

植物早衰研究进展

仇琳¹, 赵林姝¹, 谢永盾¹, 熊宏春¹, 古佳玉¹, 毕秀丽², 刘录祥¹, 郭会君¹

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 国家农作物航天诱变技术改良中心, 北京 100081;

² 山东省济南市平阴县行政审批服务局, 济南 250400)

摘要: 衰老作为植物自然发育过程中的末期阶段, 其发生时期对于作物的最终产量具有重要影响, 因此深入解析早衰的调控机制及影响因素对促进作物新品种选育和产量提升具有重要意义。除受自然环境胁迫外, 植物自身的遗传网络和代谢途径都会影响衰老发生的时期。本文综述了植物早衰时生理生化的各种变化以及产量变化。植物早衰引起叶绿素和其他大分子被降解, 叶片光合作用能力显著降低, 衰老组织中的营养物质运输到幼嫩组织和生殖器官中。这个过程常伴随着活性氧(ROS)的积累, 以及细胞中抗氧化酶活性的降低, 衰老相关基因(SAG)表达量上调, 最终导致整个植株过早成熟, 产量降低。该过程是一个受多基因调控的复杂且有序过程, 本文对不同物种之间调控早衰的基因网络进行了总结, 从转录因子调控、激素以及蛋白质代谢3种途径介绍了早衰调控机制, 对今后早衰机制研究方向和育种利用途径提出了看法建议。

关键词: 植物; 衰老; 早衰; 基因; 进展

Advances in Research on Premature Senescence in Plants

QIU Lin¹, ZHAO Lin-shu¹, XIE Yong-dun¹, XIONG Hong-chun¹,

GU Jia-yu¹, BI Xiu-li², LIU Lu-xiang¹, GUO Hui-jun¹

(¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Laboratory of Crop Molecular Breeding and National Center of Space Mutagenesis for Crop Improvement, Beijing 100081;

² Pingyin Administrative Examination and Approval Service Bureau of Shandong Province, Jinan 250400)

Abstract: Senescence, as the final stage of natural development of plants, has an important influence on crop yield. In order to promoting the selection and breeding of new crop varieties and yield improvement, it is important to deeply analyze the regulatory mechanism and influencing factors of premature senescence. Except the stress of natural environment, genetic network of crops is an important factor in regulating plant premature senescence. A variety of metabolic pathways in plants affect the period of senescence onset. Here we reviewed the various physiological, biochemical and yield changes during premature senescence in plants. Premature senescence caused degradation of chlorophyll and other macromolecules, significantly reduced leaf photosynthetic and transportation of nutrients from senescent tissues to young tissues and reproductive organs. The process was accompanied by the accumulation of reactive oxygen species (ROS), decreased the activity of antioxidant enzymes in the cells and upregulated of senescence-associated gene (SAG) expression, which eventually led to premature senescence and reduced plant yield. Premature senescence is a complex and sequential process regulated by multiple genes. We summarized the gene networks regulating premature senescence among different species, and introduced the mechanisms of premature senescence regulation through transcription factor

收稿日期: 2021-09-30 修回日期: 2021-10-25 网络出版日期: 2021-11-04

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210930001>

第一作者研究方向为小麦诱变突变与生物技术育种, E-mail: qiulinllll@163.com

通信作者: 郭会君, 主要从事小麦诱变突变与生物技术育种研究, E-mail: guohuijun@caas.cn

项目基金: 中国农业科学院科技创新工程; 国家小麦产业技术体系项目(CARS-03)

Foundation projects: Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Wheat Industry Technology System Project(CARS-03)

regulation, hormone and protein metabolism. It provides suggestions on the research of premature senescence mechanism and breeding utilization in the future.

Key words: plant; senescence; premature senescence; gene; advances

早衰作为植物衰老异常类型之一,对作物的品质以及产量具有重要影响。近年来,植株发生早衰的现象越来越普遍,产量损失严重,给农业生产带来巨大损失。为了提高产量、改善品质,有必要了解早衰植株的内在机理。植物的早衰是由多个遗传网络协调控制的,不同的调控基因间存在着错综复杂的联系,有待持续深入研究并构建完善的衰老遗传网络。本文综述了早衰发生时植物表型变化以及体内发生的生理生化变化,总结前人对于拟南芥、水稻、小麦等植物早衰分子机理研究进展,为今后植物衰老机理的研究以及衰老调控网络的建立提供参与思路。

1 植物早衰的概念及生理变化

衰老是植物在长期进化过程中形成的适应性机制,也是整个生长发育过程的后期阶段,是一个由高度协调的基因网络所调控的复杂且有序的过程^[1]。早衰不仅会使植株出现各种各样的表型特征,还会使植株提前出现叶绿素降解、光合作用下降、细胞结构破坏、活性氧大量积累以及抗氧化酶含量降低等生理特性变化^[2]。因此,植株早衰不仅是一个消极的过程,而且还是一个活跃的生理生化过程。

1.1 植物衰老以及早衰的概念

植物衰老是植株经过自然的生长发育,器官逐渐退化及其细胞自然而然终止的生命活动^[3],是植物正常生长发育的最终阶段。植物衰老代表着一个生命周期的结束,实质是由于细胞的死亡使植物器官或组织凋零,最终导致植株死亡^[4,6]。在植物衰老过程中各个组织相对独立衰老与凋亡,在此过程中常伴随着新组织、新器官的生长与发育。另外,植物组织的衰老和凋亡集中在生长发育后期,种子、果实同时发育成熟,整个植株逐渐衰老死亡^[7]。

植物的早衰则指的是由于植物内部或外部的原因导致其生理代谢功能失调,在正常的生育期内其生命活动提前终止,使植株未老先衰,造成叶片失绿、枯萎、光合作用提前终止,再循环有机产物不足,谷物饱满度下降,空瘪率迅速上升,从而导致作物品质及产量下降^[7]。早衰是由于局部异常发育导致

的整体过早衰退现象。研究发现导致早衰的原因有二,一是环境因素,如高温、贫瘠的土壤条件、病原菌感染等^[6];二是自身遗传因素,如基因突变等导致植株发生早衰(图1)。在实际生产过程中植株提前衰老后,植物吸收 CO₂ 的整体能力降低,循环利用不足,导致产量损失严重^[8]。据估计,适当延缓作物衰老可使粮食产量增加 10% 以上,并可显著改善碳氮经济^[9]。因此,调控衰老发生的时间对实际生产有着十分重要的意义。

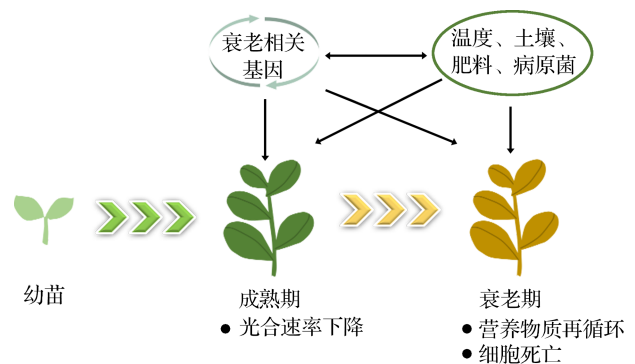


图1 植物衰老的过程和影响衰老的因素
Fig. 1 Process of plant senescence and factors affecting plant senescence

1.2 植物早衰的表现

早衰植株在各个组织皆有表现,只是在发生的时间、位置、程度和识别的难易程度上存在差异^[3]。所有早衰植株都有一个共同的特征,即叶色会提前发生变化^[10]。一般来说,植株早衰时叶片的变化分为两种类型。第一种类型是首先在叶片上产生棕色斑点,随着衰老的不断发展,斑点数量持续增加且相互融合,逐渐向整个叶片表面扩散,直至整个叶片坏死、萎蔫。水稻早衰突变体 *lmes1*、*lmes2*、*RLS1*、*sms1*、*lts1*、*rls1* 均属于该类型^[11-15]。第二种类型是叶片边缘先发生黄化,然后由边缘向叶片内部逐渐发展,最终表现为整个叶片变为黄色、红色或者橙色,直至干枯、萎蔫。目前发现具有该表型的突变体有 *bbs1*、*spl3*、*spl2*、*ospls1*、*ore1*、*atg5-1*、*atg7-3*、*asd1-1*、*m68*、*dell* 以及 *es16*^[16-21]。除此之外,早衰植株还会衍生出现结实率下降、千粒重减少等重要农艺性状的变化,植株产量随之显著下降^[12,22]。部分研究数据显示早衰突变体的结实率比野生

