



综述 Reviews

高等植物叶绿素和类胡萝卜素代谢研究进展

董书琦¹, 陈达¹, 秦巧平¹, 吴国平², 张志国¹, 倪迪安^{1,*}

¹上海应用技术大学生态技术与工程学院, 上海201418

²南通市园林科技有限公司, 江苏南通226121

*通信作者(dani@sit.edu.cn)

摘要: 高等植物中的光合色素主要包括叶绿素和类胡萝卜素, 这些光合色素含量的变化不仅会影响植物叶色变化, 还会影响其叶绿体发育和光合效率。光合作用对于植物生长发育不可或缺, 它取决于叶绿素和类胡萝卜素的合成, 也受到甲基赤藓糖醇磷酸途径的影响。本文通过总结近几年来关于叶绿素和类胡萝卜素代谢、叶绿体发育基因调控的研究成果, 以期对光合作用研究和采用基因工程手段改良观赏植物叶色提供参考。

关键词: 光合色素; 叶绿素; 类胡萝卜素; 叶色

Advances in metabolism of chlorophylls and carotenoids in higher plants

DONG Shuqi¹, CHEN Da¹, QIN Qiaoping¹, WU Guoping², ZHANG Zhiguo¹, NI Di'an^{1,*}

¹School of Ecological Technology and Engineering, Shanghai Institute of Technology, Shanghai 201418, China

²Nantong Landscape Technology Co., Ltd., Nantong, Jiangsu 226121, China

*Corresponding author (dani@sit.edu.cn)

Abstract: Photosynthetic pigments in higher plants mostly include chlorophylls and carotenoids. Changes in pigment content will not only affect the leaf color, but also affect plant photosynthetic efficiency and chloroplast development. Photosynthesis is indispensable for plant growth and development, and depends on the biosynthesis of chlorophylls and carotenoids, which is influenced by the methylerythritol phosphate pathway. This paper summarizes the progresses on the metabolism of chlorophylls and carotenoids, and the regulation of chloroplast developmental genes in recent years, aiming to provide a reference for studies on photosynthesis research and leaf color improvement of ornamental plant by genetic engineering methods.

Key words: photosynthetic pigment; chlorophyll; carotenoid; leaf color

植物中的光合色素指光合作用中参与光能的吸收、传递或引起光化学反应的各种色素, 在高等植物中主要有叶绿素和类胡萝卜素。这两类色素不仅与观赏植物的叶色表现有关, 也涉及到了光能的吸收、传递和转化(杨善元1983)。叶绿素包括叶绿素 a 和叶绿素 b , 类胡萝卜素包括叶黄质(含氧的类胡萝卜素: 紫黄质、花药黄质、黄体素和

新黄质等)和胡萝卜素(不含氧的类胡萝卜素: β -胡萝卜素、 α -胡萝卜素、八氢番茄红素和番茄红素)(McElroy等2006)。光合作用主要发生于叶绿体中, 而90%的色素位于类囊体膜的捕光色素蛋白复合

收稿 2022-10-26 修定 2023-02-09

资助 大同市农业农村局大同黄花产业发展研究专项(27220H-220021-A06)。

体(LHC)中, 叶绿素 a 和 β -胡萝卜素主要与光系统I (PSI)和光系统II (PSII)的光反应中心复合体结合, 叶绿素 b 主要位于LHCII中(孙小玲等2010)。

植物光合色素含量的变化不仅可以改变植物叶色、创造更多观赏表型, 而且对植物的生长发育也造成不同程度的影响。导致植物光合色素含量变化的因素很多, 就内在因素而言, 影响叶绿素与类胡萝卜素合成、分解代谢的基因数目众多, 任何一个基因关键位点的突变都有可能引起植物的叶色异常甚至死亡, 外在温度光照等条件也有可能引起植物光合色素含量发生变化。光合效率对于作物育种至关重要, 此外, 中国城市建设蒸蒸日上, 对与众不同的观赏植物有着巨大的需求。针对这一需求, 本文概述近年来有关植物光合色素代谢的研究进展, 以期采用基因工程手段改良观赏植物叶色提供参考。

1 叶绿素相关研究进展

1.1 叶绿素代谢相关基因

叶绿素在植物光合作用中起重要作用, 其含量变化也是引起植物叶色变化的直接原因。植物缺失叶绿素会导致白化、黄化等失绿现象, 叶绿素降解受到抑制时, 过量叶绿素会产生活性氧(ROS), 并导致细胞死亡(Hörtensteiner 2013)。各种突变体的产生大多是由于叶绿素代谢过程中出现基因突变而导致的, 叶绿素代谢涉及27个基因、15个酶, 任何一个关键位点的改变都可能会引起叶绿素代谢途径发生变化, 从而导致叶色改变(Beale 2005)。其中有些酶及其编码基因在过去的研究中得到了充分的研究。例如在水稻(*Oryza sativa*)中发现的叶绿素合成缺陷突变体(*cbd1*), 其谷氨酰-tRNA还原酶(glutamyl-tRNA reductase)基因(*HemA*)表达被抑制, 叶色呈浅绿色(Zeng等2020)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) *GUN5* (*genomes uncoupled 5*)基因编码镁螯合酶的亚基, *gun4*和*gun5*缺失突变体中叶绿素含量减少, *gun4 gun5*双突变体呈白化表型(Mochizuki等2001)。在拟南芥中发现原叶绿素氧化还原酶(NADPH:protochlorophyllide oxydoreductase, POR)的控制基因*PORA*、*PORB*、*PORC*, 缺乏*PORB*或者*PORC*的突变体表现出严重的黄化表型, 在上

述突变体中异位表达*PORA*可恢复叶绿体结构, 使叶绿素的合成恢复正常, 说明*PORA*可以在没有*PORB*或*PORC*的情况下指导叶绿素合成和植物发育(Paddock等2010)。

