

植物滞绿基因 *STAY-GREEN* 的研究进展

孙佩光¹, 吴琼¹, 徐碧玉², 常胜合¹, 苗红霞², 金志强^{1,2,*}

¹中国热带农业科学院海口实验站/国家重要热带农业工程技术研究中心香蕉研发部/海南省香蕉遗传改良重点实验室, 海口570102; ²中国热带农业科学院热带生物技术研究所/农业部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室, 海口571101

摘要: 滞绿基因 *STAY-GREEN* (*SGR*) 是绿色器官衰老/成熟的关键调控因子, 通过系统进化分析将其分为 *SGR* 和 *SGR-LIKE* (*SGRL*) 两大亚家族。在不同物种中 *SGR* 和 *SGRL* 基因的序列特征、表达模式及功能均存在一定差异, 且同源基因之间的功能也不尽一致。本文概述了近年来国内外 *SGR/SGRL* 基因的最新研究进展, 主要包括 *SGR/SGRL* 基因的染色体定位、分类和表达模式及可能具有的功能等。

关键词: 滞绿基因; 叶绿素降解; 基因表达; 功能

Progress in Research on *STAY-GREEN* Genes in Plants

SUN Pei-Guang¹, WU Qiong¹, XU Bi-Yu², CHANG Sheng-He¹, MIAO Hong-Xia², JING Zhi-Qiang^{1,2,*}

¹Haikou Experimental Station, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/Banana Research and Development Department, National Center of Important Tropical Crops Engineering and Technology Research/Hainan Provincial Key Laboratory for Genetics and Breeding of Banana, Haikou 570102, China; ²Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops, Ministry of Agriculture, Haikou 571101, China

Abstract: *STAY-GREEN* (*SGR*) genes are key regulatory factors involved in senescence and ripening process in plant green organs. Based on phylogenetic analysis, *STAY-GREEN* genes were divided into two groups, *SGR* and *SGR-LIKE* (*SGRL*) subfamilies. However, there are some differences between *SGR* and *SGRL* in sequence features, expression patterns and functional characters among different plant species, while the functions for *SGR/SGRL* homolog genes are not the same. In this article, we summarize the research progress in *SGR/SGRL* genes in recent years including the chromosome location, classification and expression, and possible functions of *SGR/SGRL* genes.

Key words: *STAY-GREEN* genes; chlorophyll breakdown; gene expression; function

叶绿素降解不仅发生在叶片衰老和果实成熟过程中, 也发生在植物响应生物或非生物胁迫过程中(Hörtensteiner 2013)。然而, 有些植株在叶片衰老过程中叶绿素不降解或降解不明显, 特别是在植株生育末期, 叶片仍较长时间保持绿色, 甚至不完全黄化, 这种在衰老时叶片和果实依然保持绿色的现象称为“滞绿”(陈文俊和蒯本科1999)。许多学者以滞绿突变体为材料对叶绿素降解途径进行了深入解析。滞绿突变体包括功能型突变体和非功能型突变体两大类(Thomas和Howarth 2000)。功能型突变体是由于叶片衰老机制被损坏所致, 其叶片在保持绿色的同时还能维持较长时间的光合作用, 此类型滞绿突变体的生物学产量要比非滞绿类型的同物种高, 如粳稻(*Oryza sativa*)变异株系‘SUN-SG1’(Fu等2009)、杂交冬小麦(*Triticum aestivum*)品种‘XN901’(Gong等2005)等均属于功能型滞绿突

变体。而非功能型突变体是指在植物衰老过程中叶绿素的降解受到抑制, 且能够保持较为完整的叶绿体类囊体膜和叶绿素蛋白复合体结构, 但其光合能力随着叶片的衰老而下降。目前, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Ren等2007)、水稻(Park等2007)、豌豆(*Pisum sativum*) (Aubry等2008)、番茄(*Solanum lycopersicum*) (Barry等2008; Hu等2011)、甜椒(*Capsicum annuum*) (Roca等2006)、羊茅草(*Festuca pratensis*) (Armstead等2007)、苜蓿

收稿 2015-01-20 修定 2015-07-01

资助 中国热带农业科学院海口实验站科研专项经费(HKZ-KY140209)、海南省自然科学基金项目(314100)、国家自然科学基金(31401843)、国家星火计划项目(2014GA-800005)。

* 通讯作者(E-mail: 18689846976@163.com; Tel: 0898-66794563)。

(*Medicago sativa*) (Zhou等2011)、香蕉(*Musa acuminata*, AAA group) (Yang等2011, 2009b)、大豆(*Glycine max*) (Fang等2014)等植物中均发现了非功能型突变体。