型降低 20%~27.8%，单株产量也仅为野生型的 57%~73.2%^[23-24]。

1.3 植物早衰导致细胞超微结构变化

植物早衰过程中细胞结构发生明显的衰变,最典型的特征是叶片细胞中叶绿体等超微结构的变化^[25]。首先叶绿体质膜发生破解,类囊体变形,基粒片层变的无序,嗜铁颗粒的数量大量增加,从而导致叶绿体与叶绿素降解;同时光系统相关的酶活性急剧下降^[26]。由于叶绿体是光合作用的主要场所,其中含有高达 70% 的叶蛋白,PSII(光系统 II)、细胞色素 b6f 复合体、PSI(光系统 I)、ATP 合酶等蛋白复合体以及大多数参与光呼吸、氮同化和氨基酸生物合成的酶都定位在叶绿体中。因此会导致植物的光合作用显著下降^[27-28]。水稻早衰叶片的叶绿素含量仅为野生型的 57.9%~72.3%,光合速率(Pn)仅为 44.3%~62%^[14,23]。这一系列的变化发生在早衰的起始阶段,也正是由于叶绿体的破坏,才会使衰老的植株叶色发生变化以及细胞的退化^[6]。在植物早衰的末期阶段,细胞中线粒体以及细胞核开始降解,在这个过程中细胞内各种水解酶活跃,最终细胞自溶解体^[29]。因此早衰的过程也是一个活跃的、动态的生理生化过程。

1.4 植物早衰导致主要营养物质分解与再循环

早衰过程启动后,随着叶片颜色的变化,叶绿素、蛋白质、核酸等营养物质逐渐降解并且不断转移到新生组织和贮藏组织中以进行营养收集^[30-31]。这一过程对植物的适应性至关重要。发生早衰的成熟组织,特别是叶片与新生组织在营养关系上构成了典型的源-库关系。源库关系不协调也是导致植物早衰的重要原因。叶绿体是叶肉细胞中含有大分子物质最丰富的亚细胞结构。早衰过程中叶绿体被破坏,其中积累的大量营养物质降解成小分子,成为植株体内再循环的重要来源^[7],植物体内代谢由合成代谢状态转变为分解代谢状态。

早衰启动后,分解代谢物质主要包括蛋白质、核酸和脂质的降解^[32]。蛋白质分解主要由半胱氨酸蛋白酶和天冬氨酸蛋白酶参与^[29]。在烟草成熟和衰老叶中发现了大量积累的天冬氨酸蛋白酶——DNA 结合蛋白酶(CND41)。在氮胁迫的情况下,植株出现早衰表型,体内可溶性蛋白含量急剧下降;转 CND41 基因的植株表现出延缓衰老的特征,其体内可溶性蛋白含量显著增多,表明 CND41 在可溶性蛋白的降解中可能起重要作用^[33]。细胞中蛋白含量是判断植物体内代谢水平的重要指标之

一。在正常生长的植物组织中蛋白质的代谢水平是相对稳定的,而在早衰的叶片中,蛋白质的分解速率大于合成,导致蛋白质总量显著降低^[6]。蛋白质在各种蛋白酶的作用下最终水解为氨基酸,直接通过筛管转运至新生组织或器官中,也可通过进一步转化形成谷氨酰胺以及天冬氨酰后再进行运输^[34]。

植物早衰与核酸酶活性的增加有关。参与核酸降解的蛋白酶家族分为 4 种类型,包括核糖核酸酶 I 和 II、核酸酶 I 以及核酸外切酶 I。单链优先核酸酶(Single-strand preferring nuclease)是小麦的一种核糖核酸酶 I,其活性在旗叶衰老期间显著增加^[35]。在拟南芥中分离得到的 3 个核酸酶基因(*RNS1*、*RNS2*、*RNS3*)参与核酸的降解,这些基因均可在早衰的过程中被诱导,但是 *RNS2* 表达水平较 *RNS1*、*RNS3* 高^[36]。

脂质存在于所有细胞器膜中,在细胞早衰过程中要动员和分解大部分不同细胞成分。细胞中膜脂代谢有 4 种降解酶参与其中,分别为磷脂酶 D、磷脂酸磷酸酶、脂聚酰基水解酶和脂氧合酶^[37]。脂质分解反应从膜脂中释放脂肪酸,然后要么通过过氧化物酶体催化其进行的 β -氧化,为衰老过程提供能量;要么通过乙醛酸循环转化为 α -酮戊二酸,然后通过糖异生途径转化为蔗糖,可用于后续发育过程中的呼吸作用或从衰老的叶片运输到库中。此外, α -酮戊二酸还可为后续叶蛋白降解酶的合成提供能量^[38]。膜脂降解使得膜蛋白构象发生改变,从而易于发生蛋白酶水解,因此膜退化也是早衰的初期特征。细胞中脂质代谢使得植物细胞膜结构和功能完整性下降,使膜通透性与细胞隔室的渗漏增加,研究发现早衰突变体电解质渗漏率比野生型高 43%~48.6%,从而表明细胞膜受到了极大的损伤^[23,37,39]。

细胞中营养物质分解代谢持续的时间及其与库发育的关系,对作物籽粒灌浆和养分再动员具有重要意义,所以叶片衰老也是一个循环过程,使得营养物质能够更好的吸收与利用,从而有助于植株发挥最大的生产潜力。早衰植株本身光合作用产生的有机物比正常衰老的植株要显著减少,从而造成产量显著下降。衰老代谢及营养物质的再循环在很大程度上决定了产量、品质和植物对环境的适应,具有重要的研究意义。

1.5 植物早衰导致活性氧大量积累

活性氧(ROS)是一种含氧的、性质活跃的离

子体,是植物对生物和非生物胁迫反应的重要组成部分^[40]。植物中 ROS 广泛存在于叶绿体、线粒体及各种酶促反应中^[41]。其中叶绿体是 ROS 产生的主要场所,在类囊体膜上的光系统以单线态氧和超氧阴离子的形式产生 ROS^[42]。植物接收到早衰信号后,通过叶绿体产生单线态氧使叶绿素降解,最终破坏植物的光系统。当 ROS 增加到一定程度时,细胞就会处于氧化胁迫状态^[40]。ROS 以 DNA、脂质和蛋白质等大分子物质为目标,破坏细胞的信号通路、膜特性、酶活性,最终激活细胞程序性死亡^[43]。因此早衰植株为了适应植物体内发生的各种反应就会在细胞中积累大量的过氧化氢(H_2O_2)和丙二醛等氧化代谢产物^[44]。多个早期衰老相关基因(SAGs)的表达都是由 H_2O_2 诱导的,而 H_2O_2 已经成为了早衰过程中的信号分子。虽然将 ROS 分解为 H_2O_2 是植物体内的解毒过程,但是分解出的 H_2O_2 被整合到许多信号通路上,从而激活了由于 ROS 积累所产生的反应。由此说明胁迫和衰老诱导信号传递之间存在复杂联系。

由于 ROS 积累过多会对细胞产生有害的影响,所以细胞中 ROS 的产生与清除存在相互关联^[42]。一些 ROS 清除相关基因和酶,如过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶、超氧化物歧化酶和过氧化物酶等均在 ROS 防御中起着重要作用^[23]。早衰突变体细胞内自由基的产生和清除平衡遭到破坏,自由基大量积累,加剧了细胞膜脂的氧化。此外 ROS 清除能力还受到外界环境的影响,研究表明高温会影响细胞 ROS 清除的能力,当温度超过 30 °C 时,清除能力显著下降,导致植株衰老加快^[43]。植株早衰中通过不断产生与清除 ROS 的动态过程来调节植物体内各种生理生化反应。

