

Агросистемы будущего

УДК 631.522/.524:581.132.1:57.05

doi: 10.15389/agrobiologia.2017.5.843rus

**ХЛОРОФИЛЛ b КАК ИСТОЧНИК СИГНАЛОВ, РЕГУЛИРУЮЩИХ  
РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ\***  
(обзор)**Е.В. ТЮТЕРЕВА, В.А. ДМИТРИЕВА, О.В. ВОЙЦЕХОВСКАЯ**

Успешная закладка генеративных структур и вызревание плодов, семян и других хозяйственно ценных органов культурных растений во многом зависят от своевременного перехода к цветению и сроков инициации программы старения. В регуляции этих процессов задействовано множество генных комплексов. Изменения в экспрессии регуляторных генов, вызванные неблагоприятными внешними факторами или мутациями, могут привести к задержке цветения или ускоренному старению, что, в свою очередь, негативно отражается на урожае. В последние несколько лет растет число публикаций, выявляющих роль хлорофилла b (Chlb) в регуляции развития растений. Chlb — облигатный компонент фотосинтетического аппарата высших растений и основной регулятор процессов биосинтеза и деградации светособирающих антенных комплексов. В настоящее время становится ясно, что размер и стабильность антенн фотосинтетического аппарата не только важны для фотосинтетической функции, но и служат источником регуляторных сигналов, распространяющихся за пределы хлоропластов. Отсутствие Chlb у мутантов *chl1* арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* L.) и *chlorina f2 3613* у ячменя (*Hordeum vulgare* L.) вызывает снижение скорости роста и уменьшение размера листьев и биомассы растений. Ранее эти эффекты связывали исключительно с негативным воздействием недостатка Chlb на фотосинтез у мутантов. Однако, как показывают современные исследования, кроме угнетения фотосинтетической функции, отсутствие Chlb вызывает задержку цветения и преждевременный запуск программ онтогенетического и индуцированного старения. В представленном обзоре рассмотрено участие Chlb в энергетическом обмене у растений, а также приведены новые данные, демонстрирующие роль Chlb в регуляции фаз онтогенеза, не связанную с фотосинтетической функцией пигмента. Физиологические, биохимические и молекулярные исследования регуляции цветения и старения у сельскохозяйственных культур на моделях мутантных растений с нарушениями биосинтеза Chlb представляются актуальными, поскольку полученные результаты могут быть применены в прикладных разработках. Рассматриваются недавно полученные данные о перспективности использования растений с усеченным размером антенн для повышения выхода вегетативной и семенной биомассы. Так, у мутантов *chlorina* скорость переноса электрона в пределах фотосистемы II, а также скорость ассимиляции CO<sub>2</sub> на единицу хлорофилла на 15-20 % выше, чем у растений дикого типа. Использование сельскохозяйственных культур с таким типом организации фотосинтетического аппарата может дать высокий прирост урожая. На это, в частности, указывают результаты экспериментов с трансгенными растениями табака с усеченной антенной (H. Kirst с соавт., 2017). В то же время следует отметить, что потенциальную пользу от активизации процессов в фотосистеме II — комплексе, лимитирующем фотосинтез, нивелирует негативное влияние сниженного содержания Chlb на онтогенетическую регуляцию и фотозащиту фотосинтетического аппарата. В обзоре рассмотрены возможные направления оптимизации функций, регулируемых Chlb, что обеспечит усиление фотосинтеза и повышение продуктивности у сельскохозяйственных культур.

**Ключевые слова:** урожайность, хлорофилл b, онтогенез, цветение, старение, фотосинтетическая антенна.

Урожайность злаковых культур зависит от многочисленных факторов. Кроме условий окружающей среды (доступность необходимых нутриентов, освещение, влажность почвы и др.), на нее воздействуют эндогенные процессы. Например, нарушения экспрессии ряда регуляторных генов могут привести к задержке цветения, а также к ускоренному старению (1, 2). Очевидно, что такие изменения онтогенеза негативно влияют на урожайность. Даже небольшая задержка инициации флоральной трансформации вегетативных апикальных меристем у побегов может привести к существенному сокращению урожая, а при сдвиге фаз онтогенеза во времени резко возрастает негативное воздействие экологических факторов на

\* Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 14-16-00120).

рост и урожайность растений. Блокировка перехода к цветению приводит к полной утрате урожая зерновых, поскольку сельскохозяйственную ценность у этих культур представляют именно колосья (при ускоренном старении они могут вообще не сформироваться). В то же время ускорение запуска флоральной трансформации вегетативных меристем даже на 2-3 сут (например, у мутантов *early flowering* у ячменя и пшеницы) (3) позитивно влияет на продуктивность. Поиск таких мутантов и введение их в культуру активно проводится в крупнейшем центре изучения ячменя Carlsberg Research Centre (Дания).

На сегодняшний день выявлено большое число механизмов, регулирующих смену фаз онтогенеза (1, 4-6). Хорошо известно, что для своевременного перехода растения из одной фазы онтогенеза в другую важны доступность азота и углерода (5). Для многих культур установлено, что переход к цветению инициируется при высоком отношении дальнего красного света к красному в спектре (7). Важнейшие факторы, регулирующие цветение, — длина светового дня и температура (8): при специфическом воздействии низкими температурами (вернализации) стимулируется холодовой путь, при определенной длине светового дня — фотопериодический (9). Гиббереллиновый сигналинг и так называемая автономная индукция цветения также относятся к главным сигнальным путям, инициирующим цветение (4). Изучены структурные и молекулярно-генетические механизмы формирования цветка в ответ на флоральную трансформацию вегетативных апикальных меристем побега (10-13).

Процесс старения растений имеет ключевое значение при формировании урожая сельскохозяйственных культур (14, 15). Старение — это терминальная стадия развития ткани, органа или всего растения (16), генетически обусловленная и неотъемлемая часть онтогенеза (17-19). При преждевременной индукции, вызванной неблагоприятными условиями окружающей среды, старение может привести к снижению урожайности овощных и кормовых культур (20, 21). В большинстве случаев увядание листьев согласуется с развитием семян, верхушечных листьев и запасющих органов (22, 23), поскольку основная цель старения — ремобилизация питательных веществ в молодые части растения и семена (24, 25). Для однолетних растений, к которым относится большинство зерновых культур, транспорт питательных веществ из вегетативных тканей в семена в течение сенильной стадии критически важен: более 70 % азота поступает в семена из стареющих листьев (14, 26-28). Как и цветение, старение зависит от экспрессии генов-регуляторов (27-29), которые выступают как активаторами, так и репрессорами транскрипции генов-мишеней (30-33).

Ранее биосинтез фотосинтетических пигментов, в частности хлорофиллов, не считался фактором, активирующим сигнальные пути, которые приводят к инициации либо задержке цветения и старения. Однако в недавних работах показана важная роль вспомогательного фотосинтетического пигмента хлорофилла b (Chlb) в регуляции онтогенеза растений. Сверхпродукция Chlb у трансгенных линий *Arabidopsis thaliana* со сверхэкспрессией гена хлорофиллид-а-оксигеназы (CAO) из прохлорофитных цианобактерий замедляла инициацию или останавливала прогресс старения. Эти изменения отмечались при выращивании растений при низкой освещенности и в темноте (34, 35). С высокой вероятностью можно ожидать, что недостаток Chlb приводит к ускоренному старению. Кроме того, опубликованы данные, которые свидетельствуют, что отсутствие Chlb негативно влияет на смену периодов онтогенеза у ячменя (36).