近年来, 分子生物学的研究发现, 非功能型突变体的滞绿性状主要受PAO (*pheophorbide a oxygenase*)、NYCI (*NON-YELLOW COLORING 1*)、NOL (*NYCI-LIKE*)、PPH (*pheophytin pheophorbide hydrolase, pheophytinase*)和SGR/SGRL (*STAY-GREEN/SGR-LIKE*)等基因调控(Horie等2009; Pružinská等2003; Ren等2007; Sato等2007; Schelbert等2009)。而PAO、NYCI、NOL、PPH等基因引起的滞绿机理已经比较清楚, 相对而言, 对于SGR/SGRL基因功能的研究还处于初始阶段, 我们综述了SGR/SGRL基因研究的最新进展, 以期为进一步深入研究SGR/SGRL基因的功能提供参考。

1 植物滞绿基因的染色体定位

SGR/SGRL基因的鉴别是近年来叶绿素降解调控研究中的一个里程碑。随着研究的深入, 许多学者对该基因进行了精确定位。Ren等(2007)对拟南芥SGR/NON-YELLOWING1 (*NYE1*)基因进行了定位, *AtNYE1*基因被定位在第4条染色体的F7J7和F10N7之间, 间距大约为8.0 cM; 通过进一步对828株子代的遗传分析, *AtNYE1*基因被精确定位在T12H17和F7H19之间, 其间距约为0.5 cM。Cha等(2002)将SGR基因定位在水稻第9条染色体长臂上, 位于RG662和C985两个限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)分子标记之间, 与这两个标记的间距分别为1.8和2.1 cM。Park等(2007)使用简单序列重复(simple sequence repeats, SSR)和RFLP标记技术, 将水稻SGR基因定位在第9条染色体上, 位于RM3636 (SSR)和E10960之间, 距离RM3636和E10960分别为0.3 cM; 通过增加分子标记数量, 构建了一个分辨率更高的遗传图谱, SGR基因被定位在酶切扩增多态性序列(cleaved amplified polymorphism sequences, CAPS) (AP5314-33.9-CAPS)标记和SSR (AP5314-38.2-SSR)标记之间约4.3 kb的遗传区域, 在该区域只包含1个基因LOC_Os09g36200, 它包含3个外显子, 编码1个包含274个氨基酸的蛋白(30.8 kDa), 其N端含有1个无功能的信号肽。番茄果肉滞绿和甜

椒果皮滞绿都是由单隐性基因控制, 番茄SGR基因定位在第8条染色体长臂上, 位于CT265和CT148之间0.44 cM区域(Barry等2008)。甜椒的SGR基因被定位在第1条染色体上(对应番茄的第8条染色体), 其大致区域与番茄的区域相重叠, 甜椒CaSGR基因编码区340位置的核苷酸由T变为C, 导致相应114位置Trp变成Arg (Borovsky和Paran 2008)。玉米SGR基因被定位在物理图谱B73RefGen_v2上的94.42~143.41 Mb区域, 并且在该区域只有1个与SGR同源的候选基因GRMZM-2G091837_T01 (方永丰等2012)。大豆中存在2个隐性滞绿基因, 分别为子叶滞绿基因D1和种皮滞绿基因D2, 其中D1被定位在大豆第1条染色体上, 位于遗传标记Satt071和BARC_032411_08968之间(物理图谱: 52.71~53.76 Mb); 而D2基因被定位在第11条染色体上, 位于遗传标记BARC_029533_06211和Sat_272之间(物理图谱: 0.55~2.71 Mb) (Fang等2014)。

2 SGR基因的分类及表达模式

高等植物的滞绿基因SGR家族主要存在两种进化分支, 包括SGR亚家族和SGR-LIKE (SGRL)亚家族(Barry等2008)。SGR/SGRL亚家族成员既存在于单子叶植物中(如水稻、玉米) (Cha等2002; Rong等2013; 方永丰等2012), 也存在于双子叶植物中(如拟南芥、大豆) (Ren等2007; Nakano等2014; 任钧等2014), 但在双子叶植物和单子叶植物类群中, SGR/SGRL亚家族所包括的同源基因数目不同。双子叶植物拟南芥中已发现3个SGR同源基因, 分别为SGR1 (*At4g22920*)、SGR2 (*At4g11910*)和SGRL (*At1g44000*) (Ren等2007; Sakuraba等2012; Mecey等2011; Mur等2010)。在大豆上也发现5个SGR基因成员, 分别命名为*GmSGR1*、*GmSGR2*、*GmSGR3a*、*GmSGR3b*和*GmSGR4*, 经过序列分析发现*GmSGR1*和*GmSGR2*是功能重复的SGR同源基因, *GmSGR4*属于SGRL基因家族, 而*GmSGR3a*、*GmSGR3b*属于无功能的假基因(Nakano等2014)。但在单子叶植物水稻上只发现2个SGR基因成员, 分别为*OsSGR*和*OsSGRL*; 玉米中发现3个SGR家族基因, 分别为*ZmSGR1*、*ZmSGR2*和*ZmSGRL* (Cha等2002; Rong等2013)。毛竹中发现3个SGR cDNA全长序列, 分别命名为*PeNYE1*、*PeNYE2*和*PeNYE3*,

