

# Advances in Research on Plant Chloroplast Development

Baohua Jin, Qianwen Ge

Zhejiang Normal University, Jinhua Zhejiang  
Email: 359163975@qq.com

Received: Nov. 14<sup>th</sup>, 2018; accepted: Nov. 23<sup>rd</sup>, 2018; published: Nov. 30<sup>th</sup>, 2018

---

## Abstract

Chloroplasts are important organelles for photosynthesis of green plants, and they are highly concerned by researchers. At present, there is a certain research basis for the structure and function of chloroplasts, but the molecular mechanism of chlorophyll metabolism and regulation in specific chloroplast development remains to be further studied. This article summarizes the development of chloroplasts, the synthesis of chlorophyll and catabolism, in order to better promote the understanding of chloroplasts.

## Keywords

Chloroplast, Photosynthesis, Chlorophyll

---

## 植物叶绿体发育研究进展

金宝花, 葛倩雯

浙江师范大学, 浙江 金华  
Email: 359163975@qq.com

收稿日期: 2018年11月14日; 录用日期: 2018年11月23日; 发布日期: 2018年11月30日

---

## 摘要

叶绿体是绿色植物进行光合作用的重要细胞器, 其备受研究学者的关注。目前对叶绿体的结构、功能等已有一定的研究基础, 但具体叶绿体发育中叶绿素的代谢过程及调控的分子机制仍有待深入研究。本文从叶绿体的发育、叶绿素的合成以及分解代谢等方面进行概述, 以期能更好地促进人们对叶绿体的了解。

## 关键词

叶绿体, 光合作用, 叶绿素

Copyright © 2018 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

## 1. 引言

光合作用是“地球上最重要的化学反应”，它是绿色植物和蓝细菌利用光能将二氧化碳和水合成有机物并释放氧气的过程，为几乎所有的地球生命活动提供有机物、能量和氧气。每年地球上通过光合作用合成的有机物约为 2200 亿吨，相当于人类每年所需能耗的 10 倍，是作物及生物质能的物质基础[1]。

光合作用的载体是叶绿体，绿色植物进行光合作用的前提条件是叶绿体的正常发育，这一过程受到细胞核、叶绿体基因组控制，并被多种途径所调控。叶绿体中的叶绿素(Chlorophyll, Chl)在收集传递光能以及驱动电子传递过程中起着重要的作用。每年约有  $10^9$  数量的叶绿素伴随着季节的交替而合成降解，一年同化的碳素相当于四五千亿吨的有机物质，因此叶绿素的合成和降解是地球上最重要的一种生化反应[2]。

叶绿素的光吸收特性使其很容易产生对细胞具有破坏性的光毒性，这一现象在高光条件下的叶肉细胞中很容易观察到。叶绿素在吸收光能产生氧气的同时，也会产生一部分活性氧，活性氧大量积累会引起细胞凋亡，给植物带来不可逆的伤害[3]。所以叶绿素的新陈代谢受到高度精密的调控。已有大量研究表明，在植物发育衰老的过程中，叶绿素的降解是由基因组高度调控的[4]。

## 2. 叶绿素的代谢过程

### 2.1. 叶绿素的合成

高等植物的叶绿素生物合成是由一系列酶促反应组成的。通过前人大量的研究和报道，控制高等植物叶绿素生物合成的基因及其编码的酶已被鉴定出，共有 15 种酶参与催化[5]。如图 1 所示，叶绿素的生物合成过程主要可以分为三个部分：1) 合成  $\delta$ -氨基酮戊酸(ALA)；2) 8 分子 ALA 合成原卟啉原 IX；3) 完成后续叶绿素合成步骤。合成反应的起始步骤是在叶绿体基质中合成 ALA。谷氨酸在谷酰胺 tRNA 还原酶(GluTR)和谷氨酸-1-半醛转氨酶(GSA-AT)催化下生成 ALA。这是调控叶绿素合成速率的关键步骤，其中的 GluTR 是关键酶[6]。