Воздействие Chlb на развитие растений удобно изучать на модель-

ных объектах — мутантах, не способных к синтезу этого пигмента. Мутанты *chlorina*, лишенные Chlb, известны для многих видов — ячменя, кукурузы, гороха, риса, сои, донника, пшеницы, рапса, *A. thaliana*. Биосинтез Chlb в фотосинтетических тканях у высших растений осуществляет фермент хлорофиллид-а-оксигеназа (37, 38). Ген, кодирующий этот фермент, представлен в геноме единственной копией. Субстратом CAO служит хлорофилл а (Chla). Мутанты по гену CAO не способны конвертировать Chla в Chlb (39). На примере наиболее изученных мутантов ячменя аллельной серии *chlorina-f2* и мутантов *Arabidopsis ch1* показано, что мутация в гене CAO оказывает плейотропный эффект и сопровождается многочисленными нарушениями функций на молекулярном, клеточном и организменном уровнях. Это свидетельствует о важной роли пигмента в ключевых процессах жизнедеятельности растений.

В настоящем обзоре рассматриваются функции Chlb в хлоропластах и энергетическом обмене растений, а также роль Chlb в регуляции фаз онтогенеза, не зависящая от фотосинтетической функции пигмента. Описаны мутанты культурных растений с нарушениями биосинтеза Chlb как модели для выявления и изучения механизмов повышения эффективности фотосинтеза и продуктивности. Обсуждаются перспективы использования растений с уменьшенным размером светособирающего антенного комплекса для повышения выхода вегетативной и семенной биомассы.

Локализация хлорофилла b в фотосинтетическом аппарате высших растений. У растений хлорофиллы встречаются только в пигмент-белковых комплексах, поскольку в свободном виде, будучи сильнейшими фотосенсибилизаторами, они могут вызвать разрушение мембран тилакоидов и стромы хлоропласта за счет фотодинамического эффекта. Chlb служит вспомогательным светособирающим пигментом, улавливая и передавая световую энергию в реакционные центры фотосистем. На его долю приходится примерно 15-25 % от общего содержания хлорофиллов (40, 41). В отличие от Chla, который входит в состав коровых комплексов фотосистем, Chlb находится только в светособирающих комплексах (ССК) фотосистем (ССК I и ССК II) и в так называемой малой антенне фотосистемы (ФС) II (42, 43). В ССК I Chlb составляет около 22 % от суммарного количества хлорофиллов, в ССК II — около 43 %, в пигмент-белковом комплексе малой антенны — 31-46 % (44). У трансгенных растений с повышенным биосинтезом Chlb размер антенны может быть значительно увеличен в связи со сверхстабилизацией антенных белков (34, 35, 45).

Роль хлорофилла b в энергетическом обмене растений. Chlb обладает уникальным физико-химическим свойством поглощать свет в коротковолновой области (425-475 нм), в которой слабо поглощает Chla. Chlb значительно увеличивает светосбор при пониженной освещенности, особенно в условиях взаимного затенения растений в загущенных посадках. В процессе светосбора энергия возбужденных за счет поглощения квантов света синглетных состояний молекул пигментов, связанных с антенными белками, передается с каротиноидов на хлорофиллы, далее с Chlb на Chla и по цепочке молекул Chla достигает реакционного центра фотосистем. Первые два этапа передачи энергии высокоэффективны и занимают менее пикосекунды (46, 47), тогда как перенос энергии между молекулами Chla в пределах одного и того же белка и между соседними мономерами требует нескольких пикосекунд (48, 49). Chlb участвует в передаче на Chla примерно 50 % поглощенной каротиноидами энергии (50). У мутантов, не способных к синтезу Chlb, эффективность поглощения энергии света и ее передачи к фотосистемам значительно снижена.

Следует упомянуть так называемые красные формы (red forms) хлорофиллов, которые представлены Chla и Chlb, расположенными на антенных белках ФС I. Спектры поглощения и флуоресценции этих форм сдвинуты в дальнюю красную область (51), что делает их способными улавливать световую энергию в этом диапазоне и передавать ее к реакционным центрам ФС I против градиента энергии при низкой освещенности. Такая передача возможна при физиологических температурах за счет тепловой энергии, благодаря которой перекрывается энергетический зазор между донором и акцептором. Подобное расширение диапазона спектра за счет красных форм хлорофиллов обеспечивает поглощение почти 40 % световой энергии при затенении (52).

При высокой интенсивности светового потока молекулы хлорофиллов участвуют в противоположном светосбору процессе — рассеивании потенциально опасного для растений избытка поглощенной энергии света в виде тепла (нефотохимическое тушение). При этом функции индивидуальных молекул Chlb в фотозащите различаются. Так, эффективное тушение возбужденных синглетных состояний хлорофилла осуществляют кластеры сопряженного димера Chla-Chlb и зеаксантина (53). Эти центры тушения локализованы на белках малой антенны ФС II (53). Для тушения триплетных состояний хлорофилла максимальное значение имеет Chlb, находящийся вблизи сайта связывания неоксантина на антенных белках: при его отсутствии резко возрастает продукция синглетного кислорода (54). Необходимо отметить, что мутанты, лишенные Chlb, как правило, испытывают сильный окислительный стресс, в первую очередь из-за высокой продукции синглетного кислорода (55, 56). Поскольку основным источником синглетного кислорода в хлоропластах выступает ФС II, то у таких мутантов возможно затруднение оттока электронов с реакционного центра ФС II в электрон-транспортную цепь (ЭТЦ). Недавно были получены экспериментальные доказательства этой гипотезы (57).

Хлорофилл b как регулятор размера антенны. Согласно современным представлениям, функции Chlb в фотосинтезе не ограничиваются светосбором и светорассеянием. Известно, что соотношение Chla:Chlb при высокой освещенности выше, чем при низкой. Регулирование синтеза Chlb имеет важное значение для адаптации растений к свету разной интенсивности (58). Chlb выступает в качестве основного регулятора размера антенны фотосинтетического аппарата: связывание Chlb с антенными белками ЛНС стабилизирует ее, а начальная реакция катаболизма Chlb активирует каскад белков, которые осуществляют разборку антенны. Поскольку Chlb сосредоточен только в антенне, снижение содержания антенных белков ведет к изменению соотношения Chla:Chlb. Механизм стабилизации антенных белков с участием Chlb был описан для ЛНСВ1 (59). В Chlb 7-формильная группа оттягивает электронную плотность центрального атома магния к периферии молекулы, поэтому положительный заряд магния оказывается в меньшей степени экранирован электронным облаком, чем в молекуле Chla. В связи с этим Chlb легче, чем Chla, формирует электростатические связи с основаниями Льюиса, а именно с карбонильными группами пептидной цепи. Кроме того, между белком и 7-формильной группой возможно образование водородных связей. Присоединение Chlb к белку приводит к тому, что конформация последнего становится более устойчивой и позволяет ему закрепиться в мембране (59). Важно отметить, что в случае, когда молекула белка ЛНСВ1 не связана с Chlb, происходит ее деградация, и ССК II сформироваться не может. Известно, что в отсутствие Chlb в хлоропластах снижается содер-

жание некоторых других антенных белков; возможно, имеет место сходный механизм, хотя экспериментальных доказательств пока не получено. Тем не менее, можно полагать, что работа фермента CAO скоординирована с системами импорта синтезируемых в цитозоле апопротеинов антенных комплексов в хлоропласты.

