

彩叶植物叶片呈色分子机制研究进展

陈璇^{1,2}, 谢军², 岳远征¹, 杨秀莲¹, 王良桂^{1*}

(1 南京林业大学 风景园林学院, 南京 210037; 2 南京特殊教育师范学院 美术与设计学院, 南京 210038)

摘要: 彩叶植物叶片呈现不同的颜色主要是受遗传因素和外部环境的共同作用, 揭示彩叶植物叶片呈色机制对选育彩叶植物新品种和彩叶植物的应用推广具有重要理论和实践意义。目前对彩叶植物呈色机制的研究主要集中于叶片中色素变化、光合特性、叶片结构和环境条件等方面。该文主要对近年来有关彩叶植物叶片中叶绿素代谢途径、类胡萝卜素代谢途径、次生代谢途径、光合作用和叶绿体发育相关结构基因和转录因子调控机制的研究进展进行综述, 并对以后的研究方向进行了展望, 为培育彩叶植物新品种提供了理论基础, 也为人工调控叶色以及叶色的定向遗传改良提供了参考。

关键词: 叶片呈色; 分子机制; 色素代谢; 次生代谢; 叶绿体发育

中图分类号: Q789

文献标志码: A

Advances in Research on Leaf Coloration Mechanism of Colored Leaf Plants

CHEN Xuan^{1,2}, XIE Jun², YUE Yuanzheng¹, YANG Xiulian¹, WANG Lianggui^{1*}

(1 College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2 College of Art and Design, Nanjing Normal University of Special Education, Nanjing 210038, China)

Abstract: The different colors of colored leaf plants are mainly affected by the genetic factors and the external environment. Therefore, revealing the coloring mechanism of colored plants from the molecular level has important theoretical and practical significance for selecting new varieties of colored plants and the application of colored plants. At present, the research on the coloration mechanism of colored leaf plants mainly focuses on pigment changes, photosynthetic characteristics, leaf structure and environmental conditions in leaves. In this paper, the research progress of chlorophyll metabolic pathway, carotenoid metabolic pathway, secondary metabolic pathway, photosynthesis and chloroplast development related structural genes and transcription factors regulation mechanism in leaf of colored leaf plant were summarized, and the future research directions were prospected. It provides a theoretical basis for cultivating new varieties of colored leaf plants, and provides reference for artificially regulating leaf color and directed genetic improvement of colored leaf plants.

Key words: leaf coloration; molecular mechanism; pigment metabolism; secondary metabolism; chloroplast development

随着城市园林建设的不断发展, 单一的绿叶植物已不能满足人们的需求。彩叶植物因其亮丽的色彩和观赏效果比观花植物更持久, 近年来越来越广

泛地应用于现代园林绿化建设中, 其叶色新品种的培育受到人们的普遍关注。彩叶植物是指在整个生长季节或生长季节的某一阶段全部或部分的叶片较

收稿日期: 2019-10-30; 修改稿收到日期: 2020-01-09

基金项目: 江苏省科技计划项目 (BE2017375-1); 国家自然科学基金面上项目 (31870695); 江苏省高等学校自然科学研究面上项目 (19KJB220012)

作者简介: 陈璇 (1986—), 女, 在读博士研究生, 讲师, 主要从事园林植物遗传育种研究。E-mail: chenxuan3015@163.com

* 通信作者: 王良桂, 教授, 博士生导师, 主要从事园林植物遗传育种研究。E-mail: wlg@njfu.edu.cn

叶绿体发育等途径密切相关。本文就彩叶植物叶片呈色分子机制进行系统的分析和综述, 以期揭示彩叶植物叶片呈色机理奠定基础, 也为彩叶植物人工调控叶色与叶色的定向遗传改良提供参考。

叶绿素是植物叶绿体内参与光合作用的重要色素,其功能是捕获光能并驱动电子转移到反应中心。整个叶绿素生物合成过程需要 15 步反应,涉及 15 种酶,迄今在模式植物拟南芥中已分离到 27 个编码这些酶的基因^[5-7]。在叶绿素生物合成途径中,任何一个酶的编码基因发生突变都可能阻碍叶绿素的合成。如图 1 所示,首先,L-谷氨酰-tRNA 经谷氨酰-tRNA 还原酶(GluTR)和谷氨酸酯-1-半醛,2,1 氨基变位酶(GSA)的催化形成 δ -氨基酮戊酸(ALA),