在叶片衰老过程中, 叶绿素分解是不可避免的代谢过程。叶绿素分解后, 类胡萝卜素的保护使叶片呈现黄色以及橙色等色彩, 而当叶绿素分解代谢受到阻碍时, 叶片则会出现滞绿现象, 这是植物叶色突变的一种重要表现。前人的研究显示, 有以下几种酶及其编码基因参与这一过程, 镁脱氢酶(STAY-GREEN1/NON-YELLOWING, SGR1/NYE)、叶绿素分解酶(chlorophyll catabolic enzymes, CCEs)、由*NON-YELLOW COLORING1* (*NYC1*)以及*NYC1-LIKE* (*NOL*)编码的叶绿素 b 还原酶(chlorophyll b reductase)、叶绿素酶(chlorophyllase, CLH)、脱镁叶绿素 a 加氧酶(pheide a oxygenase, PAO)、红色叶绿素代谢产物还原酶(red chlorophyll catabolite reductase, RCCR) (Kuai等2017)。在这些酶的共同作用下, 叶绿素分解为具有蓝色荧光的原初荧光叶绿素降解产物(primer fluorescent chlorophyll catabolite, pFCC)并运输至液泡中。*NYE*基因为叶绿素 a 降解途径中的第一个限速酶, *nye1 nye2*的双缺失突变体使植物中的叶绿素几乎完全保留并产生绿色种子, 但是种子中残留的叶绿素对种子造成了严重的光损伤, 在长时间光照下逐渐变白并失去发芽能力(Li等2017b)。水稻的*nol*突变体与*nyc1*突变体也出现滞绿表型, 这两种突变体中叶绿素 b 的降解受到严重抑制(Sato等2009); 在葡萄(*Vitis vinifera*)中, 乙烯反应因子VvERF17的诱导使叶绿素分解代谢基因表达上调, 促进了*NOL*、*PAO*、*RCCR*等基因的表达, 也促进葡萄浆果中叶绿素的降解(Lu等2022); 在番茄(*Solanum lycopersicum*)中发现*NYE*基因会影响果实呈色, 另外还有降低果实酸度、提高风味物质含量等的功能(朱帅等2020)。

1.2 叶绿体发育相关基因

随着对叶色突变的研究的深入, 还发现了一些对于叶绿体发育有影响的基因, 如: 白色圆锥花序水稻突变体(*wpb1*)在整个圆锥花序上呈现乳白色, 表明*WPB1*的突变可能直接或间接地损害叶绿体发育和/或影响叶绿素形成的过程(Cai等2019)。

*WGL2*编码一种定位于叶绿体中的保守核糖体蛋白, 该基因突变可导致叶绿素生物合成、光合作用、叶绿体发育以及核糖体发育多个代谢过程的基因表达发生变化, 并导致白化表型(Qiu等2018a)。另外还有水稻的*val1*突变体, 呈现可逆转为绿色的窄叶白化表型, 该基因编码磷酸酰氨基-甘氨酸连接酶(phosphoribosylamine-glycine ligase, *PurD*), 定位于叶绿体, 在水稻叶片发育过程中参与调控叶绿体发育、叶绿素代谢和细胞分裂(Zhang等2018); 还有参与编辑和剪切叶绿体RNA的五肽重复蛋白基因(*PPR*), 其突变使质体中多个基因转录本发生错误编辑和剪切, 导致突变体未能形成类囊体膜, 进而出现白化表型以及幼苗死亡(Tang等2017); 在拟南芥中已报导的叶绿体RNA编辑因子有*WSL5*、*OsP-PR*、*WSP1*等, 这几个基因突变体均表现为植株白化, 且在水稻中发现盐胁迫和干旱胁迫会抑制叶绿体相关RNA编辑因子的表达(刘丹等2020)。

除了基因突变外, 研究发现温度或光照等非生物胁迫也可以通过影响基因的表达来影响叶绿体的发育, 在水稻中发现了热敏性白化基因*HSA1*, 该基因定位于叶绿体, 具有调控叶绿体发育的功能, 其突变体在高温时叶绿体发育发生延迟, 造成白化表型(Qiu等2018b)。而低温诱导的黄化或白化特征被称为CTIC (cool-temperature-induced chlorosis)症状, 羽衣甘蓝(*Brassica oleracea*)可能的低温突变基因被定位为细胞色素P450基因*Bol015404*, 并确定低温是诱导羽衣甘蓝白化病的关键因子(Yan等2020a); 在菊花(*Dendranthema morifolium*)中也发现低温胁迫光合色素含量显著降低, 捕光叶绿素*a/b*结合蛋白(light-harvesting chlorophyll *a/b*-binding proteins)控制基因*LHCB*表达下调(逯久幸等2022)。白化茶品种‘黄金菊’(*Camellia sinensis* ‘Huangjinju’)则在自然阳光照射下会重新变绿, 其光合作用途径中的*LHCB*转录产物增加, 光响应基因*PORA*显著上调, 此外, MYB家族基因也显著上调(Jiang等2020), 该家族基因表达水平已被证明与紫外线水平呈正相关(Liu等2018b)。黄瓜(*Cucumis sativus*)遇到盐胁迫时, 5-氨基酮戊酸(ALA)下游四吡啶生物合成途径可以转至合成血红素来适应盐环境,

此时添加外源ALA可提高叶绿素合成、捕获光的能力以及光合能力, 提高耐受性(Wu等2018)。

2 类胡萝卜素相关研究进展

2.1 类胡萝卜素代谢相关基因

类胡萝卜素为共轭类异戊二烯, 它们可以接受光能并将其转移到叶绿素以启动光合作用, 并参与叶绿素的能量转移, 防止氧化应激(Alrifai等2021); 类胡萝卜素代谢途径中基因的差异表达对类胡萝卜素含量产生不同的影响, 如在玉米(*Zea mays*)中发现上游基因的表达对总类胡萝卜素含量有重要影响, 番茄红素的含量则与上下游基因均有关(Liu等2018a)。