Недавние исследования позволили установить, что Chlb оказывает влияние не только на сборку антенн, но и на деградацию антенных белков (60, 61). Синтез апопротеинов ССК II уменьшается в начале старения, но благодаря относительно высокой стабильности эти белки обнаруживаются в листьях даже на его поздних стадиях (62). Пока хлорофиллы связаны с белками, последние не доступны для протеаз (18, 62-64). Катаболизм Chlb невозможен без его превращения в Chla (61). Реакция катализируется двумя изоформами фермента хлорофилл-*b*-редуктазы: non-yellow coloring 1 (NYC1) и NYC1-like (65). С этого этапа начинается разборка ССК II (18). NYC1 не накапливается в отсутствие Chlb; этот белок также не обнаруживается у мутантов *Arabidopsis*, лишенных Chlb (66). В целом синтез и катаболизм Chlb регулируются по принципам соответственно отрицательной и положительной обратной связи: при избытке Chlb фермент CAO подвергается деградации (42), что позволяет клетке поддерживать невысокое содержание пигмента, а для накопления белка NYC1 Chlb, наоборот, необходим (66). Эти данные подтверждают роль Chlb как основного регулятора размера и светособирающей емкости фотосинтетической антенны (44).

Участие хлорофилла *b* в поддержании надмолекулярной организации тилакоидных мембран. В хлоропластах мутантов с нарушениями биосинтеза Chlb снижена способность образовывать граны (67, 70), а также изменен характер упаковки пигмент-белковых комплексов в гранальной мембране. Способность образовывать граны снижается, поскольку в гранальных мембранах уменьшается содержание интегральных белков ССК II, которые играют основную роль в стекинге (70). Кроме того, в связи с уменьшением содержания антенных белков в гранах таких растений пигмент-белковые комплексы формируют суперкомплексы с измененным составом и размером (67-70). Меньший размер частиц способствует более плотной их упаковке в гранальной мембране. Однако это ограничивает латеральную диффузию мембранных компонентов — фотосинтетических белков и низкомолекулярных гидрофобных молекул, в том числе переносчика электронов в фотосинтетической электрон-транспортной цепи пластохинона (71). Недавние исследования выявили, что ограничения диффузии затрудняют также своевременную репарацию поврежденных фотосинтетических комплексов, что препятствует нормальной работе последних (71). Таким образом, часть плейотропных эффектов, вызванных мутацией *CAO* у растений *chlorina*, с высокой вероятностью объясняется ограничениями латеральной подвижности мембранных компонентов тилакоидных мембран в связи с измененной стехиометрией фотосинтетических комплексов из-за отсутствия Chlb. Это предположение подтверждается недавними исследованиями мутантов *chlorina*, лишенных Chlb, у ячменя и *A. thaliana* (57).

Участие хлорофилла *b* в регуляции фаз онтогенеза. Хлоропласты — важнейшие источники сигналов для остальных органелл и клетки в целом. Ретроградный сигнальный путь от хлоропластов и митохондрий к ядру модулирует антероградный контроль в соответствии с потребностями клетки (72-74). В отсутствие сигналов из хлоропластов подавляется экспрессия ряда ядерных генов, кодирующих белки этих органелл, в том числе антенные белки ЛНС (74). Для хлоропластов сигналинг связан

в первую очередь с фотосинтетической функцией, а поскольку интенсивность фотосинтеза находится под влиянием различных факторов, сигналы от хлоропластов могут служить сенсорами условий окружающей среды (75). Среди основных источников сигнала ретроградной регуляции выделяют образование тетрапирролов, экспрессию хлоропластных генов, изменение окислительно-восстановительного состояния компонентов ЭТЦ, образование активных форм кислорода (АФК) (76, 77). Кроме того, важным источником пластидных сигналов служит стабильность пигмент-белковых комплексов. Эти сигналы несут информацию об условиях окружающей среды, а также о возрасте клетки (35, 38, 65, 77).

Примером растений с необычно высокой степенью стабилизации содержащих хлорофилл пигмент-белковых комплексов могут служить *stay-green* мутанты, сохраняющие устойчивую зеленую окраску на поздних стадиях онтогенеза, когда у дикого типа начинается процесс старения, который сопровождается пожелтением листьев. Мутанты *stay-green* известны у многих видов растений. В частности, к ним относятся менделевские мутанты гороха с зеленой окраской семян. У *stay-green* мутантов выделяют функциональный и косметический фенотипы. При функциональном снижается экспрессия генов *SAG* (senescence-associated genes), связанных со старением, и дольше, чем у растений дикого типа, сохраняется интенсивный фотосинтез. При косметическом фенотипе у мутантов старение индуцируется так же, как у растений дикого типа. Кроме того, у них снижается интенсивность фотосинтеза, но окраска остается зеленой. Такой фенотип наблюдается у мутантов по генам *SGR* (*Stay-Green*), кодирующим компоненты комплекса, который участвует в деградации белков и хлорофиллов ССК II, в том числе Chlb (34, 78). К компонентам этого комплекса относятся ферменты ССЕ (chlorophyll catabolism enzymes), включая NYC1 (62), и сам ССК II (34). При нокауте генов, кодирующих белки ССЕ, также наблюдается *stay-green* фенотип (35, 65).

При изучении регуляции онтогенеза особый интерес представляют мутанты с функциональным фенотипом *stay-green*, например мутанты по генам автофагии. Как известно, автофагия играет важную роль в утилизации хлоропластных белков, в первую очередь рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (рубиско, rubisco), в особенности при старении (79). Не способные к автофагии мутанты *atg5* в условиях мягкого абиотического стресса, когда у дикого типа индуцировалось раннее старение и активировались гены *SAG*, демонстрировали функциональный *stay-green* фенотип, то есть отсроченное наступление старения (80). Почему в одних случаях реализуется функциональный фенотип *stay-green*, а в других, когда затронут непосредственно процесс формирования комплекса деградации ССК II, — косметический, до сих пор не выяснено.

