

刘 凯, 严国红, 张桂云, 等. 水稻滞绿突变分子遗传研究进展[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(2): 484-488.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.02.032

水稻滞绿突变分子遗传研究进展

刘 凯, 严国红, 张桂云, 孙明法
(江苏沿海地区农业科学研究所, 江苏 盐城 224000)

摘要: 水稻是中国最重要的粮食作物, 水稻滞绿突变的分子遗传研究对于延缓水稻衰老以及提高水稻生物产量方面具有重要的意义。本文从植物滞绿突变的概念、分类, 水稻滞绿突变基因的克隆与功能分析, 以及在水稻高产育种上的应用进行了综述, 探讨水稻滞绿突变基因的分子遗传机制, 以期在水稻超高产育种及挖掘水稻高产潜力的种质资源提供理论依据。

关键词: 水稻; 滞绿; 突变; 分子遗传

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)02-0484-05

Advances in molecular genetics of rice stay green mutation

LIU Kai, YAN Guo-hong, ZHANG Gui-yun, SUN Ming-fa

(*Institute of Agricultural Sciences in the Coastal District of Jiangsu Province, Yancheng 224000, China*)

Abstract: Rice is the most important food crop in China. Molecular genetic research on rice stay green mutation is of great significance in delaying rice senescence and increasing rice biological yield. In this paper, the concept and classification of plant stay-green mutation, the cloning and functional analysis of rice stay-green mutation gene, and the application in rice high-yield breeding were reviewed. The molecular genetic mechanism of rice green mutation gene was explored to provide a theoretical basis for rice high-yield breeding and exploitation of germplasm resources with high yield potential.

Key words: rice; stay green; mutation; molecular genetics

高等植物的衰老是植株在细胞、组织、器官上的衰退过程, 而叶片衰老最直观的表现是叶绿体向着有色体转化, 叶绿素发生降解以及光合能力的大幅度下降。植物滞绿突变体(Stay green mutant)是指植株在叶片衰老过程中叶绿素不发生降解或降解不明显, 尤其是在植株生长发育后期, 叶片能够保持绿色较长时间, 甚至不完全黄化, 并且保持较强的光合作用。因此, 滞绿突变体的特殊表型在提高农作物产量方面显示了巨

大潜力, 同时高等植物叶绿素降解代谢途径的调控机理研究对延缓植物衰老也具有重要意义。

水稻是中国主要的粮食作物, 也是基因功能研究的模式植物。提高水稻叶片中的叶绿素含量, 可以增加水稻的生物产量, 因而具有超高产潜力的水稻品种往往表现为植株光合作用能力强, 后期不早衰, 抗逆性也显著高于一般品种。水稻收获籽粒中 80% 以上的干物质是开花以后通过光合作用获得的^[1], 一些水稻滞绿突变体的叶片在成熟期依旧保持浓绿色, 进行着较强的光合作用, 在提高水稻产量方面展现出一定的潜能。因此本文综述了水稻滞绿突变体相关基因的克隆与功能分析, 并对其在水稻超高产育种及挖掘水稻高产潜力的种质资源方面的应用作了展望。

收稿日期: 2018-08-15

基金项目: 七大农作物育种专项(2017YFD0100400); 国家科技支撑计划项目(2015BAD01B01)

作者简介: 刘 凯(1984-), 男, 河南南阳人, 硕士, 副研究员, 主要从事水稻分子育种工作。(E-mail) liukai11121@163.com

通讯作者: 孙明法, (E-mail) smf559@163.com

1 植物滞绿突变的概念

植物在生长发育的后期,叶片会逐渐由绿变黄,发生衰老现象,然而 Thomas 等^[2] 1987 年在草地羊茅(*Festuca pratensis*)中发现 1 株突变体(*sid*),叶片在后期未发生黄化,通过对突变体的离体暗培养,发现叶片中的叶绿素含量并未发生下降,对照(野生型)植株叶绿素发生明显降解。之后研究者利用物理和化学诱变的方法在辣椒(*Capsicum annuum*)^[3]、高粱(*Sorghum bicolor*)^[4]、水稻(*Oryza sativa*)^[5]、烟草(*Nicotiana tabacum*)^[6]和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)^[7]中相继发现了类似的突变体。

