

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 08/10/2023.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP

CÂMPUS DE JABOTICABAL

**O PAPEL DOS FITOCROMOS B NAS RESPOSTAS AO
ESTRESSE INDUZIDO PELA DEFICIÊNCIA DE NPK EM
TOMATEIRO**

Mariana Bomfim Soares

Engenheira Agrônoma

2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP

CÂMPUS DE JABOTICABAL

**THE ROLE OF PHYTOCHROMES B IN RESPONSES TO
STRESS INDUCED BY NPK DEFICIENCY IN TOMATO**

Mariana Bomfim Soares

Orientador: Prof. Dr. Renato de Mello Prado

Coorientador: Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Agronomia (Produção Vegetal).

S676p	<p>Soares, Mariana Bomfim</p> <p>O papel dos fitocromos B nas respostas ao estresse induzido pela deficiência de NPK em tomateiro / Mariana Bomfim Soares. -- Jaboticabal, 2022</p> <p>69 p. : tabs., fotos</p> <p>Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal</p> <p>Orientador: Renato de Mello Prado</p> <p>Coorientador: Rogério Falleiros Carvalho</p> <p>1. Solanum lycopersicum L.. 2. deficiência nutricional. 3. mutante. 4. phyB. I. Título.</p>
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

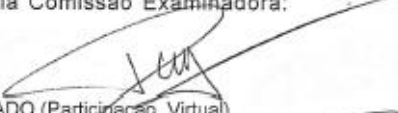
TÍTULO DA TESE: O PAPEL DOS FITOCROMOS B NAS RESPOSTAS AO ESTRESSE INDUZIDO PELA DEFICIÊNCIA DE NPK EM TOMATEIRO

AUTORA: MARIANA BOMFIM SOARES

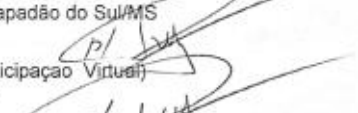
ORIENTADOR: RENATO DE MELLO PRADO

COORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. RENATO DE MELLO PRADO (Participação Virtual)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola / FCAV UNESP Jaboticabal


Prof. Dr. RAFAEL FERREIRA BARRETO (Participação Virtual)
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul/UFMS / Chapadão do Sul/MS


Prof. Dr. PEDRO LUÍS DA COSTA AGUIAR ALVES (Participação Virtual)
Departamento de Biologia / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Pós-Doutorando DILIER OLIVERA VICIEDO (Participação Virtual)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola-FCAV/UNESP / Jaboticabal/SP


Profa. Dra. GILMARA PEREIRA DA SILVA (Participação Virtual)
Universidade do Estado do Mato Grosso-Câmpus Universitário de Alta Floresta / Alta Floresta/MT

Jaboticabal, 08 de abril de 2022

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

Mariana Bomfim Soares, nascida em Teixeira de Freitas, Bahia, no dia 01 de maio de 1993. Filha de Maria Rita Teixeira Bomfim e José Rocha Soares. Iniciou o curso de Agronomia em outubro de 2011, na Universidade Estadual de Santa Cruz onde concluiu em fevereiro de 2017. Durante a graduação foi bolsista do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e tecnológico (CNPq) por quatro anos, onde desenvolveu pesquisa na área de nutrição de plantas e propagação vegetativa do cacau, no Centro de Pesquisas do Cacau (Cepec/Ceplac), e recebeu o prêmio de “Melhor apresentação oral” por dois anos consecutivos. Ainda na graduação realizou estágio não obrigatório na empresa Agrícola Conduru LTDA, onde acompanhou atividades desde o plantio ao beneficiamento de amêndoas de cacau e executou projeto de paisagismo. Em 2017 ingressou no mestrado no Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal na Universidade Estadual de Santa Cruz, sendo bolsista da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), desenvolvendo o projeto “Miniestacas ortotrópicas: enraizamento, crescimento e qualidade de mudas de cacauzeiros”, sob orientação do professor George Andrade Sodré, com conclusão em fevereiro de 2019. Em março de 2019, iniciou o curso de Doutorado na Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (Unesp), no programa de Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal) sendo bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), onde desenvolveu pesquisas nas áreas de nutrição de plantas e fisiologia vegetal, sob orientação do professor Renato de Mello Prado.