Еще более интересным представляется тот факт, что функциональный *stay-green* фенотип появляется у растений вследствие накопления Chlb выше нормы. У трансгенных растений *Arabidopsis* сверхэкспрессия гена *CAO* из прохлорофитной цианобактерии приводила к сверхпродукции Chlb, поскольку, в отличие от эндогенного фермента растений, этот фермент в растительной клетке не подвергается регуляции по принципу обратной связи. Содержание Chlb у таких растений было настолько значительным, что он замещал Chla в коровой антенне ФС I и ФС II, а размер светособирающей антенны и ее стабильность оказались необычайно высокими (34, 35). Эти трансформанты демонстрировали функциональный фенотип *stay-green* и отличались от растений дикого типа отсроченным наступлением старения листьев как при недостатке света, так и в темноте

(34, 35). Возможно, сверхстабилизация хлорофиллом Chlb пигмент-белковых комплексов светособирающих систем и пролонгация их активного функционирования изменяют количество пока не идентифицированных сигнальных молекул, необходимых для переключения онтогенетических программ, что приводит к модулированию экспрессии генома, в том числе снижению экспрессии *SAG*-генов. Роль таких сигнальных молекул могли бы выполнять катаболиты хлорофилла, апопротеины ССК II, лишённые Chlb, или продукты их протеолиза. Можно также предположить, что длительное поддержание антенны ССК II в функциональном состоянии усиливает фотозащиту и, следовательно, обеспечивает сниженное содержание АФК к моменту начала старения клетки. Вероятно, это замедляет инициацию последующих стадий процесса старения. У косметических stay-green мутантов пигмент-белковый комплекс ССК II сохраняется, но утрачивает способность взаимодействовать с ФС II. Таким образом, вполне возможно, что причиной, по которой у растений возникла отрицательная обратная регуляция фермента САО, было влияние избыточных количеств Chlb на онтогенетический сигналинг, опосредованное сверхстабилизацией антенны ССК II.

В работах, выполненных нами на мутантах *chlorina* с полным блоком биосинтеза Chlb (мутанты *chl1 A. thaliana* и *chlorina f2<sup>3613</sup> Hordeum vulgare*), получены предварительные данные о влиянии антенны, дестабилизированной отсутствием Chlb, на сроки начала цветения (36, 81). Мутанты *chlorina* обоих видов отличались от растений родительских линий более поздним наступлением флоральной трансформации. Кроме того, у 30-40 % мутантов ячменя останавливался рост и дифференцировка структурных элементов колоса (36, 81). При инициации цветения у мутантов *chlorina* нарушалась экспрессия гена *FT* (флоригена) — основного регулятора флоральной трансформации, а также увеличивалась экспрессия генов-маркеров старения и катаболизма хлорофилла *SAG* и *NYC1* (81). Нарушения этих процессов, по всей вероятности, связаны с изменениями ретроградных сигнальных каскадов, активированных антенными комплексами хлоропластов.

Перспективы использования растений с усеченным размером антенны для повышения фотосинтеза и продуктивности. В недавних исследованиях у трансгенных растений табака посредством направленной модификации светособирающей антенны была ускорена релаксация поглощенной избыточной световой энергии, рассеиваемой в форме тепла (82). Продукция вегетативной биомассы у таких растений оказалась на 15 % выше, чем у дикого типа. На основании этих результатов в другой работе (83) авторы целенаправленно исследовали трансгенные линии табака с усеченной антенной (truncated light-harvesting antenna size, TLA-растения) и обнаружили значительное увеличение фотосинтетической продуктивности и рост вегетативной биомассы, в особенности в загущенных посевах, отметив перспективность использования TLA-растений в прикладных целях. Однако манипуляции с помощью трансгенеза нежелательны для сельскохозяйственных культур. В то же время мутанты *chlorina* обладают особенностями, сближающими их с TLA-растениями, в том числе у них уменьшен размер фотосинтетической антенны. Опубликованы данные о высокой интенсивности фотосинтеза и продуктивности у некоторых мутантов *chlorina* у пшеницы (84, 85), сои (86), ячменя (87), хотя в большинстве случаев такие мутанты характеризуются снижением фотосинтеза и замедлением роста. Следовательно, мутанты *chlorina* могли бы стать перспективной заменой TLA-растениям, но описанное выше раз-

нообразии физиологических функций Chlb дает основания полагать, что отрицательные эффекты мутаций *chlorina* чаще всего будут нивелировать возможное увеличение фотосинтеза. К таким эффектам можно отнести негативное влияние недостатка или полного отсутствия Chlb на онтогенетическую регуляцию.

Остается невыясненной природа сигнальных молекул и путей передачи сигнала от (де)стабилизации антенны за пределы хлоропласта, которые вовлечены в инициацию и прохождение фаз онтогенеза. Однако недавно нами был предложен механизм, посредством которого отсутствие Chlb может влиять на регуляцию цветения (88). У мутантов *chlorina* у ячменя и арабидопсиса нарушение редокс-баланса хлоропластов изменяет число и проницаемость плазмодесм, меняя проводимость симпластного русла, по которому передаются сигналы — макромолекулы, индуцирующие цветение, что может быть причиной задержки флоральной трансформации (88-90). Это первая работа, в которой рассматривается природа связи между стабильностью светособирающей антенны фотосинтетического аппарата и регуляцией цветения у растений.

Суммируя данные о функциях Chlb, можно заключить, что у мутантов *chlorina* подавление фотосинтетической функции и снижение продуктивности (и, возможно, нарушение онтогенетической регуляции) обусловлены изменением редокс-баланса в хлоропластах и усилением продукции АФК в листьях (44, 57, 89). Поэтому необходим поиск механизмов, улучшающих редокс-статус таких растений. Если учесть, что Chlb в первую очередь необходим в условиях недостатка света и для быстрых перестроек фотосинтетических комплексов, вызванных бликами света под пологом леса, то для сельскохозяйственных культур при выращивании на открытых пространствах многие другие эффекты снижения содержания Chlb будут несущественны. Более того, уменьшение затрат на синтез ненужных для фотосинтеза антенных белков, составляющих значительную долю протеинов в хлоропластах, позволит растению сэкономить часть ресурсов, а снижение поглощения света листьями увеличит его количество, поступающее на листья нижних ярусов в загущенных посевах. Наши исследования показали возможность формирования высокопродуктивного фенотипа мутанта ячменя *chlorina f2 3613* при выращивании в открытом грунте (36).

Итак, недавно открытая функция Chlb, связанная с регуляцией фаз онтогенеза у растений, заслуживает подробного изучения. Удобной моделью могут стать мутанты по гену биосинтеза Chlb *CAO* — *chlorina-f2* (ячмень), *chl1* (*Arabidopsis*), а также мутанты по генам *NYC*, кодирующим изоформы ферментов катаболизма Chlb. Результаты подобных исследований будут использованы в селекции, а также при усовершенствовании агротехнических приемов для обеспечения своевременного цветения и предотвращения преждевременного старения растений. В целом изучение мутантов с измененным биосинтезом Chlb представляет практический интерес для выявления новых механизмов повышения фотосинтеза и продуктивности у сельскохозяйственных культур.