类胡萝卜素的合成始于甲基赤藓糖醇磷酸(MEP)途径的产物牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(geranylgeranyl pyrophosphate, GGPP), 八氢番茄红素合成酶(phytoene synthase, PSY)将GGPP缩合为八氢番茄红素, 后经过八氢番茄红素去饱和酶(phytoene desaturase, PDS)、 ζ -胡萝卜素去饱和酶(ζ -carotene desaturase, ZDS)和15-*cis*- ζ -胡萝卜素异构酶(15-*cis*- ζ -carotene isomerase, Z-ISO)转化为反式番茄红素。类胡萝卜素合成过程中番茄红素的环化是重要的分界点, 在这一反应中番茄红素通过两种酶催化为两种不同的类胡萝卜素: 一条分支是番茄红素在番茄红素 ϵ -环化酶(lycopene ϵ -cyclase, LCYE)和番茄红素 β -环化酶(lycopene β -cyclase, LCYB)的帮助下环化为 α -胡萝卜素, α -胡萝卜素在细胞色素P450胡萝卜素羟化酶(cytochrome P450 carotenoids hydroxylases, CYP97)作用下羟化为叶黄素; 另一分支则通过LCYB催化合成 γ -和 β -胡萝卜素, 后 β -胡萝卜素在 β -胡萝卜素羟化酶(β -carotene hydroxylase, BCH)、玉米黄质环氧酶(zeaxanthin epoxidase, ZEP)和新黄质合酶(neoxanthin synthase, NXS)的不同催化反应下接续合成 β -隐黄质、玉米黄质、花黄质、紫黄质以及新黄质(Ruiz-Sola和Rodríguez-Concepción 2012)。

类胡萝卜素合成有多个酶参与, 其中PSY为首个限速酶, 其编码基因PSY的表达会严重影响类胡萝卜素含量, 如: 烟草(*Nicotiana rustica*)中的PSY1和PSY2由病毒诱导沉默后导致类胡萝卜素与叶绿

素含量显著降低(Wang等2021); *PSY*的表达还受到DNA解旋酶(*PIF1*)与**ZIP**转录因子家族蛋白(*HY5*)的共同调控, *HY5*在接受光照后会促进*PSY*、紫黄质脱环氧化酶控制基因*VDE*、采光复合体控制基因*LHCA4*等光合相关基因的表达, 而*PIF1*强烈抑制这些基因在黄化苗中的转录(Toledo-Ortiz等2014)。番茄中的*PDS*沉默表达导致果实呈现黄色(Naing等2019a), 病毒诱导矮牵牛(*Petunia hybrida*) *PDS*沉默导致不同程度的光漂白现象(Naing等2019b)。过表达的*ZDS*基因则在番薯(*Ipomoea batatas*) (Li等2017a)以及芹菜(*Apium graveolens*) (Ding等2021)中导致类胡萝卜素含量升高。在羽衣甘蓝中使用CRISPR/Cas9技术对类胡萝卜素异构酶基因*BoaC-RTISO*进行定向编辑, 产生的多个突变体中叶绿素含量普遍降低, 植株呈现黄色(Sun等2020)。而在水稻中发现*ZEBRA2*编码一种类胡萝卜素异构酶, 突变体叶色表现为绿色与褪绿交叉的现象, 光合速率与光合色素含量均显著降低(Chai等2011)。

类胡萝卜素合成节点上两个酶的编码基因均非常重要。*LCYE*对于 α -胡萝卜素的含量有重要影响, 在番茄(Apel和Bock 2009)和小麦(*Triticum aestivum*) (Richaud等2018)中*LCYE*的缺失或突变, 以及酶功能的改变或丧失可导致 β -胡萝卜素含量和总类胡萝卜素含量的增加。*LCYB*在番薯中的过表达会导致植物的 α -胡萝卜素、 β -胡萝卜素、叶黄素、 β -隐黄质和玉米黄质的含量显著增加, 并提高对盐、干旱和氧化胁迫的耐受性(Kang等2018), 在番茄(Kössler等2021)中也有类似作用。*ZmBCH2*是控制玉米(*Zea mays*)中 β -胡萝卜素羟化酶的主要基因, 该基因沉默突变使玉米胚乳的 β -胡萝卜素含量显著增加(Garcia Molina等2021); 而番茄中*AcBCH1/2*的过表达会导致 β -胡萝卜素含量显著降低(Xia等2022)。在辣椒(*Capsicum annuum*)中, *ZEP*在病毒诱导下沉默, 导致玉米黄质以及下游类胡萝卜素含量发生显著上升(Lee等2021)。NXS催化紫黄质向新黄质转化, *BoaNXS*在芥蓝(*Chinese kale*)中过表达使突变体的叶色从黄色变成黄绿色, 新黄质、紫黄质、叶黄素等类胡萝卜素含量显著增加(Jian等2021)。

最近还有研究表明了类胡萝卜素在光合作用

中的可替代性, Xu等(2020)使用基因工程制造一种烟草突变体, 使用虾青素代替 β -胡萝卜素, 这种烟草突变体是第一个没有 β -胡萝卜素并进行光合作用的植物。

在非生物胁迫中, 光是影响类胡萝卜素含量的重要因素。不同光源下生长的小白菜以白色LED培养条件下类胡萝卜素含量最高。研究发现 β -OHASE1基因表达受氧化还原调控, 参与介导植物对不同光质的反应, 进而导致类胡萝卜素含量差异的产生(Frede等2019); 在绿色微藻中发现用 $60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的蓝光照射时类胡萝卜素产量是未照射时的3倍(Singh等2019)。温度对于类胡萝卜素含量也有一定影响, 研究表明羽衣甘蓝的叶黄素和 β -胡萝卜素浓度随着气温升高呈线性增加, 但菠菜(*Spinacia oleracea*)的色素浓度随着气温升高呈线性下降, 羽衣甘蓝和菠菜分别在30和10°C时色素浓度达到最大值(Lefsrud等2005)。干旱也是影响植物正常生长发育的重要因素之一, 在干旱处理下的胡萝卜(*Daucus carota*)中, *NCED2*基因会上调响应干旱胁迫, β -胡萝卜素以及叶黄素含量也会增加(Zhang等2021)。在干旱处理下的茄子(*Solanum melongena*)叶片中也检测到了类胡萝卜素、叶绿素、新黄质和紫黄质的含量显著降低, 但玉米黄质的浓度随胁迫而增加(Mibei等2017)。