“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota.”

Madre Teresa de Calcutá

À minha mãe, Maria Rita Teixeira Bomfim
(*in memoriam*) pelo amor incondicional,
dedicação, esforço e por sempre ter
acreditado em mim.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus e a espiritualidade amiga, por todo amparo durante a minha vida, por nunca ter me deixado abater pelas dificuldades.

A minha família, por todo apoio e amparo. Aos meus pais Maria Rita Teixeira Bomfim (*in memoriam*) e José Rocha Soares por nunca terem medido esforços para me criar e me educar, aos meus irmãos Ariza e Filipe por todo amor, apoio e companheirismo.

A Ana Virgínia por todo amor, companheirismo, incentivo e apoio.

À Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias (Unesp/FCAV) por todo conhecimento e oportunidades que me proporcionou, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

Ao meu orientador, o professor Renato de Mello Prado e ao meu coorientador, o professor Rogério Falleiros Carvalho, pela paciência, dedicação, por terem me orientado e me dado todo o suporte necessário, por terem me ajudado a ser uma profissional melhor e por serem exemplos de profissionais a ser seguido.

Aos membros da banca examinadora por terem aceitado o convite e pela contribuição com o trabalho.

Aos professores da Pós-Graduação em Agronomia (Produção Vegetal) e Ciência do Solo UNESP/FCAV, em especial o professor Arthur Bernardes Cecílio Filho, o professor Pedro Luís da Costa Aguiar Alves, e a professora Mara Cristina Pessoa da Cruz, por todo conhecimento passado, paciência em me auxiliar e contribuição com os meus experimentos.

Ao Departamento de Ciências da Produção Agrícola, Setor de Ciência do Solo, ao Departamento de Biologia e todos os funcionários que me auxiliaram, em especial as técnicas do laboratório de Fisiologia Vegetal e de Nutrição de Plantas, Sonia Maria R. Carregari e Claudinha .

Aos amigos e colegas da Pós-Graduação, Lucas, Luis Felipe, Gelza, Rafael, Kamila, Dilier, Alexander, Lívia, Gabriela, Antônio, Marcilene, Eduarda, Clebson, Kleve, Carlos, Regis, Regiara, Victor, Kolima, Vanessa, João, Leonardo, Luís Fernando e Vinicius por terem feito dos meus dias mais leves, por terem me auxiliado com a pesquisa, pelos momentos de descontração, por todo carinho e por terem feito o meu caminhar mais leve.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

A todos aqueles que cruzaram o caminho com o meu e que de alguma forma contribuíram com o meu crescimento pessoal e profissional.

