

水稻二萜合成途径中代谢流调控机制研究进展

张艺丹¹, 曾英², 卢山^{1,*}

¹南京大学生命科学学院, 南京210023

²中国科学院昆明植物研究所, 植物化学与西部植物资源持续利用国家重点实验室, 昆明650201

摘要: 萜类是重要的植物天然产物。在萜类成分中, 以牻牛儿基牻牛儿基二磷酸(GGPP)为底物在质体中所合成的二萜类化合物种类最为丰富。虽然萜类在传统上被认为是次生代谢物, 但是赤霉素、独脚金内酯等植物激素以及类胡萝卜素和叶绿素的植醇侧链等成分同样以GGPP为直接底物。此外, 二萜植保素在植物对病原体的防御机制中具有重要作用。近年来的研究不仅发现水稻含有丰富的二萜类化合物, 而且逐渐揭示了其对GGPP底物在不同下游分支之间可能存在的分配调控机制。本文对相关的研究工作做简要回顾和总结。

关键词: 水稻; 二萜; 牻牛儿基牻牛儿基二磷酸; 代谢流; 植保素

萜类是植物天然产物中数量最多的一大类群(Cheng等2007)。虽然萜类在传统上属于次生代谢产物, 但是赤霉素(gibberellins, GA)、独脚金内酯(strigolactones)等植物激素以及类胡萝卜素和叶绿素的植醇侧链也同样来自于萜类代谢途径。一些萜类化合物还是重要的植保素, 在植物对病原体的防御中发挥关键作用。尽管萜类化合物结构复杂多变, 但其合成前体均为五碳(C5)的异戊烯基二磷酸(isopentenyl diphosphate, IPP)及其异构体二甲基丙烯基二磷酸(dimethylallyl diphosphate, DMAPP)。根据分子所含C5单元数量的不同, 萜类可以分为单萜(C10)、倍半萜(C15)和二萜(C20)等。高等植物在细胞质中以乙酰辅酶A为底物经甲羟戊酸(mevalonic acid, MVA)途径产生IPP和DMAPP, 作为倍半萜的合成前体; 而在质体中以丙酮酸和3-磷酸甘油醛为底物经磷酸甲基赤藓糖(methylerythritol phosphate, MEP)途径产生IPP和DMAPP, 作为单萜和二萜的合成前体(图1)。

植物的二萜成分种类众多, 据估计有12 000种以上(Zi等2014), 牻牛儿基牻牛儿基二磷酸(geranylgeranyl diphosphate, GGPP, C20)是其共同前体。在质体中3分子IPP与1分子DMAPP首先经GGPP合酶(GGPP synthase, GGPPS)催化产生GGPP。在GGPP下游主要存在3个分支(图1): (1)经八氢番茄红素合酶(phytoene synthase, PSY)催化进一步缩合为八氢番茄红素(C40), 进入类胡萝卜素的生物合成; (2)经牻牛儿基牻牛儿基还原酶(geranylgeranyl reductase, GGR)催化最终成为叶绿素的

植醇侧链; (3)经二萜合酶催化形成包括GA和部分植保素在内的各种二萜化合物。这些酶的催化机理不同、在植物体内分布的组织特异性以及在质体中的亚细胞器定位也不尽相同(Lange和Ghassemian 2003)。

水稻(*Oryza sativa*)作为全球最主要的农作物之一, 其GA以及叶绿素和类胡萝卜素代谢与产量直接相关, 始终得到密切关注。而自上世纪70年代以来, 在水稻中又先后发现了水稻素A-F (oryzaalexins A-F)、水稻素S (oryzaalexin S)、水稻卡山烷(phytocassane)以及稻壳酮(momilactone)等4大类约20种二萜植保素。在诱导条件下, 这些二萜成分在水稻叶片中的含量可以高达0.7 mg·g⁻¹ (FW) (Okada等2007)。这使水稻成为研究二萜代谢的重要模式植物(Morrone等2011; Toyomasu 2008) (图2)。此外, 据估计水稻总产量的10%~20%因稻瘟病而损失, 而产生稻瘟病的灰梨孢(*Magnaporthe grisea*)也会侵染小麦等其他禾本科作物。研究表明, 水稻的部分二萜植保素对灰梨孢具有抑制作用。因此水稻的二萜植保素代谢也受到极大的关注(Peters 2006)。随着水稻基因组测序工作的完成, 近年来不断在水稻相关代谢过程的研究中发现其区别于其他植物的众多特性。例如, 表1中列举了水稻与另一种模式植物拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)在