2 早衰对作物产量的影响

植株衰老不仅是一种生物现象,也与籽粒产量和品质密切相关。研究表明,小麦抽穗开花后发生高温胁迫越早,植株衰老发生的时间越早,从而缩短了籽粒淀粉积累的时间,且使直链淀粉与支链淀粉比例增加,籽粒后期灌浆不足,降低小麦的产量与品质^[45]。高温胁迫使大豆植株发生早衰,其结实率、籽粒饱满度、种子大小均显著降低,导致最终产量只有对照的 71.4%^[46]。在灌浆期对大豆进行水分胁迫会使大豆发生早衰现象,碳同化量迅速减少,导致产量较正常大豆下降 39%^[47]。

由遗传因素造成的早衰也对产量有显著影响。水稻突变体 *rls3* 部分老叶在抽穗期和开花期已经枯萎,导致其结实率为野生型的 15%,单株产量仅为 11%,而表达转基因植株中叶色、单株产量和结实率几乎恢复到野生型水平^[48]。突变体 *pgl* 的光合速率明显较低,对籽粒灌浆产生了显著影响,籽粒结实率比野生型低 27.8%,单株产量仅为野生型的 57%^[24]。突变体 *lps1* 的叶片在分蘖后期出现褐斑,灌浆后期和成熟期出现萎蔫,穗小,每穗粒数只有野生型的 24.1%,籽粒结实率只有 28.3%,导致 *lps1* 的产量显著减少 62.3%^[49]。水稻突变体 *OsMTS1* 的植株早抽穗且过早衰老,过表达其突变基因可使籽粒产量提高 15.9%^[50]。突变体 *wls5* 叶尖早期衰老,穗子更短,穗粒数更少,结实率也更低,这些主要农艺性状的减少导致 *wls5* 的产量显著下降,仅为野生型的 73.2%^[23]。

3 植物早衰关键基因

衰老是由多基因共同调控的复杂过程,新基因的激活是衰老启动的必要条件。当植物衰老进程启动后,将会涉及基因组中许多基因表达的改变,这些表达水平发生变化的基因称为 SAGs,而每一个基因都在植物体内发挥着其独特的功能^[51]。近年来,随着分子生物学及其研究技术的不断发展,对相关基因功能研究的不断深入,对基因调控衰老的分子调节机制不断完善,逐步加深人们对衰老调控网络的认识^[6]。

目前,在植物叶片衰老数据库(LSD, leaf senescence database, <https://bigd.big.ac.cn/lsd/phenotypeBrowse.php>)已经收录了来自 68 个物种的 617 个突变体和 5853 个基因。这 68 个物种包括一年生草本植物如拟南芥、水稻、玉米、高粱等,以及多年生木本植物如杨树等。其中拟南芥、水稻、大麦、小麦等分别收录了 3852、188、19、259 个 SAGs^[52]。

3.1 转录因子途径调控早衰

多个转录因子家族参与植物衰老调控,其中包含 NAC、WRKY(Zn)、MYB、C2H2(Zn)、AP2/EREBP、HB、bHLH、bZIP 等^[53]。NAC(NAM/ATAF/CUC)家族是植物中最大的转录因子家族之一,也是衰老过程的重要调控因子^[2]。NAC 蛋白家族成员在 N 端结构域高度保守,在 C 端具有多种不同的结构域,也是转录激活或抑制因子的功能域^[54]。目前,已经在 NAC 家族中发现了一些调控早衰过程的基因(表 1)。

表 1 NAC 转录因子调节植物早衰特征

Table 1 Characteristics of premature senescence regulated by NAC transcription factors

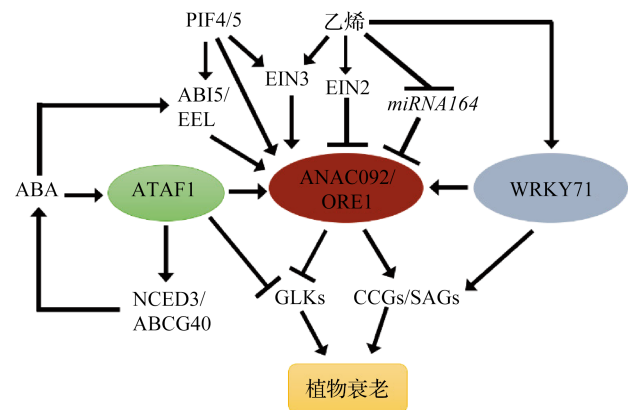
物种 Species	基因 Gene	特征 Characteristics	参考文献 Reference
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	<i>AtNAP</i> (<i>ANAC029</i>)	参与脱落酸 (ABA) 调解途径, 过表达促进叶片衰老	[55]
	<i>ORE1</i> (<i>ANAC092/AtNAC2</i>)	参与植物中乙烯 (ETH) 调控途径以及侧根发育, 促进了侧根的形成与叶片衰老	[21]
	<i>ORS1</i> (<i>ANAC059</i>)	过表达促进叶片衰老	[56]
	<i>ANAC046</i>	参与叶绿素合成过程, 促进叶片衰老	[57]
	<i>VNI2</i> (<i>ANAC083</i>)	参与 ABA 调控途径, 促进叶片衰老, 增强植物的耐盐性	[58]
	<i>ANAC055</i>	参与水杨酸 (SA)、茉莉酸 (JA)、叶绿素降解途径, 促进叶片衰老	[59]
水稻 Rice	<i>OsNAP</i>	参与 ABA 调控途径, 促进叶片衰老	[61]
	<i>OsY37</i> (<i>ONAC011</i>)	促进水稻抽穗, 加速衰老	[2]
	<i>OsNAC2</i>	参与 ABA 诱导的叶片衰老	[38]
小麦 Wheat	<i>NAM-B1</i>	植株籽粒蛋白含量增加, 促进植株叶片衰老	[62]
	<i>NAC-S</i>	表达水平与叶片的氮浓度紧密相关	[63]
大麦 Barley	<i>HvNAC005</i>	过表达表现为植株早衰	[64]
	<i>HvNAM-1</i>	—	[5]
	<i>HvNAM-2</i>	—	[5]

— : 基因功能未知

— : Means the gene function is unknown

3.1.1 拟南芥中调控早衰 NAC 转录因子 拟南芥有 117 个 NAC 转录因子, 有超过 30 个 NAC 转录因子参与叶片衰老调控^[54], 其中一些基因彼此紧密相连, 形成了一个复杂的网络, 精细调控植物衰老过程。在拟南芥调控网络中, *ORE1* 基因起着重要作用, 该基因的表达会降低叶绿体发育所需的类黄酮转录因子 (GLKs) 对靶基因的激活能力并且促进叶绿素分解代谢相关基因的表达, 从而抑制叶绿素生物合成, 导致叶片早衰^[21]。以 *ORE1* 为中心的调控网络, 主要通过与 *Ethylene Insensitive2* (*EIN2*) 和 *microRNA164* (*miRNA164*) 形成三叉前馈通路来调控衰老和细胞死亡。*miRNA164* 在叶片早期发育阶段转录后可负调控 *ORE1* 的表达, 在发育后期阶段由于 *EIN2* 的作用使得 *miRNA164* 表达下降, 从而减弱了对 *ORE1* 的影响^[65]。随着研究不断深入, 该调控网络逐渐完善。研究认为, 与光敏色素相互作用的转录因子 *PIF4*、*PIF5*、*EIN3* 和 *ABIS/EEL* 等可能直接与 *ORE1* 启动子结合, 促进 *ORE1* 表达; 或者通过多个前馈循环来诱导衰老进程^[54]。最新的研究表明, *WRKY* 家族转录因子 *WRKY71* 可直接调控

EIN2 和 *ORE1*, 通过介导乙烯信号转导加速叶片衰老 (图 2)^[66]。



部分引自文献 [54]

Figure partly derived from reference [54]

图 2 拟南芥中 NAC 转录因子调控网络
Fig. 2 NAC transcription factor regulatory networks in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

在拟南芥中还存在其他 NAC 家族基因导致早衰。*AtNAP*、*ORS1* 在拟南芥中过表达会引起植株早衰, 反之则延缓衰老 (表 1)^[55-56]。在叶片衰老过