ФГБУН Ботанический институт

им. В.Л. Комарова РАН,

197376 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2,

e-mail: ETutereva@binran.ru, VDmitrieva@binran.ru,

ovoitse@binran.ru

Поступила в редакцию

12 декабря 2016 года

## CHLOROPHYLL b AS A SOURCE OF SIGNALS STEERING PLANT DEVELOPMENT

(review)

*E.V. Tyutereva, V.A. Dmitrieva, O.V. Voitsekhovskaja*

Laboratory of Molecular and Ecological Physiology, V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 2, ul. Professora Popova, St. Petersburg, 197376 Russia, e-mail ETutereva@binran.ru, VDmitrieva@binran.ru, ovoitse@binran.ru (corresponding author);

ORCID:

Tyutereva E.V. orcid.org/0000-0002-6727-6656

Voitsekhovskaja O.V. orcid.org/0000-0003-0966-1270

Dmitrieva V.A. orcid.org/0000-0002-7293-0229

The authors declare no conflict of interests

Acknowledgements:

Supported by Russian Science Foundation (grant № 14-16-00120)

Received December 12, 2016

doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.843eng

### Abstract

Crop yield strongly depends on time of the onset of flowering as well as of the initiation of senescence. These processes are under tight control of multiple gene complexes. Suboptimal environmental conditions, as well as mutations, may cause changes in the expression levels of these genes, which, in turn, can result in a delay of flowering and/or early senescence, and, ultimately, in a decrease of yield. Recently, crucial role in the regulation of plant development via retrograde signaling pathways has been revealed for chlorophyll b. Chlorophyll b is an obligate component of the photosynthetic apparatus of land plants, and the main regulator of the biosynthesis and degradation of photosynthetic antennae. It is becoming clear that the size and stability of photosynthetic antennae is not only important for photosynthesis but also represents a source of signaling beyond chloroplasts. The absence of chlorophyll b in mutants of *Arabidopsis thaliana* (*chl1*) and *Hordeum vulgare* (*chlorina f2 3613*) leads to a decrease in the growth rate, leaf size and biomass production. In addition, and independently of the downregulation of photosynthesis, the lack of chlorophyll b results in the delay of flowering and early onset of ontogenetic as well as induced senescence. This review addresses the role of chlorophyll b in energy balance, and discusses new data on the role of chlorophyll b in regulation of ontogenesis not related to photosynthesis. Mutants of economically important crops impaired in chlorophyll b biosynthesis represent promising models for physiological, biochemical and molecular studies of regulation of flowering and senescence, as the results can be directly applied to agricultural practice. Also, we review the novel data on the potential importance of plants with truncated photosynthetic antenna for increase in vegetative and grain biomass production. A decrease in chlorophyll b contents and the following down-regulation of antenna proteins were shown to influence the rate of electron transport within the photosystem II, as well as the rate of CO<sub>2</sub> assimilation relative to chlorophyll unit. Strikingly, these parameters in *chlorina* mutants are higher than in wild type plants by 15-20 %. Using plants with this type of photosynthetic apparatus can potentially bring about a considerable increase in yield. This suggestion has been recently supported by data on transgenic tobacco plants with truncated photosynthetic antenna (H. Kirst et al. 2017). At the same time, the consequences of the decrease in chlorophyll b levels for ontogenetic regulation and photoprotection typically negate the potential benefit of the acceleration of the limiting factor of photosynthesis, the photosystem II. This review discuss the possible ways to search for optimization of plant functions regulated by chlorophyll b, to provide new mechanisms of the increase in photosynthesis and crop production in agriculture.

Keywords: yield, chlorophyll b, flowering, ontogenesis, senescence, photosynthetic antenna.

### REFERENCES

1. Simpson G.G., Dean C. Arabidopsis, the rosetta stone of flowering time? *Science*, 2002, 296: 285-289 (doi: 10.1126/science.296.5566.285).
2. Mathieu J., Warthmann N., Kuttner F., Schmid M. Export of FT protein from phloem companion cells is sufficient for floral induction in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.*, 2007, 17: 1055-1060 (doi: 10.1016/j.cub.2007.05.009).
3. Peng F.Y., Hu Z., Yang R.C. Genome-wide comparative analysis of flowering-related genes in *Arabidopsis*, wheat and barley. *Int. J. Plant Genomics*, 2015, 2015: 874361 (doi: 10.1155/2015/874361).
4. Koornneef M., Alonso-Blanco C., Peeters A.J.M., Soppev W. Genetic control of flowering time in *Arabidopsis*. *Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 1998, 49: 345-370 (doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.345).
5. Schulze W., Schulze E.-D., Stadler J., Heilmeier H., Stitt M.,

