

DA-6 对桃树叶片叶绿素合成途径的调控研究

杨 清, 艾沙江·买买提, 王志霞, 刘国杰*

(中国农业大学农学与生物技术学院果树系, 北京 100193)

摘 要: 以‘香山水蜜桃’为试材, 研究叶面喷施 DA-6 (二烷基氨基乙醇羧酸酯 N, N-diethylaminoethyl hexanoate) 对叶绿素 (Chlorophyll, Chl.) 合成过程中前体物质的含量以及合成关键酶活性的影响, 探讨 DA-6 提高桃叶片 Chl. 含量的可能原因。结果表明: 生长季叶面喷施 $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 显著提高了 Chl. 的含量, Chl. b 含量的提高尤为显著, 降低了 Chl. 的前体物质 5-氨基酮戊酸 (5-aminolevulinic acid, ALA) 含量, 增加了后续中间产物胆色素原 (prophobilinogen, PBG)、尿卟啉原 III (uroporphyrinogen III, Urogen III) 含量, 表明 DA-6 处理促进了 ALA 向 PBG 的转化和 PBG 向 Urogen III 的转化。以上两步骤的关键酶 5-氨基酮戊酸脱水酶 (5-aminolevulinic acid dehydratase, ALAD) 和尿卟啉原 III 合酶 (uroporphyrinogen III synthase, UROS) 的活性在处理后的显著提高。叶面喷施 DA-6 是通过提高 ALA 向 PBG 和 PBG 向 Urogen III 的转化效率, 促进 Chl. 的合成, 使 Chl. 含量增加。

关键词: 桃; DA-6; 叶绿素; 合成; 前体物质; 关键酶; 酶活性

中图分类号: S 662.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 04-0621-08

Effects of DA-6 on Chlorophyll Biosynthesis Pathway in Peach Leaves

YANG Qing, MAIMAITI Aishajiang, WANG Zhi-xia, and LIU Guo-jie*

(Department of Pomology, College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Taken ‘Xiangshan Honey’ peach as the material, the change of chlorophyll precursor contents and activity of the key enzymes in chlorophyll biosynthesis pathway after DA-6 (N-diethylaminoethyl hexanoate) application were investigated the underlying mechanism of DA-6 induced leaf chlorophyll content increase. Compared with the control, $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ foliar DA-6 spray significantly increased the contents of chlorophylls, especially that of chlorophyll b, and chlorophyll intermediate products prophobilinogen (PBG) and uroporphyrinogen (Urogen III), whereas decreased the amount of chlorophyll precursor 5-aminolevulinic acid (ALA). The results suggested the transformation from ALA to PBG and PBG to Urogen III was up-regulated. The key enzymes catalyzing the two reactions are 5-aminolevulinic acid dehydratase (ALAD) and uroporphyrinogen III synthase (UROS), their enhanced activity after DA-6 foliar spraying was assayed. Our study demonstrated that foliar spray DA-6 increased the conversion efficiency of ALA to PBG and PBG to Urogen III, up-regulated the chlorophyll biosynthesis pathway and resulted in higher chlorophyll content in peach leaves.

收稿日期: 2011-11-14; 修回日期: 2012-03-12

基金项目: 农业部公益性行业项目 (nyhyzx07-025)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: lgj@cau.edu.cn; Tel: 010-62732479)

Key words: peach; DA-6; chlorophyll; biosynthesis; precursors; key enzyme; enzyme activity

DA-6 (二烷基氨基乙醇羧酸酯 N, N-diethylaminoethyl hexanoate) 是一种细胞分裂素类植物生长调节剂, 研究表明它可以提高植物叶片中叶绿素 (Chl.) 含量, 促进植物叶生长和提高光合速率, 延长叶片功能期, 提高作物的产量和品质 (陈敏资, 1995; 张子龙和梁颖, 2001; 苗鹏飞 等, 2007; 单守明 等, 2008a)。

DA-6 作为人工合成的植物生长调节物质应用广泛, 朗杰 (1996)、胡尚连等 (2008) 和吕建洲等 (1999) 分别对大麦、慈竹叶和瓜叶菊叶片施用低浓度 DA-6, 都能显著提高叶绿素 (Chl.) 含量。吕建洲等 (2000) 研究发现喷施适量的 DA-6 ($2 \sim 10 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 可增加圆柏植株体内 Chl. 含量。单守明等 (2008b) 和苗鹏飞等 (2007) 用 $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 处理草莓叶片, 也可以显著地提高草莓叶片的 Chl.a 和 Chl.b 含量。