经过进化比对分析发现*PeNYE1*和*PeNYE2*与水稻的*SGR*基因在进化关系上最近, 而*PeNYE3*则不属于*SGR/NYE1*基因类群(陈云霞等2011)。在双子叶和单子叶植物类群中, *SGR/SGRL*亚家族所包括的同源基因数目不同, 是否由于不同物种*SGR/SGRL*基因进化早期的结构、序列信息、起源机制及进化力量不同所导致, 目前还缺乏相关证据。

*SGR/SGRL*基因一般编码260~295个氨基酸, 分子量约为30 kDa, pI约为8.73。*SGR/SGRL*基因DNA序列一般含有3~4个外显子和2~3个内含子(Barry等2008; Park等2007; Ren等2007; Wei等2011)。*SGR*和*SGRL*蛋白序列比对结果显示二者具有较高的相似性, 中间区域均含有一个高度保守区, 该区大约包含120个氨基酸残基, 且两者在N末端都结合一个叶绿体转运多肽(Pilkington等2012)。但*SGR*与*SGRL*基因的C端存在明显差异, *SGR*亚家族蛋白的C端结合一个富含半胱氨酸(Cys)的motif, 而*SGRL*亚家族的C端不含此类motif。迄今为止, 已经报道的*SGR*突变体大多数是由于氨基酸点突变导致, 如水稻Tyr-84和Val-99(Jiang等2007; Park等2007)、甜椒Trp-114和番茄Arg-143(Barry等2008), 这些发生突变的氨基酸在*SGR*蛋白序列中高度保守, 并且这些氨基酸Tyr、Val/Ile、Trp和Arg在*SGRL*蛋白中也是高度保守的(Rong等2013)。

*SGR/SGRL*基因均具有明显的组织表达特异性。拟南芥*AtNYE1* (*SGR*同源基因)基因在花中的表达量最高, 在花蕾中的表达量中等, 其次是角果, 而在根、种子和幼嫩叶片中的表达量较低(Ren等2007)。分析水稻*SGRL*基因(Os04g0692600)的表达模式, 发现*SGRL*基因在幼嫩的叶片、茎和穗中表达量较高, 而在根、种子中的表达量较低, 其表达量高低排序为幼嫩叶片>老叶>茎>穗>根>种子。但是, 在拟南芥叶片自然衰老的过程中, *SGR*和*SGRL*呈现相反的表达模式。随着叶片衰老进程的加剧, *SGR1* (At4g2290)明显上调表达(Ren等2007), 而*SGRL*的表达整体上呈下调趋势, 特别在生长发育晚期, 其表达量显著下降(Barry等2008)。在水稻叶片衰老过程中, *SGRL*和*SGR* (Os09g-0532000)的表达模式也不相同。*SGR*在绿色稍微褪去的衰老叶片中表达量迅速增加; 而*SGRL*基因

在幼嫩的叶片中表达量较高, 在衰老的叶片中表达量较低(Rong等2013)。这一表达模式的差异性表明*SGR*和*SGRL*可能在植物体内起着不同的作用(Barry等2008)。此外, 一些逆境胁迫处理也能诱导*SGR*和*SGRL*基因的表达。在黑暗诱导过程中, *SGR1*基因明显上调表达(Ren等2007); 细菌性斑点病(*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)和甘蓝链格孢(*Alternaria brassicicola*)等一些病原菌感染也会诱导*SGR*基因的高效表达(Mecey等2011)。在盐胁迫(150 mmol·L⁻¹ NaCl)和渗透胁迫(400 mmol·L⁻¹甘露醇)情况下, 拟南芥中*SGRL*基因分别在处理后1和2 h的表达量达到最高, 此后逐渐下降, 并且在盐胁迫和渗透胁迫条件下*SGRL*基因的表达比暗处理时的表达量高, 说明*SGRL*基因在非生物胁迫诱导下叶绿素降解过程的早期起着重要作用(Sakuraba等2014b)。

3 *SGR*基因的功能分析

滞绿基因*SGR*的功能与叶绿素降解调控有关(Park等2007), 它可能通过激发NYC、PPH、PAO、RCCR (red chlorophyll catabolite reductase)等多个叶绿素降解酶(chlorophyll catabolic enzymes, CCEs)与捕光复合物II (light-harvesting complex II, LHCII)相互作用, 形成*SGR*-CCE-LHCII复合体, 促使叶绿素分子从LHCII上解离, 并构成一个有助于叶绿素快速降解的“代谢通道”(Sakuraba等2012)。拟南芥*SGR1*、*SGR2*和*SGRL*等基因均位于叶绿体类囊体内膜上, 在衰老的叶片组织中, *SGR1*可以同LHCII蛋白和CCEs [NYC1、NOL、HCAR (7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase)、PPH、PAO和RCCR]发生互作, 形成*SGR1*-CCE-LHCII大分子复合体, 该大分子复合体可以通过叶绿素分解代谢通道, 将叶绿素转化为蓝色荧光中间产物(blue-fluorescing intermediate, pFCC), 以此减轻衰老过程中对亚细胞结构的损伤(图1)(Sakuraba等2014c, 2012)。*SGR2*在类囊体膜上也同LHCII和CCEs发生互作, 与*SGR2*发生互作的CCEs主要有NYC1、NOL、HCAR、PPH、PAO等, 而RCCR与*SGR2*不能发生互作, 且*SGR2*基因与这些CCEs互作的能力弱于*SGR1* (Sakuraba等2014c)。在幼嫩叶片中, *SGRL*在叶绿体的类囊体膜上可以与LHCII和多种CCEs (NOL、HCAR、