2.2 植物激素与类胡萝卜素合成的相互作用

在类胡萝卜素代谢中, 激素也是代谢产物中重要的一类, 如脱落酸(ABA)以及独脚金内酯等。在类胡萝卜素代谢后期, 新黄质与紫黄质可被9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, NCED)催化为黄质醛, 后被短链脱氢酶/还原酶(short chain dehydrogenases/reductase, SDR1)还原为ABA醛, 接下来在ABA醛氧化酶(abscisic aldehyde oxidase, AAO)和钼辅因子硫化酶(molybdenum cofactor sulfurase, MoCo)转化为ABA。在抑制*NCED*表达的情况下, 拟南芥植株对于干旱胁迫更加敏感(Han等2004); 在兰花(*Cymbidium*)的花色变异中, 白化花瓣中*NCED*下调, 但类胡萝卜素水平提高, 可能*NCED*在转录后或翻译水平上起作用(Li等2021b); 其他的基因还未被发现与光合色素含量有关, 但ABA与油菜素内酯(BRs)是叶绿

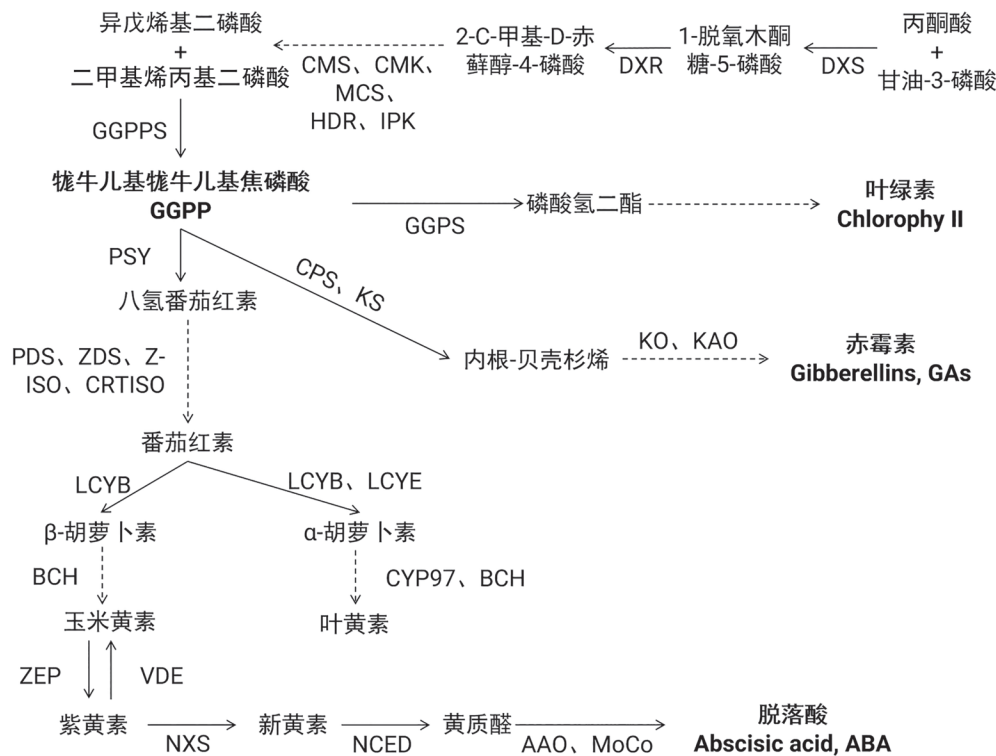


图1 植物MEP途径、光合色素合成途径以及植物激素合成途径之间的关系

Fig. 1 Relationship between the pathways of MEP, photosynthetic pigment synthesis, and phytohormone synthesis in plant

从上到下的酶有DXS: 脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶; DXR: 脱氧木酮糖磷酸还原异构酶; CMS: 4-二磷酸胞苷-2-C-甲基-D-赤藓醇合成酶; CMK: 4-二磷酸胞苷-2-C-甲基-D-赤藓醇激酶; MCS: 2-C-甲基赤藓醇-2,4-环焦磷酸合成酶; IPK: 异戊烯基单磷酸激酶; HDR: (E)-4-羟基-3-甲丁-2-烯基二磷酸还原酶; GGPS: 牻牛儿苗牻牛儿苗基焦磷酸合成酶; PSY: 八氢番茄红素合成酶; PDS: 八氢番茄红素去饱和酶; ZDS: ζ-胡萝卜素去饱和酶; Z-ISO: 15-*cis*-ζ-胡萝卜素异构酶; CRTISO: 类胡萝卜素异构酶基因; CPS: 内根-古巴焦磷酸合成酶; KS: 内根-贝壳杉烯合成酶; KO: 内根-贝壳杉烯氧化酶; KAO: 内根-贝壳杉烯氧化酶; LCYE: 番茄红素ε-环化酶; LCYB: 番茄红素β-环化酶; BCH: β-胡萝卜素羟化酶; CYP97: 细胞色素P450胡萝卜素羟化酶; ZEP: 玉米黄质环氧化酶; VDE: 紫黄质脱环氧化酶; NXS: 新黄质合酶; NCED: 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶; AAO: ABA醛氧化酶; MoCo: 钼辅因子硫化酶。

体发育的负调控因子, 它抑制了几乎所有叶绿体RNA聚合酶的活性并协调抑制核和叶绿体基因组中光合作用相关基因的表达(Yamburenko等2015)。另外在山薄荷(*Pycnanthemum pilosum*)的次生代谢产物研究中, 在15°C以下施用外源ABA会诱导包括类胡萝卜素、花青素以及类黄酮等次级代谢物的积累(Khaleghnezhad等2019)。

BRs与ABA之间存在拮抗作用与协同作用机制, 帮助提高植物抗性(Li等2021a)。水稻类胡萝卜素缺乏品系中出现IAA含量降低、氧化损伤减轻、膜通透性降低、气孔孔径变大等现象, 但其耐寒性