收稿 2019-09-27 修定 2019-10-14

资助 国家自然科学基金(90817002和31770331)。

* 通讯作者(shanlu@nju.edu.cn)。

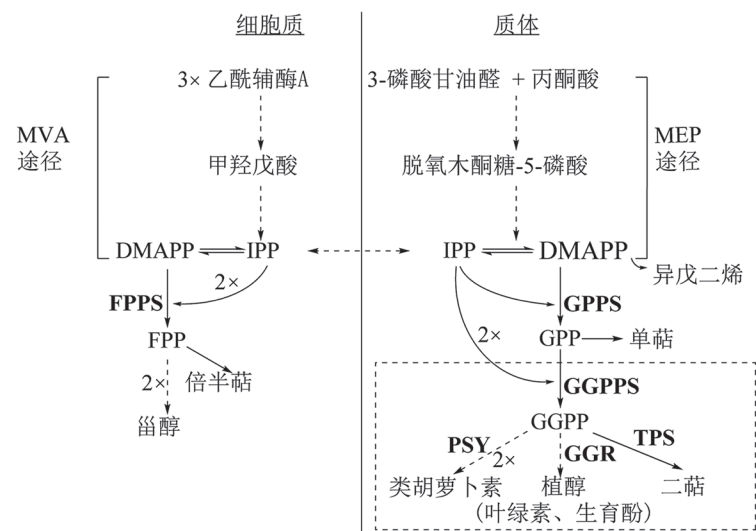


图1 高等植物的萜类合成途径

Fig.1 Terpenoid biosynthetic pathway in higher plants

位于细胞质的MVA途径和位于质体的MEP途径均产生IPP和DMAPP。二者在细胞质形成法尼基二磷酸(FPP)作为倍半萜和甾醇的前体; 在质体形成牻牛儿基二磷酸(GPP)和牻牛儿基牻牛儿基二磷酸(GGPP)作为单萜以及二萜(包括叶绿素的植醇侧链和类胡萝卜素)的前体。参与反应的酶(加粗)包括GPP合酶(GPPS)、FPP合酶(farnesyl pyrophosphate synthase, FPPS)和GGPP合酶(GGPPS)、八氢番茄红素合酶(PSY)、牻牛儿基牻牛儿基还原酶(GGR)和萜类合酶(terpene synthase, TPS)。虚线框内为GGPP及其下游的过程。

