玉米镁螯合酶基因(*ZmCHLI*), 并与 *OYI* 基因定位于相同遗传位点。该突变体表型为黄绿色, 是一种半显性突变体。蛋白质序列分析表明, 氨基酸替换导致酶功能的改变。对集胞藻(*Synechocystis*) *SschII* 基因研究发现, *SschI* 蛋白存在氨基酸替代而丧失功能, 但是能够与野生型 *SschI* 蛋白竞争而抑制野生型 *SschII* 蛋白的活性。因而推测, 玉米等位基因的多样性改变了 *OYI* 基因的显隐性表现^[18]。

最近, Wu 等^[20]在水稻中分离出一株 *yellow-green leaf1* (*yg1l*) 叶绿素缺乏突变体, 苗期叶片表现黄绿色, 图位克隆将该基因定位于 5 号染色体。序列分析及功能验证显示, 该基因编码叶绿素合酶, 催化 Chlide *a* 植醇化生成 Chl *a*。 *yg1l* 突变体在一个高度保守的残基处发生突变, 导致酶活性的降低。 *YGLI* 在所有组织中组成性的表达, 在 *yg1l* 突变体中的表达并没有受到明显影响。有趣的是, 编码 Chl *a/b* 结合蛋白(Light-harvesting chlorophyll *a/b*-binding protein, Lhcb)的 *cab1R* 基因在 *yg1l* 突变体中的表达显著降低。而且, *yg1l* 幼苗中的一些 Chl 生物合成或叶绿体发育相关的基因也受到影响。这些结果表明, 编码各种叶绿体蛋白的核基因可能受 Chl 或前体水平的反馈调控。

2 Chl 的分解代谢

在叶片衰老过程中 Chl 被不断分解, 原有的类胡萝卜素暴露出来而使叶片黄化, 这是一个从老的组织回收营养的主动过程^[5]。在正常生长发育的植物中, 大部分 Chl 存在于叶片的蛋白质复合体中, 而以自由形式存在的 Chl 会对细胞造成光氧化损伤。为了避免自由态 Chl 及其有色代谢产物对细胞造成光氧化损伤, 植物细胞必须快速降解这些物质。此外, Chl *a* 水解后形成的 Chlide *a* 可以通过 Chl *b* 合成途径合成 Chl *b*。 Chl *a* 和 Chl *b* 之间的相互转化称为“叶绿素循环”, 在不同生理条件下调控 Chl *a/b* 比值过程中起重要作用^[6](图 2)。

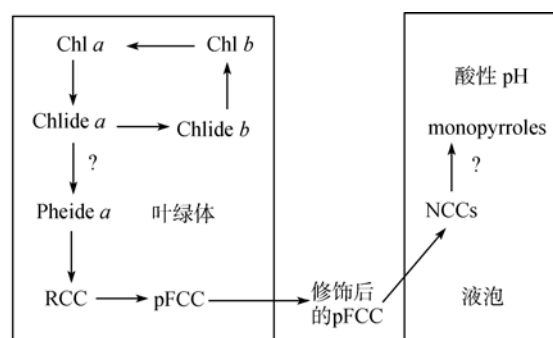


图 2 植物 Chl 的分解代谢途径

Chlide *a*: 脱植基叶绿素 *a*; Chlide *b*: 脱植基叶绿素 *b*; Pheide *a*: 脱镁叶绿酸 *a*; RCC: 红色叶绿素代谢产物; pFCC: 蓝色荧光中间产物; NCCs: 非荧光叶绿素代谢产物。