桃具有喜光, 年生长量大, 产量高, 对光合产物的需求量大等特点。本实验室经过多年研究发现, DA-6 对促进桃树光合作用, 提高桃叶片中 Chl. 含量具有明显的作用。为进一步探讨 DA-6 对桃 Chl. 合成的机理, 本试验中以筛选后的适宜浓度 $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 处理桃叶片, 研究其对 Chl. 合成过程中前体物质及关键酶活性的影响。近年来对 Chl. 合成机理的研究报道较多, 根据现有结果, 在叶绿素合成的 16 个步骤中, ALA (5-氨基酮戊酸, 5-aminolevulinic acid) 向 PBG (胆色素原, porphobilinogen) 的转化, Urogen III 的合成和 Mg 离子的插入是关键步骤 (David, 2007; 贾俊丽 等, 2008; 彭倩 等, 2008; 史典义 等, 2009; 王平荣 等, 2009)。但 DA-6 对植物 Chl. 合成调控的机理鲜见报道。

本试验是根据以往对 Chl. 合成关键步骤的研究为基础, 进一步探讨 DA-6 对 Chl. 合成中哪些步骤起到了作用, 从 Chl. 合成的前体物质和关键酶活性的变化来阐述 DA-6 对 Chl. 合成的调节机制, 为今后进一步研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料 with 处理

试验地点为北京市昌平区流村桃树果园。

试材为 8 年生的早熟桃品种 ‘香山水蜜桃’ (*Prunus persica* L. ‘Xiangshan Honey’), 砧木为毛桃 (*P. persica* var. Batsch)。株行距 $4 \text{ m} \times 5 \text{ m}$, 正常田间管理。

采用随机区组设计, 单株小区, 3 次重复。于 2009 年春季挑选生长势一致的 6 株树, 随机选 3 株作为处理, 另 3 株则为对照。于落花后 20 d (5 月 10 日), 叶面喷施 $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 (此浓度为实验室经过多年筛选后得到的适宜浓度), 对照树喷等量清水。选择树冠外围长度为 $30 \sim 35 \text{ cm}$ 的新梢, 对其中部叶片进行标记, 于处理后的 0 ~ 24 d 每 3 d 取样 1 次, 每个处理每次采 10 ~ 15 片叶, 样品放入冰盒中带回实验室, 液氮处理后保存在冰箱中, 用于测定相关物质含量和酶活性并作图分析。

1.2 叶绿素合成前体物质及相关酶的测定

总 Chl., Chl.a, Chl.b 的测定采用李合生等 (2000) 的方法。

ALA 含量测定参照 Dei (1985) 的方法: 用质量体积比为 4% 的三氯乙酸提取 0.5 g 叶片中的 ALA, 5 mL 提取液与 2.35 mL NaAc ($1 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)、0.15 mL 乙酰丙酮和 2.5 mL 醋酸盐缓冲液 (1

mol·L⁻¹, pH 4.6) 混合后, 于沸水浴中加热 10 min, 冷却至室温后, 用 Ehrlich-Hg 试剂显色, 检测波长 553 nm 处的 OD 值。

Ehrlich-Hg 试剂: 1 g P-二甲氨基苯甲醛溶解于 30 mL 冰醋酸中, 加入 8 mL 70% 的高氯酸 (高氯酸遇有机溶剂易爆炸), 用冰醋酸稀释到 50 mL, 最后加入 0.2 g HgCl₂。此溶液存于棕色瓶中, 外面用锡纸包裹, 可以在 4 °C 冰箱中长期保存。

PBG 含量测定参照 Bogorad (1962) 的方法: 取 0.5 g 叶片用液氮研磨后, 加入 5 mL 提取缓冲液 (0.6 mol·L⁻¹ Tris, 0.1 mol·L⁻¹ EDTA, 用盐酸调至 pH 8.2) 提取叶片 PBG, 10⁴ × g 离心 10 min, 取 2 mL 上清液加 2 mL Ehrlich-Hg 试剂, 黑暗中显色 15 min, 测波长 553 nm 处的 OD 值。