Fig. 1 Chlorophyll metabolism pathway

ALA 是叶绿素合成的重要前体物质。其次,ALA 经 δ -氨基酮戊酸脱水酶催化,形成胆色素原(PBG),再经 5 步生化反应生成原卟啉 IX (ProtoIX)。再次,原卟啉 IX 到叶绿素 a 的生物合成需要经过 Mg-螯合酶、原卟啉 IX 单甲基酯环化酶(MgPMEC)、原叶绿素酸酯氧化还原酶(POR)、二乙烯还原酶(DVR)和叶绿素合成酶(ChLG)等 6 种酶的催化作用。最后,叶绿素 a 再经过叶绿素酶(CLH)和叶绿素酸酯 a 加氧酶(CAO)作用形成叶绿素 b。由于叶绿素生物合成中涉及一系列酶促步骤,因此阻断植物叶绿素合成的任何步骤都会导致叶绿素含量低,导致叶片呈现不同颜色。通过对不同品种茶树的叶色突变体研究表明,叶绿素生物合成或降解相关的差异表达基因表达模式影响叶片着色^[8-11]。

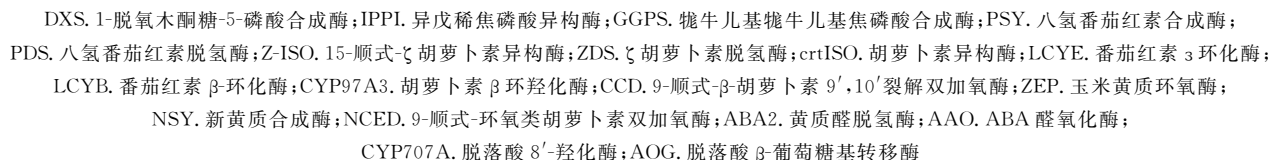
原叶绿素酸酯氧化还原酶(POR)可以催化叶绿素合成中的原叶绿素酸酯光还原成叶绿素酸酯,也是黄化质体中原片层体形成所必需的一种酶^[12]。目前已经在拟南芥中报道了 3 个编码 POR 的基因,分别为 *PORA*、*PORB*^[13]、*PORC*^[14]。叶绿素合成途径关键酶基因 *POR* 的表达引起酶活性的改变,进一步影响叶绿素的合成。过表达 *PORA* 或 *PORB* 的拟南芥转基因植物的叶绿素含量明显高于野生型^[15]。对比发现墨兰叶艺‘达摩’叶片的 *CsPORB* 表达量表现为绿色区均高于黄色区,推测墨兰‘达摩’叶色变异可能是由于 *CsPORB* 发生突变或者是其表达量发生变化造成的^[16]。在花叶矢竹的发育过程中,*PjPORB* 基因的 mRNA 水平在绿叶、白叶和花叶叶片中呈现先升高后降低的趋势,表明 *PjPORB* 基因可能通过影响叶绿素合成而在花叶矢竹叶片呈色过程中发挥了重要作用^[17]。

在叶绿素合成与降解过程中任意一个基因的变化都有可能影响到叶绿素生物合成与降解效率,目前有关叶绿素降解的途径主要是指叶绿素 a 在叶绿素酶(CLH)的作用下脱去植基形成脱植基叶绿素 a (Chlide a),接着在脱镁螯合物(MCS)作用下通过非酶促反应使得 Chlide a 去除 Mg^{2+} 转变为脱镁叶绿酸 a(Pheide a),然后 Pheide a 在脱镁叶绿酸 a 氧化酶(PAO)作用下卟啉环开环转变为红色叶绿素代谢产物(RCC),再经红色叶绿素代谢产物还原酶(RCCR)催化反应转化成 pFCC,之后转化为非荧光叶绿素代谢产物(NCCs)^[18-19]。对大花蕙兰叶色突变体的研究显示叶绿素降解的关键酶叶绿素水解酶(CLH)、脱镁叶绿素 a 加氧酶(PAO)和叶绿素 b 还原酶(NOL)编码基因在叶色突变体中表达更高,这

与其叶绿素含量较低表达一致,这表明叶片颜色变异可能是由于叶绿素过度降解结果^[20]。*NOL* 促进了彩叶中叶绿素的降解引起相关酶活力改变、丧失,从而影响叶绿素合成受阻,导致彩叶植物叶色变异。有研究显示在水稻叶片衰老后期 *NOL* 基因参与了叶绿素的降解^[21]。