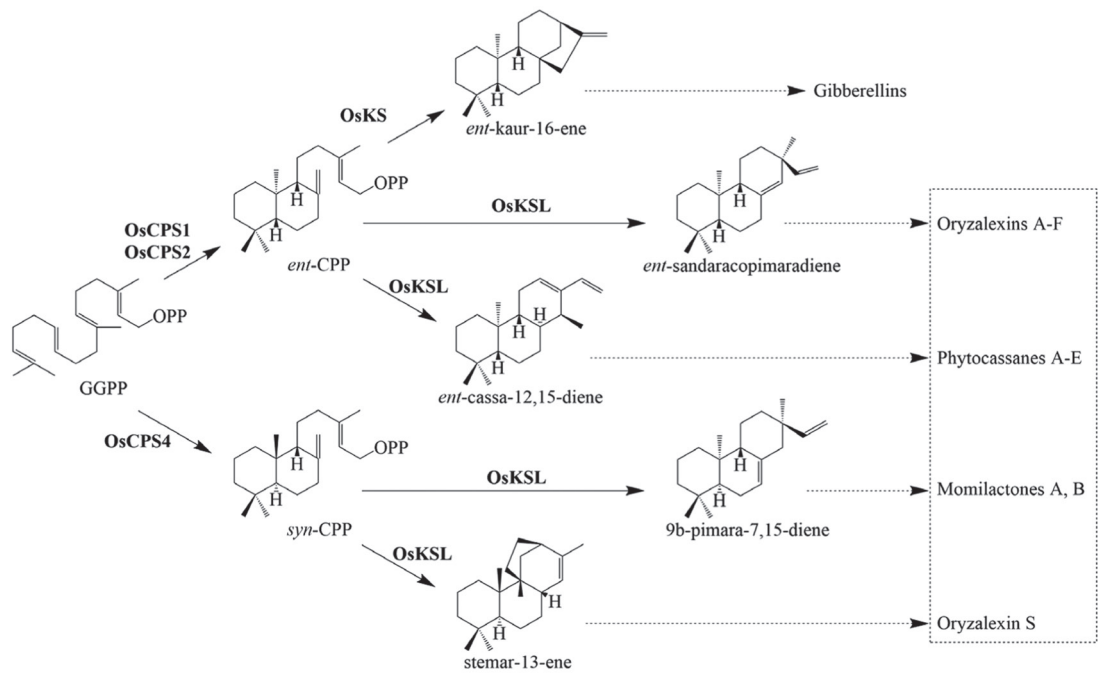


图2 水稻的二萜代谢过程

Fig.2 Diterpene metabolism in rice

在水稻中, GGPP除类胡萝卜素和植醇外, 还经OsCPS1/OsKS形成GA, 经OsCPS2和OsCPS4及其下游不同的OsKSL形成四大类二萜植保素(虚线框内)。

表1 水稻与拟南芥在GGPP合成及下游代谢途径的比较

Table 1 Comparison of metabolites and enzymes downstream the GGPP metabolic node in rice and *Arabidopsis*

代谢产物及酶种类		异同点	
		拟南芥	水稻
代谢物	二萜植保素	无	约20种
	类胡萝卜素	有	有
	叶绿素	有	有
	赤霉素	有	有
酶	GGPPS	12个(7个在质体有酶活性)	11个(1个在质体有酶活性)
	II类二萜合酶	AtCPS (<i>ent</i> -CPS, 合成GA)	OsCPS1 (<i>ent</i> -CPS, 合成GA)
			OsCPS2 (<i>ent</i> -CPS, 合成二萜植保素)
			OsCPS4 (<i>syn</i> -CPS, 合成二萜植保素)
			OsKS (<i>ent</i> -KS, 合成GA)
	I类二萜合酶	AtKS (<i>ent</i> -KS, 合成GA)	OsKSL (7个, 合成二萜植保素)
	PSY	1个	3个
	GGR	1个	1个

GGPP合成及下游代谢分支的部分差异。由此可以看出, 水稻在GGPP下游的代谢过程远比拟南芥中的复杂, 具有研究工作的不可替代性。

1 GGPP的合成

在高等植物中, GGPPS通常由一个基因家族编码。例如在拟南芥的质体中有7个具GGPP合成能力的成员, 都可能参与下游的代谢过程。Ruiz-Sola等(2016)根据基因共表达和蛋白相互作用的研究发现其中AtGGPPS11是组成型表达, 且与AtGGR和AtPSY有相互作用, 因而推测AtGGPPS11对拟南芥的GGPP合成起主要作用。但是这一工作没有验证AtGGPPS家族不同成员的酶促活性和对代谢的贡献, 而且用不同方法进行的蛋白相互作用结果也并不一致。其所做的推测与以往研究中认为其他低表达的AtGGPPS成员可能参与GA合成的结论也不同(Ruppel等2013)。因而, 以拟南芥为材料的研究工作未能对GGPP的供应机制作出详细的解释。

对水稻中GGPP合成的最新研究发现, 其基因组虽然编码11个GGPPS同源蛋白, 但只有Os-GGPPS1在质体中具有GGPP合成能力。其既可以在基质中形成同源二聚体, 也可以在类囊体上与一个招募蛋白OsGRP (也是OsGGPPS家族成员, 但无催化活性)形成异源二聚体参与叶绿素中植醇的

合成(Zhou等2017)。酶促动力学分析显示, 与OsGRP结合后, OsGGPPS1对IPP底物的亲和力提高了14.5倍, 催化速度提高了近7倍; 而且产物的专一性也得到了提高。这一研究结果暗示, 水稻中OsGGPPS1可能通过与下游蛋白的相互作用来形成多酶复合体或代谢物通路从而进行代谢流的分配。这一推测在随后的工作中得到了验证。