Chl 的分解代谢反应分两个阶段。前一个阶段是所有植物所共有的, 此时 Chl 被降解成无色的、蓝色荧光中间产物(Blue-fluorescing intermediate, pFCC), 这一阶段共需要 4 种酶。首先, Chl 被叶绿素酶(Chlorophyllase, CLH)催化脱去植醇基形成 Chlide, 然后, 由一个金属螯合物(Metal chelating substance, MCS)通过非酶学过程去除镁离子形成脱镁叶绿酸 *a*(pheophorbide *a*, Pheide *a*)(图 2)。另有报道认为, 催化脱镁反应的是一种叶绿体膜结合蛋白, 即镁-去螯合酶。对这两种相互矛盾的活性的可能解释是, MCS 只是镁-去螯合酶的一个辅助因子^[21]。接下来, Pheide *a* 经过由脱镁叶绿酸 *a* 加氧酶(Pheide *a* oxygenase, PAO)和红色叶绿素代谢产物还原酶(Red chlorophyll catabolite reductase, RCCR)催化的两步反应转化成 pFCC, 中间过程形成一种不稳定的中间产物红色叶绿素代谢产物(Red chlorophyll catabolite, RCC)。最后, pFCC 经过几次修饰之后运输至液泡中。第二个阶段, 经过修饰的 pFCC 在液泡中发生非酶学异构形成最终的非荧光叶绿素代谢产物(Nonfluorescent chlorophyll catabolites, NCCs), 这是一个由酸性液泡的 pH 所催化的物种特异性修饰过程, 最后转化形成单吡咯降解产物^[21, 22](图 2)。

Chl 的合成与分解代谢处于一个动态平衡, 打破这一平衡就会产生异常。Chl 分解代谢途径发生突变, 常导致植物生长后期的滞绿表型。根据功能表现可分为两种类型, 一种是功能性的滞绿, 能够保持光合作用的功能, 因而有可能提高作物产量; 另一种类型是非功能性的滞绿, 叶绿体的光合作用能力丧失。在植物中, Chl 的分解和光合能力的不断下

降常与衰老伴随发生。衰老是一种内在程序化的退化过程, 最终导致植物成熟、死亡, 早衰则导致作物品质下降, 产量降低^[23, 24]。相对于 Chl 合成途径, 对 Chl 分解代谢途径的研究还不是很深入^[21, 24]。

在各种植物物种中都有滞绿或非黄化突变体的报道^[6, 25~29]。玉米 *lls1* (*lethal leaf spot 1*) 突变体能够在黑暗条件下积累过多的 Pchl_{ide}, 因而在黑暗时保持绿色, 暴露光下后则发生光氧化损伤而导致细胞早衰死亡^[30]。Pružinská 等^[24]研究表明, 拟南芥 *AtPaO* 基因编码一个 Rieske 类型的铁硫蛋白, 与玉米 *lls1* 突变体同源, 在衰老期间负责降解 Pchl_{ide} 从而防止早衰。Harpaz-Saad 等^[27]对柑橘 (*Citrus sinensis*) CLH 的异源表达研究表明, CLH 是一个叶绿素分解代谢的限速酶。细胞通过剪切多肽 N 端与 Glu 脱羧酶结合的调控结构域, 或者负责膜结合的结构域而进行转录后调控。

最近, Kusaba 等^[6]在水稻中克隆一个具有 Chl *b* 还原酶活性的 *NYC1* (*Non-yellow coloring1*) 基因。*nyc1* 是一个水稻单隐性突变体, 该突变体植株在衰老期间显示滞绿表型。与野生型相比, *nyc1* 叶绿体基粒在衰老期间保存完好, 而大部分的 LHCH 组分也被选择性保留下来。研究表明, *NYC1* 基因编码一个叶绿体定位、三次跨膜的短链脱氢酶/还原酶 (Short-chain dehydrogenase/reductase, SDR), 因而推测 *NYC1* 具有 Chl *b* 还原酶活性。