Urogen III 含量测定参照 Bogorad (1962) 的方法: 取 0.5 g 叶片经 0.067 mol·L⁻¹ 磷酸缓冲液 (pH 6.8) 提取, 取 5 mL 提取液加入 0.25 mL Na₂S₂O₃ 溶液 (1%), 强光照 20 min 后, 用 1 mol·L⁻¹ 冰醋酸调 pH 至 3.5。乙醚萃取 3 次, 合并水相并测 405.5 nm 处的 OD 值。

ALAD 酶活性测定参照 Mauzerall 和 Granick (1986) 的方法: 取 0.5 g 叶片, 加入 2 mL 的提取缓冲液 (pH 8.5, 0.05 mol·L⁻¹ Tris-HCl, 含 8 mmol·L⁻¹ 的 MgCl₂, 5 mmol·L⁻¹ 巯基乙醇) 匀浆, 10³ × g 离心 10 min。取胆色素原脱氨酶提取液 0.2 mL 在 37 °C 活化 10 min, 加入 15 μg 的 ALA, 反应终体积 0.5 mL, 37 °C 反应 20 min 后加入 0.5 mL 500 g·L⁻¹ 的 TCA 和 10 g·L⁻¹ 的 HgCl₂ 混合液终止反应。10³ × g 离心 10 min, 弃沉淀, 上清液加入 0.5 mL 的 Ehrlich 试剂, 测波长 553 nm 处的 OD 值, 1 个 ALAD 的酶活单位为上述条件下每小时催化产生 1 μmol 的 PBG。

UROS 酶活性测定参照范军和郭蔼光 (2000) 的方法: 取 0.5 g 叶片, 加入 2 mL 提取缓冲液 (pH 8.2, 0.05 mol·L⁻¹ Tris-HCl, 含 8 mmol·L⁻¹ 的 MgCl₂, 5 mmol·L⁻¹ 巯基乙醇) 匀浆, 10³ × g 离心 10 min, 弃沉淀, 上清加入 0.1 mL 的 4 mmol·L⁻¹ 胆色素原, 反应终体积为 1 mL。37 °C 反应 5 min 后加入 0.03 mL 的体积分数为 5% 的 I₂ 溶液, 37 °C 下保温 5 min, 加入 0.05 mL 新鲜配制质量分数为 1% 的 Na₂S₂O₃ 溶液, 然后加入 0.1 mL 的三氯乙酸溶液, 8 000 × g 离心 10 min, 弃沉淀, 取上清液测 553 nm 处的 OD 值, 37 °C 反应 5 min 后加入 0.03 mL 的体积分数为 5% 的 I₂, 然后加酸沉淀蛋白, 比色, 所测值为 UROS 底物羟甲基胆色素原的合成速率, 1 个 UROS 酶活单位为上述条件下每小时生成 1 nmol 的 UROS。

2 结果与分析

2.1 DA-6 处理对叶片 Chl 含量的影响

由图 1 可知, 在处理 0~24 d, 处理与对照组叶片中 Chl 含量总体都呈上升的趋势, 处理组显著提高了总 Chl 含量, 在 6、12、15、18 d 时与对照达极显著差异。与总 Chl 变化相同, 处理后 Chl.a 及 Chl.b 含量也有明显的提高, 也在 6、12、15、18 d 时与对照达显著差异, 与 Chl.a 相比, Chl.b 的提高幅度更大, 如在处理后第 18 天, Chl.a 提高了 7%, 而 Chl.b 则增加了 37%。

2.2 DA-6 处理对 ALA、PBG 和 Urogen III 含量的影响

试验期间处理与对照叶片 ALA 和 PBG 的变化趋势一致, 但处理组的 ALA 含量明显降低, PBG 含量提高 (图 2)。处理后 6~20 d ALA 的平均比对照减少了 26%, PBG 平均增加了 20%。ALA 向 PBG 的转化是 Chl 生物合成的限速步骤之一, 处理后 PBG 含量增加, ALA 含量减少, 表明促进了 ALA 向 PBG 的转化。

