

欧阳宁, 吴健. 芳香族化合物合成生物学及在生物育种中的研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(5): 679-689.

OUYANG Ning, WU Jian. Research progress on synthetic biology of aromatic compounds and their application in biological breeding[J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(5): 679-689.

芳香族化合物合成生物学及在生物育种中的研究进展

欧阳宁¹, 吴健^{1,2}

(1 岭南现代农业科学与技术广东省实验室, 广东 广州 510642; 2 亚热带农业生物资源保护与利用
国家重点实验室/广东省植物分子育种重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要: 芳香族化合物是一类含有芳香环结构的有机小分子, 主要产生于植物和微生物, 也可以化学合成, 在化学、材料和生命科学等领域具有重要的应用价值。本文介绍了芳香族化合物的生物合成途径和合成生物学方法, 综述了其在生物育种中提高植物的香味、类黄酮和培育抗除草剂、低木质素种质等方面的应用, 并对合成生物学在芳香族化合物研究中的未来前景进行了展望。

关键词: 芳香族化合物; 合成生物学; 莽草酸途径; 生物育种; 抗除草剂; 黄酮类化合物

中图分类号: Q78; S336

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)05-0679-11

Research progress on synthetic biology of aromatic compounds and their application in biological breeding

OUYANG Ning¹, WU Jian^{1,2}

(1 Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture, Guangzhou 510642, China; 2 State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources / Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Aromatic compounds are organic small molecules that contain one or more aromatic rings in their structures. They are mainly produced by plants and microorganisms, but can also be synthesized chemically. Aromatic compounds have important applications in chemistry, materials and life sciences. This review summarized the biosynthesis pathways and synthetic biology of aromatic compounds, as well as their potential uses in improving the aroma, flavonoid content, herbicide tolerance, and lignin reduction of plants through biotechnology. The future prospect of synthetic biology in the research of aromatic compounds was discussed.

Key words: Aromatic compound; Synthetic biology; Shikimate pathway; Biological breeding; Anti-herbicide; Flavonoid compound

芳香族化合物是一类具有芳香性质的有机小分子, 包含 1 个或多个芳香环结构。这些分子在食品、化妆品、医药等领域具有重要的作用。芳香族化合物可以从植物、微生物和化学合成等多种来源

获得, 但由于其种类繁多、结构复杂、生物活性差异大以及受环境影响和资源限制等因素, 传统的生产和利用方式难以满足人们对芳香族化合物的需求。因此, 合成生物学作为一种新兴的跨学科领域, 为

收稿日期: 2023-07-28 网络首发时间: 2023-09-13 20:52:21

首发网址: <https://link.cnki.net/urlid/44.1110.S.20230913.0937.002>

作者简介: 欧阳宁, 青年研究员, 博士, 主要从事水稻芳香族化合物生物合成途径改造和水稻香味品质提升, E-mail: 525369300@qq.com; 通信作者: 吴健, 教授, 博士, 主要从事水稻功能基因挖掘与利用, E-mail: wujian@scau.edu.cn

基金项目: 岭南现代农业实验室科研项目 (NT2021001, NG2021004)

芳香族化合物的研究和应用提供了新的思路和方法,也是生物育种中的一条有效途径。合成生物学在芳香族化合物方面的应用主要包括 2 个方面:一是利用微生物或植物作为代谢工程平台,对芳香族化合物的生物合成途径进行优化或重构,提高芳香族化合物的产量和质量;二是在植物中对芳香族化合物的生物合成进行优化和改造,通过合成生物学技术,可以对植物中芳香族化合物进行定向调控和改良,从而提高作物的抗逆性、抗病性,改善营养价值和食味品质等,实现其在植物育种中的利用。本文介绍了芳香族化合物及合成生物学,重点综述芳香族化合物在生物育种中的研究进展。

1 芳香族化合物及生物合成

1.1 芳香族化合物的来源及用途

芳香族化合物是一类化学性质稳定且具有芳香性质的有机分子,通常含有一个或多个芳香环结构。这些分子的共轭 π 电子体系使其具有稳定性和芳香性质^[1]。芳香族化合物的种类非常多,包括苯、萘、吡啶、吡咯和噻吩及其衍生物等(图 1)。其中,苯是最简单的芳香化合物,苯环上每个碳原子都与一个氢原子相连形成一个六元环结构。苯环的 π 电子构成一个连续的电子体系,使其具有很强的稳定性^[2]。在某些情况下,含有苯环或其衍生物结构的化合物也能被归类为芳香族化合物。除苯环外,还有许多其他类型的芳香环,它们的共轭 π 电子体系和化学性质与苯环有所不同,但它们都具有芳香性质。萘是由 2 个苯环融合而成的多环芳香化合物,比苯更活泼,更容易发生各种反应^[3]。吡啶则是一种含有 1 个六元杂环的芳香化合物,由于含有 1 个氮原子,使其具有许多特殊的物理和化学性质^[4]。芳香族化合物是有机化学研究中的重要组成部分,其多样的结构和广泛的应用使其在化学、材料和生命科学等领域具有重要的地位。

芳香族化合物可以从多种来源获得,包括植物、微生物和化学合成等。植物中的许多挥发性油和香料都富含芳香族化合物,如薄荷 *Mentha haplocalyx* Briq. 中的薄荷醇和茉莉花 *Jasminum sambac* (L.)

Ait 中的苯乙醇等^[5-6]。微生物也是一种重要的芳香族化合物的生产来源,例如,青霉菌 *Penicillium* 和链霉菌 *Streptomyces* sp. 等微生物可以合成多种芳香族化合物^[7]。此外,化学合成也是获得芳香族化合物的另一种重要途径,包括从原料中提取或通过化学反应合成等多种方式^[3]。

芳香族化合物在食品、化妆品、医药等许多领域都有广泛的应用。在食品工业中,芳香族化合物被广泛用作食品添加剂,如香料和香精等,以赋予食品独特的香味和口感^[8-9];一些芳香族化合物还具有抗菌、抗氧化和消炎等生物活性,在食品中可以使用这些芳香族化合物作为天然防腐剂来保证食品的新鲜度和品质,同时还能增加食品的营养和保健功能^[10-11]。在化妆品领域,许多芳香族化合物被广泛用于制造香水、洗发水、护肤品等产品^[12];芳香族化合物还用于制作芳香疗法精油,广泛应用于舒缓压力、缓解焦虑等方面^[13]。在医药领域,芳香族化合物被广泛用于治疗各种疾病^[14]。

1.2 合成生物学及应用

合成生物学是一种利用基因工程、代谢工程和人工合成细胞等技术,设计和构建具有新功能的生物系统学科^[15]。它致力于设计和构建新的生物系统和生物器件,以实现有用的功能。合成生物学通过将生物学、工程学、计算机科学和物理学等多学科的知识和方法融合,开发出更加可控、可重复和可预测的生物系统,为解决生物技术、能源、环境等领域存在的问题提供新的解决方案和新的工具。合成生物学的研究内容包括合成生物系统的设计原理、生物元件的开发策略、合成基因组的构建方法、代谢途径的优化技术等^[16]。基因工程是合成生物学中最为基础和核心的技术之一,它可以通过人工合成或改造生物体的基因组来控制生物系统的行为^[17];代谢工程则是通过基因调控和代谢途径的改造来构建新的代谢网络,从而实现对代谢产物的高效生产^[18]。在合成生物学的应用中,可以利用基因工程和代谢工程技术构建具有特定功能的微生物或植物,例如合成新的代谢产物、制备高效的酶催化体系等。合成生物学在医药、环境保护、能源和食品等领域都具有广阔的应用前景^[19-20]。