提高, 另外施用外源ABA可改善部分突变体的矮化表型(Du等2013)。研究发现对木薯(*Manihot esculenta*)喷施ABA, 提高了类胡萝卜素合成途径中关键基因PSY2和LCYB的表达水平, 并抑制了降解途径中NCED3以及ZEP的表达, 提高了质体相关的基因表达以及细胞内ROS相关酶的活性, 促进类胡萝卜素合成基因的表达并降低类胡萝卜素的降解, 显著提高了木薯中的β-胡萝卜素含量(邓昌哲等2017)。外施ABA还有助于提高植物的抗病性, 减缓植物病原体传播速度(Boba等2020), 在辣椒(*Cap-sicum annuum*)中也发现外源ABA的施用增加了

PSY、*LCYB*、*CHYB*和*CCS*的表达水平,提高了辣椒红素的含量(Tian等2016);在番茄的相关研究中发现*PSY*、*LCYB1*、*CHYB*、*CCD4b*、*NCED2*的启动子中存在ABA响应序列(朱帅等2020);非生物胁迫也会提高*PSY*基因表达,进而使ABA含量增加(Wang等2019);ABA对植物的叶绿素含量也有影响,还可能通过促进拟南芥*SGRs*的表达,影响叶绿素降解和叶片衰老,延迟植物叶绿素降解(Yang等2020)。

赤霉素(GAs)与植物光合色素代谢也具有相关性,GAs来源于MEP合成终产物GGPP,该物质先后在内根-古巴焦磷酸合成酶(ent-copalyl diphosphate synthase, CPS)、内根-贝壳杉烯合成酶(ent-copalyl diphosphate synthase, KS)、内根-贝壳杉烯氧化酶(ent-kaurene oxidase, KO)、内根-贝壳杉烯酸氧化酶(ent-kaurenoic acid oxidase, KAO)催化下形成内根-7 α -羟基贝壳杉烯酸和GA₁₂-醛,GA₁₂-醛是GA的初级产物,后可转化为其他GAs。GAs参与控制前质体向叶绿体的转变(Shanmugabalaji等2018),与含有叶绿体的细胞分裂、叶肉细胞扩增有关(Jiang等2012)。在转录和翻译水平上,BRs、GAs和生长素在抑制光反应中的作用高度整合(Wang等2012)。在拟南芥*pds3*突变体中,*PDS3*突变引起了GAs生物合成过程的第一个限速酶CPS活性降低,引起GA₃含量下降,这也有可能是拟南芥突变体侏儒症的起因,而拟南芥在经过GA₃处理后,GA₄和GA₅在叶、茎和花蕾中的表达明显受到抑制,说明GA₃生物合成存在负反馈调节(Qin等2007),这一现象在柑橘(*Citrus reticulata*)中也有表现(Zhang等2012)。在玉米中发现DELLA蛋白可能会由于光的刺激影响到下游基因*PIF4*的功能,刺激类胡萝卜素生物合成,减少GAs合成所需前体香叶基二磷酸,进而降低GA₃含量(Xiang等2022)。

3 MEP途径与光合色素

GGPP为植物叶绿素以及类胡萝卜素的重要前体物质,高等植物中GGPP主要来源于MEP途径,该途径共有8个酶,脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶(1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase, DXS)、脱氧木酮糖磷酸还原异构酶(1-deoxy-D-xylulose-5-

phosphate reductoisomerase, DXR)、4-二磷酸胞苷-2-C-甲基-D-赤藓醇合成酶(4-diphosphocytidyl-2-C-methyl-D-erythritol synthase, CMS)、4-焦磷酸胞苷-2-C-甲基-D-赤藓醇激酶(4-diphosphocytidyl-2-C-methyl-D-erythritol kinase, CMK)、2-C-甲基-赤藓醇-2,4-环焦磷酸合成酶(2-C-methyl-D-erythritol 2,4-cyclodiphosphate synthase, MCS)、(E)-4-羟基-3-甲丁-2-烯基二磷酸还原酶[(E)-4-hydroxy-3-methylbut-2-enyl diphosphate, HDR]、异戊烯基单磷酸激酶(isopentenyl monophosphate kinase, IPK),后期异戊烯基焦磷酸(isopentenylpyrophosphate, IPP)与二甲基烯丙基焦磷酸(dimethylallyl pyrophosphate, DMAPP)在牻牛儿苗基焦磷酸合酶(geranylgeranyl geranylgeranyl diphosphate synthase, GGPS)作用下合成GGPP(Ruiz-Sola和Rodríguez-Concepción 2012)。

DXS与DXR为MEP途径中的第一个和第二个限速酶,在植物MEP途径中发挥重要的调控作用(You等2020)。前人的研究中也多次发现DXS干扰了质体的正常发育(Estévez等2000),且在光的影响下对于核基因以及叶绿体基因的转录水平有不同影响(Mandel等1996);在番茄中DXS的缺失表达也出现了白化以及过早死亡的现象(García-Alcázar等2017);檀香树(*Santalum album*)的*SaDXS 1A/1B*在拟南芥中过量表达使植株的DXS表达上调,叶绿素与类胡萝卜素含量提高(Chen等2022)。桑树(*Morus alba*)的*MnDXS1*基因在拟南芥中的过量表达增加了植株GAs的含量并使开花时间提前,而*MnDXS2A*的过量表达增加了拟南芥中叶绿素和类胡萝卜素的含量(Zhang等2020)。拟南芥*dxr*突变体表型为白化矮小植株,大多数气孔不能正常关闭,MEP途径完全被阻断,导致类胡萝卜素缺乏,叶绿体与毛状体发育异常(Xing等2010)。在水稻中也发现了*OsDXR*与RNA编辑因子*OsMORF1*之间的相互作用调节水稻的叶绿体发育,且敲除*OsDXR*后植株表现出白化表型(Cao等2022)。在黄瓜白化隐性突变体中发现*CMS*、*CMK*、*MCS*的表达量低于野生型,这种低表达被认为有可能会破坏叶绿体的发育(Yan等2020b)。由上可知,MEP途径中的基因对高等植物的光合色素代谢起到重要的调节作用,

尤其是DXS与DXR基因在MEP途径中起到重要的限速作用, 对于光合色素的代谢也有重要影响。

4 展望

叶绿素与类胡萝卜素在植物中承担着多样化的任务, 两者相互协调影响植物的光合作用, 甚至会影响到植物的生长发育, 另外不同的光合色素含量还赋予植物多样化的色彩, 提高了植物的观赏价值。