程中, *AtNAP* 在拟南芥中表达上调, 显著诱导 SAGs 表达。 *AtNAP* 在水稻中的同源基因表达也上调^[55]。 *OsNAP* 过表达使得植株体内茉莉酸水平升高, 茉莉酸生物合成相关基因 *LOX2* 和 *AOCI* 的表达增加, 从而导致植株在籽粒灌浆期表现出叶片加速衰老的表型^[61]。 *ORS1* 与 *ORE1* 相似, 在 *ORS1* 基因调控网络中可显著诱导 SAGs 表达, 且该基因在盐胁迫以及 H_2O_2 处理下可显著被诱导, 其基因调控网络可能在盐和 H_2O_2 交叉信号通路中起着重要作用^[56]。

综上所述, NAC 转录家族的基因彼此紧密相连, 形成了一个复杂的网络, 为拟南芥衰老提供精细调节的控制系统。对不同转录因子家族以及植物之间的同源基因进行研究, 不仅可以完善该物种本身的调控网络, 也可对不同物种间衰老调控网络的构建提供理论支撑。

3.1.2 小麦中调控早衰 NAC 转录因子 目前在小麦中发现两个 NAC 转录因子参与衰老过程^[67]。第一个转录因子 *NAM-B1* 会导致植株发生早衰, 加速小麦衰老, 使营养物质更有效的从叶片再循环到发育中的籽粒, 并且籽粒中蛋白质、铁、锌、锰含量有所增加^[68]。第二个转录因子 *NAC-S* 是衰老的负调控因子, 其在表达水平上与叶片的氮浓度之间具有紧密相关性, 过表达会延缓衰老并且使籽粒中含氮量显著增高(表 1)^[63]。该基因依赖于独角金内酯(SL)的含量调节其自身的表达^[69]。在氮胁迫条件下, SL 水平下降, 抑制 *NAC-S* 表达, 其表达量降低会使叶绿素分解代谢加快并且加速衰老相关基因的表达增加, 从而加速小麦衰老^[70]。

与拟南芥相比, 小麦衰老基因调控网络还不甚清晰, 仍需进一步探索, 尤其是关键基因功能研究以及基因之间的互作。拟南芥衰老调控网络为小麦衰老调控机制研究提供了重要的参考及研究方向。作为多倍体作物, 小麦三个亚组上部分同源基因间的相互作用以及补偿效应将是小麦衰老调控网络解析的重要内容, 也是区别于模式植物拟南芥、模式作物水稻的关键之处。

3.1.3 大麦中调控早衰 NAC 转录因子 在大麦中, 目前研究的早衰 NAC 转录因子 *HvNAC005* 编码 NAC 家族 NAC-a6 亚群蛋白, 可以被 ABA 诱导, 基因过表达时植株表现为发育迟缓和早衰, 是一种可以促进衰老的调控因子^[64]。 *NAM-B1* 的大麦同源基因也与籽粒蛋白质含量和叶片衰老相关, 然而对于此基因的研究尚处于起步阶段, 缺乏对其调控机理的深入研究^[5]。另外, 有研究

人员利用芯片技术从大麦中提取了 11 个可以导致禾谷类作物衰老并影响其生物胁迫相关性状的 NAC 基因, 这些基因在叶片衰老阶段的表达都存在显著差异, 是 NAC 转录因子的潜在靶基因^[71], 通过深入解析这些转录因子的作用机制, 或许能为构建禾谷类作物早衰基因调控网络提供依据。

3.2 激素途径调控早衰

激素在植物发育的各个阶段均具有关键的调节作用, 植物衰老亦可以受激素的调节。众所周知, 生长素(Auxin)、细胞分裂素(CTK)和赤霉素(GA)可抑制植物叶片衰老, 而 ABA、ETH、SA、JA 和油菜素内酯(BRs)可促进叶片衰老^[6], 因此激素是衰老复杂调控系统的重要因素之一。

目前发现参与调控叶片早衰的乙烯代谢相关基因有 *OsFBK12*、*OsSAMS1*、*etr1-1*、*ein2* 及 *ein3* 等^[6, 27], ABA 代谢相关基因有 *SiNAC1*、*OsNAC2*、*AtNAP*、*OsNAP* 以及 *PYL9* 等^[38, 72-75](表 2)。 *AtNAP* 和 *OsNAP* 都对 ABA 介导的叶片衰老有促进作用, 在拟南芥和水稻中分别具有独特的调控通路。 *AtNAP* 通过与衰老相关基因 *SAG113* 的启动子结合起调控作用, 而 *OsNAP* 则直接调控叶绿素降解相关基因以及营养转运相关基因的表达, 其过表达后通过反馈抑制 ABA 的生物合成并使植株发生早衰; 而减少表达会延迟衰老, 从而延长灌浆期、提高水稻产量^[73-74]。 ABA 可诱导 *ATAF1* 的表达, 通过调控 ABA 生物合成基因 *NCED3* 和 ABA 转运基因 *ABCG40* 介导叶片衰老; 也可激活 *ORE1* 或直接抑制 *GLK1* 的表达, 说明 *ATAF1* 在调节 ABA 通路上发挥作用介导植物衰老(图 2)。同时也有研究发现生长素响应基因 *AtSAUR10*、*AtSAUR72*、*AtSAUR36* 过表达导致拟南芥叶片出现早衰现象^[76-78]。水稻中基因 *OsSAUR39* 是生长素合成和运输的负调控因子, 过表达转基因植株表现出早衰现象^[79]。最新的研究发现水稻细胞分裂素氧化酶/脱氢酶 *OsCKXII* 基因可催化多种细胞分裂素降解, 其缺失突变体可使 ABA 含量增加, 在叶片衰老过程中在细胞分裂素和 ABA 之间起拮抗作用^[80]。

综上所述, 激素途径与转录因子途径相互作用, 共同调控植物衰老的过程, 对不同通路的相互作用调控网络进行不断完善与分析, 可能会为植物衰老过程中各种通路的靶基因的研究提供有价值的信息。

表 2 激素途径调控早衰的相关基因

Table 2 Genes regulating premature senescence through hormone pathways

激素 Hormone	基因 Gene	特征 Characteristics	参考文献 Reference
乙烯 Ethylene	<i>OsFBK12</i>	编码 F-box 蛋白,参与 26S 蛋白酶体介导的降解途径	[81]
	<i>OsSAMS1</i>	编码 S- 腺苷 -L- 甲硫氨合成酶	[81]
	<i>etr1-1</i>	参与乙烯调控途径,抑制乙烯反应基因表达,延缓植株衰老	[82]
	<i>ein2</i>	调控衰老过程中 ABA 和 MeJA, 乙烯信号转导的中心成分	[82]
	<i>ein3</i>	乙烯信号通路的转录因子	[83]
脱落酸 Abscisic acid	<i>SiNAC1</i>	上调 ABA 生物合成的关键基因	[72]
	<i>OsNAC2</i>	激活叶绿素降解基因 (<i>OsSGR</i> 和 <i>OsNYC3</i>)	[38]
	<i>AtNAP</i>	与 <i>SAG113</i> 启动子结合	[55]
	<i>OsNAP</i>	参与叶绿素降解和营养转运	[74]
	<i>PYL9</i>	抑制 PP2Cs 和激活 SnRK2s	[75]
生长素 Auxin	<i>AtSAUR10</i>	被生长素和油菜素内酯联合诱导	[78]
	<i>AtSAUR36</i>	被生长素 - 1- 萘乙酸诱导	[76]
	<i>AtSAUR72</i>	与 PP2C 型蛋白磷酸酶 SSPP 发生互作	[77]
	<i>OsSAUR39</i>	在生长素的合成和转运中起负调控作用	[79]
细胞分裂素 Cytokinin	<i>OsCKX11</i>	调节 ABA 与细胞分裂素的含量	[80]

3.3 蛋白质代谢途径调控早衰

在植物早衰的过程中同样伴随着蛋白质的合成、降解与运输^[27]。目前在水稻中发现参与蛋白质合成、降解、运输途径的基因有 *OsAkoGal*、*OsSAG12-1*、*Ospse1*、*TDCs*、*PSL2*、*GnT1*、*OsSWEET5*、*OsLMS*、*OsSIK2*、*Osl2*、*Osl20*、*Osl30*、*Osl36*、*Osl55*、*Osl57*、*Osl85*、*Osl30*、*Osl295*、*Osl381* 及 *Osh36* 等^[84-86]。