Jiang 等^[28]通过 γ 射线诱变, 在水稻中筛选出一株滞绿突变体。在衰老过程中该突变体能够保持 Chl、Chl 蛋白复合体以及类囊体膜结构, 但是丧失光合作用能力。该基因是水稻 *SGR* (*Stay green rice*) 的一个等位基因, 定位于 9 号染色体。序列分析表明, *SGR* 基因编码一个含有叶绿体转运肽的古老蛋白, 在水稻中组成性表达, 但在水稻叶片黑暗诱导的衰老中上调表达。衰老诱导的 *SGR* 和 *PaO* 的表达能够被脱落酸 (ABA) 增强, 但被细胞分裂素抑制。过量表达 *SGR* 将降低正常生长叶片中基粒类囊体片层结构的数量和 Chl 的含量, 表明在水稻衰老过程中上调 *SGR* 将促进 Chl 的降解。根据这些观察, Jiang 等^[28]认为 *SGR* 可能调控或参与 *PaO* 的活性, 从而影响 Chl 和色素蛋白复合体的降解。Sato 等^[29]研究表明, *SGR* 在叶片衰老期间可能通过转录或转录后水平调控 Chl 降解酶而参与 Chl 的降解途径。

3 质体基因组与核基因组之间的信号调控

植物叶绿体含有约 3 000 多种蛋白, 只有 100 种左右是由叶绿体自身编码, 其余大部分由核基因编码。这些蛋白在细胞质中翻译, 随后转运到叶绿体中。由于光合作用蛋白复合体是由叶绿体和细胞核共同编码的多亚基构成, 所以核基因组与质体基因组之间协调表达对于正确的叶绿体生物合成和维持是非常重要的^[7, 8, 30~32]。一方面, 质体的发育主要是由核基因控制, 另一方面, 发育停滞或损伤的质体可以通过反馈信号路径调控核基因的表达^[31]。

最近几年的研究证实, 核基因组与叶绿体基因组之间存在多种信号反馈途径, 叶绿体借此调控一系列核基因, 其中大部分调控涉及光合作用的叶绿体定位蛋白。在这些反馈途径中研究的较为清楚的是 Chl 合成中间产物以及四吡咯化合物合成相关蛋白所参与的信号反馈途径^[8]。

已知, 在 Chl 生物合成过程中存在两种分支途径。一种分支合成 Chl, 另一种分支合成 Heme, Proto IX 是两种途径的分支点。Proto IX 与 Mg^{2+} 螯合产生 Mg-proto IX, 与 Fe^{2+} 螯合形成 Heme。在动物中, Heme 普遍存在于血红蛋白、肌红蛋白、细胞色素、过氧化物酶和过氧化氢酶中。在植物中, Heme 经一系列反应最终形成光敏色素生色团。Chl 合成速率受细胞内 Heme 含量影响, 若 Heme 至光敏色素生色团的合成途径受阻、细胞内 Heme 含量上升, 过剩的 Heme 将反馈抑制 Chl 合成, 引起突变体叶色变异^[8, 33, 34]。在高等植物中, 四吡咯化合物的调控是通过 Heme 抑制 Glu-tRNA 还原酶来实现的。最近发现, Flu 蛋白也是四吡咯化合物生物合成的反向调控因子 (图 1)。Glu-tRNA 还原酶 N 端是 Heme 抑制其功能所必需的, 而 Glu tRNA 还原酶 C 端的卷曲螺旋结构域则与 Flu 相互作用^[8, 35]。在拟南芥中, Mg-proto IX 作为质体信号通过一条需要 *GUN4* (*Genomes uncoupled 4*) 基因的路径抑制核基因的转录。*GUN4* 结合镁螯合酶的产物和底物, 并激活镁螯合酶。*GUN4* 通过调控 Mg-proto IX 的合成或运输来参与质体到核的信号路径^[7]。

Koussevitzky 等^[31]提出一种整合多种信号路径的反馈模式。在这种模式中, *GUN1* 作用于上游而 *ABI4* (*ABA Insensitive 4*) 作用于下游。当质体发育受

损或面临压力时, 质体基因表达受到抑制、Mg-proto IX 积累和光合电子传递链的氧化还原态三者产生共同的信号 X。GUN1 可能促进 X 的产生, 也可能直接产生 X。ABI4 响应来源于 GUN1 的信号, 结合到 *Lhcb* 的启动子上阻止 GBF(光诱导 *Lhcb* 表达所必需的组织特异性 G 框结合因子)的结合。在没有受到压力而正常发育的质体中并不释放来源于 GUN1 的信号, ABI4 也不结合 *Lhcb* 启动子, 而 GBF 则结合上去促进 *Lhcb* 的转录(图 3)。