叶绿素与类胡萝卜素合成过程中涉及到多个通路以及多个酶促反应, 其含量受到主要代谢通路的影响, 还会受到质体发育相关基因的影响、非生物胁迫(如: 光照、温度、干旱等)的影响, 通过对这些因素的总结和分析, 可以为后续研究提供参考。了解已知的相关基因功能, 诱导基因过量表达增加光合速率或插入功能基因产生具有不同功能的经济作物。随着基因组、转录组、代谢组以及基因定位技术的不断发展, 光合色素相关基因的功能将会得到深入研究。

叶绿素与类胡萝卜素的含量也直接影响到了植物的叶色与花色, 总结高等植物叶绿素与类胡萝卜素代谢相关研究进展对提升观赏植物的观赏性以及经济价值具有很大的促进作用。

参考文献(References)

- Alrifai O, Hao X, Liu R, et al (2021). LED-induced carotenoid synthesis and related gene expression in *Brassica microgreens*. *J Agric Food Chem*, 69 (16): 4674–4685
- Apel W, Bock R (2009). Enhancement of carotenoid biosynthesis in transplastomic tomatoes by induced lycopene-to-provitamin A conversion. *Plant Physiol*, 151 (1): 59–66
- Beale SI (2005). Green genes gleaned. *Trends Plant Sci*, 10 (7): 309–312
- Boba A, Kostyn K, Kozak B, et al (2020). *Fusarium oxysporum* infection activates the plastidial branch of the terpenoid biosynthesis pathway in flax, leading to increased ABA synthesis. *Planta*, 251 (2): 50
- Cai Z, Jia P, Zhang J, et al (2019). Genetic analysis and fine mapping of a qualitative trait locus *wpb1* for albino panicle branches in rice. *PLOS One*, 14 (9): e0223228
- Cao PH, Wang D, Gao S, et al (2022). OsDXR interacts with OsMORF1 to regulate chloroplast development and RNA editing of chloroplast genes in rice. *J Integ Agric*, doi: 10.1016/j.jia.2022.08.005
- Chai C, Fang J, Liu Y, et al (2011). *ZEBRA2*, encoding a carotenoid isomerase, is involved in photoprotection in rice. *Plant Mol Biol*, 75 (3): 211–221
- Chen X, Zhang Y, Yan H, et al (2022). Cloning and functional analysis of 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase (DXS) in *Santalum album* L. *Gene*, 851: 146762
- Deng CZ, An FF, Li KM, et al (2017). Effects of ABA and its synthesis inhibitor sodium tungstate on carotenoid associated genes and enzymes of cassava tuber root. *Biotechnol Bull*, 33: 76–83 (in Chinese with English abstract) [邓昌哲, 安飞飞, 李开绵等(2017). 外源ABA及其抑制剂钨酸钠对木薯块根类胡萝卜素相关基因和蛋白的影响. *生物技术通报*, 33: 76–83]
- Ding X, Liu JX, Li T, et al (2021). *AgZDS*, a gene encoding ζ -carotene desaturase, increases lutein and β -carotene contents in transgenic *Arabidopsis* and celery. *Plant Sci*, 312: 111043
- Du H, Wu N, Chang Y, et al (2013). Carotenoid deficiency impairs ABA and IAA biosynthesis and differentially affects drought and cold tolerance in rice. *Plant Mol Biol*, 83 (4): 475–488
- Estévez JM, Cantero A, Romero C, et al (2000). Analysis of the expression of *CLAI*, a gene that encodes the 1-deoxyxylulose 5-phosphate synthase of the 2-C-methyl-D-erythritol-4-phosphate pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 124 (1): 95–103
- Frede K, Schreiner M, Baldermann S (2019). Light quality-induced changes of carotenoid composition in pak choi *Brassica rapa* ssp. *chinensis*. *J Photochem Photobiol B*, 193: 18–30
- García-Alcázar M, Giménez E, Pineda B, et al (2017). Albino T-DNA tomato mutant reveals a key function of 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate synthase (DXS1) in plant development and survival. *Sci Rep*, 7: 45333
- Garcia Molina MD, Botticella E, Beleggia R, et al (2021). Enrichment of provitamin a content in durum wheat grain by suppressing β -carotene hydroxylase 1 genes with a TILLING approach. *Theor Appl Genet*, 134 (12): 4013–4024
- Han SY, Kitahata N, Sekimata K, et al (2004). A novel inhibitor of 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase in abscisic acid biosynthesis in higher plants. *Plant Physiol*, 135 (3): 1574–1582
- Hörtensteiner S (2013). Update on the biochemistry of chlorophyll breakdown. *Plant Mol Biol*, 82 (6): 505–517
- Jian Y, Zhang C, Wang Y, et al (2021). Characterization of the role of the neoxanthin synthase gene *BoaNXS* in carotenoid biosynthesis in Chinese Kale. *Genes*, 12 (8): 1122
- Jiang X, Li H, Wang T, et al (2012). Gibberellin indirectly promotes chloroplast biogenesis as a means to maintain