此后，8 分子 ALA 先后在  $\delta$ -氨基酮戊酸脱氢酶(ALAD)、脱乙酰壳多糖脱氢酶(PBD)、尿卟啉原 III 合酶(UroS)、尿卟啉原 III 脱氢酶(UroD)和粪卟啉原氧化酶(CPO)的催化下，先后生成胆色素原、尿卟啉原 III 和粪卟啉原 III，最终生成 1 分子原卟啉原 III。以上反应的进行，使亲水的谷氨酸逐渐转变为疏水的原卟啉原 III，同时开始具备一定光敏性，反应的进行场所逐渐由叶绿体基质转移到类囊体膜。在线粒体和类囊体膜上，可以同时检测到原卟啉原氧化酶(PPX)的活性，这种酶可以催化原卟啉原 III 转化为原卟啉 IX。在线粒体中，原卟啉 III 在铁螯合酶(FeCh)催化下与铁螯合，生成亚铁血红素；在类囊体中，在镁螯合酶(MgCh)催化下与镁螯合，生成 Mg-原卟啉 IX。因此在形成原卟啉 IX 后，合成途径便产生两条分支，一条是形成叶绿素，一条是形成亚铁血红素。

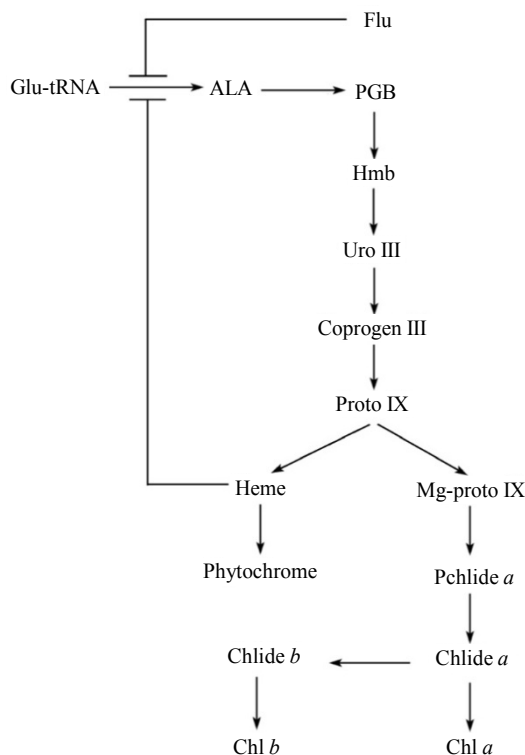


Figure 1. Chlorophyll a synthesis mechanism diagram [6]

图 1. 叶绿素 a 合成机理图[6]

Mg-原卟啉IX在 Mg-原卟啉IX甲基转移酶(MTF)、Mg-原卟啉IX单甲酯环化酶(MTC)和 8-乙烯基还原酶(VR)的催化下, 接受 S-腺苷甲硫氨酸的甲基而产生环戊酮环, 生成原脱植基叶绿素 *a*。原脱植基叶绿素 *a* 在 NADPH-原脱植基叶绿素氧化还原酶(POR)催化下, 被还原成脱植基叶绿素 *a*。POR 酶是由小基因家族编码的, 在拟南芥中, *PORA* 是黑暗诱导的, *PORB* 本底性表达, *PORC* 受光诱导。原脱植基叶绿素 *a*、NADPH、POR 形成的三元复合物, 是白色体向叶绿体转化的关键。此后在叶绿素合成酶作用下, 最终生成叶绿素 *a* [3] [7] [8] [9] [10]。