- Mooney H.A. Growth and reproduction of *Arabidopsis thaliana* in relation to storage of starch and nitrate in the wild-type and in starch-deficient and nitrate-uptake-deficient mutants. *Plant, Cell & Environment*, 1994, 17(7): 795-809 (doi: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00174.x).
6. Kojima S., Takahashi Y., Kobayashi Y., Monna L., Sasaki T., Araki T., Yano M. *Hd3a*, a rice ortholog of the *Arabidopsis FT* gene, promotes transition to flowering downstream of *Hd1* under short-day conditions. *Plant Cell Physiol.*, 2002, 43(10): 1096-1105 (doi: 10.1093/pcp/pcf156).
  7. Putterill J., Robson F., Lee K., Simon R., Coupland G. The *CONSTANS* gene of *Arabidopsis* promotes flowering and encodes a protein showing similarities to zinc finger transcription factors. *Cell*, 1995, 80: 847-857 (doi: 10.1016/0092-8674(95)90288-0).
  8. Jaeger K.E., Wigge P.A. FT protein acts as a long-range signal in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 2007, 17: 1050-1054 (doi: 10.1016/j.cub.2007.05.008).
  9. Kardailsky I., Shukla V.K., Ahn J.H., Dagenais N., Christensen S.K., Nguyen J.T., Chory J., Harrison M.J., Detlef W. Activation tagging of the floral inducer FT. *Science*, 1999, 286: 1962-1865 (doi: 10.1126/science.286.5446.1962).
  10. Becker A., Ehlers K. *Arabidopsis* flower development—of protein complexes, targets, and transport. *Protoplasma*, 2015, 253: 219-230 (doi: 10.1007/s00709-015-0812-7).
  11. Vaddepalli P., Scholz S., Schneitz K. Pattern formation during early floral development. *Curr. Opin. Genet. Dev.*, 2015, 32: 16-23 (doi: 10.1016/j.gde.2015.01.001).
  12. Pineiro M., Coupland G. The control of flowering time and floral identity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.*, 1998, 117: 1-8 (doi: 10.1104/pp.117.1.1).
  13. Corbesier L., Vincent C., Jang S., Fornara F., Fan Q., Searle I., Giakountis A., Farrona S., Gissot L., Turnbull C., Coupland G. FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*. *Science*, 2007, 316: 1030-1033 (doi: 10.1126/science.1141752).
  14. Gregersen P.L., Culetic A., Boschian L., Krupinska K. Plant senescence and crop productivity. *Plant Mol. Biol.*, 2013, 82: 603-622 (doi: 10.1007/s11103-013-0013-8).
  15. Nam H.G. The molecular genetic analysis of leaf senescence. *Current Opinion in Biotechnology*, 1997, 8(2): 200-207 (doi: 10.1016/S0958-1669(97)80103-6).
  16. Buchanan-Wollaston V., Earl S., Harrison E., Mathas E., Navabpour S., Page T., Pink D. The molecular analysis of leaf senescence — a genomics approach. *Plant Biotechnology Journal*, 2003, 1(1): 3-22 (doi: 10.1046/j.1467-7652.2003.00004.x).
  17. Lim P.O., Kim Y., Breeze E., Koo J.C., Woo H.R., Ryu J.S., Park D.H., Beynon J., Tabrett A., Buchanan-Wollaston V., Nam H.G. Overexpression of a chromatin architecture-controlling AT-hook protein extends leaf longevity and increases the post-harvest storage life of plants. *The Plant Journal*, 2007, 52(6): 1140-1153 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03317.x).
  18. Hopkins M., Taylor C., Liu Z., Ma F., McNamara L., Wang T., Thompson J.E. Regulation and execution of molecular disassembly and catabolism during senescence. *New Phytologist*, 2007, 175(2): 201-214 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02118.x).
  19. Jansson S., Thomas H. Senescence: developmental program or timetable? *New Phytologist*, 2008, 179(3): 575-579 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02471.x).
  20. Buchanan-Wollaston V., Ainsworth C. The molecular biology of leaf senescence. *J. Exp. Bot.*, 1997, 48(307): 181-199 (doi: 10.1093/jxb/48.2.181).
  21. Hollmann J., Gregersen P.L., Krupinska K. Identification of predominant genes involved in regulation and execution of senescence-associated nitrogen remobilization in flag leaves of field grown barley. *J. Exp. Bot.*, 2014, 65(14): 3963-3973 (doi: 10.1093/jxb/eru094).
  22. Noodén L.D., Penney J.P. Correlative controls of senescence and plant death in *Arabidopsis thaliana* (*Brassicaceae*). *J. Exp. Bot.*, 2001, 52(364): 2151-2159 (doi: 10.1093/jxb/52.364.2151).
  23. Zapata J.M., Guéra A., Esteban-Carrasco A., Martín M., Sabater B. Chloroplasts regulate leaf senescence: delayed senescence in transgenic *ndhF*-defective tobacco. *Cell Death and Differentiation*, 2005, 12: 1277-1284 (doi: 10.1038/sj.cdd.4401657).
  24. Parrott D.L., Martin J.M., Fischer A.M. Analysis of barley (*Hordeum vulgare*) leaf senescence and protease gene expression: a family C1A cysteine protease is specifically induced under conditions characterized by high carbohydrate, but low to moderate nitrogen levels. *New Phytologist*, 2010, 187(2): 313-331 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03278.x).
  25. Buchanan-Wollaston V. The molecular biology of leaf senescence. *J. Exp. Bot.*, 1997, 48(307): 181-199 (doi: 10.1093/jxb/48.2.181).
  26. Jukanti A.K., Heidlebaugh N.M., Parrott D.L., Fischer I.A., McInnerney K., Fischer A.M. Comparative transcriptome profiling of near-isogenic barley (*Hordeum vulgare*) lines differing in the allelic state of a major grain protein content locus identifies genes with possible roles in leaf senescence and nitrogen reallocation. *New Phytologist*, 2008, 177(2): 333-349 (doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02270.x).
  27. Buchanan-Wollaston V., Page T., Harrison E., Breeze E., Lim P.O., Nam H.G., Ji-Feng L., Shu-Hsing W., Jodi S., Kimitsune I., Christopher J. Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression

- and signalling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2005, 42: 567-585 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02399.x).
28. Gepstein S., Sabehi G., Carp M.J., Hajouj T., Falah M., Nesher O., Yariv I., Dor C., Bassani M. Large-scale identification of leaf senescence-associated genes. *The Plant Journal*, 2003, 36(5): 629-642 (doi: 10.1046/j.1365-313X.2003.01908.x).
  29. Grbic V., Bleecker A.B. Ethylene regulates the timing of leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 1995, 8(4): 595-602 (doi: 10.1046/j.1365-313X.1995.8040595.x).
  30. Guo Y., Gan S. Convergence and divergence in gene expression profiles induced by leaf senescence and 27 senescence-promoting hormonal, pathological and environmental stress treatments. *Plant Cell Environ.*, 2012, 35: 644-655 (doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02442.x).
  31. Noh Y., Amasino R.M. Identification of a promoter region responsible for the senescence-specific expression of *SAG12*. *Plant Mol. Biol.*, 1999, 41: 181-194 (doi: 10.1023/A:1006342412688).
  32. He Y., Gan S. A gene encoding an acyl hydrolase is involved in leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2002, 14: 805-815 (doi: 10.1105/tpc.010422).
  33. Xiao W.S., Gao W., Chen Q.-F., Chan S.-W., Zheng S.-X., Ma J., Wang M., Welti R., Chye M.-L. Overexpression of *Arabidopsis* acyl-CoA binding protein ACBP3 promotes starvation-induced and age-dependent leaf senescence. *The Plant Cell*, 2010, 22: 1463-1482 (doi: 10.1105/tpc.110.075333).
  34. Hirashima M., Satoh S., Tanaka R., Tanaka A. Pigment shuffling in antenna systems achieved by expressing prokaryotic chlorophyllide a oxygenase in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.*, 2006, 281: 15385-15393 (doi: 10.1074/jbc.M602903200).
  35. Sakuraba Y., Balazadeh S., Tanaka R., Mueller-Roeber B., Tanaka A. Overproduction of chl b retards senescence through transcriptional reprogramming in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.*, 2012, 53: 505-517 (doi: 10.1093/pcp/pcs006).
  36. Tyutereva E.V., Ivanova A.N., Voitsekhovskaya O.V. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2014, 134: 249-256 (in Russ.).
  37. Tomitani A., Okada K., Miyashita H., Matthijs H.C.P., Ohno T., Tanaka A. Chlorophyll b and phycobilins in the common ancestor of cyanobacteria and chloroplasts. *Nature*, 1999, 400: 159-162 (doi: 10.1038/22101).
  38. Sakuraba Y., Yokono M., Akimoto S., Tanaka R., Tanaka A. Deregulated chlorophyll b synthesis reduces the energy transfer rate between photosynthetic pigments and induces photodamage in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.*, 2010, 51: 1055-1065 (doi: 10.1093/pcp/pcq050).
  39. Espineda C.E., Alicia S.L., Domenica D., Brusslan J.A. The *AtCAO* gene, encoding chlorophyll a oxygenase, is required for chlorophyll b. *PNAS USA*, 1999, 96: 10507-10511 (doi: 10.1073/pnas.96.18.10507).
  40. Beale S.I. Enzymes of chlorophyll biosynthesis. *Photosynthesis Research*, 1999, 60: 43-73 (doi: 10.1023/A:1006297731456).
  41. Nakagawara E., Sakuraba Y., Yamasato A., Tanaka R., Tanaka A. Clp protease controls chlorophyll b synthesis by regulating the level of chlorophyllide a oxygenase. *Plant J.*, 2007, 49: 800-809 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2006.02996.x).
  42. Yamasato A., Nagata N., Tanaka R., Tanaka A. The N-terminal domain of chlorophyllide a oxygenase confers protein instability in response to chlorophyll b accumulation in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2005, 17: 1585-1597 (doi: 10.1105/tpc.105.031518).
  43. Bailey S., Walters R.G., Jansson S., Horton P. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 2001, 213: 794-801 (doi: 10.1007/s004250100556).
  44. Voitsekhovskaja O.V., Tyutereva E.V. Chlorophyll b in angiosperms: functions in photosynthesis, signaling and ontogenetic regulation. *J. Plant Physiol.*, 2015, 189: 51-64 (doi: 10.1016/j.jplph.2015.09.013).
  45. Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes. *BBA*, 2011, 1807: 968-976 (doi: 10.1016/j.bbabi.2011.01.002).
  46. Croce R., Muller M.G., Bassi R., Holzwarth A.R. Carotenoid-to-chlorophyll energy transfer in recombinant major light-harvesting complex (LHCII) of higher plants. I. Femtosecond transient absorption measurements. *Biophys. J.*, 2001, 80: 901-915 (doi: 10.1016/S0006-3495(01)76069-9).
  47. Walla P.J., Yom J., Krueger B.P., Fleming G.R. Two-photon excitation spectrum of light-harvesting complex II and fluorescence upconversion after one- and twophoton excitation of the carotenoids. *J. Phys. Chem. B*, 2000, 104: 4799-4806 (doi: 10.1021/jp9943023).
  48. Novoderezhkin V.I., Palacios M.A., van Amerongen H., van Grondelle R. Excitation dynamics in the LHCII complex of higher plants: modeling based on the 2.72 Angstrom crystal structure. *J. Phys. Chem. B*, 2005, 109: 10493-10504 (doi: 10.1021/jp044082f).
  49. Schlau-Cohen G.S., Calhoun T.R., Ginsberg N.S., Read E.L., Ballottari M., Bassi R., van Grondelle R., Fleming G.R. Pathways of energy flow in LHCII from two dimensional electronic spectroscopy. *J. Phys. Chem. B*, 2009, 113: 15352-15363 (doi: 10.1021/jp9066586).