O PAPEL DOS FITOCROMOS B NAS RESPOSTAS AO ESTRESSE INDUZIDO PELA DEFICIÊNCIA DE NPK EM TOMATEIRO

RESUMO – A luz é o sinal ambiental que influencia o crescimento e desenvolvimento das plantas, desde a germinação ao florescimento. As plantas percebem, interpretam e traduzem os sinais luminosos por meio dos fotorreceptores, entre eles os fitocromos, que absorvem comprimentos de onda do vermelho ao vermelho extremo e controlam diversas respostas no ciclo de vida das plantas, incluindo a nutrição. Tem se tornado cada vez mais evidente a participação desse fotorreceptor nas respostas das plantas ao estresse causado pela deficiência nutricional. Entretanto, embora haja algumas evidências na literatura, ainda é pouco conhecida a interação dos fitocromos B com os mecanismos de respostas ao estresse por deficiência de nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K), que são os nutrientes considerados mais responsivos pelas plantas. Essa pesquisa foi realizada com o objetivo de estudar o papel dos fitocromos B nas respostas nutricionais, fisiológicas e de crescimento do tomateiro ao estresse por deficiência de N, P e K. Inicialmente, plantas dos mutantes com perda de função de phyB1 (*phyB1*) e phyB2 (*phyB2*) e do seu genótipo controle (*Solanum lycopersicum* L. cv Moneymaker) foram cultivadas sob deficiência de N, P e K. A deficiência de phyB1 e phyB2 diminuiu o acúmulo de N, P e K, a concentração de clorofilas e carotenoides e a produção de massa seca das plantas sob suficiência nutricional. Em plantas deficientes em N, phyB1 regula positivamente a absorção de N, a síntese de pigmentos e produção de massa seca, enquanto apenas a absorção de N está sob controle de phyB2. A deficiência de phyB1 mitigou os danos causados pela deficiência de P, pois aumentou a produção de massa seca das plantas em relação ao genótipo controle. Sob deficiência de K, phyB1 aumenta a absorção de P e síntese de clorofilas e carotenoides e phyB2 diminui a peroxidação lipídica das membranas. Posteriormente, a fim de avaliar se o controle de phyB1 nas respostas do tomateiro a deficiência de N, P e K ocorre reciprocamente a partir da comunicação entre parte aérea e raiz, foram utilizados enxertos recíprocos e combinações de enxertia entre *phyB1* e o genótipo controle sob condições de deficiência de N, P e K. O fitocromo B1 da parte aérea está envolvido na absorção de N e P e regula positivamente a condutância estomática e transpiração do tomateiro. A utilização do genótipo controle como enxerto e *phyB1* como porta-enxerto aliviou os danos causados pela deficiência de N, evidenciado pelo aumento na massa seca. Esses resultados sugerem que o controle das respostas nutricionais, fisiológicas e de crescimento do tomateiro é realizado pelos fitocromos através da comunicação entre parte aérea e raiz.

Palavras-chave: *Solanum lycopersicum* L., deficiência nutricional, mutante, phyB

THE ROLE OF PHYTOCHROMES B IN RESPONSES TO STRESS INDUCED BY NPK DEFICIENCY IN TOMATO

ABSTRACT - It is already well known that light is an environmental signal that influences the growth and development of plants from germination to flowering. Plants perceive, interpret, and translate light signals through a complex system of photoreceptors, including phytochromes, which absorb wavelengths from red to far red and control several responses in the life cycle of plants, including nutrition. The participation of this photoreceptor in plant responses to stress caused by nutritional deficiency has become increasingly evident. However, although there is some evidence in the literature, little is known about the interaction of phytochromes B (phyB) with the mechanisms of stress responses due to nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) deficiency, which are the nutrients considered most responsive by plants. This research was carried out with the objective of studying the role of phytochromes B in the nutritional, physiological and growth responses of tomato to N, P, and K deficiency. Initially, *phyB1* and *phyB2* tomato mutants (deficient in phyB1 and phyB2) and their control genotype (*Solanum lycopersicum* L. cv MoneyMaker) were cultivated under sufficiency and N, P and K deficiency. In N-deficient plants, phyB1 upregulates N uptake, pigment synthesis and dry weight production, while only N uptake is under the control of phyB2. phyB1 deficiency mitigated the damage caused by P deficiency, as it increased the plant dry weight production in relation to the control genotype. Under K deficiency, phyB1 increased P uptake, chlorophyll, and carotenoid synthesis and phyB2 decreases membrane lipid peroxidation. Afterwards, to verify whether the interaction between phyB1 and N, P, and K occurs reciprocally to the communication between shoots and roots; reciprocal grafts and graft combinations between the control genotype and *phyB1* were used under nutritional sufficiency and individual deficiencies of N, P, and K. It was verified that shoot phytochrome B1 is involved in the absorption of N and P and regulates stomatal conductance and transpiration of tomato. The grafting combination between the control genotype as scion and *phyB1* as rootstock alleviated the damages of nitrogen deficiency by increasing dry weight production. These results suggest that the control of nutritional, physiological and growth responses of tomato is performed by phytochrome through shoot-root communication.