2 类胡萝卜素代谢相关基因对叶片呈色的影响

类胡萝卜素含量影响彩叶植物叶片颜色,在光合作用中也发挥着重要作用,是一种光合辅助色素。类胡萝卜素合成途径主要包括前体物质的合成、直链态番茄红素的合成和番茄红素的环氧化(图 2)。首先,类胡萝卜素生物合成的前体物质是异戊二烯焦磷酸(IPP),IPP 通过质体中的 2-C-甲基-D-赤藓醇-4-磷酸(MEP)途径合成。1-脱氧木酮糖-5-磷酸合成酶(DXS)对 IPP 合成调控起关键作用,是 MEP 途径的第一个酶。与野生型对照相比,过表达 *StDXS1* 的拟南芥显示出更高的类胡萝卜素和叶绿素积累^[22]。其次,IPP 在异戊稀焦磷酸异构酶(IPPI)和牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸合成酶(GGPS)的共同作用下合成牻牛儿基牻牛儿基焦磷酸(GGPP),类胡萝卜素的合成起始于 GGPP,在八氢番茄红素合成酶(PSY)的作用下产生无色的八氢番茄红素。PSY 是决定植物中类胡萝卜素积累总量的关键调节酶^[23],*PSY* 的下调导致参与许多代谢途径的酶中基因表达的改变,例如类胡萝卜素、赤霉素、脱落酸和叶绿素生物合成途径,以及导致转基因文心兰叶片呈现黄色^[24]。然后,八氢番茄红素经过八氢番茄红素脱氢酶(PDS)、15-顺式- ζ -胡萝卜素异构酶(Z-ISO)、 ζ -胡萝卜素脱氢酶(ZDS)和胡萝卜素异构酶(crtISO)的作用下形成直链态番茄红素。番茄红素的环氧化需要两个重要的酶番茄红素 α -环化酶(LCYE)和番茄红素 β -环化酶(LCYB)的参与。研究显示,与类胡萝卜素生物合成相关的基因下调可能与黄叶表型有关^[25]。参与类胡萝卜素生物合成的化合物证实 β -胡萝卜素羟化酶(BCH)是黄绿叶色突变体冬小麦异常叶色表型的重要酶^[26]。银杏黄色叶品种中上调的基因 *Z-ISO*、*ZDS* 和 *LCYE* 则增强了类胡萝卜素的积累^[24]。玉米黄质环氧酶(ZEP)催化类胡萝卜素生物合成的下游反应^[27]。在拟南芥中,*ZEP* 的突变破坏了玉米黄质的环氧化作用并降低了抗黄嘌呤、紫黄质和新黄质含量^[28]。*ZEP* 的抑制导致大花蕙兰花叶中的叶绿素和类胡



DXS. 1-deoxyxylulose-5-phosphate synthase; IPPI. Isoprene pyrophosphate isomerase; GGPS. Geranylpyrogeryl pyrophosphate synthase; PSY. Phytoene synthase; PDS. Phytoene dehydrogenase; Z-ISO. 15-*cis*- ζ -carotene isomerase; ZDS. ζ -carotene dehydrogenase; crtISO. Carotene isomerase; LCYE. Lycopene α -cyclase; LCYB. Lycopene β -cyclase; CYP97A3. β -ring hydroxylase; CCD. 9-*cis*-beta-carotene 9', 10'-cleaving dioxygenase; ZEP. Zeaxanthin epoxidase; NSY. Neoxanthin synthase; NCED. 9-*cis*-epoxy carotenoid dioxygenase; ABA2. Xanthoxin dehydrogenase; AAO. ABA-aldehyde oxidase; CYP707A. Absciscic acid 8'-hydroxylase; AOG. Abscisate beta-glucosyltransferase