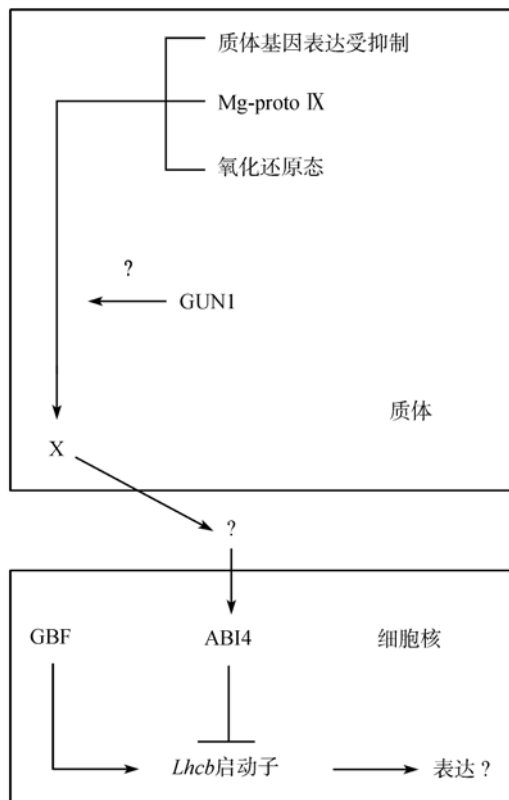


图 3 质体基因组与核基因组之间的信号调控

Mg-proto : Mg-原卟啉 ; GUN1: 基因组解偶连因子 1; *Lhcb*: Chl a/b 结合蛋白; GBF: G 框结合因子; ABI4: 脱落酸不敏感因子 4。

4 结 语

提高植物光合效率是当前作物高产育种的重要目标。光合效率受 Chl 的含量、光合作用复合体的稳定性、叶绿素循环及光氧化损伤的修复等多种因素的影响, 优化这些生化指标有望大幅度提高光合效率继而提高作物产量。近十几年来, 在植物的 Chl 合成及分解代谢方面进行了大量研究, 相关基因也都已基本鉴定出来。但是相关的研究主要集中于大

麦、拟南芥和水稻, 对玉米及其他作物的研究还相对较少^[36]。自然或人工创造突变体, 对于 Chl 相关基因的功能分析非常必要^[37]。

目前, Chl 突变体已广泛应用于基础研究和生产实践。以 Chl 突变体为受体材料进行转化研究, 可较为直接而有效的分析基因的功能, 研究细胞内核-质间基因组互作和信号调控。在生产实践中, Chl 突变基因可发展为分子标记, 应用于良种繁育和杂交育种, 提高育种效率和加快育种进程^[38-41]。总之, 随着 RNAi、DNA chip 等新研究手段的应用, 以及功能基因组学和生物信息学研究的深入, Chl 相关基因分子机理的研究将更加透彻, 并将更加有效的应用于生产实践。

参考文献(References):