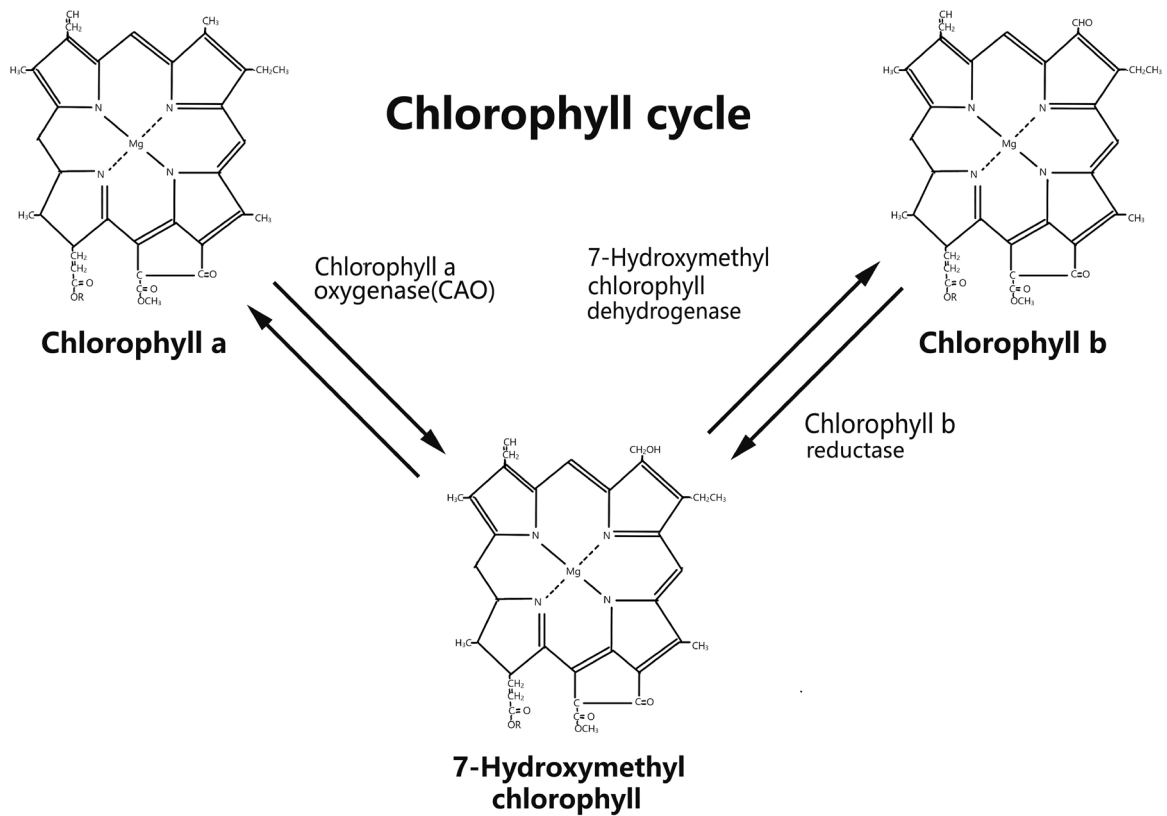
## 2.2. 叶绿素循环

在叶绿素 *b* 的形成上, 主要进行的是原脱植基叶绿素 *a* 向原脱植基叶绿素 *b* 的转变, 也有一部分叶绿素 *b*, 是叶绿素 *a* 在叶绿素 *a* 加氧酶(CAO)的催化下直接发生转变的。叶绿素 *b* 也能在叶绿素 *b* 还原酶(CBR)、羟基叶绿素 *a* 还原酶(HAR)催化下再次转变为叶绿素 *a*。此后的研究发现叶绿素 *b* 还原酶是两种不同的短链, 分别称为 NON-YELLOW COLORING1 (NYC1)和 NYC1-LIKE (NOL), 这两种蛋白以异聚肽的形式形成复合物, 催化叶绿素 *b* 还原。这种原脱植基叶绿素 *a* 与原脱植基叶绿素 *b*, 或叶绿素 *a* 与叶绿素 *b* 的互相转变, 称为叶绿素循环[11] [12], 如图 2 所示。