2 植物滞绿突变体的分类

根据 Thomas 等^[8]的研究,将植物滞绿突变体分为 5 种类型。A 型:突变体和野生型植株的叶绿素降解速率和光合速率基本一致,但突变体衰老起始比较晚;B 型:叶绿素降解和光合作用下降起始时间相同,但是滞绿突变体降解的速率变慢;C 型:叶绿素降解受到抑制,叶绿素含量直至叶片衰老后期始终保持相对稳定,与野生型相同;D 型:遭遇突发的自然灾害,造成叶片坏死,叶绿素被永久固定在叶片当中,光合作用停止并导致植株死亡;E 型:突变体叶片相比野生型在成熟后期依旧保持较高的叶绿素含量。

此外,上述 5 种类型的滞绿突变体根据其植株衰老的起始时间和衰老进程的快慢,又可以分为功能型和非功能型 2 种基本类型。其中,A 类和 B 类表型都能够延缓植株衰老,属于功能型的滞绿突变体(Functional stay-green mutant),如果将功能型的滞绿突变体的基因转入其他农作物中,可能会提高其生产能力和生物产量,Gan 等^[9]利用转基因技术获得 1 个烟草滞绿突变体,其植株的生物产量和种子产量分别增长了 40%和 52%;C、D、E 类型中滞绿突变体表型和植株衰老的起始时间和速率都没有显著的相关性,属于非功能型持绿突变体(Non-functional stay-green mutant)。

3 水稻滞绿突变基因克隆

植物叶片中叶绿素分解代谢途径发生突变,常会导致植物生长后期的滞绿表型,突变后叶片中叶绿素的降解明显延缓或受阻,由于具有容易观察的

表型,滞绿突变体被广泛用来研究植物的叶片衰老、果实成熟和叶绿素降解。目前水稻中已克隆的与叶片滞绿相关的基因有 24 个:*OsDOS*、*OsABC1-2*、*NYC1*、*Cga1*、*RLS1*、*OsPAO*、*OsFBK12*、*NOL*、*PHYB*、*PHYA*、*PHYC*、*cZOGT1*、*cZOGT2*、*SGRL*、*OsTZF1*、*NYC3*、*OsSIK2*、*TDC2*、*NYC4*、*TDC1*、*OsSGR*、*SUB1A*、*OsRCCR1*、*OsNAC5*(表 1)^[10-27]。

表 1 已克隆的水稻叶片滞绿相关基因

Table 1 Cloned genes related to leaf stay green in rice

基因	染色体	基因登录号	编码蛋白质	参考文献
<i>OsDOS</i>	1	LOC_Os01g09620	串联锌指蛋白	[10]
<i>NYC1</i>	1	LOC_Os01g12710	含 3 个跨膜结构域的脱氢还原酶	[11]
<i>OsABC1-2</i>	2	LOC_Os02g36570	蛋白激酶	[12]
<i>Cga1</i>	2	LOC_Os02g12790	细胞分裂素应答 GATA 转录因子	[15]
<i>RLS1</i>	2	LOC_Os02g10900	具有 NB-ARM 结构域蛋白	[13]
<i>OsPAO</i>	3	LOC_Os03g05310	脱植基叶绿素氧化酶	[14]
<i>OsFBK12</i>	3	LOC_Os03g07530	Kelch 重复基序的 F-box 蛋白	[16]
<i>NOL</i>	3	LOC_Os03g45194	带有 SDR 结构域的脱氢还原酶	[35]
<i>PHYB</i>	3	LOC_Os03g19590	光敏色素 B	[17]
<i>PHYA</i>	3	LOC_Os03g51030	光敏色素 A	[17]
<i>PHYC</i>	3	LOC_Os03g54084	光敏色素 C	[17]
<i>cZOGT1</i>	4	LOC_Os04g46980	顺式玉米素葡萄糖基转移酶	[18]
<i>cZOGT2</i>	4	LOC_Os04g46990	顺式玉米素葡萄糖基转移酶	[18]
<i>SGRL</i>	4	LOC_Os04g59610	叶绿体转运肽	[20]
<i>OsTZF1</i>	5	LOC_Os05g10670	串联锌指蛋白	[19]
<i>NYC3</i>	6	LOC_Os06g24730	α/β 折叠水解酶家族蛋白	[21]
<i>OsSIK2</i>	7	LOC_Os07g08860	S 结构域受体类激酶	[22]
<i>TDC2</i>	7	LOC_Os07g25590	L-色氨酸脱羧酶	[23]
<i>NYC4</i>	7	LOC_Os07g37250	类囊体形成蛋白	[24]
<i>TDC1</i>	8	LOC_Os08g04540	L-色氨酸脱羧酶	[23]
<i>OsSGR</i>	9	LOC_Os09g36200	叶绿体转运肽蛋白	[25]
<i>SUB1A</i>	9	DQ011598b	含有 3 个 ERF 结构域的转录因子	[26]
<i>OsRCCR1</i>	10	LOC_Os10g25030	红色叶绿素代谢产物还原酶	[14]
<i>OsNAC5</i>	11	LOC_Os11g08210	转录因子	[27]