合成生物学为芳香族化合物的生产提供了新思路和新途径^[21]。传统的化学合成芳香族化合物的方法不仅需要消耗大量的能源和化学试剂,还会产生大量的污染物,对环境造成极大的破坏。采用合成生物学的方法,利用微生物或植物生产芳香族化合物,不仅可以降低生产成本,还可以减少对环境

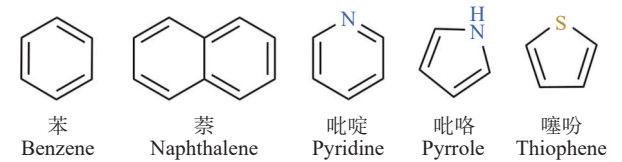


图 1 部分具有共轭 π 电子体系的芳香环

Fig. 1 Some aromatic rings with conjugated π electron systems

的负担,对于解决工业生产中的环境和经济问题具有重要意义^[22]。此外,利用合成生物学的方法,可以对芳香族化合物的生物合成途径进行精准的调控和优化,从而提高生产效率和产物质,拓展产物种类。例如,通过基因工程和代谢工程技术,可以改造菌株或植物的代谢途径,增加芳香族化合物的产量和品质;还可以构建新的代谢途径,实现对新型或稀有芳香族化合物的生产。

1.3 芳香族化合物的主要生物合成途径——莽草酸途径

莽草酸途径又称分支酸途径,是生物合成芳香族氨基酸和其他芳香族化合物的重要途径^[23]。莽草酸途径存在于细菌、真菌和植物等多种生物中,但在动物中却不存在。所以,对于动物而言,该途径中的一些代谢产物是必需的营养素^[24-25]。莽草酸合成的 2 种初始底物是磷酸烯醇式丙酮酸 (PEP) 和赤藓糖-4-磷酸 (E4P), PEP 来自糖酵解与糖异生途径, E4P 则来自卡尔文循环与磷酸戊糖途径。1 个 E4P 分子和 2 个 PEP 分子首先在 DAHP 合成酶的催化下合成为 3-脱氧-D-阿拉伯庚糖酮酸-7-磷酸 (DAHP), 并释放 1 个磷酸; DAHP 再在 DHQS 的催化下环化为 3-脱氢奎尼酸 (DHQ); DHQ 在 DHD 的催化下脱水形成 3-脱氢莽草酸 (DHS); 之后,在 SDH 的催化下, DHS 消耗掉 1 个 NADPH 还原为莽草酸 (SHK)^[26]。接下来, SHK 在莽草酸激酶的作用下消耗 ATP 磷酸化为莽草酸-3-磷酸 (S3P); S3P 再在 EPSP 合成酶的催化下与 PEP 结合形成 5-烯醇式丙酮酸莽草酸-3-磷酸 (EPSP)。而 EPSP 则在分支酸合成酶的催化下去掉 1 个磷酸基团生成分支酸 (CHR)(图 2)。从分支酸开始就可以合成芳香族氨基酸 AAAs(*L*-缬氨酸、*L*-苯丙氨酸、*L*-色氨酸),也可以通过其他支路合成多种有机化合物,如生育酚、维生素 B9、木质素、异黄酮、香豆素、香草醛、苯甲酸衍生物等^[27-28]。

在大多数细菌中,莽草酸途径的主要功能是为蛋白质合成提供芳香族氨基酸。这一途径在细菌中得到了广泛的探索,部分原因是该途径在食品和医药工业中具有重要应用价值,例如,可以利用该途径生产食品添加剂香豆素、流感药物“达菲”和止痛药“吗啡”等^[29]。

在植物中,阐明莽草酸途径的代谢和调控机制也至关重要。据估计,来源于莽草酸途径的木质素是植物细胞壁中含量最高的生物聚合物之一,约占生物圈有机碳的 30%^[30]。这一途径在植物发育以及与环境的相互作用中也发挥着广泛的调节作用,因

此,植物必须微调莽草酸途径的活性,以控制丰富多样的芳香化合物的产生,并协调复杂的发育和生理过程^[31]。

DAHPS 是催化莽草酸途径第一步反应中控制植物碳代谢流向芳香族天然产物生物合成的关键酶。DAHPS 可分为 I 型和 II 型 2 种形式, I 型和 II 型 DAHPS 序列相似性较低但具有相似的三维结构,大多数微生物具有 I 型酶,而 II 型 DAHPS 则存在于光合生物及少数的真菌和细菌中。陆生植物中通常存在多种 DAHPS 亚型,这与植物可产生多种芳香族化合物的进化方向相一致^[28,32]。在细菌中,DAHPS 受到芳香族氨基酸产物的反馈抑制^[33-34]。不同生物的 DAHPS 反馈抑制机制有所不同,在拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh 中,DAHPS 受到下游产物酪氨酸、色氨酸、苯基丙氨酸、咖啡酸和分支酸等的反馈抑制^[35]。因此,通过突变 DAHPS 与抑制剂的结合位点可以解除这种反馈抑制,增加 DAHPS 的活性。例如,在大肠埃希氏菌 *Escherichia coli* 中,将 AroG 第 175 位的亮氨酸 (Leu) 突变为谷氨酸 (Gln),可以有效地解除 Phe 的抑制^[36];在拟南芥中,通过对 *tyra2* 突变体进行抑制和突变体筛选,找到了 DAHPS 的多个突变位点,这些突变能有效地解除 DAHPS 的反馈抑制,显著增加植物中芳香族氨基酸的含量^[37]。

2 芳香族化合物在生物育种中的应用

植物需要芳香族化合物来参与其生长、发育和应激反应,这些化合物是由莽草酸途径产生的。莽草酸途径是一种主要的代谢途径,它可以合成芳香族氨基酸 (色氨酸、苯丙氨酸和酪氨酸) 和各种次级代谢物 (木质素、黄酮类和芳香化合物)^[38]。近年来,随着人们对植物中芳香族化合物代谢途径、反馈回路、功能基因等方面的深入了解,以及生物信息挖掘分析、目标酶的定向进化、基因编辑等生物技术的利用,使合成生物学成为了一个有前景的领域,可以用来改造植物中的芳香族化合物^[39-41]。与微生物相比,植物作为内源或异源代谢途径的宿主具有一些优势,例如,植物可以自给自足地进行代谢过程,不需要额外的培养基或设施,而且更容易扩大规模,从而降低成本^[42];此外,植物的花朵和果实往往是人们食用的部分,因此改善它们的芳香族化合物含量可以提高食品的风味和营养品质,这也是生物育种中的一个重要目标^[43-46]。