Keywords: *Solanum lycopersicum* L., nutritional deficiency, mutant, phyB

CAPÍTULO 1 – Considerações Gerais

1. Introdução

O nitrogênio (N), fósforo (P) e potássio (K) são apontados como os nutrientes que mais restringem o crescimento das culturas (De Souza Osório et al., 2020; Teixeira et al., 2021). Cada espécie quando submetida a deficiência nutricional apresenta diferentes mecanismos fisiológicos e taxas de absorção de nutriente que influenciam o seu crescimento (De Souza Osório et al., 2020). Devido a esses elementos serem considerados como essenciais, as plantas desenvolveram mecanismos para otimizar a sua absorção e utilização.

A luz é um sinal ambiental chave que regula o crescimento e desenvolvimento das plantas incluindo a germinação de sementes, desestiolamento, expansão foliar, alongamento do caule, fototropismo, evitação à sombra, ritmo circadiano, florescimento e a nutrição (Li et al., 2011; Xu et al., 2021). As plantas monitoram a direção, duração, quantidade, qualidade, e através desse monitoramento, conseguem dinamicamente absorver e utilizar os nutrientes em resposta às flutuações ambientais (Xu et al., 2021). As informações contidas na luz são obtidas por um complexo sistema de fotorreceptores, que são caracterizados pelo comprimento de onda que percebem (Carvalho et al., 2011). Até o momento, foram identificados cinco classes de fotorreceptores nas plantas superiores, entre eles, os fitocromos (phys), que absorvem comprimentos de onda na faixa do vermelho (600-700 nm) e vermelho extremo (700-750 nm) (Mawphlang e Kharshiing, 2017).

Embora haja diferentes fotorreceptores, os fitocromos são os mais estudados, e, a cada ano, um número considerável de pesquisas utilizando tratamento com luz vermelha/vermelho extremo, bem como mutantes fotomorfogênicos, são publicadas descrevendo novas funções bioquímicas e moleculares (Carvalho et al., 2011). A caracterização molecular dos fitocromos tem sido feita para várias espécies, incluindo o tomateiro (*Solanum Lycopersicum* L.), uma das hortaliças mais importantes do mundo. Nessa espécie, foram identificados cinco genes de membros da família dos

fitocromos, entre eles *PHYA*, *PHYB1*, *PHYB2*, *PHYE* e *PHYF* que codificam para as apoproteínas *PHYA*, *PHYB1*, *PHYB2*, *PHYE* e *PHYF* (Hauser et al., 1995).

Embora a participação dos fitocromos tenha sido amplamente explorada, desde a germinação de sementes (Dechaine et al., 2009; Oh et al., 2009) até o florescimento, (Andres et al., 2009; Brock et al., 2010), tem sido revelada a participação desses fotorreceptores em respostas inerentes aos estresses abióticos, a exemplo da deficiência nutricional (Carvalho et al., 2016; Sakuraba e Yanagisawa, 2018).

No que diz respeito a participação dos fitocromos na nutrição de plantas, foi revelado em estudo com *Arabidopsis thaliana* que os fitocromos influenciam a capacidade do boro em estimular o crescimento do hipocótilo (Kocábek et al., 2009). Além disso, Sakuraba et al. (2018), na mesma espécie, observaram que *phyB* regula favorecendo a absorção de fósforo pelas raízes. Já Carvalho et al. (2016) observaram que *phyA* pode participar da nutrição de tomateiro. Nesse sentido, é importante verificar se mecanismos similares também controlam a absorção e utilização de nutrientes em outras espécies e membros da família dos fitocromos, especialmente em condições de déficit nutricional, que limita a produtividade das culturas.