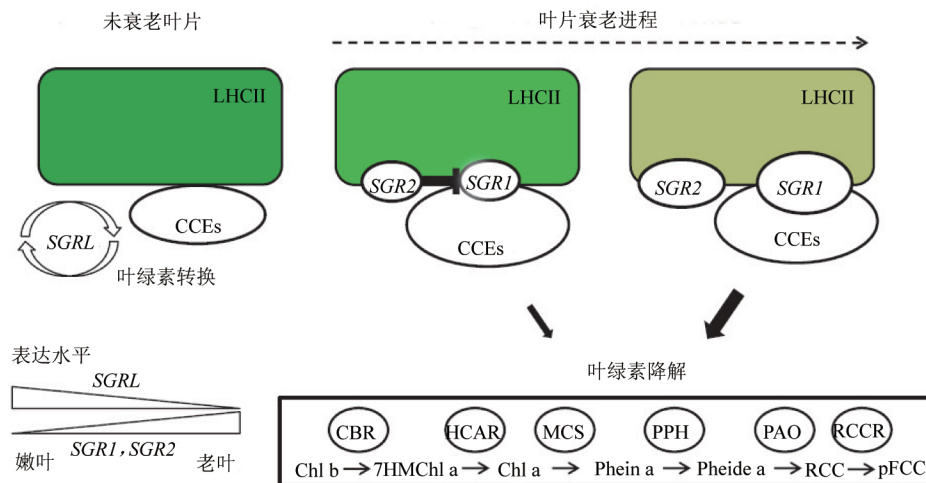


图1 *SGR2*基因在拟南芥叶片衰老中的功能模型图

Fig.1 Model of *SGR2* gene function during leaf senescence in *Arabidopsis*

参考Balazadeh (2014)文献并作修改。SGR: STAY-GREEN; SGRL: SGR-LIKE; LHCII: light-harvesting complex II; CBR: chlorophyll b reductase; HCAR: 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase; MCS: metal-chelating substance; PPH: pheophytin pheophorbide hydrolase; PAO: pheophorbide a oxygenase; RCCR: red chlorophyll catabolite reductase; Chl b: chlorophyll b; 7HMChl a: 7-hydroxymethyl chlorophyll a; Chl a: chlorophyll a; Pheina: pheophytin a; Pheide a: pheophorbide a; RCC: red chlorophyll catabolite; pFcc: primary fluorescent chlorophyll catabolite。

RCCR)发生互作,形成SGRL-CCE-LHCII复合物,可以加速叶绿素降解速率,减轻分解代谢过程中有害产物对细胞膜的损害(Sakuraba等2014c)。研究发现,*SGR1*和*SGR2*还可以形成同源或异源二聚体,*SGRL*也可以与*SGR1*、*SGR2*形成同源或异源二聚体,这种二聚体结构可能在一定程度上能够调节*SGRL*基因的活性(Sakuraba等2014c)。

一些研究表明,*SGR1*基因在色素合成与积累中具有重要作用(Mecey等2011)。*SISGR1-RNAi*番茄植株叶片和果肉都表现出不同程度的滞绿,其表型与番茄果肉不褪绿突变体(*gf*)相似(Hu等2011; Luo等2013)。Luo等(2013)研究发现,番茄*SISGR1*基因直接与类胡萝卜素合成关键酶SIPSY1发生互作,*SISGR1*下调表达可以改变SIPSY1的表达模式和类胡萝卜素的积累,最终提高番茄果实内类胡萝卜素的含量。拟南芥*SGR2*基因过表达植株滞绿表型比野生型更明显,*SGR2*基因缺失突变体*sgr2-1*植株叶片在年龄、黑暗、胁迫诱导的衰老时表现出早衰症状,说明*SGR2*基因反向调节着叶绿素的降解。*SGR2*基因在拟南芥叶绿素降解过程中与*SGR1*起拮抗作用,可能是在*SGR1*和*SGR2*形成异源二聚体时,削弱了*SGR1*与CCEs互作的能力(图1)(Balazadeh 2014; Sakuraba等2014c)。在大豆中的