Chl 生物合成过程中 PBG 在 UROS 的作用下聚合异构形成环状的 Urogen III (李楠, 2009)。

从图 2 可以看出, DA-6 处理能够提高 Urogen III 的含量, 在处理后的第 15 天时比对照提高了 32%, 整个时间平均提高 12%。

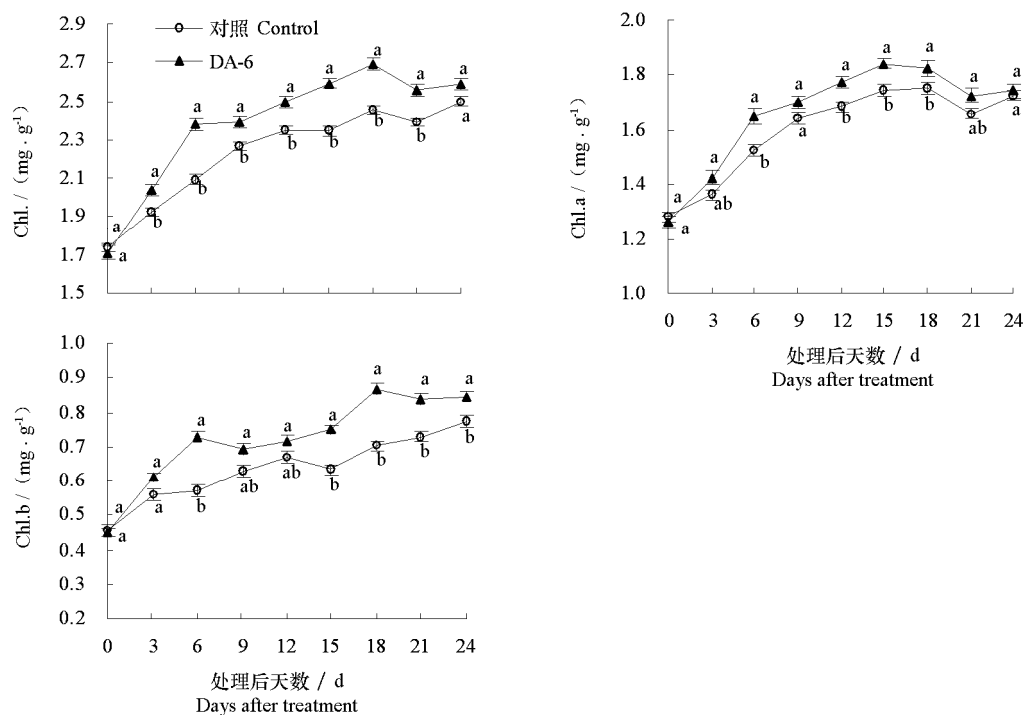


图 1 DA-6 处理对桃树叶总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的影响

Fig. 1 Effects of DA-6 treatment on total Chl., Chl.a and Chl.b content in peach leaves

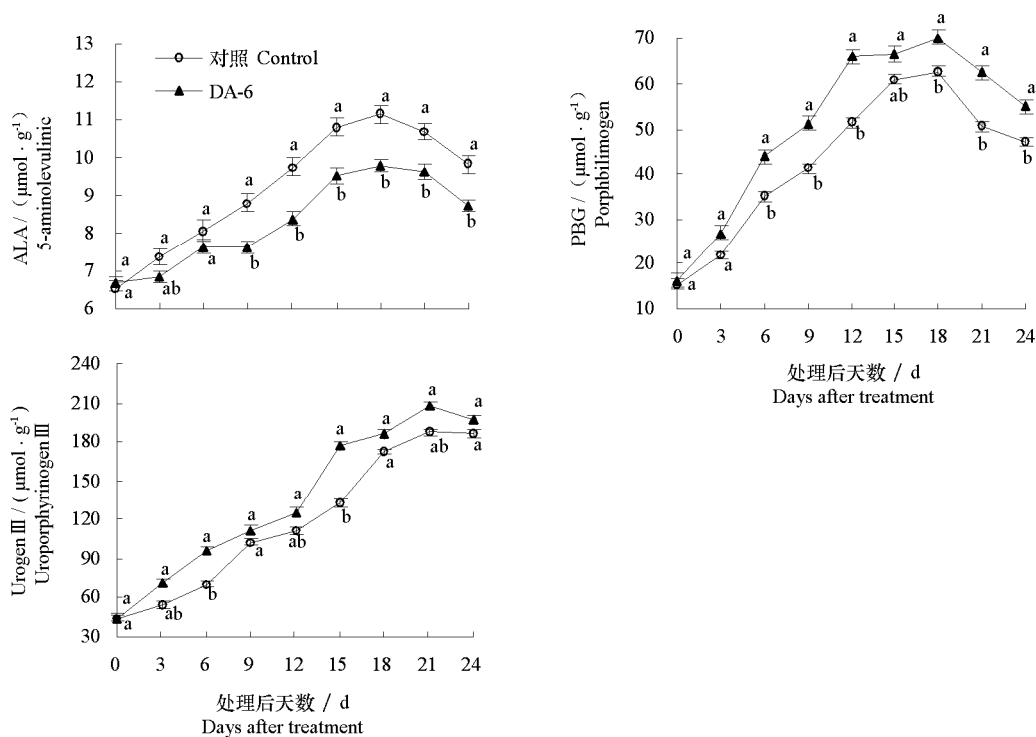


图 2 DA-6 处理对桃树叶 ALA、PBG 和 Urogen III 含量的影响

Fig. 2 Effects of DA-6 treatment on ALA, PBG and uroporphyrinogen III content in peach leaves