2.1 富香味物质生物育种

植物体内存在着许多芳香族化合物,它们是由

草素转化的酶或者使香草醛合酶基因 (*VpVAN*) 异位表达,就可以显著增加香草素及其葡萄糖苷的含量^[51-52]; *VpVAN* 也可以在烟草 *Nicotiana tabacum* 和大麦 *Hordeum vulgare* 中表达,使植物产生香草醇葡萄糖苷^[53]。另一种方法是利用假单胞菌中的 4-羟基肉桂酰辅酶 A 水合酶/裂解酶 (HCHL),将木质素前体阿魏酰辅酶 A 转化为香草素,这种方法已经在甜菜 *Beta vulgaris* 毛状根培养物中成功应用^[54-55]。HCHL 也可以在烟草中异位表达,从而提高香草素衍生物的含量,但是会导致植物出现多种表型异常^[56-57]。矮牵牛花 *Pharbitis nil* 是一种富含香草素的植物,如果在矮牵牛花中过表达苯丙烷途径的转录因子 PAP1 或者使反馈抑制不敏感的 AroG 和 PheA 酶异位表达,均可以进一步增加香草素及其衍生物的水平^[58-60]。为了提高植物中芳香族化合物的含量,单个基因的操控往往不够,需要多个基因的协同作用,以优化复杂的生物合成途径。例如,草莓 *Fragaria* × *ananassa* 果实中单独表达矮牵牛异丁香酚合酶 (IGS) 并不能有效地产生异丁香酚,但当同时抑制类黄酮生物合成途径的查尔酮合酶 (CHS) 就可以显著增加异丁香酚的含量^[44, 59, 61]。类似地,在烟草中同时表达 *BAS* 和 *RZSI* 可以使覆盆子酮及糖苷积累;如果再抑制 *CHS*,就可以使更多的底物香豆酰辅酶 A (*p*-CA) 流向 *BAS* 作用的合成途径,从而大大提高覆盆子酮的含量^[62]。除了抑制支流外,还可以通过表达转录因子来增强合成途径的基因表达。例如,在烟草中过表达 *BAS* 和 *RZSI* 并抑制 *CHS* 的基础上,再过表达拟南芥转录因子 *PAP1*,就可以使烟草叶片中的覆盆子酮含量增加 3 倍,达到与覆盆子果实中相近的含量水平^[62]。转录因子 *PAP1* 可以正向调控苯丙烷途径;此外,还有其他许多转录因子可以调控苯丙烷途径和挥发性苯类化合物的合成,其中,比较有名的是 MYB-ODO1-EOB 三联体,主要在矮牵牛中发挥作用,在其他植物中也有同源物。ODO1 可以激活苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 以及其他苯丙烷途径相关基因的表达,从而增加苯丙氨酸的可利用性;EOB I 和 II 可以激活 *ODO1* 和一些挥发性苯类化合物合成相关基因的表达,从而增加花香的产生^[50, 63-64]。另外,GRAS 家族成员 Phenylpropanoid emission-regulating scarecrow-like (PES) 可以在花瓣中同时激活 *ODORANT1*、苯丙烷及槲皮酸途径酶的基因表达,使矮牵牛的花产生大量挥发性香味物质^[65]。尽管多基因组合具有潜力,但同时过表达他们不一定能得到我们想要的目标,还可能受到产物的抑制、代谢网路及转录因子的调控^[66-67]。因此,研究不

同转基因之间的相互作用及其对代谢流的影响对阐释不同基因及其组合的效果十分必要。

2.2 抗除草剂生物育种

草甘膦是一种广泛应用的除草剂,它的作用机制是抑制莽草酸途径中的关键酶 5-烯醇丙酮酰亚胺-3-磷酸合成酶 (EPSPS)。为了让农作物在使用草甘膦除草时不受影响,一种方法是将具有草甘膦抗性的 *EPSPS* 基因转入农作物中,使其能够正常进行莽草酸途径的代谢^[68]。例如,将带有叶绿体定位信号的 *CP4-EPSPS* 基因 (一种草甘膦抗性变体) 过表达在大豆 *Glycine max*、玉米 *Zea mays*、水稻 *Oryza sativa* 和棉花 *Gossypium herbaceum* 等作物中^[69-71],可以培育出抗草甘膦的转基因作物,有效地抑制杂草的生长,同时不损害作物的生长和产量,这些作物已经实现了商业化种植^[72]。另一种方法是利用基因编辑技术,将植物自身的 *EPSPS* 基因编辑为草甘膦抗性的突变体,这样既能保证材料的稳定性,又能避免转基因成分的问题。例如,Endo 等^[73]利用定向突变技术,将水稻 *EPSPS* 第 102 位的苏氨酸 (T) 替换成异亮氨酸 (I) (T102I),创造出抗草甘膦的水稻。Li 等^[74]采用引导编辑技术,将水稻 *EPSPS* 169 位的苏氨酸 (T)、第 170 位的丙氨酸 (A) 和第 173 位的脯氨酸 (P) 分别替换为异亮氨酸 (I)、缬氨酸 (V) 和丝氨酸 (S) (T169I、A170V 和 P173S),得到了高度抗草甘膦的水稻。这些研究表明,基因编辑技术在提高农作物对草甘膦耐受性方面的高效性和巨大的潜力。

2.3 富含类黄酮类生物育种

黄酮类化合物是一类广泛存在于苔藓植物到被子植物中的酚类化合物,主要以二氢黄酮、黄酮、黄酮醇、异黄酮等形式存在,它们在植物抵抗生物和非生物胁迫中起重要作用,同时也是一类具有很强生物活性的化合物,是天然的抗氧化剂,能降低心肌耗氧量、防治血管硬化等,具有抗衰老、增强机体免疫力、抗癌防癌的功效,在医药、食品等领域有广阔的应用前景^[75-76]。利用转基因技术,可以通过过表达或抑制类黄酮次生代谢的关键酶基因,改变类黄酮次生代谢途径,从而提高或减少类黄酮物质的含量。例如,查尔酮合酶 (CHS) 是黄酮生物合成途径中的关键酶和第一个速率限制性酶^[77-78]。在番茄 *Solanum lycopersicum* 中,通过 RNA 干扰 (RNAi) 介导抑制 *CHS* 可以降低总黄酮水平^[79]。查尔酮还原酶 (CHR) 是一种醛酮还原酶超家族成员,作用于 *CHS* 反应的中间体,催化 C-6' 去羟基化,生成异甘草素 (4,2',4'-三羟基查尔酮)^[80]。在矮牵牛中过表达

来自日本莲 *Lotus japonicus* 的 *CHR1* 基因, 导致异甘草素的形成和花青素含量的降低^[81]。查尔酮异构酶 (CHI) 是黄酮生物合成途径中的第 2 个关键限速酶^[82]。在龙血树 *Dracaena draco* 和烟草中, *DcCHI1* 或 *DcCHI4* 的过表达导致类黄酮积累增加^[83]。黄酮是由黄烷酮类在黄酮合成酶 (FNS) 的作用下生成的。在拟南芥中过表达黄丝瓜藤 *Pohlia nutans* 的 FNSI 增强了拟南芥中的黄酮生物合成途径, 使植株抵抗干旱胁迫和 UV-B 辐射的能力加强^[84]。