植物类胡萝卜素含量不仅受类胡萝卜素合成途径关键酶的影响,也受降解途径相关酶的影响。在植物体中有两条主要的类胡萝卜素降解途径,分别通过类胡萝卜素双加氧酶(CCD)和 9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶(NCED)作用完成^[30]。牡丹叶片发育过程中,NCED 基因在 S3 时期上调,导致类胡萝卜素积累减少^[2]。过量表达 *AtCCD4* 的两个转基因水稻品系中叶片 β -胡萝卜素和叶黄素的水平显著降低^[31],表明 CCD 基因的上调表达促进了类胡萝卜素的降解,导致彩色植物叶片中类胡萝卜素含量下降。‘中油桃 9 号’的果肉内 *CCD4* 呈极显著上调表达,导致类胡萝卜素大量降解,而在黄肉突变体中的表达水平一直较低,因此 *CCD4* 基因的表达差异可能是导致果肉中类胡萝卜素含量差异显著的关键原因。

是木质素和黄酮类化合物生物合成的上游代谢途径^[32]。类黄酮是植物重要的次生代谢产物,通常在体内以糖基化的形式存在,可以增加类黄酮在细胞内的稳定性、溶解性及转运特性。牡丹不同叶色阶段的转录组测序结果表明,次生代谢生物合成途径与牡丹叶色变化的机制有关^[2]。在花青素合成途径中,主要结构基因和调控基因查尔斯酮合成酶(CHS)是其中核心酶,可以催化香豆酰辅酶 A 和丙二酰辅酶 A 生成查尔酮。有研究显示 *BpCHS2* 与 *BpCHS3* 是紫雨桦叶色紫色形成的重要基因^[33]。小苍兰 *FhCHS1* 的转基因矮牵牛则表现出从白色到粉红色的花色变化,*FhCHS1* 的表达模式与花发育过程中花青素的积累模式显著相关,结果表明 *FhCHS1* 在小苍兰中黄酮类化合物的生物合成中起重要作用,并可用于修饰其他植物中黄酮类化合物的组分^[34]。海棠转基因 *McCHS* 过表达烟草品系叶片中显示出更高的花青素积累,几种花色素苷生物合成基因的表达水平高于对照植物^[35]。花青素合成酶(ANS)是花青素生物合成的下游基因,其催化无色的隐色花青素氧化成相应的有色花青素。

在对菊花^[36]、苹果^[37]和甘薯^[38]的研究中都发现 ANS 是影响植物中花青素积累的关键基因。根据转录组数据,4 种花青素结构基因包括 *F3H*、*F3'H*、*DFR* 和 *ANS* 在紫红色牡丹叶片中上调,在黄绿色叶片中下调^[2]。对茶树紫芽的荧光定量 PCR 测定发现, *PAL*、*C4H*、*CHS*、*CHI*、*F3H*、*F3'H*、*F3'5'H*、*DFR* 和 *ANS* 基因在幼嫩紫叶中均呈上调表达,从而促进花青素的合成,使芽叶呈现紫色^[39]。

在花青素生物合成途径中,结构基因如 *F3H*、*DFR* 和 *ANS* 的空间和时间表达通常由来自 *MYB*、*bHLH* 和 *WD40* 家族的转录因子控制^[40]。转录因子通过与结构基因启动子顺式作用元件结合,调控代谢途径中的基因时空表达和表达强度,进而调控植物叶片的呈色。*WD40* 为调控元宝槭^[41]和血红鸡爪槭^[42]花青素苷表达的转录因子。在茶树紫芽中发现 2 个 *MYB* 转录因子、1 个 *bHLH* 转录因子在紫芽中显著上调表达^[39]。紫叶大白菜 *BrMYB2* 基因中第一内含子区域上的缺失突变促进了 *BrMYB2* 基因的表达,白色叶球大白菜 *BrMYB2* 基因中第一内含子中的大片段插入导致该基因极低水平表达,是使普通大白菜不积累花青素的关键原因^[43]。

4 光合作用和叶绿体发育相关基因对叶片呈色的影响

光合作用是植物赖以生存的基础,也是植物对外界环境刺激最敏感的生理过程之一。光系统 I (PS I)是由至少 13 个独立亚基多肽组成的嵌于光合膜上的色素蛋白复合物,在植物中主要分布于叶绿体类囊体膜基质膜区,在光合反应中主要起催化光电子传递的作用^[44-46]。光合作用基因差异表达抑制了光合作用的正常进行,影响叶片的正常发育。在高等植物中所有已知的编码 PS I 蛋白亚基的基因都已经被克隆,依据这些基因被发现的先后顺序依次命名为 *PsaA*~*PsaN*。棉花 *PsbS* 基因导入烟草后在叶片中得到了表达,使转基因烟草株系的叶绿素含量增加,转基因烟草的净光合速率都普遍高于野生型烟草,表明 *PsbS* 基因影响光系统 II 中的功能^[47]。过量表达竹子 *PePsbS1* 和 *PePsbS2* 的转基因拟南芥植株均显示出增强的光保护作用^[48]。