2.3 DA-6 处理对叶片 ALAD 和 UROS 活性的影响

处理的 ALAD 活性变化趋势和对照组一致且略高, 但有显著提高 (图 3), 在 6~18 d 效果明显并达到显著差异。虽然在 18 d 后活性有所下降。DA-6 促进了 ALA 向 PBG 的转化 (图 2) ALAD 又是催化 ALA 形成 PBG 的关键酶, 它与 PBG 变化趋势是一致的。DA-6 处理后明显提高了叶片 UROS 的活性且变化趋势和对照一致, UROS 催化羟甲基胆色素原形成 Urogen III, 在 18 d 达到高峰, 这与 Urogen III 在 18 d 达到最大是一致的。

ALAD 活性与 ALA 和 PBG 含量达到极显著相关 (在对照组中 ALA 与 ALAD 的相关系数为 $r = 0.982^{**}$, 处理组 $r = 0.928^{**}$, 在对照组中 PBG 与 ALAD 的相关系数 $r = 0.938^{**}$, 处理组 $r = 0.965^{**}$)。UROS 活性与 PBG 含量和 Urogen III 含量也达到极显著相关 (在对照组中 PBG 与 UROS 的相关系数为 $r = 0.884^{**}$, 处理组 $r = 0.960^{**}$, 在对照组中 Urogen III 与 UROS 的相关系数 $r = 0.980^{**}$, 处理组 $r = 0.943^{**}$)。

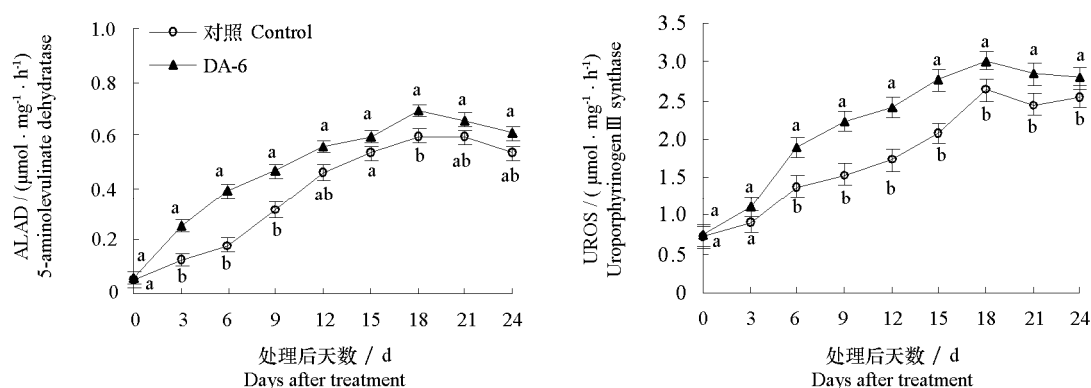


图 3 DA-6 处理对 ALAD 和 UROS 活性的影响

Fig. 3 Effects of DA-6 treatments on 5-aminolevulinic acid dehydratase and uroporphyrinogen III synthase in peach leaves