然而, 植物类黄酮生物合成途径非常复杂, 涉及到多种类型的酶^[85-86], 有时单个关键酶并不能完全控制类黄酮的合成。通过转录因子作用, 可能激活类黄酮次生代谢途径中多个功能基因的表达, 从而达到更明显的效果。包含 MYB、bHLH 和 WD40 转录因子家族的 MBW(MYB-bHLH-WDR) 复合体是调控类黄酮合成的主要因子^[87]。在石斛兰 *Dendrobium nobile* 中过表达 *DhMYB2* 或 *DhbHLH1* 能够使白色花瓣合成花青素而改变颜色^[88]。在番茄果肉中表达玉米 *MYB* 和 *bHLH* 转录因子 *C1* 和 *Lc* 基因, 可以显著提高黄酮醇相关酶基因的表达, 黄酮醇含量约为对照的 20 倍^[89]。而另一个名为 SIAN11 的 WD40 转录因子能够显著影响番茄中类黄酮的合成和种子休眠。过表达 *SIAN11* 的番茄植株中花青素和原花青素的含量明显增加, 而黄酮醇的含量则降低; 反之, 抑制 *SIAN11* 的番茄植株, 类黄酮的合成则受到抑制^[90]。*SIAN11* 的激活机制是通过与 bHLH 转录因子直接互作, 以及通过 bHLH 转录因子与 MYB 转录因子间接互作而形成 MBW 复合体^[90]。MBW 复合体可以激活类黄酮合成途径中的后期基因, 如 *SIDFR* 等^[90]。除 MBW 复合体外, 其他的转录因子也能够调控类黄酮代谢途径, 如抑制 *NF-YB* 基因的表达可以降低番茄果实成熟过程中 *CHS1* 的表达水平, 使得果实发育成粉红色果肉和无色果皮^[91], 为培育不同果色的番茄提供了理论基础。

2.4 低木质素生物育种

木材是由次生增厚细胞壁构成的木质纤维素生物物质, 是一种重要的资源。次生细胞壁主要含有纤维素、半纤维素和木质素, 均是由不同单元组成的大分子化合物; 纤维素和半纤维素是由单糖连接而成的多糖; 木质素是由对香豆醇、松柏醇和芥子醇这 3 种芳香族单体聚合而成的一种复杂的酚类物质^[92]。纤维素是制浆造纸工业的重要原料, 纤维素和半纤维素都可以被转化为单糖, 用于生产各种发酵产品, 例如生物乙醇和乳酸^[93]。一方面, 木质素

对以上加工有不利影响, 因此, 可以通过基因工程使树木积累更少的木质素, 从而提高生产纸张和可发酵糖的效率; 另一方面, 木质素也是一种有价值的芳香源, 它可以被分解为芳香族化合物, 但由于分解难度大, 其利用还处于初级阶段^[94]。关于木质素的生物育种目前主要是为了降低其含量, 从而改善木材加工性能^[95](图 3)。

木质素的生物合成途径包括从苯丙氨酸到单酚醇多个步骤, 理论上任何一个步骤的活性降低都可能导致木质素含量的降低, 不同步骤的活性下调对木质素含量的影响程度不同, 而且还受到环境因素的制约。一般来说, 从苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 到肉桂酰辅酶 A 还原酶 (CCR) 步骤的下调可以更有效地降低木质素含量^[95-96]。一些下调了这些基因 (如 *4CL*、*CAD1*) 的杨树 *Populus L.* 在温室中木质素含量明显降低, 但在田间却没有明显变化; 这些杨树在温室中生长正常, 但在田间却出现了生长抑制^[97-100]。为了避免木质素含量降低对植株生长的不利影响, 需要控制目标基因的调控强度和空间表达位置。例如, 在松树 *Pinus species* 中利用 RNAi 技术下调 *CSE* 基因可以使木质素含量降低 25%, 且不影响生长^[101]; 但利用 CRISPR 技术敲除 *CSE* 基因则会使木质素含量降低 35%, 同时导致生长受阻^[102]。在杨树中利用 CRISPR 技术对 *CCR2* 基因进行弱突变可以使木质素含量降低 10% 且不会出现敲除后的生长异常^[103]。此外, 在杨树中可以通过特异性抑制纤维细胞中木质素生物合成以实现纤维低木质素化, 例如, 通过特异性下调 *4CL1* 或特异性表达抑制子 *LTF1AA* 可以使转基因杨树具有低木质素化的纤维和正常的导管及植株生长; 相反, 如果在导管中抑制木质素生物合成, 则会导致转基因杨树出现导管塌陷和严重的生长抑制^[104-105]。这些研究表明, 要获得低木质素化的木材, 保证导管中有足够的木质素是避免抑制植株生长的关键。

木质素生物合成途径复杂且受环境影响大, 因此利用 AI 模拟调控策略, 有助于实现低木质素生物育种的目标。SULIS 等^[106] 采用机器学习模型, 寻找最优的多基因编辑策略, 对 21 个木质素生物合成基因的 69 123 种可能组合进行了评估, 得出了 7 种可以同时改变 6 个基因的策略, 利用这些策略生成了 174 种编辑过的杨树突变体, 结果表明, 部分突变体木材中的碳水化合物与木质素的比例高达野生型的 228%, 显著提高了纤维制浆效率; 这些突变体不仅解决了纤维生产的主要瓶颈问题, 还带来运营效率以及生物经济和环境效益方面的巨大优势。