- [1] Harpaz-Saad S, Azoulay T, Arazi T, Ben-Yaakov E, Mett A, Shibolet Y, Hörtensteiner S, Gidoni D, Gal-On A, Goldschmidt EE, Eyal Y. Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is posttranslationally regulated. *Plant Cell*, 2007, 19(3): 1007-1022.
- [2] Moulin M, McCormac AC, Terry MJ, Smith AG. Tetrapyrrole profiling in Arabidopsis seedlings reveals that retrograde plastid nuclear signaling is not due to Mg-protoporphyrin IX accumulation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(39): 15178-15183.
- [3] Beale SI. Green genes gleaned. *Trends Plant Sci*, 2005, 10(7): 309-312.
- [4] Masuda T. Recent overview of the Mg branch of the tetrapyrrole biosynthesis leading to chlorophylls. *Photosynth Res*, 2008, 96(2): 121-143.
- [5] Matile P. Biochemistry of indian summer: physiology of autumnal leaf coloration. *Exp Gerontol*, 2000, 35(2): 145-158.
- [6] Kusaba M, Ito H, Morita R, Iida S, Sato Y, Fujimoto M, Kawasaki S, Tanaka R, Hirochika H, Nishimura M, Tanaka A. Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex II and grana degradation during leaf senescence. *Plant Cell*, 2007, 19(4): 1362-1375.
- [7] Larkin RM, Alonso JM, Ecker JR, Chory J. GUN4, a regulator of chlorophyll synthesis and intracellular signaling. *Science*, 2003, 299(5608): 902-906.
- [8] von Gromoff ED, Alawady A, Meinecke L, Grimm B, Beck CF. Heme, a plastid-derived regulator of nuclear gene expression in chlamydomonas. *Plant Cell*, 2008,