3 讨论

叶绿素的生物合成是从 L-谷氨酰-tRNA→谷氨酸→谷氨酸谷氨酰酯→5-氨基酮戊酸→胆色素原→羟甲基胆色素原→尿卟啉原III→粪卟啉原III→原卟啉原IX→原卟啉IX→镁原卟啉IX→镁原卟啉IX甲酯→联乙烯原叶绿素酸酯→原叶绿素酸酯→叶绿素酸酯→Chl.a→Chl.b, 共 16 步 (史典义等, 2009; 苗晗等, 2010; Xing et al., 2010), 由 20 多个基因编码的 16 种酶完成 (Smith & Griffiths, 1993; Beale, 1999; 黄持郁等, 2007)。参与植物 Chl. 合成的 16 步中任何一步发生变化, 都有可能造成 Chl. 含量的变化。郝树芹等 (2009) 研究表明西葫芦银叶病发病叶片叶绿素合成在 Urogen III 到 ProtoIV 合成受阻。ALA 的合成与转化和 Mg 离子插入原卟啉IX是叶绿素合成的 2 个主要控制点 (Simon et al., 2003; David, 2007; 王平荣等, 2009), 直接影响 Chl. 的合成。喻敏等 (2006) 研究表明桑树斑叶突变体 Chl. 的减少是由于 ALA 与 PBG 之间合成代谢受阻。本试验研究看到 ALA 合成与转化是影响 Chl. 合成的主要原因。所以说 DA-6 提高桃叶片 Chl. 含量是通过促进多种前体物质的合成以及提高合成关键酶的活性来实现的。本试验首次提出用 DA-6 处理桃树后, 叶片 Chl. 的提高是由于促进了 ALA 向 PBG 的转化和 PBG 向 Urogen III 的转化, 并验证了促进这两步反应的关键酶 ALAD 和 UROS 的活性显著提高, 这可能与 DA-6 作为细胞分裂素类物质能够从基因水平提高酶基因的表达激活酶的活性有关, 对此还需要充分的证据进行验证。

DA-6 处理后 Chl.b 含量的提高尤为显著, 这与吕建洲等 (2000) 用 DA-6 处理圆柏叶片的试验

得到了相同的结论,可能是因为 DA-6 处理后,一部分的 Chl.a 先与反应中心蛋白结合形成特殊状态下的 Chl.a,达到饱和后剩余的 Chl.a 在 CAO 的作用下经过两步氧化反应最终生成 Chl.b。王伟等(2011)研究表明黄瓜的叶片 Chl.b 还有保绿功能,遮阴条件下 Chl.b 比 Chl.a 更易于较充分的吸收光线进行光合作用,梁颖(2003)研究表明低浓度 DA-6 能提高水稻幼苗的抗逆性,于俊红等(2009)得出结论,DA-6 可以提高花生在干旱下的水分利用效率和净光合速率。所以 Chl.b 含量提高更显著可能与 DA-6 能提高植物的抗逆性有关。

本研究中得出的结论是:经 $20 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ DA-6 处理桃树叶片 Chl.的含量有了明显的提高,其中 Chl.b 的提高尤为显著;DA-6 通过提高 ALA 向 PBG 和 PBG 向 Urogen III 的转化效率,即关键酶 ALAD 和 UROS 活性的提高来促进 Chl.的合成。