50. Formaggio E., Cinque G., Bassi R. Functional architecture of the major light-harvesting complex from higher plants. *J. Mol. Biol.*, 2001, 314: 1157-1166 (doi: 10.1006/jmbi.2000.5179).
51. Croce R., Zucchelli G., Garlaschi F.M., Jennings R.C. A thermal broadening study of the antenna chlorophylls in PSI-200, LHCI, and PSI core. *Biochemistry*, 1998, 37: 17355-17360 (doi: 10.1021/bi9813227).
52. Rivadossi A., Zucchelli G., Garlaschi F.M., Jennings R.C. The importance of PSI chlorophyll red forms in light-harvesting by leaves. *Photosynth. Res.*, 1999, 60: 209-215.
53. Avenson T.J., Ahn T.K., Zigmantas D., Niyogi K.K., Li Z., Ballottari M., Bassi R., Fleming G.R. Zeaxanthin radical formation in minor light-harvesting complexes of higher plant antenna. *J. Biol. Chem.*, 2008, 283: 3550-3558 (doi: 10.1074/jbc.M705645200).
54. Ballottari M., Mozzo M., Girardon J., Hienerwadel R., Bassi R. Chlorophyll triplet quenching and photoprotection in the higher plant monomeric antenna protein Lhcb5. *J. Phys. Chem. B*, 2013, 117(38): 11337-11348 (doi: 10.1021/jp402977y).
55. Dall'osto L., Cazzaniga S., Havaux M., Bassi R. Enhanced photoprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants. *Molecular Plant*, 2010, 3: 576-593 (doi: 10.1093/mp/ssp117).
56. Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A.S., Monnet F., Krieger-Liszkay A., Ravanat J.-L., Mueller M.J., Bouvier F., Havaux M. Light-induced acclimation of the *Arabidopsis chlorina1* mutant to singlet oxygen. *The Plant Cell*, 2013, 25: 1445-1462 (doi: 10.1105/tpc.113.109827).
57. Tyutereva E.V., Evkaikina A.I., Ivanova A.N., Voitsekhoovskaja O.V. The absence of chlorophyll b affects lateral mobility of photosynthetic complexes and lipids in grana membranes of *Arabidopsis* and barley *chlorina* mutants. *Photosynthesis Research*, 2017, 113: 357-370 (doi: 10.1007/s11120-017-0376-9).
58. Tanaka A., Ito H., Tanaka R., Tanaka N.K., Yoshida K., Okada K. Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophyll a. *PNAS*, 1998, 95(21): 12719-12723 (doi: 10.1073/pnas.95.21.12719).
59. Hooper J.K., Eggink L.L., Chen M. Chlorophylls, ligands and assembly of light-harvesting complexes in chloroplasts. *Photosynthesis Research*, 2007, 94: 387-400 (doi: 10.1007/s11120-007-9181-1).
60. Klimmek F., Sjodin A., Noutsos C., Leister D., Jansson S. Abundantly and rarely expressed *Lhc* protein genes exhibit distinct regulation patterns in plants. *Plant Physiol.*, 2006, 140: 793-804 (doi: 10.1104/pp.105.073304).
61. Mishra S.R., Eu Y., Nath K., Tovu A., Zulfugarov I.S., Lee C.-H. Mutants of chlorophyllide oxygenase. In: *Photosynthesis: overviews on recent progress & future perspective*. S. Itoh, P. Mohanty, K.N. Guruprasad (eds.). IK International Publishing House, 2012: 130-145.
62. Humbeck K., Quast S., Krupinska K. Functional and molecular changes in the photosynthetic apparatus during senescence of flag leaves from field-grown barley plants. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19: 337-344 (doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00256.x).
63. Hortensteiner S., Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *J. Exp. Bot.*, 2002, 53: 370: 927-937 (doi: 10.1093/jexbot/53.370.927).
64. Hortensteiner S., Vicentini F., Matile P. Chlorophyll breakdown in senescent cotyledons of rape, *Brassica napus* L.: enzymatic cleavage of phaeophorbide a in vitro. *New Phytologist*, 1995, 129: 237-246 (doi: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb04293.x).
65. Kusaba M., Ito H., Morita R., Iida S., Sato Y., Fujimoto M. Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex 2 and grana degradation during leaf senescence. *Plant Cell*, 2007, 19: 1362-1375 (doi: 10.1105/tpc.106.042911).
66. Jia T, Ito H, Hu X, Tanaka A. Accumulation of the NON-YELLOW COLORING 1 protein of the chlorophyll cycle requires chlorophyll b in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 2015, 81: 586-596 (doi: 10.1111/tbj.12753).
67. Kim E.H., Li X.P., Razeghifard R., Anderson J.M., Niyogi K.K., Pogson B.J., Chow W.S. The multiple roles of light-harvesting chlorophyll a/b-protein complexes define structure and optimize function of *Arabidopsis* chloroplasts: a study using two chlorophyll b-less mutants. *BBA*, 2009, 1787: 973-984 (doi: 10.1016/j.bbabi.2009.04.009).
68. Bianchi S., Dall'osto L., Tognon G., Morosinotto T., Bassi R. Minor antenna proteins CP24 and CP26 affect the interactions between photosystem II subunits and the electron transport rate in grana membranes of *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2008, 20: 1012-1028 (doi: 10.1105/tpc.107.055749).
69. Goral T.K., Johnson M.P., Duffy C.D.P., Brain A.P.R., Ruban A.V., Mullineaux C.W. Light-harvesting antenna composition controls the macrostructure and dynamics of thylakoid membranes in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 2012, 69: 289-301 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04790.x).
70. Miller K.R., Miller G.J., McIntyre K.R. The light-harvesting chlorophyll-protein complex of photosystem II. Its location in the photosynthetic membrane. *J. Cell Biol.*, 1976, 71: 624-638 (doi: 10.1083/jcb.71.2.624).