Existem indicações a partir de combinações de enxertia e de mutantes fotomorfogénicos, que os fitocromos são parte da comunicação entre parte aérea e raiz. Por exemplo, em *Arabidopsis* as combinações entre o wild type (WT) e o mutante deficiente no fitocromo B (*phyB-9*) (e.g. WT/*phyB-9* e *phyB-9*/WT) absorveram menos fósforo em relação ao genótipo controle WT/WT, indicando que ambos fitocromos, da parte aérea e da raiz estão envolvidos na absorção desse elemento nas raízes (Sakuraba et al., 2018). Dessa forma, o controle de *phyB* sobre a nutrição dependente da comunicação entre raiz e parte aérea levantam questões importantes sobre o controle fotomorfogénico da nutrição, principalmente no que diz respeito a espécies agronomicamente importantes, como tomateiro. Por exemplo: i) as respostas do tomateiro à deficiência de NPK são moduladas pelos fitocromos B1 e B2? ii) a interação entre *phyB1* de tomateiro e N, P, e K ocorre, reciprocamente, a partir da comunicação entre a parte aérea e raiz? Para responder essas questões, no presente trabalho nós realizamos a técnica de enxertia utilizando mutantes em *phyB* de tomateiro.

5. Referências

- Bataglia OC, Furlani AMC, Teixeira JPF, Furlani PR, Gallo JR (1983) **Métodos de análise química de plantas**. Campinas: IAC, 48p.
- Blevins DG, Barnett NM, Frost, WB (1978) Role of Potassium and Malate in Nitrate Uptake and Translocation by Wheat Seedlings. **Plant Physiology** 62: 784–788.
- Carvalho RF, Moda LR, Silva, GP, Gavassi MA, Prado RM (2016) Nutrition in tomato (*Solanum lycopersicum* L) as affected by light: Revealing a new role of phytochrome A. **Australian Journal of Crop Science** 10:331–335.
- D'Amico-Damião V, Barreto RF, Garcia LFO, Porto JS, Prado RM, Carvalho RF (2022) Cryptochrome 1a of tomato modulates nutritional deficiency responses. **Scientia Horticulturae** 291:
- De Souza Osório CRW, Teixeira GCM, Barreto RF, Campos CN, Leal AJF, Teodoro PE, Prado RM (2020) Macronutrient deficiency in snap bean considering physiological, nutritional, and growth aspects. **PLoS ONE** 15:1–15.
- Du Q, Zhao X-H, Jiang C-J, Wang X-G, Han Y, Wang J, Yu H-Q (2019) Effects of potassium deficiency on photosynthesis, chloroplast ultrastructure, ROS, and antioxidant activities in maize (*Zea mays* L.). **Journal of Integrative Agriculture** 18:395–406.
- González CV, Ibarra SE, Piccoli PN, Botto JF, Boccalandro HE (2012) Phytochrome B increases drought tolerance by enhancing ABA sensitivity in *Arabidopsis thaliana*. **Plant, Cell and Environment** 35:1958–1968.
- Gratão PL, Monteiro CM, Carvalho RF, Tezotto T, Piotto FA, Peres LEP, Azevedo RA (2012) Biochemical dissection of diageotropica and Never ripe tomato mutants to Cd-stressful conditions. **Plant Physiology and Biochemistry** 56:79–96.
- Hafsi C, Debez A, Abdelly C (2014) Potassium deficiency in plants: Effects and signaling cascades. **Acta Physiologiae Plantarum** 36:1055–1070.
- Hasanuzzaman M, Bhuyan MHMB, Nahar K, Hossain MS, Mahmud JA, Hossen MS, Masud AAC, Moumita, Fujita M (2018) Potassium: A vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses. **Agronomy** 8: 31
- Heath RL, Packer L Photoperoxidation in isolated chloroplasts. **Archives of Biochemistry and Biophysics** 125:189–198.

Hernández I, Munné-Bosch S (2015) Linking phosphorus availability with photo-oxidative stress in plants. **Journal of Experimental Botany** 66:2889–2900.

Hoagland DR, Arnon DI (1950) **The water-culture method for growing plants without soil**. Berkeley: Circular 247, 32p.