植物多肽作为信号分子可参与叶片衰老。多肽 CLE14 功能缺失突变系使拟南芥表现出早衰表型,且该蛋白直接作用于 NAC 家族转录因子 *JUB1*, 调控植物体内 ROS 清除系统基因表达、 H_2O_2 水平的控制及对叶片衰老,进一步研究发现 CLE14 表达模式与 *SAG12* 的表达模式相似^[87]。蛋白 *SAG12* 是一种半胱氨酸蛋白酶,在植物衰老过程中大量合成,有研究表明其缺失突变体会使天冬氨酸蛋白酶活性显著增加,且突变体籽粒的含氮量和产量均有所下降,表明 *SAG12* 促进植物体内氮素再循环过程,推测其会将衰老组织中的蛋白质降解成的氨基酸进行再循环运输到发育中的组织中^[88]。拟南芥 *ATSAG12* 蛋白、水稻同源蛋白 *OsSAG12-1* 在植物生长发育早期的叶片中的表达极低,但是在衰老过程中迅速增加,而在水稻的缺失突变体中表现出植株早衰的现象^[89]。蛋白质 5- 羟色胺在植物体内具有重要作用,其生物合成主要在植物衰老的过程中,

过度积累可延迟衰老,其中色氨酸脱羧酶 (TDC) 与末端酶是色胺 5- 羟化酶 (T5H) 合成的两个关键酶。TDC 蛋白缺失使水稻植株对 5- 羟色胺积累起抑制作用,导致植株表现出早衰的症状^[90]。

蛋白质在内质网与高尔基体中发生修饰,修饰后的蛋白质再运输到细胞中的不同位置。据报道 N- 糖基化影响细胞内蛋白质运输^[91]。突变体 *gnt1* 中 N- 乙酰葡萄糖氨基转移酶功能丧失,对 N- 聚糖的形成产生抑制作用,并积累高甘露糖 N- 糖,使植株细胞分裂素信号通路受损,表现出苗期发育缺陷、无法形成分蘖,最终导致植株过早死亡^[92]。水稻半乳糖转运蛋白 *OsSWEET5* 参与糖类的运输以及生长素信号传导,其突变基因过表达使植株在苗期表现出生长迟缓和早衰的表型^[93]。突变体 *pls2* 中糖基转移酶参与植株体内糖基化过程,该蛋白质发生突变使组织细胞中积累更高水平的蔗糖,同时会导致植株叶片发生早衰现象^[44]。

衰老组织中会发生有选择性的蛋白质降解。许多编码蛋白酶的基因上调,蛋白酶活性也在衰老过程中增强^[94]。泛素 - 蛋白酶体系统是蛋白质降解的关键途径。拟南芥的 *ore9* 突变体中 E3 连接酶参与该过程并调控植株衰老^[95-96]。水稻中 *spl35* 突变体含 CUE (泛素偶联与 ER 降解) 结构域的蛋白质发生突变,其过表达与敲除均会使水稻植株出现早

衰现象^[97]。拟南芥突变体 *dls1* 中精氨酸转移酶结构发生变化,使泛素系统中几种蛋白水解途径之一的 N 端水解途径受到影响,导致植株出现延迟衰老的表型,是衰老过程抑制因子^[94]。这些结果都表明泛素-蛋白酶体系统的激活在衰老过程中具有重要作用。

3.4 营养元素途径调控早衰

在植物的生长过程中,营养元素是必须的也是必要的。当营养元素缺乏时,会抑制植株叶片发育,影响叶片的光合作用,使植株发生早衰。有研究发现,缺乏 N、P、K、Ca 等几种元素会使玉米叶绿素含量降低,抑制植株的生长,造成产量降低^[98]。大麦缺铁会使大麦组织细胞中蔗糖浓度增加,并诱导衰老相关基因的表达,从而造成叶片早衰^[99]。水稻叶尖坏死突变体 *ltn1* 中磷元素的调控基因 *LTN1* (*LEAF TIP NECROSIS1*) 编码一个含有泛素结合域的蛋白,该基因会促进植株对磷的吸收与运输从而导致磷的过度积累,影响水稻的生长发育^[100]。

4 问题与展望

近十多年来,植物衰老调控网络的研究已经取得显著成就,但仍然有继续深入探索的空间。一是在植物衰老的过程中数以千计的 SAGs 差异表达,导致植株体内出现各种生理生化的变化(图 1)。这些 SAGs 在植物体内相互作用和影响,参与多个调控途径,目前尚未见解析完整的调控网络。二是参与衰老调控的转录因子在植物中家族数目众多,研究相对较多的只有 NAC 家族,而该家族中也只有少数已明确调控衰老的相关基因形成了小的调控网络,各个独立的调控网络间难以有效链接形成完整的衰老调控网络;其他转录因子家族的研究尚不系统,限制了衰老调控机制的完善。三是衰老过程中营养物质再循环对于植株最后的产量具有决定性作用。通过延缓衰老发生的时间进而充分发挥次生代谢物的作用,有利于光合产物的积累、产量的增加。但如何有效抑制(敲除)或利用已知早衰基因提高作物产量仍需加强。

突变体是基因功能解析的重要基础材料,类型丰富多样的突变材料携带的功能基因不尽相同,有助于基因调控网络的解析。未来研究中应首先注重不同类型早衰突变体的筛选鉴定。从现有各种植物种质资源中发掘与早衰相关的种质资源,或利用诱变技术定向筛选早衰相关突变体。二是充分利用突变材料挖掘早衰新基因。充分利用不同植物的早衰

突变体,通过重测序、基因芯片、转基因等先进的生物技术,挖掘和解析调控衰老的新基因,结合已知 SAGs 逐步完善衰老综合调控网络。三是持续加强衰老调控基因的有效育种应用。在明确植物衰老调控的基础上,设计植物衰老的调控策略,并应用到田间作物生产中。通过促进衰老抑制因子的表达和延迟衰老促进因子的启动是调节衰老发生时间的有效方式,应加强研究此类基因的技术调控手段,以合理延长作物生殖生长时间,从而达到高产、稳产的育种目标。

参考文献

- [1] Yan H, Sheng M, Wang C, Liu Y, Yang J, Liu F, Xu W, Su Z. AtSPX1-mediated transcriptional regulation during leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 2019, 283: 238-246
- [2] El Mannai Y, Akabane K, Hiratsu K, Satoh-Nagasawa N, Wabiko H. The NAC transcription factor gene *OsY37* (*ONAC011*) promotes leaf senescence and accelerates heading time in rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(10): 2165
- [3] 董合忠,李维江,唐薇,张冬梅. 棉花生理性早衰研究进展. *棉花学报*, 2005, 17(1): 5660
Dong H Z, Li W J, Tang W, Zhang D M. Advances in studies on physiological premature senility of cotton. *Cotton Science*, 2005, 17(1): 5660
- [4] Heng Y, Wu C, Long Y, Luo S, Ma J, Chen J, Liu J, Zhang H, Ren Y, Wang M, Tan J, Zhu S, Wang J, Lei C, Zhang X, Guo X, Wang H, Cheng Z, Wan J. OsALMT7 maintains panicle size and grain yield in rice by mediating malate transport. *Plant Cell*, 2018, 30(4): 889-906
- [5] Cai S, Yu G, Chen X, Huang Y, Jiang X, Zhang G, Jin X. Grain protein content variation and its association analysis in barley. *BMC Plant Biology*, 2013, 13: 35
- [6] 徐娜,徐江民,蒋玲欢,饶玉春. 水稻叶片早衰成因及分子机理研究进展. *植物学报*, 2017, 52(1): 102-112
Xu N, Xu J M, Jiang L H, Rao Y C. Advances in studies on causes and molecular mechanisms of premature senescence in rice leaves. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(1): 102-112
- [7] 李中朋,蒯本科. 绿色器官衰老进程中营养物质的动员与再利用研究进展. *植物生理学报*, 2014, 50(9): 1322-1328
Li Z P, Kuai B K. Research progress on mobilization and reuse of nutrients in green organ aging process. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 50(9): 1322-1328
- [8] Janack B, Sosoi P, Krupinska K, Humbeck K. Knockdown of WHIRLY1 affects drought stress-induced leaf senescence and histone modifications of the senescence-associated gene *HvS40*. *Plants (Basel)*, 2016, 5(3): 37
- [9] Zhao L, Xia Y, Wu X Y, Schippers J H M, Jing H C. Phenotypic analysis and molecular markers of leaf senescence. *Methods in Molecular Biology*, 2018, 1744: 35-48
- [10] 王鹏杰,吴殿星,舒小丽. 水稻衰老相关突变体的研究进展. *核农学报*, 2018, 32(3): 497-505
Wang P J, Wu D X, Shu X L. Advances in studies on