研究表明,*GmSGR1*和*GmSGR2*基因属于种内同源基因,分别负责大豆子叶和种皮滞绿,具有相似的表达模式和功能。转录分析结果表明,*GmSGR1/D1*和*GmSGR2/D2*基因在双隐性突变体*d1d1d2d2*植株较老的组织中表达量较高,表明*GmSGR1/D1*和*GmSGR2/D2*基因可能参与调控了早期的组织衰老进程(Fang等2014; Nakano等2014)。

在非生物胁迫条件下,拟南芥和水稻*SGRs*在叶片中的表达受乙烯和脱落酸促进,但受细胞分裂素抑制(戎红等2011)。最新研究发现,暗诱导的衰老过程中,光敏色素相关作用的转录因子(phytochrome-interacting transcription factors, PIF) PIF4/PIF5能够激活乙烯和脱落酸信号途径相关基因*EIN3* (ethylene insensitive 3)、*ABI5* (ABA-insensitive 5)和*NYE1* (*SGR*同源基因)的表达,从而诱导拟南芥叶片的衰老(Sakuraba等2014a; Song等2014)。水稻OsNAP (*Oryza sativa* NAC-like, activated by *apetala 3/pistillata*)转录因子通过微调脱落酸的合成,直接启动衰老相关基因的表达,从而导致水稻叶片的衰老(Liang等2014)。在缺氮胁迫条件下,*SGR*过表达加快了光系统I (photosystem I, PSI)和光系统II (photosystem II, PSII)蛋白降解,*SGR*突变延缓了类囊体蛋白降解(戎红2013)。此外,拟南芥

*SGRI*基因可能参与了植物抗病性和色素合成与积累过程。在感染细菌斑点病的拟南芥突变体*noc1*中, *SGRI*基因的高效表达, 减缓了*noc1*植株叶片黄化症状, 增强了植株抗病性(Mecey等2011)。*SGRL*基因在幼嫩叶片中的表达量较高, 其在叶绿素降解和叶绿素转化过程中具有重要作用(Sakuraba等2014b)。Rong等(2013)指出, *SGRL*在水稻幼嫩叶片内表达量较高, 而在自然衰老或黑暗诱导的衰老叶片中表达量较低, 推测*SGRL*基因可能在维持水稻叶片早期的叶绿素合成和分解的动态平衡中具有重要作用。在非生物胁迫条件下, 拟南芥*SGRL*基因过表达植株表现出叶片早衰, 而*SGRL*基因功能缺失突变体*sgrl-1*植株叶片表现为滞绿, 说明*SGRL*基因在非生物胁迫诱导的叶片衰老过程中起着重要作用。可以确定在拟南芥营养生长期, *SGRL*可以加速非生物胁迫因素引起的叶片黄化速率(Sakuraba等2014b)。

4 香蕉果皮滞绿机制及*SGR*基因研究进展

香蕉属于典型的呼吸跃变型果实, 其成熟与乙烯密切相关。早期一些学者推测, 香蕉青皮熟与高温下乙烯合成受到抑制相关, 随后Seymour等(1987)证实在高温贮藏的香蕉果实乙烯释放量远高于低温贮藏的香蕉果实, 在高温下即使施加外源乙烯也不能促进青皮熟的香蕉果皮褪绿, 因此可以肯定香蕉青皮熟的形成与乙烯含量无关。近年来的研究表明, 20℃贮藏的香蕉、大蕉具有正常的呼吸和乙烯释放高峰, 果皮色泽由绿转黄, 叶绿素含量逐渐降低, 类胡萝卜素含量逐渐上升; 在30℃贮藏时, 香蕉果实虽然出现了正常的呼吸和乙烯释放的高峰, 但是其叶绿素的降解受到抑制, 果皮不能正常褪绿, 出现了青皮熟现象, 而大蕉却能正常褪绿转黄(Yang等2009a; 李云等2006)。最近, 我们课题组以宝岛蕉果实为材料, 研究25、20和16℃三个不同贮藏温度对果皮颜色变化的影响, 结果表明, 在20和16℃贮藏条件下, 乙烯呈先增后减变化, 叶绿素含量逐渐下降, 类胡萝卜素含量逐渐上升, 果皮正常褪绿变黄; 25℃贮藏条件下, 乙烯释放量明显高于20和16℃, 叶绿素a不能完全降解, 类胡萝卜素含量无明显增加, 果皮不能正常褪绿, 出现青皮熟。因此我们推测, 宝岛蕉在25℃出现青皮熟的原因可能与叶绿素a不能完全降解相关