这种循环可以帮助植株更好地适应光照发生改变的环境, 因为叶绿素 *a* 和叶绿素 *b* 具有不同范围地吸收光谱, 能使植物最大效率地利用不同强度的光照能量。叶绿素 *b* 向叶绿素 *a* 的转化是早期叶绿素降解的重要步骤[13] [14]。

## 2.3. 叶绿素的降解

叶绿素降解机理因其所处环境的不同而异, 长时间受光辐射、黑暗诱导、组织衰败、果实成熟、逆



**Figure 2.** Chlorophyll cycle [12]

**图 2.** 叶绿素的循环[12]

境胁迫等均会引起叶绿素降解。在叶片衰老过程中叶绿素不断分解，导致叶绿素和类胡萝卜素的比例发生变化而使叶片呈现出黄色。叶绿素的降解可以大致分为两个部分：1) 有色组件转化成初级荧光叶绿素代谢物(pFCC)；2) pFCC 经非酶促异构化修饰，转化为非荧光叶绿素分解代谢物(NCC)，被运至液泡进一步降解为单吡咯[15] [16]。

叶绿素 *a* 在脱镁螯合酶作用下释放中心 Mg 原子，生成脱镁叶绿素 *a*。脱镁叶绿素 *a* 在脱镁叶绿素酶 (PPH) 的催化下脱去植醇，生成脱镁叶绿酸 *a*。体外实验分析表明，脱镁叶绿酸被进一步降解为初生荧光叶绿素代谢物(pFCC)。在 pFCC 中，脱镁叶绿酸的卟啉大环在吡咯 A 和 B 之间已被氧分解。这一反应可分为两个步骤：第一步是脱镁叶绿酸 *a* 在定位于叶绿体内膜的脱镁叶绿酸 *a* 氧化酶(PAO) 的催化下，形成红色叶绿素降解产物(RCC)。第二步是在 RCC 还原酶(RCCR) 催化下形成 pFCC。由于 PAO 是整个叶绿素降解过程的关键酶，因此叶绿素降解过程也可以叫作 PAO 途径。

进一步的研究表明，体外 pFCC (半衰期为 30 分钟) 在 pH 为 4.9 时互变异构化到相应的非荧光叶绿素分解代谢物(NCC)。pFCC 在叶绿体基质中经过几次修饰之后，经 ABC 运载体运输至液泡中，在液泡的酸性环境中发生非酶学异构形成最终的 NCC，最后转化成单吡咯，至此完成叶绿素的降解[10] [15] [17] [18] [19] [20]。

### 3. 叶绿素代谢的调控

#### 3.1. 叶绿素合成的调控

已有大量研究从基因表达、生理生化方向揭示了叶绿素生物合成的调控途径。对于叶绿素的生物合

成调控, 能在基因表达变化水平上较明显地观察到, 其能影响到相应调节蛋白的浓度, 进而对叶绿素生物合成起调控作用[14]。

GluTR 是催化叶绿素生物合成的第一个酶, 大量证据表明该酶的活性受细胞内亚铁血红素含量的调控。但同样有其他调控机制在发挥作用, FLU 就是其中之一。FLU 是第一个被鉴定为四吡咯生物合成的潜在调节因子, 研究表明 FLU 能调控 GluTR 的活性, 酵母双杂交证明 FLU 能与 GluTR 直接发生作用, 调控四吡咯的合成[21]。

GUN4 首次在缺失质核信号的拟南芥突变体上被鉴定到。序列分析显示, GUN4 的 N 端并不是高度保守, 暗示 GUN4 的功能不止是调节叶绿素合成; 其 C 端具有较高的结构和空间保守性。虽然 C 端结构具有相似性, 但其开放性和原卟啉IX结合位点是不一样的。GUN4 在被细胞积累时将与原卟啉IX结合, 通过调节质核信号的方式对叶绿素合成进行调控, 使植物感光。