- senescence related mutants in rice. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2018, 32(3): 497-505
- [11] Li Z, Zhang Y, Liu L, Liu Q, Bi Z, Yu N, Cheng S, Cao L. Fine mapping of the lesion mimic and early senescence 1 (*lmes1*) in rice (*Oryza sativa*). *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 80: 300-307
- [12] Xing Y, Du D, Xiao Y, Zhang T, Chen X, Feng P, Sang X, Wang N, He G. Fine mapping of a new lesion mimic and early senescence 2 (*lmes2*) mutant in rice. *Crop Science*, 2016, 56(4): 1550-1560
- [13] Zheng X, Jehanzeb M H, Zhang Y, Li L, Miao Y. Characterization of S40-like proteins and their roles in response to environmental cues and leaf senescence in rice. *BioMed Central Plant Biology*, 2019, 19(1): 174
- [14] Jiao B B, Wang J J, Zhu X D, Zeng L J, Li Q, He Z H. A novel protein RLS1 with NB-ARM domains is involved in chloroplast degradation during leaf senescence in rice. *Molecular Plant*, 2012, 5(1): 205-217
- [15] Yan W, Ye S, Jin Q, Zeng L, Peng Y, Yan D, Yang W, Yang D, He Z, Dong Y, Zhang X. Characterization and mapping of a novel mutant *sms1* (*senescence and male sterility 1*) in rice. *Journal of Genetics and Genomics*, 2010, 37(1): 47-55
- [16] Wang S H, Lim J H, Kim S S, Cho S H, Yoo S C, Koh H J, Sakuraba Y, Paek N C. Mutation of *SPOTTED LEAF3* (*SPL3*) impairs abscisic acid-responsive signalling and delays leaf senescence in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(22): 7045-7059
- [17] Wang Z, Wang Y, Hong X, Hu D, Liu C, Yang J, Li Y, Huang Y, Feng Y, Gong H, Li Y, Fang G, Tang H, Li Y. Functional inactivation of UDP-N-acetylglucosamine pyrophosphorylase 1 (*UAP1*) induces early leaf senescence and defence responses in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 973-987
- [18] Yang X, Gong P, Li K, Huang F, Cheng F, Pan G. A single cytosine deletion in the *OsPLS1* gene encoding vacuolar-type H⁺-ATPase subunit A1 leads to premature leaf senescence and seed dormancy in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(9): 2761-2776
- [19] 张强. 小麦叶片衰老基因 *TaLS-2D* 的图位克隆. 北京: 中国农业科学院, 2018
Zhang Q. Map-based cloning of the leaf senescence gene *TaLS-2D* in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2018
- [20] Zeng D D, Yang C C, Qin R, Alamin M, Yue E K, Jin X L, Shi C H. A guanine insert in *OsBBS1* leads to early leaf senescence and salt stress sensitivity in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Reports*, 2018, 37(6): 933-946
- [21] Rauf M, Arif M, Dortay H, Matallana-Ramirez L P, Waters M T, Gil N H, Lim P O, Mueller-Roeber B, Balazadeh S. ORE1 balances leaf senescence against maintenance by antagonizing G2-like-mediated transcription. *Scientific Reports*, 2013, 14(4): 382-388
- [22] Huang Q N, Shi Y F, Zhang X B, Song L X, Feng B H, Wang H M, Xu X, Li X H, Guo D, Wu J L. Single base substitution in *OsCDC48* is responsible for premature senescence and death phenotype in rice. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 58(1): 12-28
- [23] Zhao C, Liu C, Zhang Y, Cui Y, Hu H, Jahan H N, Lv Y, Qian Q, Guo L. A 3-bp deletion of *WLS5* gene leads to weak growth and early leaf senescence in rice. *Rice*, 2019, 12(1): 26
- [24] Yang Y, Xu J, Huang L, Leng Y, Dai L, Rao Y, Chen L, Wang Y, Tu Z, Hu J, Ren D, Zhang G, Zhu L, Guo L, Qian Q, Zeng D. *PGL*, encoding chlorophyllide a oxygenase 1, impacts leaf senescence and indirectly affects grain yield and quality in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(5): 1297-1310
- [25] Guiboileau A, Sormani R, Meyer C, Masclaux-Daubresse C. Senescence and death of plant organs: Nutrient recycling and developmental regulation. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333(4): 382-391
- [26] 杨波, 夏敏, 张孝波, 王晓雯, 朱小燕, 何沛龙, 何光华, 桑贤春. 水稻早衰突变体 *esl6* 的鉴定与基因定位. *作物学报*, 2016, 42(7): 976-983
Yang B, Xia M, Zhang X B, Wang X W, Zhu X Y, He P L, He G H, Sang X C. Identification and gene mapping of rice premature senescence mutant *esl6*. *Acta Agronomica Sinica*, 2016, 42(7): 976-983
- [27] Avila-Ospina L, Moison M, Yoshimoto K, Masclaux-Daubresse C. Autophagy, plant senescence, and nutrient recycling. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(14): 3799-3811
- [28] Biswal B, Pandey J K. Loss of photosynthesis signals a metabolic reprogramming to sustain sugar homeostasis during senescence of green leaves: Role of cell wall hydrolases. *Photosynthetica*, 2018, 56(1): 404-410
- [29] Sarwat M. Leaf senescence in plants: Nutrient remobilization and gene regulation. *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective*, 2017, 2: 301-316
- [30] Lim P O, Kim H J, Nam H G. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58(1): 115-136
- [31] Ma X, Zhang Y, Tureckova V, Xue G P, Fernie A R, Mueller-Roeber B, Balazadeh S. The NAC transcription factor SINAP2 regulates leaf senescence and fruit yield in tomato. *Plant Physiology*, 2018, 177(3): 1286-1302
- [32] Calderini O, Bovone T, Scotti C, Pupilli F, Piano E, Arcioni S. Delay of leaf senescence in *Medicago sativa* transformed with the *ipt* gene controlled by the senescence-specific promoter SAG12. *Plant Cell Reports*, 2007, 26(5): 611-615
- [33] Kato Y, Murakami S, Yamamoto Y, Chatani H, Kondo Y, Nakano T, Yokota A, Sato F. The DNA-binding protease, CND41, and the degradation of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in senescent leaves of tobacco. *Planta*, 2004, 220(1): 97-104
- [34] Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechorgnat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: Challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany*, 2010, 105(7): 1141-1157
- [35] Green P. The ribonucleases of higher plants. *Annual Reviews Plant Physiology*, 1994, 45: 421-445
- [36] Bariola P A, Howard C J, Taylor C B, Verburg M T, Jaglan V D, Green P J. The *Arabidopsis* ribonuclease gene *RNS1* is tightly controlled in response to phosphate limitation. *The Plant Journal*, 2010, 6(5): 673-685
- [37] Troncoso-Ponce M A, Cao X, Yang Z, Ohlrogge J B. Lipid turnover during senescence. *Plant Science*, 2013, 205-206:

- 13-19
- [38] He Y, Gan S. A gene encoding an acyl hydrolase is involved in leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2002, 14(4): 805-815
- [39] Mao C, Lu S, Lv B, Zhang B, Shen J, He J, Luo L, Xi D, Chen X, Ming F. A rice NAC transcription factor promotes leaf senescence via ABA biosynthesis. *Plant Physiology*, 2017, 174(3): 1747-1763
- [40] 李格, 孟小庆, 蔡敬, 董婷婷, 李宗芸, 朱明库. 活性氧在植物非生物胁迫响应中功能的研究进展. *植物生理学报*, 2018, 54(6): 951-959
Li G, Meng X Q, Cai J, Dong T T, Li Z Y, Zhu M K. Research progress on the function of reactive oxygen species in plant abiotic stress response. *Chinese Journal of Plant Physiology*, 2018, 54(6): 951-959
- [41] Moller I M. Plant mitochondria and oxidative stress: Electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Annual Review of Plant Physiology & Plant Molecular Biology*, 2001, 52: 561-591
- [42] Choudhary A, Kumar A, Kaur N. ROS and oxidative burst: Roots in plant development. *Plant Diversity*, 2020, 42(1): 33-43
- [43] 张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀, 周滔, 段晓艳, 龚明, 邹竹荣. 植物活性氧的产生及其作用和危害. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1916-1926
Zhang M R, Yang Y M, Cheng Y X, Zhou T, Duan X Y, Gong M, Zou Z R. Production of reactive oxygen species in plants and its effects and harms. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(9): 1916-1926
- [44] Wang M, Zhang T, Peng H, Luo S, Tan J, Jiang K, Heng Y, Zhang X, Guo X, Zheng J, Cheng Z. Rice premature leaf senescence 2, encoding a glycosyltransferase (GT), is involved in leaf senescence. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 560
- [45] 王珏, 封超年, 郭文善, 朱新开, 李春燕, 彭永欣. 花后高温胁迫对小麦籽粒淀粉积累及晶体特性的影响. *麦类作物学报*, 2008, 28(2): 260-265
Wang J, Feng C N, Guo W S, Zhu X K, Li C Y, Peng Y X. Effects of post-anthesis high temperature stress on starch accumulation and crystal properties of wheat grains. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(2): 260-265
- [46] Djanaguiraman M, Prasad P. Ethylene production under high temperature stress causes premature leaf senescence in soybean. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(11): 1071-1084
- [47] Brevedan R E, Egli D B. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. *Crop Science*, 2003, 43(6): 2083-2088
- [48] Lin Y, Tan L, Zhao L, Sun X, Sun C. RLS3, a protein with AAA+ domain localized in chloroplast, sustains leaf longevity in rice. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 58(12): 971-982
- [49] Li C, Liu C Q, Zhang H S, Chen C P, Yang X R, Chen L F, Liu Q S, Guo J, Sun C H, Wang P R, Deng X J. *LPS1*, encoding iron-sulfur subunit SDH2-1 of succinate dehydrogenase, affects leaf senescence and grain yield in rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 22(1): 157
- [50] Hong Y, Zhang Y, Sinumporn S, Yu N, Zhan X, Shen X, Chen D, Yu P, Wu W, Liu Q, Cao Z, Zhao C, Cheng S, Cao L. Premature leaf senescence 3, encoding a methyltransferase, is required for melatonin biosynthesis in rice. *The Plant Journal*, 2018, 95(5): 877-891
- [51] Van der Graaff E, Schwacke R, Schneider A, Desimone M, Flugge U I, Kunze R. Transcription analysis of *Arabidopsis* membrane transporters and hormone pathways during developmental and induced leaf senescence. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 776-792
- [52] Li Z, Zhang Y, Zou D, Zhao Y, Wang H L, Zhang Y, Xia X, Luo J, Guo H, Zhang Z. LSD 3.0: A comprehensive resource for the leaf senescence research community. *Nucleic Acids Research*, 2020, 48(D1): D1069-D1075
- [53] Guo Y, Cai Z, Gan S. Transcriptome of *Arabidopsis* leaf senescence. *Plant Cell & Environment*, 2010, 27(5): 521-549
- [54] Kim H J, Nam H G, Lim P O. Regulatory network of NAC transcription factors in leaf senescence. *Current Opinion in Plant Biology*, 2016, 33: 48-56
- [55] Guo Y, Gan S. AtNAP, a NAC family transcription factor, has an important role in leaf senescence. *The Plant Journal*, 2006, 46(4): 601-612
- [56] Balazadeh S, Kwasniewski M, Caldana C, Mehrnia M, Zanon M I, Xue G P, Mueller-Roeber B. ORS1, an H₂O₂-responsive NAC transcription factor, controls senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant*, 2011, 4(2): 346-360
- [57] Oda-Yamamizo C, Mitsuda N, Sakamoto S, Ogawa D, Ohme-Takagi M, Ohmiya A. The NAC transcription factor ANAC046 is a positive regulator of chlorophyll degradation and senescence in *Arabidopsis* leaves. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23609
- [58] Yang S D, Seo P J, Yoon H K, Park C M. The *Arabidopsis* NAC transcription factor VNI2 integrates abscisic acid signals into leaf senescence via the *COR/RD* genes. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 23(6): 2155-2168
- [59] Hickman R, Hill C, Penfold C A, Breeze E, Bowden L, Moore J D, Zhang P, Jackson A, Cooke E, Bewicke-Copley F, Mead A, Beynon J, Wild D L, Denby K J, Ott S, Buchanan-Wollaston V. A local regulatory network around three NAC transcription factors in stress responses and senescence in *Arabidopsis* leaves. *The Plant Journal*, 2013, 75(1): 26-39
- [60] Wu A, Allu A D, Garapati P, Siddiqui H, Dortay H, Zanon M I, Asensi-Fabado M A, Munne-Bosch S, Antonio C, Tohge T, Fernie A R, Kaufmann K, Xue G P, Mueller-Roeber B, Balazadeh S. *JUNGBRUNNEN1*, a reactive oxygen species-responsive NAC transcription factor, regulates longevity in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 2012, 24(2): 482-506
- [61] Zhou Y, Huang W, Liu L, Chen T, Zhou F, Lin Y. Identification and functional characterization of a rice NAC gene involved in the regulation of leaf senescence. *BioMed Central Plant Biology*, 2013, 13(1): 1-13
- [62] Chen X Y, Song G Q, Zhang S J, Li Y L, Gao J, Shahidul I, Ma W J, Li G Y, Ji W Q. The allelic distribution and variation analysis of the *NAM-B1* gene in Chinese wheat cultivars. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, 16(6): 1294-1303
- [63] Zhao D, Derkx A P, Liu D C, Buchner P, Hawkesford M J. Overexpression of a NAC transcription factor delays leaf senescence and increases grain nitrogen concentration in wheat. *Plant Biology*, 2015, 17(4): 904-913
- [64] Christiansen M W, Matthewman C, Podzimska-Sroka D, O'Shea