2 GGPP在下游各分支的分配

2.1 经PSY催化进入类胡萝卜素合成

PSY是类胡萝卜素合成的第一个限速酶, 其催化2分子GGPP缩合为1分子八氢番茄红素。八氢番茄红素再经过一系列去饱和酶、异构酶和环化酶、羟化酶的作用形成不同的类胡萝卜素成分(Cunningham和Gantt 1998)。对类胡萝卜素合成途径和调控机制已有非常详细的研究。对不同植物的转基因工作都显示, 促进GGPP合成能够相应地提高类胡萝卜素水平。与Ruiz-Sola等(2016)在拟南芥中发现AtGGPPS与AtPSY具有相互作用相似, Fraser等(2000)也曾报道过在番茄中PSY与GGPPS和其他参与类胡萝卜素生物合成的酶蛋白位于同一个复合体中。

但是与拟南芥和其他很多植物材料不同, 水稻基因组中有3个基因编码PSY。研究表明其中OsPSY1和OsPSY2参与类胡萝卜素合成, 并受到光

敏蛋白的调控; 而*OsPSY3*不受调控而且其表达也没有组织特异性。据推测*OsPSY3*可能是与胁迫条件下的脱落酸合成相关(Welsch等2008)。迄今为止, 对于*OsPSY*与其他蛋白的相互作用并无具体报道, 也没有研究显示*OsPSY*的表达或酶活性受到GGPP供应的调控。

2.2 经GGR催化为叶绿素的植醇侧链

叶绿素分子包括四吡咯环和植醇侧链。对叶绿素生物合成的大量工作集中在四吡咯环的形成上, 而关于植醇侧链的工作较少。以往的研究显示GGPP可以在叶绿体基质中被GGR还原, 然后运输到类囊体用于叶绿素合成; 或在类囊体中先经叶绿素合酶(chlorophyll synthetase, CHLG)与四吡咯环结合, 再经GGR还原。但是有研究表明在拟南芥中GGR是被一个锚蛋白LIL3 (light-harvesting-like protein 3)结合在类囊体上(Takahashi等2014)。这与GGR的基质分布相矛盾。近来对水稻的研究显示, 水稻类囊体上的*OsGGPPS1/OsGRP*异源二聚体与*OsGGR*和*OsCHLG*以及*OsLIL3*和原叶绿素酸酯氧化还原酶(NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase, *OsPORB*)处于同一个多酶复合体内, 而*OsGRP*的水平直接影响了水稻叶绿素的合成能力(Zhou等2017)。这一工作将水稻的叶绿素生物合成定位在了类囊体这一亚细胞器区室中。

2.3 经萜类合酶催化形成各种二萜化合物

植物的二萜合成有两种催化方式。一种是由I类二萜合酶直接将GGPP催化形成最终的碳氢骨架; 另一种是先由II类合酶将GGPP催化为一个中间化合物, 再由I类合酶催化产生最终骨架。经第二种方式形成的半日花烷(labdane)型中间化合物, 例如咕巴基二磷酸(copalyl diphosphate, CPP)的*ent*-、*syn*-以及*normal*-立体异构体, 是包括GA、稻壳酮、丹参酮等在内超过7 000种二萜的直接前体(Zi等2014) (图2)。在二萜代谢中, 由于GA广泛存在于高等植物中且具有重要生理功能, 关于它的合成与调控机制有大量的研究工作(Sakamoto等2004)。而其他二萜成分由于分布的物种和组织特异性, 对其研究比较有限。拟南芥只有1个II类合酶, 即CPP合酶(CPP synthase, CPS), 和1个I类合酶, 即贝壳杉烯合酶(kaurene synthase, KS)。它们催化