71. Kirchoff H. Diffusion of molecules and macromolecules in thylakoid membranes. *BBA*, 2014, 1837: 495-502 (doi: 10.1016/j.bbabi.2013.11.003).
72. Pesaresi P., Schneider A., Kleine T., Leister D. Interorganellar communication. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2007, 10(6): 600-606 (doi: 10.1016/j.pbi.2007.07.007).
73. Baier M., Dietz K.-J. Chloroplasts as source and target of cellular redox regulation: a discussion on chloroplast redox signals in the context of plant physiology. *J. Exp. Bot.*, 2005, 56(416): 1449-1462 (doi: 10.1093/jxb/eri161).
74. Jung H.-S., Chory J. Signaling between chloroplasts and the nucleus: can a systems biology approach bring clarity to a complex and highly regulated pathway? *Plant Physiol.*, 2010, 152: 453-459 (doi: 10.1104/pp.109.149070).
75. Kleine T., Voigt C., Leister D. Plastid signalling to the nucleus: messengers still lost in the mists? *Trends Genet.*, 2009, 25: 185-192 (doi: 10.1016/j.tig.2009.02.004).
76. Kobayashi Y., Kanasaki Y., Tanaka A., Kuroiwa H., Kuroiwa T., Tanaka R. Tetrapyrrole signal as a cell-cycle coordinator from organelle to nuclear DNA replication in plant cells. *PNAS USA*, 2009, 106: 803-807 (doi: 10.1073/pnas.0804270105).
77. Horie Y., Ito H., Kusaba M., Tanaka R., Tanaka A. Participation of chlorophyll b reductase in the initial step of the degradation of light-harvesting chlorophyll a/b-protein complexes in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.*, 2009, 284: 17449-17456 (doi: 10.1074/jbc.M109.008912).
78. Sakuraba Y., Kim Y.S., Yoo S.C., Hörtensteiner S., Paek N.C. 7-Hydroxymethyl chlorophyll a reductase functions in metabolic channeling of chlorophyll breakdown intermediates during leaf senescence. *Biochem. Biophys. Res. Co.*, 2013, 430: 32-37 (doi: 10.1016/j.bbrc.2012.11.050).
79. Reumann S., Voitsekhovskaja O., Lillo C. From signal transduction to autophagy of plant cell organelles: lessons from yeast and mammals and plant-specific features. *Protoplasma*, 2010, 247: 233-256 (doi: 10.1007/s00709-010-0190-0).
80. Sakuraba Y., Lee S.-H., Kim Y.S., Park O.K., Hörtensteiner S., Paek N.C. Delayed degradation of chlorophylls and photosynthetic proteins in *Arabidopsis* autophagy mutants during stress-induced leaf yellowing. *J. Exp. Bot.*, 2014, 65: 3915-3925 (doi: 10.1093/jxb/eru008).
81. Dmitrieva V.A. *Rol' stabilizatsii pigment-belkovykh kompleksov fotosinteticheskogo apparata v regulyatsii tsveteniya Hordeum vulgare i Arabidopsis thaliana (vypusknaya kvalifikatsionnaya rabota)* [The role of stability of photosynthetic pigment-protein complexes in regulation of flowering in *Hordeum vulgare* and *Arabidopsis thaliana*]. St. Petersburg, 2016 (in Russ.).
82. Kromdijk J., Glowacka K., Leonelli L., Gabilly S.T., Iwai M., Niyogi K.K., Long S. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2016, 354: 857-861 (doi: 10.1126/science.aai8878).
83. Kirst H., Gabilly S.T., Niyogi K.K., Lemaux P.G., Melis A. Photosynthetic antenna engineering to improve crop yields. *Planta*, 2017, 245: 1009-1020 (doi: 10.1007/s00425-017-2659-y).
84. Brestic M., Zivcak M., Kunderlikova K., Sytar O., Shao H., Kalaji H.M., Allakhverdiev S.I. Low PSI content limits the photoprotection of PSI and PSII in early growth stages of chlorophyll b-deficient wheat mutant lines. *Planta*, 2015, 125: 151-166 (doi: 10.1007/s11120-015-0093-1).
85. Brestic M., Zivcak M., Kunderlikova K., Allakhverdiev S.I. High temperature specifically affects the photoprotective responses of chlorophyll b-deficient wheat mutant lines. *Planta*, 2016, 130: 251-366 (doi: 10.1007/s11120-016-0249-7).
86. Slattery R., VanLoocke A., Bernacchi K.J., Zhu X.-G., Ort D.R. Photosynthesis, light use efficiency and yield of reduced-chlorophyll soybean mutants in field conditions. *Front. Plant Sci.*, 2017, 8: 549 (doi: 10.3389/fpls.2017.00549).
87. Tyutereva E.V. *Reaktsiya fotosinteticheskogo apparata chlorina 3613 (Hordeum vulgare L.), lishennogo khlorofilla b, na izmenenie urovnya insolyatsii. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Response of photosynthetic apparatus of *chlorina 3613 (Hordeum vulgare L.)* deficient in chlorophyll b to altered insolation. PhD Thesis]. St. Petersburg, 2011 (in Russ.).
88. Dmitrieva V.A., Ivanova A.N., Tyutereva E.V., Evkaikina A.I., Klimova E.A., Voitsekhovskaja O.V. Chlorophyllide-a-Oxygenase (CAO) deficiency affects the levels of singlet oxygen and formation of plasmodesmata in leaves and shoot apical meristems of barley. *Plant Signaling & Behavior*, 2017, 12(4): e1300732 (doi: 10.1080/15592324.2017.1300732).
89. Leverenz J.W., Öquist G., Winglase G. Photosynthesis and photoinhibition in leaves of chlorophyll b-less barley in relation to absorbed light. *Physiologia Plantarum*, 1992, 85: 495-502 (doi: 10.1111/j.1399-3054.1992.tb05817.x).
90. Burch-Smith T.M., Zambryski P.C. Plasmodesmata paradigm shift: regulation from without versus within. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2012, 63: 239-260 (doi: 10.1146/annurev-arplant-042811-105453).