(刘伟鑫等2014)。

随着研究的深入, 许多学者从分子水平探讨了香蕉青皮熟的形成机理。Yang等(2009b)发现香蕉*MaSGR*基因的mRNA表达量在20℃时随着果实成熟而逐渐升高, 并且可持续6 d左右; 而在30℃贮藏时, 随着香蕉成熟, *MaSGR*基因的mRNA表达量逐渐减少。方瑞秋(2010)证实香蕉果皮在离体培养前期, 糖处理促进了叶绿素降解相关基因如*NYC*、*PAO*和*SGR*的表达, 5 d后轻微抑制这些基因的表达, 进一步研究发现香蕉在30℃下后熟导致的“青皮熟”的现象未启动糖信号途径。建立在香蕉A基因组分析的基础上, 我们从宝岛蕉果皮中克隆了4个*SGR*基因家族成员, 暂时命名为*MaSGR1*、*MaSGR2*、*MaSGR3*和*MaSGR-like*, 分别编码265、263、260和253个氨基酸。序列比对分析发现, 4个基因均包含*SGR*典型的结构域SGR Y84R、SGR V99M、CL W114R和GF R143S。氨基酸聚类分析结果显示, 4个基因之间的同源性在77%~81%, 与拟南芥、水稻、小麦*SGR*基因的同源性大于60%。RT-PCR表达分析表明, 在20℃贮藏条件下随着宝岛蕉果皮成熟变黄, *MaSGR1*、*MaSGR2*和*MaSGR3*呈明显上调表达趋势, 而*MaSGR-like*几乎不表达; 在25℃贮藏条件下随着果实成熟果皮不褪绿, *MaSGR-like*呈明显上调表达趋势, 而*MaSGR1*、*MaSGR2*和*MaSGR3*几乎不表达。我们推测*MaSGR1*、*MaSGR2*和*MaSGR3*上调表达可能与叶绿素降解、果皮褪绿变黄有关, 而*MaSGR-like*上调表达可能与阻止叶绿素降解、导致果皮滞绿有关, 并受高温诱导(未发表数据), 下一步我们将对*MaSGR1*、*MaSGR2*、*MaSGR3*和*MaSGR-like*基因的功能作进一步验证。

5 展望

滞绿性状在农作物增产增收上具有巨大的应用前景, 且滞绿特性能够提高植物对极端环境的耐受性。*SGR/SGRL*基因的克隆利用, 可以推动农作物的遗传改良, 特别是在增强叶菜类蔬菜耐贮性、维持草坪的常绿特性、提高青饲料的营养价值等方面具有重要经济意义和应用价值。但是, 植物的叶绿素降解是一个复杂的过程, 目前已知有6种CCEs参与了叶绿素降解过程, 滞绿基因*SGR/SGRL*可以同多种CCEs (*NYC1*、*NYE*、*PPH*、

PAO、HCAR、RCCR)和LCHII发生互作,形成SGR-CCE-LHCII大分子复合物,该大分子复合物可以降低叶绿素降解产物pFCC对细胞的毒害作用(Sakuraba等2012),然而,SGRs/NYEs基因在叶绿素降解过程中的确切生化功能和分子功能尚待进一步澄清(陈俊毅等2014)。SGR/SGRL基因普遍存在于高等植物中,SGR/SGRL基因启动子顺式作用元件及其调控活性的研究报道还很少,与SGR/SGRL基因互作的关键转录因子能否引起植物滞绿表型等诸多问题尚待解开。此外,关于SGR/SGRL基因是否具有抗病性还需进一步实验证实。随着SGR/SGRL基因功能研究的深入,植物的滞绿机制将会被详细阐明,植物的滞绿特性将会具有更广阔的应用前景。