彩叶植物叶色变异与叶绿体发育异常有密切关系。紫薇的黄叶突变颜色形成推测是受叶绿体发育活动的影响^[20]。花叶矢竹白叶复绿过程中 *PjELIP2* 参与类囊体蛋白组装, *PjASL2*、*PjWLP1* 参与叶绿体核糖体加工以及 *PjTCD10*、

PjAL1、*PjV1*、*PjV5B* 和 *PjCLpP5* 等对叶绿体结构起到调控作用,推测这些基因参与叶片复绿过程中叶绿体蛋白的合成和降解^[49]。植物的叶绿体利用光能并将其转化为化学能,Golden2 like (*GLK*) 基因是影响叶绿体发育的重要转录因子^[50],研究表明果实中主要以 *GLK2* 为主,而叶片等组织中 *GLK1* 和 *GLK2* 都有表达^[51]。红掌^[52]和银杏^[24]的叶色突变体中 *GLK* 基因的下调表达导致叶绿体超微结构不完整,叶绿体发育也受到破坏。菊花‘霞光飞跃’叶色突变体形成的原因可能是 *dmGLK2* 低水平表达和 *dmGLK1* 不表达导致叶绿体合成和分裂受阻,叶片细胞内叶绿体数量大大降低,进而叶绿素含量下降^[53]。有研究发现在不同光照条件下,野生型花烛中 *GLK* 基因的表达量均高于相应黄化型^[54]。

5 小结与展望

随着人们对环境要求的不断提高,以及中国园林绿化事业不断发展,景观设计趋势也在发生变化。彩叶植物能够季节性地呈现丰富的色彩,运用景观色相提高景观质量,在城市园林绿化中发挥着越来越重要的作用。因此,彩叶植物呈色机制的研究对传统品种进行定向的诱变育种和丰富园林植物多样性有着重要的理论和实际意义。彩叶植物叶片呈色主要受环境条件和遗传因素的影响。叶片色素如叶绿素、类胡萝卜素和花青素含量的比例和分布,以及其代谢途径主要是受结构基因和转录因子调控。近年来,随着彩叶植物研究的逐渐深入,叶片色素相关代谢途径逐渐得到研究,彩叶植物叶色调控的分子机制研究取得了重大进展,但还有一些问题尚待进一步探讨。首先,在叶色相关代谢途径中,转录因子与靶基因的相互作用是转录调控的主要途径。转录因子可以调控 RNA 聚合酶与 DNA 模板的结合,共同参与转录起始过程,转录因子的调控导致基因的差异表达。虽然彩叶植物相关转录因子相继被研究,但是研究的深度和广度还较浅。其次,转录因子可以进一步影响蛋白修饰如组蛋白磷酸化、乙酰化和甲基化,不同的修饰可能在不同的调控途径发挥不同的作用。另外,表观遗传也对转录有显著影响如 DNA 甲基化等,通过 DNA 甲基转移酶调控作用进一步影响基因的表达,而这些调控机理尚有待进一步研究。此外,基因的表达调控不仅受到转录调控的影响,还受到翻译调控的影响,开展这些研究均有利于更全面解析彩叶植物叶片呈色机制。

参考文献:

- [1] 姜卫兵, 庄 猛, 韩浩章, 等. 彩叶植物呈色机理及光合特性研究进展[J]. 园艺学报, 2005, **32**(2): 352-358.
JIANG W B, ZHUANG M, HAN H Z, *et al.* Progress on color emerging mechanism and photosynthetic characteristics of colored-leaf plants[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, **32**(2): 352-358.
- [2] LUO J R, SHI Q Q, NIU L X, *et al.* Transcriptomic analysis of leaf in tree peony reveals differentially expressed pigments genes[J]. *Molecules*, 2017, **22**(2): 324.
- [3] 赖金莉, 李欣欣, 陈凌艳, 等. 银丝竹 3 种颜色叶片光合特性研究[J]. 生态环境学报, 2018, **27**(2): 255-261.
LAI J L, LI X X, CHEN L Y, *et al.* Photosynthetic characteristics of three different colors of leaves of *Bambusa multiplex* cv. *silverstrip*[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2018, **27**(2): 255-261.
- [4] 王欢利. 黄叶银杏呈色基础及适应性差异[D]. 南京: 南京林业大学, 2015.
- [5] NAGATA N, TANAKA R, SATOH S, *et al.* Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of *Prochlorococcus* species[J]. *The Plant Cell*, 2005, **17**(1): 233-240.
- [6] ADHIKARI N D, FROELICH J E, STRAND D D, *et al.* GUN4-porphyrin complexes bind the ChlH/GUN5 subunit of Mg-chelatase and promote chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2011, **23**(4): 1 449-1 467.
- [7] 王平荣, 张帆涛, 高家旭, 等. 高等植物叶绿素生物合成的研究进展[J]. 西北植物学报, 2009, **29**(3): 629-636.
WANG P R, ZHANG F T, GAO J X, *et al.* An overview of chlorophyll biosynthesis in higher plants[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, **29**(3): 629-636.
- [8] LU M Q, HAN J Y, ZHU B Y, *et al.* Significantly increased amino acid accumulation in a novel albino branch of the tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Planta*, 2019, **249**(2): 363-376.
- [9] WU Q J, CHEN Z D, SUN W J, *et al.* De novo sequencing of the leaf transcriptome reveals complex light-responsive regulatory networks in *Camellia sinensis* cv. *baijiguan*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 332.
- [10] WANG L, YUE C, CAO H L, *et al.* Biochemical and transcriptome analyses of a novel chlorophyll-deficient chlorina tea plant cultivar[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, **14**: 352.
- [11] LI C F, XU Y X, MA J Q, *et al.* Biochemical and transcriptomic analyses reveal different metabolite biosynthesis profiles among three color and developmental stages in 'Anji Baicha' (*Camellia sinensis*)[J]. *BMC Plant Biology*, 2016, **16**: 195.
- [12] SAKURABA Y, RAHMAN M L, CHO S H, *et al.* The ricefaded green leaf locus encodes protochlorophyllide oxidoreductase B and is essential for chlorophyll synthesis under high light conditions[J]. *The Plant Journal*, 2013, **74**(1): 122-133.
- [13] REINBOTHE S, REINBOTHE C, LEBEDEV N, *et al.* POR A and PORB, two light-dependent protochlorophyllide-reducing enzymes of angiosperm chlorophyll biosynthesis[J]. *The Plant Cell*, 1996: 763-769.
- [14] SU Q, FRICK G, ARMSTRONG G, *et al.* POR C of *Arabidopsis thaliana*: a third light- and NADPH-dependent protochlorophyllide oxidoreductase that is differentially regulated by light [J]. *Plant Molecular Biology*, 2001, **47**(6): 805-813.
- [15] SPERLING U, VAN CLEVE B, FRICK G, *et al.* Overexpression of light-dependent POR A or PORB in plants depleted of endogenous POR by far-red light enhances seedling survival in white light and protects against photooxidative damage [J]. *The Plant Journal*, 1997, **12**(3): 649-658.
- [16] 梁 迪, 杨凤玺, 叶庆生, 等. 墨兰 '达摩' 原叶绿素酸酯氧化还原酶基因 CsPORB 功能的初步研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, **27**(3): 285-293.
LIANG D, YANG F X, YE Q S, *et al.* Preliminary study on the function of NADPH: protochlorophyllide oxidoreductase (CsPORB) gene in *Cymbidium sinense* 'dharma'[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, **27**(3): 285-293.
- [17] 姜可以. 花叶矢竹叶绿素生物合成关键基因 PjPORB 和 PjCAO 的克隆与功能分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2013.
- [18] AMIR-SHAPIRA D, GOLDSCHMIDT E E, ALTMAN A. Chlorophyll catabolism in senescing plant tissues; *In vivo* breakdown intermediates suggest different degradative pathways for *Citrus* fruit and parsley leaves[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1987, **84**(7): 1 901-1 905.
- [19] HÖRTENSTEINER S. Update on the biochemistry of chlorophyll breakdown[J]. *Plant Molecular Biology*, 2013, **82**(6): 505-517.
- [20] LI Y, ZHANG Z Y, WANG P, *et al.* Comprehensive transcriptome analysis discovers novel candidate genes related to leaf color in a *Lagerstroemia indica* yellow leaf mutant[J]. *Genes & Genomics*, 2015, **37**(10): 851-863.
- [21] 孟祥州, 严 菊, 邢宏堃, 等. 水稻 NOL(NYC1-like) 基因序列多样性、单倍型效应以及表达谱分析[J]. 分子植物育种, 2015, **13**(3): 491-496.
MENG X Z, YAN J, XING H K, *et al.* DNA sequence diversity, haplotype effects and expression profiling analysis of NOL(NYC1-like) gene in rice[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2015, **13**(3): 491-496.
- [22] HENRIQUEZ M A, SOLIMAN A, LI G Y, *et al.* Molecular cloning, functional characterization and expression of potato (*Solanum tuberosum*) 1-deoxy-D-xylulose 5-phosphate synthase 1 (StDXS1) in response to *Phytophthora infestans* [J]. *Plant Science*, 2016, **243**: 71-83.
- [23] BURKHARDT P K, BEYER P, WUNN J, *et al.* Transgenic rice (*Oryza sativa*) endosperm expressing daffodil (*Narcissus pseudonarcissus*) phytoene synthase accumulates phytoene, a key intermediate of provitamin A biosynthesis[J]. *The Plant Journal*, 1997, **11**(5): 1 071-1 078.
- [24] LI W X, YANG S B, LU Z G, *et al.* Cytological, physiological, and transcriptomic analyses of golden leaf coloration in *Ginkgo biloba* L[J]. *Horticulture Research*, 2018, **5**: 12.
- [25] 姜蓓蓓. 人工低温胁迫下两种水培色叶植物的抗寒性研究[D]. 长沙: 中南林业科技大学, 2018.
- [26] WU H Y, SHI N R, AN X Y, *et al.* Candidate genes for yellow leaf color in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and major related metabolic pathways according to transcriptome profiling[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, **19**(6): 1 594.