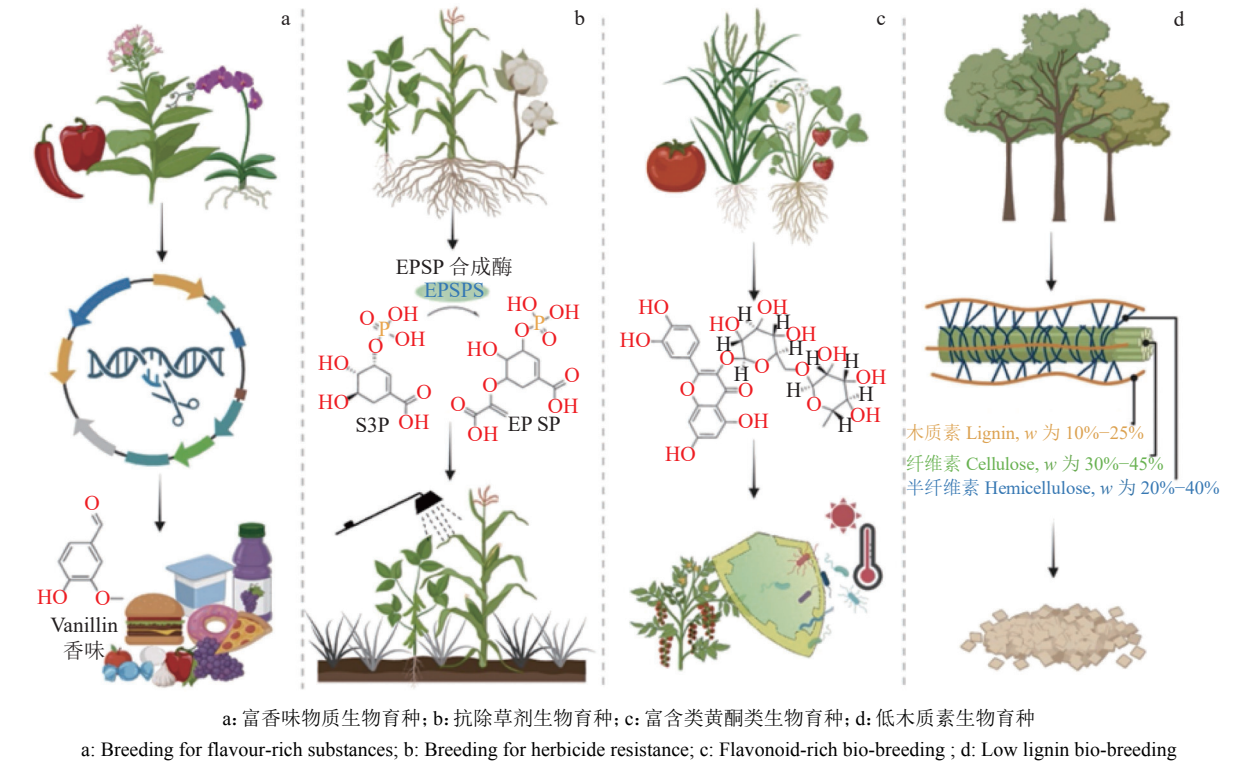


图 3 芳香族化合物在生物育种中的应用

Fig. 3 Application of aromatic compounds in biological breeding

3 展望

合成生物学是一门不断发展的学科,它可以广泛应用于芳香族化合物的研究。随着新工具和技术的不 断涌现,利用合成生物学手段探索和操纵这一领域的可能性将持续增加,可以预见,合成生物学在芳香族化合物研究中将具有巨大的潜力。

3.1 开发具有改良特性的新型植物产品

通过改变植物的代谢途径,可以提高有价值化合物的产量,或者创造出具有理想特性的新化合物,用于医药、化妆品或其他行业。此外,合成生物学可以帮助研究芳香族化合物在生物体内的作用机制,利用合成生物学技术构建改变代谢途径的合成生物体以产生特定的芳香族化合物,或者研究不同的芳香族化合物如何与生命系统中的其他分子相互作用。在使用合成生物学研究芳香族化合物时也面临着一些挑战和限制,如创建和操纵复杂的代谢途径可能是一个困难和耗时的过程;可能会对生物体的整体代谢产生不可预见的影响;此外,还需要妥善处理人们对转基因生物可能带来的环境和健康风险的担忧。尽管存在这些困难,但合成生物学在芳香族化合物研究中所能带来的好处使其成为未来值得关注的研究领域。通过开发新的工具和技术,研究人员可以充分发挥芳香族化合物的潜能,创造出新的应用和产品。

3.2 精确操纵和修改植物中与芳香化合物生产相关的基因

利用新的高效基因编辑工具,如 CRISPR-Cas9 系统,精确操纵和修改植物中与芳香族化合物生产相关的基因,可以使基因修饰更加高效和具有针对性,减少对传统育种方法的依赖。此外,人工智能的使用,使得高通量筛选和数据分析更加容易,促使研究人员能够从大量的候选基因中筛选出对植物代谢(包括芳香族化合物的生产)有潜在影响的基因,并预测其作用方式,有助于更有效地确定目标基因和最佳的修改策略。合成生物学还可以用于生产新型化合物和现有芳香族化合物的衍生物,这将促进具有改良特性和商业价值的新产品开发。Stepanyuk 等^[107]利用合成生物学技术生产出具有独特和理想香味的新型香味化合物,而这些香味在自然界中是不存在的。

3.3 增加育种资源,提高育种效率

合成生物学在生物育种方面展现出巨大的潜力,尤其是在利用莽草酸途径方面,可以提高育种效率,增加育种资源,并适应市场需求。然而,也存在一些需要克服的挑战和限制,包括安全评估、社会认可和法律监管等,这些问题的解决对于成功推广基于合成生物学的生物育种并实现其潜在效益至关重要。合成生物学可能对植物中芳香化合物的研究和操纵产生革命性的影响,促进植物育种、作

物生产和新型产品的开发取得重大突破;随着基因编辑工具和技术的不断发展和改进,合成生物学将在未来植物科学和农业发展中发挥重要作用。

参考文献:

- [1] BRUCKNER R. Advanced organic chemistry: Reaction mechanisms [M]. Freiburg: Elsevier, 2001.
- [2] BROWN W H, IVERSON B L, ANSLYN E, et al. Organic chemistry [M]. Boston: Cengage Learning, 2022.
- [3] ZHAO L, WANG Y, ZHAO X, et al. Facile synthesis of nitrogen-doped carbon quantum dots with chitosan for fluorescent detection of Fe^{3+} [J]. *Polymers*, 2019, 11(11): 1731.
- [4] KATRITZKY A R, RAMSDEN C A, JOULE J A, et al. Handbook of heterocyclic chemistry [M]. New York: Elsevier, 2010.
- [5] BASER K H. Biological and pharmacological activities of carvacrol and carvacrol bearing essential oils [J]. *Current Pharmaceutical Design*, 2008, 14(29): 3106-3119.
- [6] ORAV A, RAAL A, ARAK E. Essential oil composition of *Pimpinella anisum* L. fruits from various European countries [J]. *Natural Product Research*, 2008, 22(3): 227-232.
- [7] BECHER P G, VERSCHUT V, BIBB M J, et al. Developmentally regulated volatiles geosmin and 2-methylisoborneol attract a soil arthropod to *Streptomyces bacteria* promoting spore dispersal [J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(6): 821-829.
- [8] PARKER J K. Introduction to aroma compounds in foods [M]. New York: Elsevier, 2015: 3-30.
- [9] COSTA D C, COSTA H S, ALBUQUERQUE T G, et al. Advances in phenolic compounds analysis of aromatic plants and their potential applications [J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2015, 45(2): 336-354.
- [10] BURT S. Essential oils: Their antibacterial properties and potential applications in foods: A review [J]. *International Journal of Food Microbiology*, 2004, 94: 223-253.
- [11] SHI S, WANG Z, SHEN L, et al. Synthetic biology: A new frontier in food production [J]. *Trends in Biotechnology*, 2022, 40(7): 781-803.
- [12] MCKAY D L, BLUMBERG J B. A review of the bioactivity and potential health benefits of chamomile tea (*Matricaria recutita* L.) [J]. *Phytotherapy Research*, 2006, 20(7): 519-530.
- [13] HO S S M, KWONG A N L, WAN K W S, et al. Experiences of aromatherapy massage among adult female cancer patients: A qualitative study [J]. *Journal of Clinical Nursing*, 2017, 26(23/24): 4519-4526.
- [14] KUMAR Y, PRAKASH O, TRIPATHI H, et al. AromaDb: A database of medicinal and aromatic plant's aroma molecules with phytochemistry and therapeutic potentials [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1081.
- [15] CERONI F, ELLIS T. The challenges facing synthetic biology in eukaryotes [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2018, 19(8): 481-482.
- [16] NIELSEN J, KEASLING J D. Engineering cellular metabolism [J]. *Cell*, 2016, 164(6): 1185-1197.
- [17] HUGHES R A, ELLINGTON A D. Synthetic DNA synthesis and assembly: Putting the synthetic in synthetic biology [J]. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 2017, 9(1): a023812.
- [18] KE J, WANG B, YOSHIKUNI Y. Microbiome engineering: Synthetic biology of plant-associated microbiomes in sustainable agriculture [J]. *Trends in Biotechnology*, 2021, 39(3): 244-261.
- [19] DOU J, BENNETT M R. Synthetic biology and the gut microbiome [J]. *Biotechnology Journal*, 2018, 13(5): 1700159.
- [20] SMANSKI M J, ZHOU H, CLAESEN J, et al. Synthetic biology to access and expand nature's chemical diversity [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2016, 14(3): 135-149.
- [21] THODEY K, GALANIE S, SMOLKE C D. A microbial biomanufacturing platform for natural and semisynthetic opioids [J]. *Nature Chemical Biology*, 2014, 10(10): 837-844.
- [22] TAN C, XU P, TAO F. Carbon-negative synthetic biology: Challenges and emerging trends of cyanobacterial technology [J]. *Trends in Biotechnology*, 2022, 40(12): 1488-1502.
- [23] MORROW G W. The shikimate pathway: Biosynthesis of phenolic products from shikimic acid [M]. New York: Oxford University Press, 2016.
- [24] JIANG M, ZHANG H. Engineering the shikimate pathway for biosynthesis of molecules with pharmaceutical activities in *E. coli* [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2016, 42: 1-6.
- [25] STARCEVIC A, AKTHAR S, DUNLAP W C, et al. Enzymes of the shikimic acid pathway encoded in the genome of a basal metazoan, *Nematostella vectensis*, have microbial origins [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(7): 2533-2537.
- [26] MAEDA H, DUDAREVA N. The shikimate pathway and aromatic amino acid biosynthesis in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 73-105.
- [27] PITTARD J, YANG J. Biosynthesis of the aromatic amino acids [J]. *EcoSal Plus*, 2008, 3(1): 1110-1128.
- [28] YOKOYAMA R, KLEVEN B, GUPTA A, et al. 3-Deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate synthase as the gatekeeper of plant aromatic natural product biosynthesis [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2022, 67: 102219.
- [29] 向莉, 李盾. 达菲的主要合成中间体莽草酸获得的新进展 [J]. *医药产业资讯*, 2006, 6: 52-42.
- [30] JANSEN F, GILLESSEN B, MUELLER F, et al. Metabolic engineering for *p*-coumaryl alcohol production in *Escherichia coli* by introducing an artificial phenylpropanoid pathway [J]. *Biotechnology and Applied Bio-*

- chemistry, 2014, 61(6): 646-654.
- [31] 鄢芳清, 韩亚昆, 李娟, 等. 大肠杆菌芳香族氨基酸代谢工程研究进展[J]. 生物加工过程, 2017, 15(5): 32-39.
- [32] ADAMS Z P, EHLTING J, EDWARDS R. The regulatory role of shikimate in plant phenylalanine metabolism[J]. *Journal of Theoretical Biology*, 2019, 462: 158-170.
- [33] LUTTIK M A H, VURALHAN Z, SUIR E, et al. Alleviation of feedback inhibition in *Saccharomyces cerevisiae* aromatic amino acid biosynthesis: Quantification of metabolic impact[J]. *Metabolic Engineering*, 2008, 10(3): 141-53.
- [34] TZIN V, MALITSKY S, ZVI M M B, et al. Expression of a bacterial feedback-insensitive 3-Deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate synthase of the shikimate pathway in Arabidopsis elucidates potential metabolic bottlenecks between primary and secondary metabolism[J]. *New Phytologist*, 2012, 194(2): 430-439.
- [35] YOKOYAMA R, DE OLIVEIRA M V V, KLEVEN B, et al. The entry reaction of the plant shikimate pathway is subjected to highly complex metabolite-mediated regulation[J]. *Plant Cell*, 2021, 33(3): 671-696.
- [36] HU C, JIANG P, XU J, et al. Mutation analysis of the feedback inhibition site of phenylalanine-sensitive 3-deoxy-D-arabino-heptulosonate 7-phosphate synthase of *Escherichia coli*[J]. *Journal of Basic Microbiology*, 2003, 43(5): 399-406.
- [37] YOKOYAMA R, DE OLIVEIRA M V V, TAKEDA-KIMURA Y, et al. Point mutations that boost aromatic amino acid production and CO₂ assimilation in plants[J]. *Science Advances*, 2022, 8(23): eabo3416.
- [38] VOGT T. Phenylpropanoid biosynthesis[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(1): 2-20.
- [39] BORTESI L, FISCHER R. The CRISPR/Cas9 system for plant genome editing and beyond[J]. *Biotechnology Advances*, 2015, 33(1): 41-52.
- [40] POTT D M, OSORIO S, VALLARINO J G. From central to specialized metabolism: An overview of some secondary compounds derived from the primary metabolism for their role in conferring nutritional and organoleptic characteristics to fruit[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 835.
- [41] YANG D, DU X, YANG Z, et al. Transcriptomics, proteomics, and metabolomics to reveal mechanisms underlying plant secondary metabolism[J]. *Engineering in Life Sciences*, 2014, 14(5): 456-466.
- [42] FU R, MARTIN C, ZHANG Y. Next-generation plant metabolic engineering, inspired by an ancient Chinese irrigation system[J]. *Molecular Plant*, 2018, 11(1): 47-57.
- [43] ASHOKKUMAR S, JAGANATHAN D, RAMANATHAN V, et al. Creation of novel alleles of fragrance gene *OsBADH2* in rice through CRISPR/Cas9 mediated gene editing[J]. *PLoS One*, 2020, 15(8): e0237018.
- [44] HOFFMANN T, KURTZER R, SKOWRANEK K, et al. Metabolic engineering in strawberry fruit uncovers a dormant biosynthetic pathway[J]. *Metabolic Engineering*, 2011, 13(5): 527-531.
- [45] LOBATO-GÓMEZ M, HEWITT S, CAPELL T, et al. Transgenic and genome-edited fruits: Background, constraints, benefits, and commercial opportunities[J]. *Horticulture Research*, 2021, 8(1): 166.
- [46] YU J, TU L, SUBBURAJ S, et al. Simultaneous targeting of duplicated genes in *Petunia protoplasts* for flower color modification via CRISPR-Cas9 ribonucleoproteins[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40: 1037-1045.
- [47] AKHTAR T A, PICHERSKY E. Veratrole biosynthesis in white campion[J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(1): 52-62.
- [48] FARHI M, LAVIE O, MASCI T, et al. Identification of rose phenylacetaldehyde synthase by functional complementation in yeast[J]. *Plant Molecular Biology*, 2010, 72: 235-245.
- [49] LIAO P, RAY S, BOACHON B, et al. Cuticle thickness affects dynamics of volatile emission from petunia flowers[J]. *Nature Chemical Biology*, 2021, 17(2): 138-145.
- [50] SPITZER-RIMON B, FARHI M, ALBO B, et al. The R2R3-MYB-like regulatory factor EOBI, acting downstream of EOBI, regulates scent production by activating ODO1 and structural scent-related genes in petunia[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(12): 5089-5105.
- [51] GURURAJ H B, PADMA M N, GIRIDHAR P, et al. Functional validation of *Capsicum frutescens* aminotransferase gene involved in vanillylamine biosynthesis using *Agrobacterium* mediated genetic transformation studies in *Nicotiana tabacum* and *Capsicum frutescens* calli cultures[J]. *Plant Science*, 2012, 195: 96-105.
- [52] WEBER N, ISMAIL A, GORWA-GRAUSLUND M, et al. Biocatalytic potential of vanillin aminotransferase from *Capsicum chinense*[J]. *BMC Biotechnology*, 2014, 14: 1-6.
- [53] GALLAGE N J, HANSEN E H, KANNANGARA R, et al. Vanillin formation from ferulic acid in *Vanilla planifolia* is catalysed by a single enzyme[J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 4037.
- [54] GASSON M J, KITAMURA Y, MCLAUCHLAN W R, et al. Metabolism of ferulic acid to vanillin: A bacterial gene of the enoyl-SCoA hydratase/isomerase superfamily encodes an enzyme for the hydration and cleavage of a hydroxycinnamic acid SCoA thioester[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1998, 273(7): 4163-4170.
- [55] SINGH P, KHAN S I, PANDEY S S, et al. Vanillin production in metabolically engineered *Beta vulgaris* hairy roots through heterologous expression of *Pseudomonas fluorescens* HCHL gene[J]. *Industrial Crops and Products*, 2015, 74: 839-848.
- [56] KUNDU A. Vanillin biosynthetic pathways in plants[J]. *Planta*, 2017, 245(6): 1069-1078.
- [57] MAYER M J, NARBAD A, PARR A J, et al. Rerouting the plant phenylpropanoid pathway by expression of