参考文献

- 陈俊毅,朱晓宇,蒯本科(2014).绿色器官衰老进程中叶绿素降解代谢及其调控的研究进展.植物生理学报,50(9):1315~1321
- 陈文峻,蒯本科(1999).植物的滞绿突变.植物生理学报,35(4):321~324
- 陈云霞,魏强,蒯本科,丁雨龙(2011).毛竹中NYE基因的分离及功能分析.植物生理学报,47(12):1201~1206
- 方瑞秋(2010).糖信号在香蕉青皮熟过程中的作用及青皮熟早期特异表达基因的筛选[硕士论文].广州:华南农业大学
- 方永丰,李永生,白江平,慕平,孟亚雄,张金林,王汉宁,尚勋武(2012).玉米持绿相关QTL整合图谱构建及一致性QTL区域内候选基因发掘.草业学报,21(4):175~185
- 李云,钱春梅,陆旺金,张昭其,庞学群(2006).香蕉和大蕉果实不同温度下催熟后的色泽变化.园艺学报,33(3):617~620
- 刘伟鑫,张建平,金志强,孙佩光,苗红霞,徐碧玉(2014).不同温度处理对宝岛蕉果皮色泽的影响.热带作物学报,35(3):471~475
- 任钧,王晓磊,高炯,周强,徐永平,蒯本科(2014).国内大豆品种资源中滞绿(stay-green)性状的初步研究.植物生理学报,50(9):1336~1346
- 戎红(2013).水稻SGR与SGRL的功能研究[博士论文].广州:中国科学院华南植物园
- 戎红,李美茹,吴国江,姜华武(2011).水稻永绿色基因突变和超表达对其叶片类囊体蛋白降解的影响.热带亚热带植物学报,19(4):377~380
- Armstead I, Donnison I, Aubry S, Harper J, Hörtensteiner S, James C, Mani J, Moffet M, Ougham H, Roberts L et al (2007). Cross-species identification of Mendel's I locus. Science, 315 (5808): 73~73
- Aubry S, Mani J, Hörtensteiner S (2008). Stay-green protein, defective in Mendel's green cotyledon mutant, acts independent and upstream of pheophorbide a oxygenase in the chlorophyll catabolic pathway. Plant Mol Biol, 67 (3): 243~256
- Balazadeh S (2014). Stay-green not always stays green. Mol Plant, 7 (8): 1264~1266
- Barry CS, McQuinn RP, Chung MY, Besuden A, Giovannoni JJ (2008). Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the green-flesh and chlorophyll retainer mutations of tomato and pepper. Plant Physiol, 147 (1): 179~187
- Borovsky Y, Paran I (2008). Chlorophyll breakdown during pepper fruit ripening in the chlorophyll retainer mutation is impaired at the homolog of the senescence-inducible stay-green gene. Theor Appl Genet, 172 (2): 235~240
- Cha KW, Lee YJ, Koh HJ, Lee BM, Nam YW, Paek NC (2002). Isolation, characterization, and mapping of the stay green mutant in rice. Theor Appl Genet, 104 (4): 526~532
- Fang C, Li C, Li W, Wang Z, Zhou Z, Shen Y, Wu M, Wu Y, Li G, Kong L et al (2014). Concerted evolution of D1 and D2 to regulate chlorophyll degradation in soybean. Plant J, 77 (5): 700~712
- Fu JD, Yan YF, Lee BW (2009). Physiological characteristics of a functional stay-green rice "SNU-SG1" during grain-filling period. J Crop Sci Biotech, 12 (1): 47~52
- Gong YH, Zhang J, Gao JF, Lu JY, Wang JR (2005). Slow export of photoassimilate from stay-green leaves during late grain-filling stage in hybrid winter wheat (Triticum aestivum L.). J Agron Crop Sci, 191: 292~299
- Horie Y, Ito H, Kusaba M, Tanaka R, Tanaka A (2009). Participation of chlorophyll b reductase in the initial step of the degradation of light-harvesting chlorophyll a/b-protein complexes in Arabidopsis. J Biol Chem, 284 (26): 17449~17456
- Hörtensteiner S (2013). Update on the biochemistry of chlorophyll breakdown. Plant Mol Biol, 82 (6): 505~517
- Hu ZL, Deng L, Yan B, Pan Y, Luo M, Chen XQ, Hu TZ, Chen GP (2011). Silencing of the LeSGR1 gene in tomato inhibits chlorophyll degradation and exhibits a stay-green phenotype. Biol Plantarum, 55 (1): 27~34
- Jiang HW, Li MR, Liang NT, Yan HB, Xu XL, Liu J, Xu ZF, Chen F, Wu GJ (2007). Molecular cloning and function analysis of the stay green gene in rice. Plant J, 52 (2): 197~209
- Liang CZ, Wang YQ, Zhu YN, Tang JY, Hu B, Liu LC, Ou SJ, Wu HK, Sun XH, Chu JF et al (2014). OsNAP connects abscisic acid and leaf senescence by fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice. Proc Natl Acad Sci USA, 111 (27): 10013~10018
- Luo ZD, Zhang JH, Li JH, Yang CX, Wang TT, Ouyang B, Li HX, Giovannoni J, Ye ZB (2013). A STAY-GREEN protein SISGR1 regulates lycopene and β -carotene accumulation by interacting directly with SIPSY1 during ripening processes in tomato. New Phytol, 198 (2): 442~452
- Meccey C, Hauck P, Trapp M, Pumplun N, Plovanič A, Yao J, He SY (2011). A critical role of STAYGREEN/Mendel's I locus in controlling disease symptom development during Pseudomonas syringae pv tomato infection of Arabidopsis. Plant Physiol, 157 (4): 1965~1974
- Mur LA, Aubry S, Mondhe M, Kingston-Smith A, Gallagher J, Timms-Taravella E, James C, Papp I, Hörtensteiner S, Thomas H et al (2010). Accumulation of chlorophyll catabolites photosensitizes the hypersensitive response elicited by Pseudomonas