- the chloroplast population of expanded cells. *Plant J*, 72 (5): 768–780
- Jiang X, Zhao H, Guo F, et al (2020). Transcriptomic analysis reveals mechanism of light-sensitive albinism in tea plant *Camellia sinensis* ‘Huangjinju’. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 216
- Kang C, Zhai H, Xue L, et al (2018). A lycopene β -cyclase gene, *lbcyb2*, enhances carotenoid contents and abiotic stress tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Sci*, 272: 243–254
- Khaleghnezhad V, Yousefi AR, Tavakoli A, et al (2019). Interactive effects of abscisic acid and temperature on rosmarinic acid, total phenolic compounds, anthocyanin, carotenoid and flavonoid content of dragonhead (*Dracocephalum moldavica* L.). *Sci Hort*, 250: 302–309
- Kössler S, Armarego-Marriott T, Tarkowská D, et al (2021). Lycopene β -cyclase expression influences plant physiology, development, and metabolism in tobacco plants. *J Exp Bot*, 72 (7): 2544–2569
- Kuai B, Chen J, Hörtensteiner S (2017). The biochemistry and molecular biology of chlorophyll breakdown. *J Exp Bot*, 69 (4): 751–767
- Lee SY, Jang SJ, Jeong HB, et al (2021). A mutation in *Zea-xanthin epoxidase* contributes to orange coloration and alters carotenoid contents in pepper fruit (*Capsicum annuum*). *Plant J*, 106 (6): 1692–1707
- Lefsrud MG, Kopsell DA, Kopsell DE, et al (2005). Air temperature affects biomass and carotenoid pigment accumulation in kale and spinach grown in a controlled environment. *HortScience*, 40 (7): 2026–2030
- Li Q, Xu F, Chen Z, et al (2021a). Synergistic interplay of ABA and BR signal in regulating plant growth and adaptation. *Nat Plants*, 7 (8): 1108–1118
- Li R, Kang C, Song X, et al (2017a). A ζ -carotene desaturase gene, *lbczds*, increases β -carotene and lutein contents and enhances salt tolerance in transgenic sweetpotato. *Plant Sci*, 262: 39–51
- Li X, Fan J, Luo S, et al (2021b). Comparative transcriptome analysis identified important genes and regulatory pathways for flower color variation in *Paphiopedilum hirsutissimum*. *BMC Plant Biol*, 21 (1): 495
- Li Z, Wu S, Chen J, et al (2017b). NYEs/SGRs-mediated chlorophyll degradation is critical for detoxification during seed maturation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 92 (4): 650–661
- Liu D, Huang C, Xiao LT (2020). Regulation of stress on chloroplast RNA editing in rice during de-etiolation. *Plant Physiol J*, 56: 2428–2438 (in Chinese with English abstract) [刘丹, 黄超, 萧浪涛(2020). 胁迫对水稻去黄化过程中叶绿体RNA编辑效率的调控分析. 植物生理学报, 56: 2428–2438]
- Liu H, Mao J, Yan S, et al (2018a). Evaluation of carotenoid biosynthesis, accumulation and antioxidant activities in sweetcorn (*Zea mays* L.) during kernel development. *Int J Food Sci Technol*, 53 (2): 381–388
- Liu L, Li Y, She G, et al (2018b). Metabolite profiling and transcriptomic analyses reveal an essential role of UVR8-mediated signal transduction pathway in regulating flavonoid biosynthesis in tea plants (*Camellia sinensis*) in response to shading. *BMC Plant Biol*, 18 (1): 233
- Lu JX, Miao RT, Wang SQ, et al (2022). Analysis of photosystem features in autumn chrysanthemum leaves under low temperature stress. *Plant Physiol J*, 58: 425–434 (in Chinese with English abstract) [逯久幸, 苗润田, 王司琦等(2022). 低温胁迫下秋菊叶片光系统特性分析. 植物生理学报, 58: 425–434]
- Lu S, Zhang M, Zhuge Y, et al (2022). VvERF17 mediates chlorophyll degradation by transcriptional activation of chlorophyll catabolic genes in grape berry skin. *Environ Exp Bot*, 193: 104678
- Mandel MA, Feldmann KA, Herrera-Estrella L, et al (1996). *CLA1*, a novel gene required for chloroplast development, is highly conserved in evolution. *Plant J*, 9 (5): 649–658
- McElroy JS, Kopsell DA, Sorochan JC, et al (2006). Response of creeping bentgrass carotenoid composition to high and low irradiance. *Crop Sci*, 46: 2606–2612
- Mibei EK, Ambuko J, Giovannoni JJ, et al (2017). Carotenoid profiling of the leaves of selected African eggplant accessions subjected to drought stress. *Food Sci Nutr*, 5 (1): 113–122
- Mochizuki N, Brusslan JA, Larkin R, et al (2001). *Arabidopsis genomes uncoupled 5 (GUN5)* mutant reveals the involvement of Mg-chelatase H subunit in plastid-to-nucleus signal transduction. *Proc Natl Acad Sci USA*, 98 (4): 2053–2058
- Naing AH, Kyu SY, Pe PPW, et al (2019a). Silencing of the phytoene desaturase (*PDS*) gene affects the expression of fruit-ripening genes in tomatoes. *Plant Methods*, 15: 110
- Naing AH, Song HY, Lee JM, et al (2019b). Development of an efficient virus-induced gene silencing method in petunia using the pepper phytoene desaturase (*PDS*) gene. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 138 (3): 507–515
- Paddock TN, Mason ME, Lima DF, et al (2010). *Arabidopsis* protochlorophyllide oxidoreductase A (PORA) restores bulk chlorophyll synthesis and normal development to a *porB porC* double mutant. *Plant Mol Biol*, 72 (4): 445–457
- Qin G, Gu H, Ma L, et al (2007). Disruption of phytoene desaturase gene results in albino and dwarf phenotypes in *Arabidopsis* by impairing chlorophyll, carotenoid, and gibberellin biosynthesis. *Cell Res*, 17 (5): 471–482