- a novel bacterial enoyl-CoA hydratase/lyase enzyme function[J]. *Plant Cell*, 2001, 13(7): 1669-1682.
- [58] KNUDSEN J, ERIKSSON R, GERSHENZON J, et al. Diversity and distribution of floral scent[J]. *Botanical Review*, 2006, 72: 1-120.
- [59] OLIVA M, BAR E, OVADIA R, et al. Phenylpyruvate contributes to the synthesis of fragrant benzenoid-phenylpropanoids in *Petunia × hybrida* flowers[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 769.
- [60] SKALITER O, RAVID J, SHKLARMAN E, et al. Ectopic expression of PAP1 leads to anthocyanin accumulation and novel floral color in genetically engineered goldenrod (*Solidago canadensis* L.)[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1561.
- [61] CNA'ANI A, MÜHLEMANN J K, RAVID J, et al. *Petunia × hybrida* floral scent production is negatively affected by high-temperature growth conditions[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(7): 1333-1346.
- [62] KOEDUKA T, TAKARADA S, FUJII K, et al. Production of raspberry ketone by redirecting the metabolic flux to the phenylpropanoid pathway in tobacco plants[J]. *Metabolic Engineering Communications*, 2021, 13: e00180.
- [63] YOSHIDA K, OYAMA-OKUBO N, YAMAGISHI M. An R2R3-MYB transcription factor ODORANT1 regulates fragrance biosynthesis in lilies (*Lilium* spp.)[J]. *Molecular Breeding*, 2018, 38(144): 1-14.
- [64] BOERSMA M R, PATRICK R M, JILLINGS S L, et al. ODORANT1 targets multiple metabolic networks in petunia flowers[J]. *The Plant Journal*, 2022, 109(5): 1134-1151.
- [65] SHOR E, RAVID J, SHARON E, et al. SCARECROW-like GRAS protein PES positively regulates petunia floral scent production[J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(1): 409-425.
- [66] TZIN V, ROGACHEV I, MEIR S, et al. Altered levels of aroma and volatiles by metabolic engineering of shikimate pathway genes in tomato fruits[J]. *AIMS Bioengineering*, 2015, 2(2): 75-92.
- [67] XIE Q, LIU Z, MEIR S, et al. Altered metabolite accumulation in tomato fruits by coexpressing a feedback-insensitive AroG and the PhODO1 MYB-type transcription factor[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(12): 2300-2309.
- [68] PATTERSON E L, PETTINGA D J, RAVET K, et al. Glyphosate resistance and *EPSPS* gene duplication: Convergent evolution in multiple plant species[J]. *Journal of Heredity*, 2018, 109(2): 117-125.
- [69] CHHAPEKAR S, RAGHAVENDRARAO S, PAVAN G, et al. Transgenic rice expressing a codon-modified synthetic CP4-EPSPS confers tolerance to broad-spectrum herbicide, glyphosate[J]. *Plant Cell Reports*, 2015, 34: 721-731.
- [70] 李国平, 刘冰, 黄建荣, 等. 转聚合 *cry1A.105*、*cry2Ab2* 和 *cp4epsps* 基因抗虫耐除草剂玉米的田间抗性评价[J]. *植物保护*, 2019, 45(1): 142-147.
- [71] LIANG C, SUN B, MENG Z, et al. Co-expression of GR79 EPSPS and GAT yields herbicide-resistant cotton with low glyphosate residues[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(12): 1622-1629.
- [72] YANNICCARI M, VÁZQUEZ-GARCÍA J G, GIGÓN R, et al. A novel EPSPS Pro-106-His mutation confers the first case of glyphosate resistance in *Digitaria sanguinalis*[J]. *Pest Management Science*, 2022, 78(7): 3135-3143.
- [73] ENDO M, MIKAMI M, ENDO A, et al. Genome editing in plants by engineered CRISPR-Cas9 recognizing NG PAM[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(1): 14-17.
- [74] LI H, LI J, CHEN J, et al. Precise modifications of both exogenous and endogenous genes in rice by prime editing[J]. *Molecular Plant*, 2020, 13(5): 671-674.
- [75] 林春草, 陈大伟, 戴均贵. 黄酮类化合物合成生物学研究进展[J]. *药学学报*, 2022, 57(5): 1322-1335.
- [76] 沈忠伟, 许昱, 夏犇, 等. 植物类黄酮次生代谢生物合成相关转录因子及其在基因工程中的应用 [J]. 2008, 6(3): 542-548.
- [77] DENG X, BASHANDY H, AINASOJA M, et al. Functional diversification of duplicated chalcone synthase genes in anthocyanin biosynthesis of *Gerbera hybrida*[J]. *New Phytologist*, 2014, 201(4): 1469-1483.
- [78] ZHANG X, ABRAHAN C, COLQUHOUN T A, et al. A proteolytic regulator controlling chalcone synthase stability and flavonoid biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell*, 2017, 29(5): 1157-1174.
- [79] SCHIJLEN E G, DE VOS C H, MARTENS S, et al. RNA interference silencing of chalcone synthase, the first step in the flavonoid biosynthesis pathway, leads to parthenocarpic tomato fruits[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(3): 1520-1530.
- [80] BOMATI E K, AUSTIN M B, BOWMAN M E, et al. Structural elucidation of chalcone reductase and implications for deoxychalcone biosynthesis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(34): 30496-30503.
- [81] SHIMADA N, NAKATSUKA T, NISHIHARA M, et al. Isolation and characterization of a cDNA encoding polyketide reductase in *Lotus japonicus*[J]. *Plant Biotechnology*, 2006, 23(5): 509-513.
- [82] YIN Y, ZHANG X, GAO Z, et al. The research progress of chalcone isomerase (CHI) in plants[J]. *Molecular Biotechnology*, 2019, 61: 32-52.
- [83] ZHU J, ZHAO W, LI R, et al. Identification and characterization of chalcone isomerase genes involved in flavonoid production in *Dracaena cambodiana*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 616396.
- [84] WANG H, LIU S, WANG T, et al. The moss flavone synthase I positively regulates the tolerance of plants to drought stress and UV-B radiation[J]. *Plant Science*, 2020, 298: 110591.
- [85] LIU W, FENG Y, YU S, et al. The flavonoid biosynthesis network in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22: 12824.
- [86] YE J H, LV Y Q, LIU S R, et al. Effects of light intens-