PIF1 是一个螺旋-转角-螺旋蛋白, 免疫沉淀分析发现 PIF1 能与光敏色素 A 和 B 发生作用, 但在与 DNA 结合后, 这种作用并未发生。由此推测 PIF1 是叶绿素合成的负调控因子, 但活化的色素会干扰 PIF1 的功能。

有研究还发现拟南芥叶绿体的发育受一对 GLK 基因调控。GLK 蛋白是转录因子超家族的成员, 系统发育分析表明 GLK 基因对在单子叶植物和双子叶植物中进行单独复制。GLK 基因可以调节不同植物的叶绿体发育[22]。

### 3.2. 叶绿素降解的酶调控

叶绿素在降解过程中会形成很多中间代谢产物, 由于各类叶绿素降解酶(CCEs)的催化调节作用, 这些代谢物能按一定方向和速率有序发生反应, 最终完成叶绿素到四吡咯的降解过程。目前已知六种叶绿素降解酶, 分别是 NOL、NYC1、HAR、PPH、PAO 和 RCCR, 以及一种金属螯合物 MCS 参与叶绿素降解。编码这些酶的基因已先后在水稻、拟南芥等模式作物中被鉴定, 它们的转录表达情况一旦发生改变, 就会影响到叶绿素降解, 进而体现出叶片黄化或衰老的表型变化。

除了 CCEs 对叶绿素降解的直接调控外, 一些调控内源激素的酶也能进行间接调控。赤霉素(GAs)是高等植物中的一种重要的内源激素, 在打破休眠、促进营养生长、防止器官脱落等方面发挥作用。GA2 氧化酶能促进赤霉素及其前提物质的失活和降解, 有效降低植物体内赤霉素含量。*BnGA2ox6* 是编码 GA2 氧化酶的基因, 能促进赤霉素失活降解, 间接影响叶绿素生物合成; 并且能直接调控叶绿素降解酶的基因表达, 抑制叶绿素降解[13] [23] [24]。

### 3.3. 叶绿素降解的持绿蛋白(SGR)调控

持绿蛋白(STAY-GREEN Proteins, SGR)是叶绿素降解过程的关键调控因子, 其功能独立于 PAO 酶。序列比对分析显示持绿蛋白是一种高度保守的蛋白, 检测不到任何特征域, 推测其作为调节蛋白参与调节叶绿素降解, 而不具备酶的功能[25]。

SGR 在高等植物中通常具有两个及以上的同系物。系统发育分析显示 SGR 蛋白家族可以分为两大类: 一类是真实的 SGR 亚家族, 其突变体具有持绿表型; 一类是 SGR-LIKE 亚家族(SGRL), 与 SGR 有较大差别, 但在不同植物中高度保守。在拟南芥、水稻、豌豆、番茄、甜椒、高羊茅、苜蓿和大豆等植物中, SGR1 直系同源物的突变均会产生持绿的表型。

*SGR1* 和 *SGR2* 的表达在自然衰老和暗诱导衰老期间表达均增加, 但却具有相反的功能。*SGR1* 以及 *SGR2* 均与 LHC II 相互作用, 但不同的是, *SGR2* 与叶绿素降解酶的相互作用十分有限。此外, *SGR1* 与 *SGR2* 形成同二聚体或异二聚体, 干扰 *SGR1* 与叶绿素降解酶的相互作用, 在叶绿素降解中起负调控作用,

平衡叶绿体中的叶绿素分解代谢[26]。

#### 4. 展望

植物光合作用的意义在于：首先，制造了有机物，为人类和动物的生存提供了保障；其次，实现了转化并储存太阳能的过程，为地球上的生物提供了直接或间接的能量；然后，使得大气中的氧和二氧化碳的含量相对稳定；最后，光合作用对生物的进化具有重要的作用。