- 20(3): 552–567.
- [9] Reinbothe S, Reinbo C. Regulation of chlorophyll biosynthesis in angiosperms. *Plant Physiol*, 1996, 111(1): 1–7.
- [10] Brusslan JA, Peterson MP. Tetrapyrrole regulation of nuclear gene expression. *Photosynth Res*, 2002, 71(3): 185–194.
- [11] 孙捷音, 张年辉, 杜林方. 油菜叶绿素 *b* 减少突变体 *Cr3529* 叶绿素生物合成的研究. *西北植物学报*, 2007, 27(10): 1962–1966.
- [12] Jensen PE, Willows RD, Petersen BL, Vothknecht UC, Stummann BM, Kannangara CG, von Wettstein D, Henningsen KW. Structural genes for Mg-chelatase subunits in barley: *Xantha-f*, *-g* and *-h*. *Mol Gen Genet*, 1996, 250(4): 383–394.
- [13] Rissler HM, Collakova E, DellaPenna D, Whelan J, Pogson BJ. Chlorophyll biosynthesis. Expression of a second chl I gene of magnesium chelatase in *Arabidopsis* supports only limited chlorophyll synthesis. *Plant Physiol*, 2002, 128(2): 770–779.
- [14] Jung KH, Hur J, Ryu CH, Choi Y, Chung YY, Miyao A, Hirochika H, An G. Characterization of a rice chlorophyll-deficient mutant using the T-DNA gene-trap system. *Plant Cell Physiol*, 2003, 44(5): 463–472.
- [15] Tottey S, Block MA, Allen M, Westergren T, Albrieux C, Scheller HV, Merchant S, Jensen PE. *Arabidopsis* CHL27, located in both envelope and thylakoid membranes, is required for the synthesis of protochlorophyllide. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(26): 16119–16124.
- [16] Nagata N, Tanaka R, Satoh S, Tanaka A. Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of *Prochlorococcus* species. *Plant Cell*, 2005, 17(1): 233–240.
- [17] Rzeznicka K, Walker CJ, Westergren T, Kannangara CG, von Wettstein D, Merchant S, Gough SP, Hansson M. *Xantha-l* encodes a membrane subunit of the aerobic Mg-protoporphyrin IX monomethyl ester cyclase involved in chlorophyll biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(16): 5886–5891.
- [18] Sawers RJ, Viney J, Farmer PR, Bussey RR, Olsefski G, Anufrikova K, Hunter CN, Brutnell TP. The maize *Oil yellow1 (Oy1)* gene encodes the I subunit of magnesium chelatase. *Plant Mol Biol*, 2006, 60(1): 95–106.
- [19] Zhang H, Li J, Yoo JH, Yoo SC, Cho SH, Koh HJ, Seo HS, Paek NC. Rice Chlorina-1 and Chlorina-9 encode ChlD and ChlI subunits of Mg-chelatase, a key enzyme for chlorophyll synthesis and chloroplast development. *Plant Mol Biol*, 2006, 62(3): 325–337.
- [20] Wu Z, Zhang X, He B, Diao L, Sheng S, Wang J, Guo X, Su N, Wang L, Jiang L, Wang C, Zhai H, Wan J. A chlorophyll-deficient rice Mutant with impaired chlorophyllide esterification in chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiol*, 2007, 145(1): 29–40.
- [21] Hörtensteiner S. Chlorophyll degradation during senescence. *Annu Rev Plant Biol*, 2006, 57: 55–77.
- [22] Barry CS, McQuinn RP, Chung MY, Besuden A, Giovannoni JJ. Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the green-flesh and chlorophyll retainer mutations of tomato and pepper. *Plant Physiol*, 2008, 147(1): 179–187.
- [23] Thomas H, Ougham H, Canter P, Donnison I. What stay-green mutants tell us about nitrogen remobilization in leaf senescence. *J Exp Bot*, 2002, 53(370): 801–808.
- [24] Park SY, Yu JW, Park JS, Li J, Yoo SC, Lee NY, Lee SK, Jeong SW, Seo HS, Koh HJ, Jeon JS, Park YI, Paek NC. The senescence-induced staygreen protein regulates chlorophyll degradation. *Plant Cell*, 2007, 19(5): 1649–1664.
- [25] Tsuchiya T, Ohta H, Okawa K, Iwamatsu A, Shimada H, Masuda T, Takamiya K. Cloning of chlorophyllase, the key enzyme in chlorophyll degradation: finding of a lipase motif and the induction by methyl jasmonate. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1999, 96(26): 15362–15367.
- [26] Pružinská A, Anders I, Tanner G, Roca M, Hörtensteiner S. Chlorophyll breakdown: pheophorbide *a* oxygenase is a Rieske-type iron-sulfur protein, encoded by the *accelerated cell death 1* gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100(25): 15259–15264.
- [27] Harpaz-Saad S, Azoulay T, Arazi T, Ben-Yaakov E, Mett A, Shibolet Y, Hörtensteiner S, Gidoni D, Gal-On A, Goldschmidt EE, Eyal Y. Chlorophyllase is a rate-limiting enzyme in chlorophyll catabolism and is posttranslationally regulated. *Plant Cell*, 2007, 19(3): 1007–1022.
- [28] Jiang H, Li M, Liang N, Yan H, Wei Y, Xu X, Liu J, Xu Z, Chen F, Wu G. Molecular cloning and function analysis of the stay green gene in rice. *Plant J*, 2007, 52(2): 197–209.
- [29] Sato Y, Morita R, Nishimura M, Yamaguchi H, Kusaba M. Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104(35): 14169–14174.
- [30] Gray J, Close PS, Briggs SP, Johal GS. A novel suppressor of cell death in plants encoded by the *Lls1* gene of maize. *Cell*, 1997, 89(1): 25–31.
- [31] Koussevitzky S, Nott A, Mockler TC, Hong F, Sachetto-