由GGPP经*ent*-CPP形成*ent*-贝壳杉烯的两步反应, 将代谢流引入GA合成这个拟南芥唯一的二萜代谢途径。而水稻二萜合酶成员众多, 不仅有3个不同的CPS (*OsCPS1*、2、4), 而且在下游还有1个参与GA合成的*OsKS*和7个不产生*ent*-贝壳杉烯的KS-Like (*OsKSL4*、5、6、7、8、10、11), 共8个I类二萜合酶。*OsCPS1*和*OsCPS2*均产生*ent*-CPP, 而*OsCPS4*催化产生*syn*-CPP (图2)。然而, *OsCPS1/2*虽然产物一致而且酶促活性相似, 其产物却分别被下游的*OsKS*和*OsKSL*用于GA和二萜植保素的生物合成。二者功能并不重叠(Hayashi等2008; Yamaguchi 2008)。因而在水稻中出现了代谢流的进一步分配, 即GGPP在*ent*-CPP和*syn*-CPP这两种异构体之间的分配, 以及*ent*-CPP在GA和二萜植保素之间的分配。有研究表明, GA途径分布于维管束鞘细胞中, 而二萜植保素只在诱导(微生物、UVB等)条件下合成于叶肉细胞中。因而不同的*OsCPS*可能通过基因表达的组织特异性或者酶蛋白与上游的*OsGGPPS1*或下游不同的*OsKS/OsKSL*之间的相互作用来调控代谢流。虽然这一推测尚无直接证据, 但是在甜菊(*Stevia rebaudiana*)中的研究发现其只有一个CPS为GA和二萜化合物甜菊醇(steviol)的生物合成都提供底物, 暗示其下游的酶蛋白对代谢流进行着调控(Richman等1999)。在丹参(*Salvia miltiorrhiza*)的二萜代谢研究中也的确检测到其CPS与KSL之间的相互作用, 支持了这一推测(Zhou等2012)。

3 下游代谢分支对GGPP底物的竞争

GGPP下游代谢分支较多, 对个别基因或单一分支进行的转基因工作时常出现意外或不一致的研究结果。例如在番茄中组成型地表达*PSY*固然能够提升类胡萝卜素含量, 植株同时也出现矮化等GA缺乏的表型(Fray等1995)。这是推测类胡萝卜素与GA合成途径之间竞争GGPP的较早报道。然而在拟南芥中的研究却显示, 当类胡萝卜素合成受阻时, 植株同样也表现出GA缺乏的表型(Qin等2007)。Morris等(2006)在土豆块茎中过表达MEP途径的限速酶磷酸脱氧木酮糖合酶(1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase, DXS)基因以增加

总GGPP供应。块茎中类胡萝卜素含量相应上升,但是GA合成依然受到抑制。类胡萝卜素和GA合成之间的矛盾在对水稻的研究中得到了初步的解释。Prisic和Peters (2007)通过对OsCPS1的酶促动力学分析证实,积累的GGPP前馈抑制了OsCPS1的活性,从而抑制了GA的生物合成。在叶绿素和其他代谢分支之间的关系方面,对水稻的研究显示,过表达OsGRP可以招募更多的OsGGPPS1进入类囊体参加叶绿素的生物合成,但是同时也降低了基质中OsGGPPS1的水平,从而可能导致类胡萝卜素和GA的合成因为GGPP底物不足而受到抑制(Zhou等2017)。

以往对于水稻(以及其他植物)的相关代谢研究往往集中于其中某一支,而较少注意到GGPP在不同分支之间进行分配这一瓶颈。例如在对二萜植保素的合成研究中,Okada等(2007)利用基因芯片分析了水稻在诱导处理后不同时间内的基因表达和植保素积累水平变化,发现MEP途径一系列基因的上调与植保素的合成直接相关,但是并没有意识到所积累植保素的含量[$>0.7 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)]不仅远高于植株中的GA水平[约 $10 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)] (Toyomasu 2008),而且也与叶片叶绿素中所含植醇的水平相近[约 $1.3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)] (Zhou等2013)。这一诱导过程很难避免对其他利用GGPP的代谢分支产生扰动,因而有必要对相互之间的代谢影响进行全面分析。而这一工作在研究中却往往被忽视了。