叶绿体作为光合作用的载体，其发育和调控机制非常复杂，受到多种因素的影响，其中叶绿素的代谢作为发育过程中主要的内部条件之一，对其进行深入研究，能够完善人们对叶绿素结构功能的认识。

综上所述，光合作用研究，与农业、能源、环境科学与技术的发展密切相关。在现有的基础上有望取得新的研究成果，为农业、能源和环境的可持续发展提供强大的推动力。围绕叶绿体发育开展的研究方向可促进光合作用研究成果在农业和能源等科学中做出重要贡献。

#### 参考文献

- [1] 匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控[M]. 江苏: 江苏科学技术出版社, 2003.
- [2] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 55-65.
- [3] Zhou, B., Peng, D., Lin, J., *et al.* (2011) Heterologous Expression of a Gibberellin 2-Oxidase Gene from *Arabidopsis Thaliana* Enhanced the Photosynthesis Capacity in *Brassica napus* L. *Journal of Plant Biology*, **1**, 23-32. <https://doi.org/10.1007/s12374-010-9139-2>
- [4] Yaronskaya, E., Ziemann, V., Walter, G., *et al.* (2003) Metabolic Control of the Tetrapyrrole Biosynthetic Pathway for Porphyrin Distribution in the Barley Mutant *Albostrians*. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, **4**, 512-522. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01825.x>
- [5] Tanaka, A. and Tanaka, R. (2006) Chlorophyll Metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, **3**, 248-255. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.011>
- [6] 史典义, 等. 植物叶绿素合成、分解代谢及信号调控[J]. 遗传, 2009, 31(7): 698-704.
- [7] Bollivar, W. (2006) Recent Advances in Chlorophyll Biosynthesis. *Photosynthesis Research*, **2**, 173-194.
- [8] Dijkstra, C., Adams, E., Bhattacharya, A., *et al.* (2008) Over-Expression of a Gibberellin 2-Oxidase Gene from *Phaseolus coccineus* L. Enhances Gibberellin Inactivation and Induces Dwarfism in *Solanum* Species. *Plant Cell Reports*, **3**, 463-470. <https://doi.org/10.1007/s00299-007-0471-z>
- [9] Rudiger, W. (1997) Chlorophyll Metabolism: From Outer Space down to the Molecular Level. *Phytochemistry*, **7**, 1151-1167. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(97\)80003-9](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(97)80003-9)
- [10] Eckhardt, U., Grimm, B. and Hortensteiner, S. (2004) Recent Advances in Chlorophyll Biosynthesis and Breakdown in Higher Plants. *Plant Molecular Biology*, **1**, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s11103-004-2331-3>
- [11] Mur, L.A.J., Aubry, S., Mondhe, M., *et al.* (2010) Accumulation of Chlorophyll Catabolites Photosensitizes the Hypersensitive Response Elicited by *Pseudomonas syringae* in *Arabidopsis*. *New Phytologist*, **1**, 161-174. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03377.x>
- [12] Tanaka, A., Ito, H., Tanaka, R., *et al.* (1998) Chlorophyll a Oxygenase (CAO) Is Involved in Chlorophyll b Formation from Chlorophyll a. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **21**, 12719-12723. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.21.12719>
- [13] Yan, J., Liao, X., He, R., *et al.* (2017) Ectopic Expression of GA 2-Oxidase 6 from Rapeseed (*Brassica napus* L.) Causes Dwarfism, Late Flowering and Enhanced Chlorophyll Accumulation in *Arabidopsis Thaliana*. *Plant Physiology and Biochemistry*, **111**, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.11.008>
- [14] Huq, E., Al-Sady, B., Hudson, M., *et al.* (2004) Phytochrome-Interacting Factor 1 Is a Critical bHLH Regulator of Chlorophyll Biosynthesis. *Science*, **5692**, 1937-1941. <https://doi.org/10.1126/science.1099728>
- [15] Ren, G., An, K., Liao, Y., *et al.* (2007) Identification of a Novel Chloroplast Protein AtNYE1 Regulating Chlorophyll Degradation during Leaf Senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **3**, 1429-1441. <https://doi.org/10.1104/pp.107.100172>
- [16] Takamiya, K.-I., Tsuchiya, T. and Ohta, H. (2000) Degradation Pathway(s) of Chlorophyll: What Has Gene Cloning Revealed. *Trends in Plant Science*, **10**, 426-431. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01735-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01735-0)