[27] PARK H Y, SEOK H Y, *et al.* Overexpression of *Arabidopsis* ZEP enhances tolerance to osmotic stress[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2008, **375**(1): 80-85.

[28] GONZALEZ-JORGE S, MEHRSHAH P, *et al.* ZEAXANTHIN EPOXIDASE activity potentiates carotenoid degradation in maturing seed[J]. *Plant Physiology*, 2016, **171**(3): 1 837-1 851.

[29] JIANG Y, SONG H Y, *et al.* Comparative transcriptome analysis provides global insight into gene expression differences between two orchid cultivars[J]. *PLoS One*, 2018, **13**(7): e0200155.

[30] RUIZ-SOLA M Á, RODRÍGUEZ-CONCEPCIÓN M. Carotenoid biosynthesis in *Arabidopsis*: a colorful pathway[J]. *The Arabidopsis Book*, 2012, **10**: e0158.

[31] SONG M H, LIM S H, KIM J K, *et al.* In planta cleavage of carotenoids by *Arabidopsis* carotenoid cleavage dioxygenase 4 in transgenic rice plants[J]. *Plant Biotechnology Reports*, 2016, **10**(5): 291-300.

[32] 郭光艳, 柏 峰, 刘 伟, 等. 转录因子对木质素生物合成调控的研究进展[J]. 中国农业科学, 2015, **48**(7): 1 277-1 287.

GUO G Y, BAI F, LIU W, *et al.* Advances in research of the regulation of transcription factors of lignin biosynthesis[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2015, **48**(7): 1 277-1 287.

[33] 姜 晶, 王 芳, 路 芳, 等. 紫雨桦花色苷含量的时空变化及相关基因的表达特性分析[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2017, **37**(2): 53-59.

JIANG J, WANG F, LU F, *et al.* Spatial and temporal content levels of anthocyanin and the expression characters of some related genes in *Betula pendula*[J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2017, **37**(2): 53-59.

[34] SUN W, MENG X Y, *et al.* Molecular and biochemical analysis of *Chalcone* synthase from *Freesia* hybrid in flavonoid biosynthetic pathway[J]. *PLoS One*, 2015, **10**(3): e0119054.

[35] TAI D Q, TIAN J, ZHANG J, *et al.* A *Malus* crabapple *Chalcone* synthase gene, McCHS, regulates red petal color and flavonoid biosynthesis [J]. *PLoS One*, 2014, **9**(10): e110570.