4 展望

在水稻GGPP的下游,不仅有叶绿素、类胡萝卜素和GA等对于高等植物普遍具有重要意义的“初生代谢”产物,而且也含有结构复杂的多种二萜植保素。这些代谢途径在玉米、小麦等其他禾本科作物中同样存在(Wu等2012; Schmelz等2014)。研究表明,在禾本科植物的进化中发生了二萜代谢途径的扩张和多样化(Zi等2014)。这对于以水稻二萜植保素代谢为入手点解决禾本科作物中共同存在的病害问题提供了依据,也体现了开展水稻二萜代谢及其调控研究的重要性和代表意义(Shen等2019)。

目前,水稻的GGPPS与下游将GGPP分流至各

代谢分支的关键酶都被克隆鉴定,开展代谢分支之间的调控研究具有独特的优势。随着分析技术的进步,通过代谢组学的手段对水稻中各类天然产物及其随着发育阶段和外界环境的变化也有了较为详尽的研究(Wang等2018; Li等2019)。这些研究工作将有助于开展“可预测的”代谢工程,充分利用水稻高效的二萜合成能力以及作为主要农作物的巨大生物量,使之成为新的代谢工程底盘材料。

参考文献(References)

- Cheng AX, Lou YG, Mao YB, et al (2007). Plant terpenoids: Biosynthesis and ecological functions. *J Integr Plant Biol*, 49: 179–186
- Cunningham FX Jr, Gantt E (1998). Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 49: 557–583
- Fraser PD, Schuch W, Bramley PM (2000). Phytoene synthase from tomato (*Lycopersicon esculentum*) chloroplasts—partial purification and biochemical properties. *Planta*, 211: 361–369
- Fray RG, Wallace A, Fraser PD, et al (1995). Constitutive expression of a fruit phytoene synthase gene in transgenic tomatoes causes dwarfism by redirecting metabolites from the gibberellin pathway. *Plant J*, 8: 693–701
- Hayashi Y, Toyomasu T, Hirose Y, et al (2008). Comparison of the enzymatic properties of *ent*-copalyl diphosphate synthases in the biosynthesis of phytoalexins and gibberellins in rice. *Biosci Biotechnol Biochem*, 72: 523–530
- Lange BM, Ghassemian M (2003). Genome organization in *Arabidopsis thaliana*: a survey for genes involved in isoprenoid and chlorophyll metabolism. *Plant Mol Biol*, 51: 925–948
- Li K, Wang D, Gong L, et al (2019). Comparative analysis of metabolome of rice seeds at three developmental stages using a recombinant inbred line population. *Plant J*, 100 (5): 908–922
- Morris WL, Ducreux LJ, Hedden P, et al (2006). Overexpression of a bacterial 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase gene in potato tubers perturbs the isoprenoid metabolic network: implications for the control of the tuber life cycle. *J Exp Bot*, 57: 3007–3018
- Morrone D, Hillwig ML, Mead ME, et al (2011). Evident and latent plasticity across the rice diterpene synthase family with potential implications for the evolution of diterpenoid metabolism in the cereals. *Biochem J*, 435: 589–595
- Okada A, Shimizu T, Okada K, et al (2007). Elicitor induced activation of the methylerythritol phosphate pathway