References

- Beale S I. 1999. Enzymes of chlorophyll biosynthesis. *Photosynth Res.* 60: 43 – 73.
- Bogorad L. 1962. Porphyrin synthesis // Colowick S P, Kaplan N O. *Methods in enzymology*. New York: Academic Press: 885 – 891.
- Chen Min-zi. 1995. Effect of DA-6 on the physiological activity activity in *Matthiola incana*. *Acta Horticulturae Sinica*, 22 (2): 201 – 202. (in Chinese)
- 陈敏资. 1995. 二烷基基乙醇羧酸酯对紫罗兰生理活性的影响. *园艺学报*, 22 (2): 201 – 202.
- David W Bollivar. 2007. Recent advances in chlorophyll biosynthesis. *Photosynth Res.* DOI 10.1007/s11120-006-9076-6.
- Dei M. 1985. Benzyladenine-induced stimulation of 5-aminolevulinic acid accumulation under various light intensities in levulinic acid-treated cotyledons of etiolate cucumber. *Physiol Plant*, 64 (2): 153 – 160.
- Fan Jun, Guo Ai-guang. 2000. Isolation and purification of uroporphyrinogen III synthase from wheat leaf. *Acta Horticulturae Sinica*, 28 (1): 11 – 15. (in Chinese)
- 范 军, 郭蔼光. 2000. 小麦尿卟啉原 III 合酶的分离和纯化. *西北农业大学学报*, 28 (1): 11 – 15.
- Hao Shu-qin, Liu Shi-qi, Zhang Zi-kun, Cui Hui-ru, Duan Ji-feng, Chen Qiang. 2009. Characteristics of chlorophyll metabolism and chlorophyll fluorescence in the silvered leaf of summer squash. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (6): 879 – 884. (in Chinese)
- 郝树芹, 刘世琦, 张自坤, 崔慧如, 段吉峰, 陈 强. 2009. 西葫芦银叶病发病叶片叶绿素代谢及其荧光特性. *园艺学报*, 36 (6): 879 – 884.
- Hu Shang-lian, Jia Ju-qing, Cao Ying, Sun Xia, Lu Xue-qin. 2008. Effect of GA₃ and IAA on the dynamic accumulation of holocellulose and chlorophyll content in *Neosinocalamus affinis*. *Bulletin of Botanical Research*, 28 (6): 737 – 740. (in Chinese)
- 胡尚连, 贾举庆, 曹 颖, 孙 霞, 卢学琴. 2008. GA₃ 和 IAA 对慈竹综纤维和叶绿素含量动态积累的调效应. *植物研究*, 28 (6): 737 – 740.
- Huang Chi-yu, Hu Xiao-song, Liao Xiao-jun, Wu Ji-hong. 2007. The advancement of chlorophyll. *China Food Additive*, 27 (3): 114 – 118. (in Chinese)
- 黄持郁, 胡小松, 廖小军, 吴继红. 2007. 叶绿素研究进展. *中国食品添加剂*, 27 (3): 114 – 118.
- Jia Jun-li, Liu Yan-yan, Chi Xu-juan, Tan Jian-zhong. 2008. Effects of exogenous ALA on thinning and fruit quality in 'Hosui' pear (*Pyrus pyrifolia*). *Acta Horticulturae Sinica*, 34 (3): 497 – 500. (in Chinese)
- 贾俊丽, 刘艳艳, 池旭娟, 谈建中. 2008. 桑树斑叶突变体叶绿素合成特性的初步研究. *蚕业科学*, 34 (3): 497 – 500.
- Lang Jie. 1996. Effects of light on GA₃ in retaining chlorophyll in detached barley leaves. *Bulletin of Botanical Research*, 16 (2): 224 – 227. (in Chinese)
- 朗 杰. 1996. 光对 GA₃ 大麦叶段叶绿素含量的影响. *植物研究*, 16 (2): 224 – 227.
- Li He-sheng, Sun Qun, Zhao Shi-jie. 2000. *Plant physiological and biochemical principles and experimental techniques*. Beijing: Higher Education Press: 192 – 194. (in Chinese)
- 李合生, 孙 群, 赵世杰. 2000. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社: 192 – 194.
- Li Nan. 2009. Progress in studies of uroporphyrinogen III synthase. *Guangzhou Huagong*, 37 (2): 50 – 51. (in Chinese)