[36] CHEN S M, LI C H, ZHU X R, *et al.* The identification of flavonoids and the expression of genes of anthocyanin biosynthesis in the *Chrysanthemum* flowers[J]. *Biologia Plantarum*, 2012, **56**(3): 458-464.

[37] ZHANG J, HAN Z Y, TIAN J, *et al.* The expression level of anthocyanidin synthase determines the anthocyanin content of crabapple (*Malus* sp.) petals [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2015, **37**(6): 109.

[38] ZHOU W, HUANG C T, GONG Y F, *et al.* Molecular cloning and expression analysis of an ANS gene encoding anthocyanidin synthase from purple-fleshed sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) lam][J]. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2010, **28**(1): 112-121.

[39] 向 奕, 刘硕谦, 龚志华, 等. 茶树紫芽中花青素形成相关基因差异表达分析[J]. 茶叶科学, 2018, **38**(5): 439-449.

XIANG Y, LIU S Q, GONG Z H, *et al.* Differential expression analysis of genes related to anthocyanin biosynthesis in purple buds of tea plant(*Camellia sinensis*)[J]. *Journal of Tea Science*, 2018, **38**(5): 439-449.

[40] LUO J R, DUAN J J, HUO D, *et al.* Transcriptomic analysis reveals transcription factors related to leaf anthocyanin biosynthesis in *Paeonia qiu*[J]. *Molecules*, 2017, **22**(12): 2 186.

[41] 马立敏. 元宝枫叶片花色苷相关基因克隆与序列分析[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2016.

[42] 安龙杰. 鸡爪槭叶片花色苷合成关键基因的克隆及序列分析[D]. 河北保定: 河北农业大学, 2012.

[43] 何 琼. 紫心大白菜花青素合成和积累的分子机理研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2018.

[44] JANSSEN S. The light-harvesting chlorophyll ab-binding proteins[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1994, **1184**(1): 1-19.

[45] CHITNIS P R. Photosystem I[J]. *Plant Physiology*, 1996, **111**(3): 661-669.

[46] JANSSEN S, ANDERSEN B, SCHELLER H V. Nearest-neighbor analysis of higher-plant photosystem I holocomplex [J]. *Plant Physiology*, 1996, **112**(1): 409-420.

[47] 曾晓燕, 赵瑞海, 李志博, 等. 棉花 PsbS 基因对烟草光合特性的影响[J]. 新疆农业科学, 2019, **56**(4): 589-598.

ZENG X Y, ZHAO R H, LI Z B, *et al.* Effects of cotton PsbS gene on photosynthetic characteristics of tobacco[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2019, **56**(4): 589-598.

[48] LOU Y F, SUN H Y, WANG S N, *et al.* Expression and functional analysis of two PsbS genes in bamboo (*Phyllostachys edulis*) [J]. *Physiologia Plantarum*, 2018, **163**(4): 459-471.

[49] 成敏敏. 花叶矢竹叶色复绿过程光合生理特性与相关基因表达分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2017.

[50] WANG P, FOURACRE J, KELLY S, *et al.* Evolution of GOLDEN2-LIKE gene function in C₃ and C₄ plants [J]. *Planta*, 2013, **237**(2): 481-495.

[51] 唐亚萍, 杨生保, 杨 涛, 等. 转化同源 Golden Like 转录因子提高番茄品质的研究[J]. 分子植物育种, 2017, **15**(10): 3 969-3 975.

TANG Y P, YANG S B, YANG T, *et al.* Study on the transformation of homologous golden like transcription factor to improve the quality of tomato[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2017, **15**(10): 3 969-3 975.

[52] YANG Y X, CHEN X X, XU B, *et al.* Phenotype and transcriptome analysis reveals chloroplast development and pigment biosynthesis together influenced the leaf color formation in mutants of *Anthurium andraeanum* ‘Sonate’[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, **6**: 139.

[53] 卢珍红, 莫锡君, 蒋亚莲, 等. 菊花黄化突变体初步研究[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2017, **37**(2): 60-68.

LU Z H, MO X J, JIANG Y L, *et al.* The preliminary study of chlorina mutant in *Dendranthema morifolium*[J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2017, **37**(2): 60-68.

[54] 王 艳. 花烛叶色突变体叶绿体发育基因 GLK 的表达特征分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.

(编辑:裴阿卫)