- ity and spectral composition on the transcriptome profiles of leaves in shade grown tea plants (*Camellia sinensis* L.) and regulatory network of flavonoid biosynthesis[J]. *Molecules*, 2021, 26(19): 5836.
- [87] XU W, DUBOS C, LEPINIEC L. Transcriptional control of flavonoid biosynthesis by MYB-bHLH-WDR complexes[J]. *Trends in Plant Science*, 2015, 20(3): 176-185.
- [88] LI C, QIU J, DING L, et al. Anthocyanin biosynthesis regulation of *DhMYB2* and *DhbHLH1* in *Dendrobium* hybrids petals[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 112: 335-345.
- [89] BOVY A, DE VOS R, KEMPER M, et al. High-flavonol tomatoes resulting from the heterologous expression of the maize transcription factor genes *LC* and *CI*[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(10): 2509-2526.
- [90] GAO Y, LIU J, CHEN Y, et al. Tomato SIAN11 regulates flavonoid biosynthesis and seed dormancy by interaction with bHLH proteins but not with MYB proteins[J]. *Horticulture Research*, 2018, 5: 11-18.
- [91] WANG J, LI G, LI C, et al. NF-Y plays essential roles in flavonoid biosynthesis by modulating histone modifications in tomato[J]. *New Phytologist*, 2021, 229(6): 3237-3252.
- [92] VANHOLME R, DEMEDTS B, MORREEL K, et al. Lignin biosynthesis and structure[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 895-905.
- [93] VANHOLME B, DESMET T, RONSSE F, et al. Towards a carbon-negative sustainable bio-based economy[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 174.
- [94] SCHUTYSER W, RENDERS T, VAN DEN BOSCH S, et al. Chemicals from lignin: An interplay of lignocellulose fractionation, depolymerisation, and upgrading[J]. *Chemical Society Reviews*, 2018, 47(3): 852-908.
- [95] DE MEESTER B, VANHOLME R, MOTA T, et al. Lignin engineering in forest trees: From gene discovery to field trials[J]. *Plant Communications*, 2022, 3(6): 100465.
- [96] CHANOCA A, DE VRIES L, BOERJAN W. Lignin engineering in forest trees[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 912.
- [97] WANG H, XUE Y, CHEN Y, et al. Lignin modification improves the biofuel production potential in transgenic *Populus tomentosa*[J]. *Industrial Crops and Products*, 2012, 37(1): 170-177.
- [98] STOUT A T, DAVIS A A, DOMEK J C, et al. Growth under field conditions affects lignin content and productivity in transgenic *Populus trichocarpa* with altered lignin biosynthesis[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2014, 68: 228-239.
- [99] VAN ACKER R, DEJARDIN A, DESMET S, et al. Different routes for conifer- and sinapaldehyde and higher saccharification upon deficiency in the dehydrogenase CAD1[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(3): 1018-1039.
- [100] XIANG Z, SEN S K, MIN D, et al. Field-grown transgenic hybrid poplar with modified lignin biosynthesis to improve enzymatic saccharification efficiency[J]. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, 2017, 5(3): 2407-2414.
- [101] SALEME M D S, CESARINO I, VARGAS L, et al. Silencing CAFFEOYL SHIKIMATE ESTERASE affects lignification and improves saccharification in poplar[J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(3): 1040-1057.
- [102] DE VRIES L, BROUCKAERT M, CHANOCA A, et al. CRISPR-Cas9 editing of CAFFEOYL SHIKIMATE ESTERASE 1 and 2 shows their importance and partial redundancy in lignification in *Populus tremula* × *P. alba*[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2021, 19(11): 2221-2234.
- [103] DE MEESTER B, MADARIAGA CALDERÓN B, DE VRIES L, et al. Tailoring poplar lignin without yield penalty by combining a null and haploinsufficient *CIN-NAMOYL-CoA REDUCTASE2* allele[J]. *Nature Communications*, 2020, 11(1): 5020.
- [104] CAO S, HUANG C, LUO L, et al. Cell-specific suppression of 4-coumarate-CoA ligase gene reveals differential effect of lignin on cell physiological function in *Populus*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 589729.
- [105] GUI J S, LAM P Y, TOBIMATSU Y, et al. Fibre-specific regulation of lignin biosynthesis improves biomass quality in *Populus*[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(4): 1074-1087.
- [106] SULIS D B, JIANG X, YANG C, et al. Multiplex CRISPR editing of wood for sustainable fiber production[J]. *Science*, 2023, 381(6654): 216-221.
- [107] STEPANYUK A, KIRSCHNING A. Synthetic terpenoids in the world of fragrances: Iso E Super® is the showcase[J]. *Beilstein Journal of Organic Chemistry*, 2019, 15: 2590-2602.



吴健, 华南农业大学农学院教授, 博士生导师。2014年在中国科学院遗传与发育生物学研究所获得遗传学博士学位, 2016—2021年在以色列魏茨曼科学研究所植物与环境系进行博士后研究, 主要研究植物的 m⁶A RNA 修饰和细胞自噬途径, 相关研究成果发表在《Cell Research》《Autophagy》《New Phytologist》等国际知名期刊上。目前的研究方向是水稻功能基因的挖掘和利用, 重点关注 m⁶A RNA 修饰、氨基酸代谢途径等对水稻品质的调控机制, 并将其应用于优质稻的培育。

【责任编辑 周志红】