- [17] Oberhuber, M., Berghold, J., Breuker, K., *et al.* (2003) Breakdown of Chlorophyll: A Nonenzymatic Reaction Accounts for the Formation of the Colorless “Nonfluorescent” Chlorophyll Catabolites. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **12**, 6910-6915. <https://doi.org/10.1073/pnas.1232207100>
- [18] Hörtensteiner, S. and Kräutler, B. (2011) Chlorophyll Breakdown in Higher Plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)—Bioenergetics*, **8**, 977-988. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.12.007>
- [19] Rodoni, S., Muhlecker, W., Anderl, M., *et al.* (1997) Chlorophyll Breakdown in Senescent Chloroplasts—Cleavage of Pheophorbide a in Two Enzymic Steps. *Plant Physiology*, **2**, 669-676. <https://doi.org/10.1104/pp.115.2.669>
- [20] 唐蕾, 等. 植物叶绿素降解途径及其分子调控[J]. 植物生理学报, 2011, 47(10): 936-942.
- [21] Azoulay Shemer, T., Harpaz-Saad, S., Belausov, E., *et al.* (2008) Citrus Chlorophyllase Dynamics at Ethylene-Induced Fruit Color-Break: A Study of Chlorophyllase Expression, Posttranslational Processing Kinetics, and *in Situ* Intracellular Localization. *Plant Physiology*, **1**, 108-118. <https://doi.org/10.1104/pp.108.124933>
- [22] Fitter, W., Martin, D.J., Copley, M.J., *et al.* (2002) GLK Gene Pairs Regulate Chloroplast Development in Diverse Plant Species. *Plant Journal*, **6**, 713-727. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2002.01390.x>
- [23] Su, Q., Frick, G., Armstrong, G., *et al.* (2001) POR C of *Arabidopsis thaliana*: A Third Light- and NADPH-Dependent Protochlorophyllide Oxidoreductase That Is Differentially Regulated by Light. *Plant Molecular Biology*, **6**, 805-813. <https://doi.org/10.1023/A:1013699721301>
- [24] Biemelt, S., Tschiersch, H. and Sonnewald, U. (2004) Impact of Altered Gibberellin Metabolism on Biomass Accumulation, Lignin Biosynthesis, and Photosynthesis in Transgenic Tobacco Plants. *Plant Physiology*, **1**, 254-265. <https://doi.org/10.1104/pp.103.036988>
- [25] Hörtensteiner, S. (2006) Chlorophyll Degradation during Senescence. *Annual Review of Plant Biology*, **57**, 55-77. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105212>
- [26] Sakuraba, Y., Schelbert, S., Park, S.-Y., *et al.* (2012) Stay-Green and Chlorophyll Catabolic Enzymes Interact at Light-Harvesting Complex II for Chlorophyll Detoxification during Leaf Senescence in Arabidopsis. *The Plant Cell*, **2**, 507-518. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.089474>

知网检索的两种方式:

1. 打开知网页面 <http://kns.cnki.net/kns/brief/result.aspx?dbPrefix=WWJD>  
下拉列表框选择: [ISSN], 输入期刊 ISSN: 2168-5665, 即可查询
2. 打开知网首页 <http://cnki.net/>  
左侧“国际文献总库”进入, 输入文章标题, 即可查询

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: [br@hanspub.org](mailto:br@hanspub.org)