- 李 楠. 2009. 尿卟啉原III合成酶研究进展. 广州化工, 37 (2): 50 - 51.
- Liang Ying. 2003. Influence of DA-6 on cold resistance of rice seedling. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 22 (2): 95 - 98. (in Chinese)
- 梁 颖. 2003. DA-6 对水稻幼苗抗冷性的影响. 山地农业生物学报, 22 (2): 95 - 98.
- Lu Jian-zhou, Xue Xiu-chun, Zhang Ai-lian. 2000. Effect of DA-6 on juniper growth and physiological activities. Plant Research, 20 (1): 73 - 78. (in Chinese)
- 吕建洲, 薛秀春, 张爱莲. 2000. DA-6 对圆柏生长及生理活性的调控. 植物研究, 20 (1): 73 - 78.
- Lu Jian-zhou, Zhang Qin, Li Gui-qin, Shang Jun, Li Jun-ying. 1999. The Effect of N-dithylaminoethyl hexanote on the growth and physiological activity in *Senecio cruentus* DC. Journal of Liaoning Normal University: Natural Science, 22 (2): 153 - 157. (in Chinese)
- 吕建洲, 张 琴, 李桂琴, 商 军, 李俊英. 1999. 二烷基氨基乙醇羧酸酯对瓜叶菊生长及生理活性的影响. 辽宁师范大学学报: 自然科学版, 22 (2): 153 - 157.
- Mauzerall D, Granick S. 1986. The occurrence and determination of 5-aminolevulinic acid and porphobilinogen in urine. Biol Chem, 219: 435 - 446.
- Miao Peng-fei, Liu Guo-jie, Shan Shou-ming. 2007. Effects of DA-6 on strawberry. China Fruits, (3): 22 - 25. (in Chinese)
- 苗鹏飞, 刘国杰, 单守明. 2007. DA-6 对草莓生长结果影响试验. 中国果树, (3): 22 - 25.
- Miao Han, Gu Xing-fang, Zhang Sheng-ping, Wang Xiao-wu, Fang Zhi-yuan, Zhang Zhen-xian. 2010. Changes of the photosynthetic pigment and differential expression of the correlated genes in a chlorophyll-deficient cucumber mutant (*Cucumis sativus* L.). Scientia Agricultura Sinica, 43 (19): 4027 - 4035. (in Chinese)
- 苗 晗, 顾兴芳, 张圣平, 王晓武, 方智远, 张振贤. 2010. 黄瓜黄绿叶突变体光合色素变化及相关基因差异表达. 中国农业科学, 43 (19): 4027 - 4035.
- Peng Qian, Zhou Qing, Ye Ya-xin. 2008. Influence of La and ultraviolet-B stress on chloroplast ultra-structure of soybean leaves. Chinese Journal of Agrometeorology, 29 (1): 33 - 36. (in Chinese)
- 彭 倩, 周 青, 叶亚新. 2008. La 与 UV-B 辐射胁迫对大豆叶片细胞叶绿体超微结构的影响. 中国农业气象, 29 (1): 33 - 36.
- Shan Shou-ming, Liu Guo-jie, Li Shao-hua. 2008a. Effects of different DA-6 concentration on photosynthesis and chloroplast activity of peach in greenhouse. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 14 (6): 1237 - 1241. (in Chinese)
- 单守明, 刘国杰, 李绍华. 2008a. DA-6 对温室桃树光合作用和叶绿体活性的影响. 植物营养与肥料学报, 14 (6): 1237 - 1241.
- Shan Shou-ming, Liu Guo-jie, Li Shao-hua. 2008b. Effects of different concentration of DA-6 on photosynthesis and fruit quality in strawberry. Acta Horticulturae Sinica, 35 (4): 587 - 590. (in Chinese)
- 单守明, 刘国杰, 李绍华. 2008b. 二烷基氨基乙醇羧酸酯对草莓光合作用和果实品质的影响. 园艺学报, 35 (4): 587 - 590.
- Shi Dian-yi, Liu Zhong-xiang, Jin Wei-wei. 2009. Biosynthesis, catabolism and related signal regulations of plant chlorophyll. Hereditas, 31 (7): 698 - 704. (in Chinese)
- 史典义, 刘忠香, 金危危. 2009. 植物叶绿素合成、分解代谢及信号调控. 遗传, 31 (7): 698 - 704.
- Simon R Gough, Tomas Westergren, Mats Hansson. 2003. Chlorophyll biosynthesis in higher plants. Journal of Plant Biology, 46 (3): 135 - 160.
- Smith A G, Griffiths W T. 1993. Enzymes of chlorophyll and heme biosynthesis// Dey P M, Harborne J B. Methods in plant biochemistry. London: Academic Press: 299 - 344.
- Wang Ping-rong, Zhang Fan-tao, Gao Jia-xu, Sun Xiao-qiu, Deng Xiao-jian. 2009. An overview of chlorophyll biosynthesis in higher plants. Acta Bot Boreal Occident Sin, 29 (3): 629 - 636. (in Chinese)
- 王平荣, 张帆涛, 高家旭, 孙小秋, 邓晓建. 2009. 高等植物叶绿素生物合成的研究进展. 西北植物学报, 29 (3): 629 - 636.
- Wang Wei, Xu Yue-jin, Wan Zheng-jie. 2011. Cloning and expression analysis of key genes PPH and PAO for chlorophyll degradation in cucumber. Acta Horticulturae Sinica, 38 (6): 1104 - 1110. (in Chinese)
- 王 伟, 徐跃进, 万正杰. 2011. 黄瓜叶绿素降解关键酶基因 PPH 和 PAO cDNA 片段的克隆与表达初步分析. 园艺学报, 38 (6): 1104 - 1110.
- Xing S, Miao J, Li S, Qin G, Tang S, Li H, Gu H, Qu L J. 2010. Disruption of the 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase (DXR) gene results in albino, dwarf and defects in trichome initiation and stomata closure in *Arabidopsis*. Cell Research, 20 (6): 688 - 700.
- Yu Min, Hu Cheng-xiao, Wang Yun-hua. 2006. Effects of molybdenum on the precursors of chlorophyll biosynthesis in winter wheat cultivars under low temperature. Scientia Agricultura Sinica, 39 (4): 702 - 708. (in Chinese)