- Martins G, Surpin M, Lim J, Mittler R, Chory J. Signals from chloroplasts converge to regulate nuclear gene expression. *Science*, 2007, 316(5825): 715–719.
- [32] Larkin RM, Ruckle ME. Integration of light and plastid signals. *Curr Opin Plant Biol*, 2008, 11(6): 593–599.
- [33] Terry MJ, Kendrick RE. Feedback inhibition of chlorophyll synthesis in the phytochrome chromophore-deficient *aurea* and *yellow-green-2* mutants of tomato. *Plant Physiol*, 1999, 119(1): 143–152.
- [34] 何冰, 刘玲珑, 张文伟, 万建民. 植物叶色突变体. 植物生理学通讯, 2006, 42(1): 1–9.
- [35] Goslings D, Meskauskienė R, Kim C, Lee KP, Nater M, Apel K. Concurrent interactions of heme and FLU with Glu tRNA reductase (HEMA1), the target of metabolic feedback inhibition of tetrapyrrole biosynthesis, in dark- and light-grown *Arabidopsis* plants. *Plant J*, 2004, 40(6): 957–967.
- [36] 王爱玉, 张春庆. 玉米叶绿素含量的 QTL 定位. 遗传, 2008, 30(8): 1083–1091.
- [37] von Wettstein D, Gough S, Kannangara CG. Chlorophyll biosynthesis. *Plant Cell*, 1995, 7(7): 1039–1057.
- [38] Yang QH, LU W, Hu ML, Wang CM, Zhang RX, M Yano, Wan JM. QTL and epistatic interaction underlying leaf chlorophyll and H₂O₂ content variation in rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin*, 2003, 30(3): 245–250.
- [39] 汪斌, 兰涛, 吴为人, 李维明. 水稻叶绿素含量的 QTL 定位. 遗传学报, 2003, 30(12): 1127–1132.
- [40] 杨权海, 陆巍, 胡茂龙, 王春明, 张荣铎, 万建民. 水稻叶片叶绿素和过氧化氢含量的 QTL 检测及上位性分析. 遗传学报, 2003, 30(3): 245–250.
- [41] 胡茂龙, 王春明, 杨权海, 翟虎渠, 陆巍, 张荣铎, 万建民. 水稻光合功能相关性状 QTL 分析. 遗传学报, 2005, 32(8): 818–824.

• 综合信息 •

2009 年第四届国际基因组学大会将在深圳召开

2009 年第四届国际基因组学大会(The 2009 International Conference on Genomics (ICG IV)-Human and Beyond)旨在促进从事基因组学研究的科学家、生物制药业界、基金会及政府决策机构之间的交流, 探讨当前世界上基因组学研究领域的最新进展及其对人类未来的影响。届时将有国内外在基因组学和基因组测序技术领域内卓有建树的科学家作精彩报告。热忱欢迎国内外从事基因组学、生物信息学等相关领域的科技工作者和学生踊跃参加!

大会主席: 杨焕明院士

主办单位: 深圳华大基因研究院

协办单位: 《遗传学报》(Journal of Genetics and Genomics, JGG, 已于 2008 年 1 月被 SCI-E 收录)

会议时间: 2009 年 11 月 2–5 日

会议地点: 深圳东部华侨城茵特拉根酒店

会务组地址: 深圳市盐田北山工业区综合楼

电话: 0755-25273092, 传真: 0755-25273620, E-mail: meeting@genomics.org.cn

会议网址: <http://www.genomeconference.org/>

日程安排: 2009 年 11 月 2 日: 签到; 3–5 日: 会议; 6 日: 研讨会或游园活动。

会议主题: 第一主题: 基因组学技术进展; 第二主题: 应用基因组学(生命之树); 第三主题: 应用基因组学(基因与健康)。

论文摘要: 摘要(500 字以内)递交截止日期为 2009 年 9 月 15 日。所有摘要将由组委会的学术委员会评估并将在 9 月 30 日之前通知接受与否。同时通知递交者做大会发言还是展板。如果您倾向于做展板, 请在递交论文摘要时注明。所有接受的论文摘要将被刊登在大会论文集上。请将摘要寄至 E-mail: meeting@genomics.org.cn, 并注明“大会摘要提交”。大会将评选出最佳展板奖(奖金 RMB1000 元)。

《遗传学报》征文: 基因组学领域的研究进展, 包括原创性研究论文、科学技术方法, 学科热点问题的研究讨论及综述等。请提交未公开发表的稿件全文寄至: meeting@genomics.org.cn, 并注明“《遗传学报》征文”。

大会组委会将征文汇集后, 英文稿向《遗传学报》编辑部推荐, 中文稿向《遗传》编辑部推荐。经编委会审查后录用的稿件, 将在《遗传学报》或《遗传》优先发表, 免收版面费。

征文截止日期: 2009 年 8 月 31 日。

会议注册: 请通过在线注册 <http://www.genomeconference.org/register.html> 或提交回执的方式完成注册。