- Qiu Z, Chen D, He L, et al (2018a). The rice *white green leaf 2* gene causes defects in chloroplast development and affects the plastid ribosomal protein S9. *Rice*, 11 (1): 39
- Qiu Z, Kang S, He L, et al (2018b). The newly identified *heat-stress sensitive albino 1* gene affects chloroplast development in rice. *Plant Sci*, 267: 168–179
- Richaud D, Stange C, Gadaleta A, et al (2018). Identification of *Lycopene epsilon cyclase (LCYE)* gene mutants to potentially increase β -carotene content in durum wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum*) through TILLING. *PLOS One*, 13 (12): e0208948
- Ruiz-Sola MA, Rodríguez-Concepción M (2012). Carotenoid biosynthesis in *Arabidopsis*: a colorful pathway. *Arabidopsis Book*, 10: e0158
- Sato Y, Morita R, Katsuma S, et al (2009). Two short-chain dehydrogenase/reductases, NON-YELLOW COLORING 1 and NYC1-LIKE, are required for chlorophyll *b* and light-harvesting complex II degradation during senescence in rice. *Plant J*, 57 (1): 120–131
- Shanmugabalaji V, Chahtane H, Accossato S, et al (2018). Chloroplast biogenesis controlled by DELLA-TOC159 interaction in early plant development. *Curr Biol*, 28 (16): 2616–2623
- Singh DP, Khattar JS, Rajput A, et al (2019). High production of carotenoids by the green microalga *Asterarcys quadricellulare* PUMCC 5.1.1 under optimized culture conditions. *PLOS One*, 14 (9): e0221930
- Sun B, Jiang M, Zheng H, et al (2020). Color-related chlorophyll and carotenoid concentrations of Chinese kale can be altered through CRISPR/Cas9 targeted editing of the carotenoid isomerase gene *BoaCRTISO*. *Hortic Res*, 7 (1): 161
- Sun XL, Xu YF, Ma LY, et al (2010). A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment. *Chin J Plant Ecol*, 34: 989–999 (in Chinese with English abstract) [孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂等(2010). 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应. *植物生态学报*, 34: 989–999]
- Tang J, Zhang W, Wen K, et al (2017). OsPPR6, a pentatricopeptide repeat protein involved in editing and splicing chloroplast RNA, is required for chloroplast biogenesis in rice. *Plant Mol Biol*, 95 (4–5): 345–357
- Tian SL, Li L, Tian YQ, et al (2016). Effects of abscisic acid on capsanthin levels in pepper fruit. *J Amer Soc Hort Sci*, 141 (6): 609–616
- Toledo-Ortiz G, Johansson H, Lee KP, et al (2014). The HY5-PIF regulatory module coordinates light and temperature control of photosynthetic gene transcription. *PLOS Genet*, 10 (6): e1004416
- Wang S, Lin H, Saito T, et al (2019). Abscisic acid affects ethylene metabolism and carotenoid biosynthesis in Japanese apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.). *Agric Gene*, 12: 100083
- Wang Z, Zhang L, Dong C, et al (2021). Characterization and functional analysis of phytoene synthase gene family in tobacco. *BMC Plant Biol*, 21 (1): 32
- Wang ZY, Bai MY, Oh E, et al (2012). Brassinosteroid signaling network and regulation of photomorphogenesis. *Annu Rev Genet*, 46: 701–724
- Wu Y, Jin X, Liao W, et al (2018). 5-Aminolevulinic acid (ALA) alleviated salinity stress in cucumber seedlings by enhancing chlorophyll synthesis pathway. *Front Plant Sci*, 9: 635
- Xia H, Zhou Y, Lin Z, et al (2022). Characterization and functional validation of β -carotene hydroxylase *AcBCH* genes in *Actinidia chinensis*. *Hortic Res*, 9: uhac063
- Xiang N, Zhao Y, Wang S, et al (2022). The modulation of light quality on carotenoids in maize (*Zea mays* L.) sprouts. *Food Chem*, 5: 100128
- Xing S, Miao J, Li S, et al (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 Res*, 20 (6): 688–700
- Xu P, Chukhutsina VU, Nawrocki WJ, et al (2020). Photosynthesis without β -carotene. *eLife*, 9: e58984
- Yamburenko MV, Zubo YO, Börner T (2015). Abscisic acid affects transcription of chloroplast genes via protein phosphatase 2C-dependent activation of nuclear genes: repression by guanosine-3'-5'-bisdiphosphate and activation by sigma factor 5. *Plant J*, 82 (6): 1030–1041
- Yan C, Peng L, Zhang L, et al (2020a). Fine mapping of a candidate gene for cool-temperature-induced albinism in ornamental kale. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 460
- Yan J, Liu B, Cao Z, et al (2020b). A novel cucumber albino mutant caused by chloroplast development deficiency. *Res Square*, doi: 10.21203/rs.3.rs-20991/v1
- Yang M, Zhu S, Jiao B, et al (2020). SISGRL, a tomato SGR-like protein, promotes chlorophyll degradation downstream of the ABA signaling pathway. *Plant Physiol Biochem*, 157: 316–327
- Yang SY (1983). Photosynthetic pigments. *Plant Physiol Commun*, (6): 37 (in Chinese) [杨善元(1983). 光合色素. *植物生理学通讯*, (6): 37]
- You MK, Lee YJ, Kim JK, et al (2020). The organ-specific differential roles of rice DXS and DXR, the first two enzymes of the MEP pathway, in carotenoid metabolism in *Oryza sativa* leaves and seeds. *BMC Plant Biol*, 20 (1): 167
- Zeng Z, Lin T, Zhao J, et al (2020). *OsHema* gene, encoding

- glutamyl-tRNA reductase (GluTR) is essential for chlorophyll biosynthesis in rice (*Oryza sativa*). *J Integ Agric*, 19 (3): 612–623
- Zhang L, Ma G, Kato M, et al (2012). Regulation of carotenoid accumulation and the expression of carotenoid metabolic genes in citrus juice sacs *in vitro*. *J Exp Bot*, 63 (2): 871–886
- Zhang RR, Wang YH, Li T, et al (2021). Effects of simulated drought stress on carotenoid contents and expression of related genes in carrot taproots. *Protoplasma*, 258 (2): 379–390
- Zhang S, Ding G, He W, et al (2020). Functional characterization of the 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase genes in *Morus notabilis*. *Front Plant Sci*, 11: 1142
- Zhang T, Feng P, Li Y, et al (2018). VIRESCENT-ALBINO LEAF 1 regulates leaf colour development and cell division in rice. *J Exp Bot*, 69 (20): 4791–4804
- Zhu S, Zhang DY, Wu SD, et al (2020). A significant effect of mutation of chlorophyll Mg-dechelataase gene *SINYE1* on the material metabolism of ripening fruits in tomato. *Plant Physiol J*, 56: 2084–2094 (in Chinese with English abstract) [朱帅, 张鼎宇, 吴声栋等(2020). 番茄叶绿素镁脱螯合酶基因 *SINYE1* 突变对果实成熟物质代谢的影响. *植物生理学报*, 56: 2084–2094]