Huang W-T, Xie Y-Z, Chen X-F, Zhang J, Chen H-H, Ye X, Guo J, Yang L-T, Chen L-S (2021) Growth, mineral nutrients, photosynthesis and related physiological parameters of citrus in response to nitrogen deficiency. **Agronomy** 11: 1859

Joshi PN, Biswal B, Biswal UC (1991) Effect of uv.-A on aging of wheat leaves and role of phytochrome. **Environmental and Experimental Botany** 31:267–276.

Kreslavski VD, Los DA, Schmitt F-J, Zharmukhamedov SK, Kuznetsov VV, Allakhverdiev (2018) The impact of the phytochromes on photosynthetic processes. **Biochimica et Biophysica Acta – Bioenergetics** 1859:400–408.

Marschner H (2012) **Mineral Nutrition of Higher Plants**. London: Academic Press p. 672.

Mereb EL, Alves FRR, Rezende MH, De Oliveira, EJ, Carvalho, RF, De Melo, HC (2020) Morphophysiological responses of tomato phytochrome mutants under sun and shade conditions. **Revista Brasileira de Botanica** 43:45–54.

Mu X (2017) A RNA-seq analysis of the response of photosynthetic system to low nitrogen supply in maize leaf. **International Journal of Molecular Sciences** 18:1–12.

Mu X, Chen Y, Chen F, Yuan L, Mi G (2021) The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency. **Plant Physiology and Biochemistry** 158:76–82.

Pandey GK, Mahiwal S (2020) **Role of potassium in plants**. Cham: Springer p.81.

Patel M, Rangani J, Kumari A, Parida AK (2020b) Mineral nutrient homeostasis, photosynthetic performance, and modulations of antioxidative defense components in two contrasting genotypes of *Arachis hypogaea* L. (peanut) for mitigation of nitrogen and/or phosphorus starvation. **Journal of Biotechnology** 323:136–158.

Prado RM (2021) **Mineral nutrition of tropical plants**. Cham: Springer International Publishing p.339.

Reis AR, Favarin JL, Malavolta E, Lavres Júnior J, Moraes MF (2009) Photosynthesis, chlorophylls, and SPAD readings in coffee leaves in relation to nitrogen supply. **Communications in Soil Science and Plant Analysis** 40:1512–1528.

Sakuraba Y, Kanno S, Mabuchi A, Monda K, Iba K, Yanagisawa S (2018) A phytochrome-B-mediated regulatory mechanism of phosphorus acquisition. **Nature Plants** 4:1089–1101.

Sakuraba Y, Yanagisawa S (2018) Light signalling-induced regulation of nutrient acquisition and utilization in plants. **Seminars in Cell and Developmental Biology** 83:123–132.

Siddiqi MY, Glass ADM (1981) Utilization index: A modified approach to the estimation and comparison of nutrient utilization efficiency in plants. **Journal of Plant Nutrition** 4:289–302.

Soares MB, Prado RM, Tenesaca LFL, Lúcio JCB, Carvalho RF (2021) Tomato phytochromes B1 and B2 are part of the responses to the nutritional stress induced by NPK deficiency. **Physiologia Plantarum** 173: 2238-2247.

Van Tuinen, Ageeth, Kerckhoffs, Huub J., Nagatani, Akira, Kendrick, Richard E., Koornneef, M. A (1995) Temporarily Red Light-Insensitive Mutant of Tomato. **Plant Physiology** 108: 939–947.

Zhang Y, Liang Y, Zhao X, Jin X, Hou L, Shi Y, Ahammed GJ (2019) Silicon compensates phosphorus deficit-induced growth inhibition by improving photosynthetic capacity, antioxidant potential, and nutrient homeostasis in tomato. **Agronomy** 9:1–16.

Zhao J, Zhou J-J, Wang Y-Y, Gu J-W, Xie X-Z (2013) Positive Regulation of Phytochrome B on Chlorophyll Biosynthesis and Chloroplast Development in Rice. **Rice Science** 20:243–248.