- C, Lindemose S, Mollegaard N E, Holme I B, Hebelstrup K, Skriver K, Gregersen P L. Barley plants over-expressing the NAC transcription factor gene *HvNAC005* show stunting and delay in development combined with early senescence. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67 (17): 5259-5273
- [65] Kim J H, Woo H R, Kim J, Lim P O, Lee I C, Choi S H, Hwang D, Nam H G. Trifurcate feed-forward regulation of age-dependent cell death involving miR164 in *Arabidopsis*. *Science*, 2009, 323 (5917): 1053-1057
- [66] Yu Y, Qi Y, Xu J, Dai X, Chen J, Dong C H, Xiang F. *Arabidopsis* WRKY71 regulates ethylene-mediated leaf senescence by directly activating *EIN2*, *ORE1* and *ACS2* genes. *The Plant Journal*, 2021, 107 (6): 1819-1836
- [67] Borrill P, Harrington S A, Simmonds J, Uauy C. Identification of transcription factors regulating senescence in wheat through gene regulatory network modelling. *Plant Physiology*, 2019, 180 (3): 1740-1755
- [68] Uauy C, Brevis J C, Dubcovsky J. The high grain protein content gene *Gpc-B1* accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (11): 2785-2794
- [69] Saini S, Sharma I, Pati P K. Versatile roles of brassinosteroid in plants in the context of its homeostasis, signaling and crosstalks. *Front Plant Science*, 2015, 6: 950
- [70] Sultana N, Islam S, Juhasz A, Ma W. Wheat leaf senescence and its regulatory gene network. *The Crop Journal*, 2021, 9 (4), 703-717
- [71] Christiansen M W, Gregersen P L. Members of the barley NAC transcription factor gene family show differential co-regulation with senescence-associated genes during senescence of flag leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65 (14): 4009-4022
- [72] Ren T, Wang J, Zhao M, Gong X, Wang S, Wang G, Zhou C. Involvement of NAC transcription factor SiNAC1 in a positive feedback loop via ABA biosynthesis and leaf senescence in foxtail millet. *Planta*, 2018, 247 (1): 53-68
- [73] Liang C, Chu C. Towards understanding abscisic acid-mediated leaf senescence. *Science China Life Sciences*, 2015, 58 (5): 506-508
- [74] Liang C, Wang Y, Zhu Y, Tang J, Hu B, Liu L, Ou S, Wu H, Sun X, Chu J, Chu C. OsNAP connects abscisic acid and leaf senescence by fine-tuning abscisic acid biosynthesis and directly targeting senescence-associated genes in rice. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111 (27): 10013-10018
- [75] Zhao Y, Chan Z, Gao J, Xing L, Cao M, Yu C, Hu Y, You J, Shi H, Zhu Y, Gong Y, Mu Z, Wang H, Deng X, Wang P, Bressan R A, Zhu J K. ABA receptor PYL9 promotes drought resistance and leaf senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113 (7): 1949-1954
- [76] 周洁, 温泽文, 梅圆圆, 王宁宇. SAUR72在拟南芥叶片衰老调控中的作用机制. *植物生理学报*, 2018, 54 (3): 379-385
Zhou J, Wen Z W, Mei Y Y, Wang N N. Mechanism of SAUR72 in leaf senescence regulation of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 54 (3): 379-385
- [77] Hou K, Wu W, Gan S S. *SAUR36*, a small auxin up RNA gene, is involved in the promotion of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 2013, 161 (2): 1002-1009
- [78] Bemer M, Mourik H V, Muio J M, Cristina F, Angenent G C. Fruitfull controls saur10 expression and regulates *Arabidopsis* growth and architecture. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68 (13): 3391-3403
- [79] Kant S, Bi Y M, Rothstein Z S J. *Saur39*, a small auxin-up rna gene, acts as a negative regulator of auxin synthesis and transport in rice. *Plant Signaling & Behavior*, 2009, 151 (2): 691-701
- [80] Zhang W, Peng K, Cui F, Wang D, Zhao J, Zhang Y, Yu N, Wang Y, Zeng D, Wang Y, Cheng Z, Zhang K. Cytokinin oxidase/dehydrogenase OsCKX11 coordinates source and sink relationship in rice by simultaneous regulation of leaf senescence and grain number. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 19 (2): 335-350
- [81] Chen Y, Xu Y, Luo W, Li W, Chen N, Zhang D, Chong K. The F-box protein OsFBK12 targets OsSAMS1 for degradation and affects pleiotropic phenotypes, including leaf senescence, in rice. *Plant Physiology*, 2013, 163 (4): 1673-1685
- [82] Jibrán R, Hunter D A, Dijkwel P P. Hormonal regulation of leaf senescence through integration of developmental and stress signals. *Plant Molecular Biology*, 2013, 82 (6): 547-561
- [83] Cao W H, Liu J, He X J, Mu R L, Zhou H L, Chen S Y, Zhang J S. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses. *Plant Physiology*, 2007, 143 (2): 707-719
- [84] Chen L J, Wuriyangan H, Zhang Y Q, Duan K X, Chen H W, Li Q T, Lu X, He S J, Ma B, Zhang W K, Lin Q, Chen S Y, Zhang J S. An S-domain receptor-like kinase, OsSIK2, confers abiotic stress tolerance and delays dark-induced leaf senescence in rice. *Plant Physiology*, 2013, 163 (4): 1752-1765
- [85] Lee R H, Wang C H, Huang L T. Leaf senescence in rice plants: Cloning and characterization of senescence up regulated genes. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52 (358): 1117-1121
- [86] 赵春德, 张迎信, 刘群恩, 余宁, 朱爱科, 程式华, 曹立勇. 水稻叶片衰老分子机制研究进展. *分子植物育种*, 2015, 13 (3): 680-688
Zhao C D, Zhang Y X, Liu Q E, Yu N, Zhu A K, Cheng S H, Cao L Y. Advances in molecular mechanism of rice leaf senescence. *Molecular Plant Breeding*, 2015, 13 (3): 680-688
- [87] Zhang Z, Liu C, Li K, Li X, Xu M, Guo Y. CLE14 functions as a "brake signal" suppressing age-dependent and stress-induced leaf senescence through promoting JUB1-mediated ROS scavenge in *Arabidopsis*. *Molecular Plant*, 2021, 15 (1): 179-188
- [88] James M, Poret M, Masclaux-Daubresse C, Marmagne A, Coquet L, Jouenne T, Chan P, Trouverie J, Etienne P. SAG12, a major cysteine protease involved in nitrogen allocation during senescence for seed production in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiology*, 2018, 59 (10): 2052-2063
- [89] Singh S, Giri M K, Singh P K, Siddiqui A, Nandi A K. Down-regulation of OsSAG12-1 results in enhanced senescence and pathogen-induced cell death in transgenic rice plants. *Journal of Biosciences*, 2013, 38 (3): 583-592
- [90] Kang K, Kim Y S, Park S, Back K. Senescence-induced serotonin biosynthesis and its role in delaying senescence in rice

- leaves. *Plant Physiology*, 2009, 150 (3): 1380-1393
- [91] Helenius A, Aebi M. Roles of N-linked glycans in the endoplasmic reticulum. *Annual Reviews of Biochemistry*, 2004, 73: 1019-1049
- [92] Fanata W I, Lee K H, Son B H, Yoo J Y, Harmoko R, Ko K S, Ramasamy N K, Kim K H, Oh D B, Jung H S, Kim J Y, Lee S Y, Lee K O. N-glycan maturation is crucial for cytokinin-mediated development and cellulose synthesis in *Oryza sativa*. *The Plant Journal*, 2013, 73 (6): 966-979
- [93] Zhou Y, Liu L, Huang W, Yuan M, Zhou F, Li X, Lin Y. Overexpression of *OsSWEETS* in rice causes growth retardation and precocious senescence. *PLoS ONE*, 2014, 9 (4): e94210
- [94] Yoshida S, Ito M, Callis J, Nishida I, Watanabe A. A delayed leaf senescence mutant is defective in arginyl-tRNA: Protein arginyltransferase, a component of the N-end rule pathway in *Arabidopsis*. *The Plant Journal*, 2010, 32 (1): 129-137
- [95] Glickman M H, Ciechanover A. The ubiquitin-proteasome pathway: Destruction for the sake of construction. *Physiological Reviews*, 2002, 82: 373-428
- [96] Oh S A, Park J H, Lee G I, Paek K H, Park S K, Nam H G. Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 1997, 12 (3): 527-535
- [97] Ma J, Wang Y, Ma X, Meng L, Jing R, Wang F, Wang S, Cheng Z, Zhang X, Jiang L, Wang J, Wang J, Zhao Z, Guo X, Lin Q, Wu F, Zhu S, Wu C, Ren Y, Lei C, Zhai H, Wan J. Disruption of gene *SPL35*, encoding a novel CUE domain-containing protein, leads to cell death and enhanced disease response in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2019, 17 (8): 1679-1693
- [98] 孙玉莹, 毕京翠, 赵志超, 程治军, 万建民. 作物叶片衰老研究进展. *作物杂志*, 2013 (4): 21-29
Sun Y Y, Bi J C, Zhao Z C, Cheng Z J, Wan J M. Advances in studies on crop leaf senescence. *Crops*, 2013 (4): 21-29
- [99] Higuchi K, Iwase J, Tsukiori Y, Nakura D, Kobayashi N, Ohashi H, Saito A, Miwa E. Early senescence of the oldest leaves of Fe-deficient barley plants may contribute to phytosiderophore release from the roots. *Physiologia Plantarum*, 2014, 151 (3): 313-322
- [100] Hu B, Zhu C, Li F, Tang J, Wang Y, Lin A, Liu L, Che R, Chu C. *LEAF TIP NECROSIS1* plays a pivotal role in the regulation of multiple phosphate starvation responses in rice. *Plant Physiology*, 2011, 156 (3): 1101-1115