- syringae* in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 188 (1): 161~174
- Nakano M, Yamada T, Masuda Y, Sato Y, Kobayashi H, Ueda H, Morita R, Nishimura M, Kitamura K, Kusaba M (2014). A green-cotyledon/stay-green mutant exemplifies the ancient whole-genome duplications in soybean. *Plant Cell Physiol*, 55 (10): 1763~1771
- Park SY, Yu JW, Park JS, Li JJ, Yoo SC, Lee NY, Lee SK, Jeong SW, Seo HS, Koh HJ et al (2007). The senescence-induced stay green protein regulates chlorophyll degradation. *Plant Cell*, 19 (5): 1649~1664
- Pilkington SM, Montefiori M, Jameson PE, Allan AC (2012). The control of chlorophyll levels in maturing kiwifruit. *Planta*, 236 (5): 1615~1628
- Pružinská A, Tanner G, Anders I, Roca M, Hörtensteiner S (2003). Chlorophyll breakdown: pheophorbide a oxygenase is a Rieske-type iron-sulfur protein, encoded by the *accelerated cell death 1* gene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (25): 15259~15264
- Ren GD, An K, Liao Y, Zhou X, Cao YJ, Zhao HF, Ge XC, Kuai BK (2007). Identification of a novel chloroplast protein AtNYE1 regulating chlorophyll degradation during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 144 (3): 1429~1441
- Roca M, Hornero-Méndez D, Gandul-Rojas B, Mínguez-Mosquera MI (2006). Stay-green phenotype slows the carotenogenic process in *Capsicum annuum* (L.) fruits. *J Agr Food Chem*, 54 (23): 8782~8787
- Rong H, Tang YY, Zhang H, Wu PZ, Chen YP, Li MR, Wu GJ, Jiang HW (2013). The *Stay-Green Rice like (SGRL)* gene regulates chlorophyll degradation in rice. *J Plant Physiol*, 170 (15): 1367~1373
- Sakuraba Y, Jeong J, Kang MY, Kim J, Paek NC, Choi G (2014a). Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 5: 4636, doi: 10.1038/ncomms5636
- Sakuraba Y, Kim D, Kim Y, Hörtensteiner S, Paek N (2014b). *Arabidopsis STAYGREEN-LIKE (SGRL)* promotes abiotic stress-induced leaf yellowing during vegetative growth. *FEBS Lett*, 588 (21): 3830~3837
- Sakuraba Y, Park SY, Kim YS, Wang SH, Yoo SC, Hörtensteiner S, Paek NC (2014c). *Arabidopsis STAY-GREEN2* is a negative regulator of chlorophyll degradation during leaf senescence. *Mol Plant*, 7 (8): 1288~1302
- Sakuraba Y, Schelbert S, Park SY, Han SH, Lee BD, Andrés CB, Kessler F, Hörtensteiner S, Paek NC (2012). STAY-GREEN and chlorophyll catabolic enzymes interact at light-harvesting complex II for chlorophyll detoxification during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 24 (2): 507~518
- Sato Y, Morita R, Nishimura M, Yamaguchi H, Kusaba M (2007). Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (35): 14169~14174
- Schelbert S, Aubry S, Burla B, Agne B, Kessler F, Krupinska K, Hörtensteiner S (2009). Pheophytin pheophorbide hydrolase (pheophytinase) is involved in chlorophyll breakdown during leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 21 (3): 767~785
- Seymour GB, Thompson AK, John P (1987). Inhibition of degreening in the peel of bananas ripened at tropical temperatures. II. Role of ethylene, oxygen and carbon dioxide. *Ann Appl Biol*, 110: 153~161
- Song Y, Yang CW, Gao S, Zhang W, Li L, Kuai BK (2014). Age-triggered and dark-induced leaf senescence require the bHLH transcription factors PIF3, 4, and 5. *Mol Plant*, 7 (12): 1776~1787
- Thomas H, Howarth CJ (2000). Five ways to stay green. *J Exp Bot*, 51: 329~337
- Wei Q, Guo YJ, Kuai BK (2011). Isolation and characterization of a chlorophyll degradation regulatory gene from tall fescue. *Plant Cell Rep*, 30 (7): 1201~1207
- Yang XT, Pang XQ, Xu LY, Fang RQ, Huang XM, Guan PJ, Lu WJ, Zhang ZQ (2009a). Accumulation of soluble sugars in peel at high temperature leads to stay-green ripe banana fruit. *J Exp Bot*, 60 (14): 4051~4062
- Yang XT, Song J, Fillmore S, Pang XQ, Zhang ZQ (2011). Effect of high temperature on color, chlorophyll fluorescence and volatile biosynthesis in green-ripe banana fruit. *Postharvest Biol Tec*, 62 (3): 246~257
- Yang XT, Zhang ZQ, Joyce D, Huang XM, Xu LY, Pang XQ (2009b). Characterization of chlorophyll degradation in banana and plantain during ripening at high temperature. *Food Chem*, 114 (2): 383~390
- Zhou CE, Han L, Pislariu C, Nakashima J, Fu CX, Jiang QZ, Quan L, Blancaflor EB, Tang YH, Bouton JH et al (2011). From model to crop: functional analysis of a *STAY-GREEN* gene in the model Legume *Medicago truncatula* and effective use of the gene for alfalfa improvement. *Plant Physiol*, 157 (3): 1483~1496