- toward phytoalexins biosynthesis in rice. *Plant Mol Biol*, 65: 177–187
- Peters RJ (2006). Uncovering the complex metabolic network underlying diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and other cereal crop plants. *Phytochemistry*, 67: 2307–2317
- Prisic S, Peters RJ (2007). Synergistic substrate inhibition of *ent*-copalyl diphosphate synthase: a potential feed-forward inhibition mechanism limiting gibberellin metabolism. *Plant Physiol*, 144: 445–454
- 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: 471–482
- Richman AS, Gijzen M, Starratt AN, et al (1999). Diterpene synthesis in *Stevia rebaudiana*: recruitment and up-regulation of key enzymes from the gibberellin biosynthetic pathway. *Plant J*, 19: 411–421
- Ruiz-Sola MÁ, Coman D, Beck G, et al (2016). Arabidopsis GERANYLGERANYL DIPHOSPHATE SYNTHASE 11 is a hub isozyme required for the production of most photosynthesis-related isoprenoids. *New Phytol*, 209: 252–264
- Ruppel NJ, Kropp KN, Davis PA, et al (2013). Mutations in *GERANYLGERANYL DIPHOSPHATE SYNTHASE 1* affect chloroplast development in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). *Am J Bot*, 100: 2074–2084
- Sakamoto T, Miura K, Itoh H, et al (2004). An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice. *Plant Physiol*, 134: 1642–1653
- Schmelz EA, Huffaker A, Sims JW, et al (2014). Biosynthesis, elicitation and roles of monocot terpenoid phytoalexins. *Plant J*, 79: 659–678
- Shen QQ, Pu QY, Liang J, et al (2019). CYP71Z18 overexpression confers elevated blast resistance in transgenic rice. *Plant Mol Biol*, 100: 579–589
- Takahashi K, Takabayashi A, Tanaka A, et al (2014). Functional analysis of light-harvesting-like protein 3 (LIL3) and its light-harvesting chlorophyll-binding motif in *Arabidopsis*. *J Biol Chem*, 289: 987–999
- Toyomasu T (2008). Recent advances regarding diterpene cyclase genes in higher plants and fungi. *Biosci Biotechnol Biochem*, 72: 1168–1175
- Wang W, Li Y, Dang P, et al (2018). Rice secondary metabolites: structures, roles, biosynthesis, and metabolic regulation. *Molecules*, 23: 3098
- Welsch R, Wuest F, Baer C, et al (2008). A third phytoene synthase is devoted to abiotic stress-induced abscisic acid formation in rice and defines functional diversification of phytoene synthase genes. *Plant Physiol*, 147: 367–380
- Wu Y, Zhou K, Toyomasu T, et al (2012). Functional characterization of wheat copalyl diphosphate synthases sheds light on the early evolution of labdane-related diterpenoid metabolism in the cereals. *Phytochemistry*, 84: 40–46
- Yamaguchi S (2008). Gibberellin metabolism and its regulation. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 225–251
- Zhou F, Wang CY, Gutensohn M, et al (2017). A recruiting protein of geranylgeranyl diphosphate synthase controls metabolic flux toward chlorophyll biosynthesis in rice. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114: 6866–6871
- Zhou Y, Gong ZY, Yang ZF, et al (2013). Mutation of the *light-induced yellow leaf 1* gene, which encodes a geranylgeranyl reductase, affects chlorophyll biosynthesis and light sensitivity in rice. *PLoS One*, 8: e75299
- Zhou YJ, Gao W, Rong Q, et al (2012). Modular pathway engineering of diterpenoid synthases and the mevalonic acid pathway for miltiradiene production. *J Am Chem Soc*, 134: 3234–3241
- Zi J, Mafu S, Peters RJ (2014). To gibberellins and beyond! Surveying the evolution of (di)terpenoid metabolism. *Annu Rev Plant Biol*, 65: 259–286

Recent progress in the study of metabolic flux regulation in rice diterpene biosynthesis

ZHANG Yi-Dan¹, ZENG Ying², LU Shan^{1,*}

¹*School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China*

²*State Key Laboratory of Phytochemistry and Plant Resources in West China, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China*

Abstract: Terpenoids are important plant natural products. According to the chain length, terpenoids can be categorized into monoterpenes (C10), sesquiterpenes (C15), diterpenes (C20), etc. Diterpenes are the largest group of terpenoids. All diterpenes are synthesized in plastids, with geranylgeranyl diphosphate (GGPP) as immediate substrate. Although terpenoids are traditionally regarded as secondary metabolites, plant hormones, such as gibberellins and strigolactones, and pigments, such as carotenoids and chlorophylls (the phytol side chain), are also directly synthesized from GGPP. Moreover, diterpenoids phytoalexins also take essential part in the defensive mechanism against pathogens. Recent studies have demonstrated that, different from the dicot model plant *Arabidopsis*, rice is capable of synthesizing more than 20 different diterpenoids phytoalexins. A sophisticated regulatory mechanism that distributes GGPP among its downstream metabolic branches is being discovered. Here we summarize recent progresses in the understanding of rice diterpene metabolism and its regulation.

Key words: rice; diterpene; geranylgeranyl diphosphate; metabolic flux; phytoalexin

Received 2019-09-27 Accepted 2019-10-14

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (90817002 and 31770331).

*Corresponding author (shanlu@nju.edu.cn).