其中已经克隆到 10 个水稻滞绿突变基因与叶

绿体发育及叶绿素降解途径相关,分别是 *OsSGR*、*SGRL*、*NYC1*、*NOL*、*RLS1*、*NYC3*、*OsPAO*、*OsRCCRI*、*OsABCI-2*、*NYC4*。

OsSGR 是 Jiang 等^[25]通过 γ 射线辐射水稻品种日本晴发现的 1 个与水稻叶绿素降解途径相关的基因,该基因被定位于水稻第 9 染色体,编码 1 个高度保守的蛋白质,是具有水溶性的转运肽,亚细胞定位于类囊体膜上,在转录水平影响叶绿素的降解。Cha 等^[28]研究发现 *OsSGR* 的功能与叶绿素降解调控有关,通过激发多个叶绿素降解酶(例如 *NYC*、*PPH*、*RCCR*、*PAO*)等直接与 LHCPII(light-harvesting complex II, LHCPII)结合,在类囊体膜上形成 *SGR*-LHCPII 复合物,诱导 LHCPII 降解,促进叶绿素的降解。Jiang 等^[29]通过暗诱导水稻衰老的叶片,*OsSGR* 基因上调表达,这说明 *OsSGR* 与植株的衰老是密切相关的,同时过量表达 *OsSGR* 基因能使叶片中类囊体片层结构减少,叶片黄化,叶绿素含量也减少,加速叶绿素的降解。此外 *OsSGR* 基因不仅存在于低等植物中,同时也存在于多种高等植物中,例如胡椒^[30]、拟南芥^[31]、豌豆^[32]和番茄^[33]中。水稻 *SGRL* 是 *OsSGR* 的同源基因,通过氨基酸序列的比对显示,两者的氨基酸序列具有高度的同源性,体现在氨基酸序列的中间区域都含有 1 个高度保守的区域,不同之处在于 *OsSGR* 编码氨基酸序列 C 端具有 1 个半胱氨酸的结构域,而 *SGRL* 不具有^[34]。

Kusaba 等^[11]在水稻中发现另 1 个滞绿突变体基因 *NYC1*,突变体在叶片衰老过程中一直保持绿色。图位克隆将 *NYC1* 定位于第 1 染色体,它编码 1 个带有 3 个跨膜结构域的短链脱氢还原酶。通过电镜观察突变体叶片中的叶绿体,发现即使在叶片衰老后期也能观察到大而密的叶绿体基粒。虽然 *NYC1* 编码的蛋白质在体外不具有叶绿素 b 还原酶的活性,但另外 1 个滞绿基因 *NOL* 编码的蛋白质具有叶绿素 b 还原酶的活性,所以 Kusaba 推断 *NOL* 和 *NYC1* 2 个基因编码具有不同功能的叶绿素 b 还原酶^[11]。进一步研究发现 *NYC* 和 *NOL* 都定位于类囊体膜上,两者在体外可以互作,只有当 *NYC* 和 *NOL* 形成复合体的时候,才可以行使叶绿素 b 还原酶的功能,催化叶绿素 b 还原成叶绿素 a,同时催化 LHCPII 的降解^[35]。当 *NYC1* 突变后,叶绿素 b 和 LHCPII 以及类囊体基粒的降解都被抑制,不能与 *NOL* 发生结合,因而叶片一直保持绿色,说明 *NYC1*

和 *NOL* 两者在调节植物叶片叶绿素 b 降解和 LHCPII 降解中发挥重要作用。

Morita 等^[21]利用电离辐射获得了 *NYC3* 突变体。图位克隆发现该基因位于水稻第 6 染色体着丝粒附近,编码 1 个 α/β 折叠水解酶家族蛋白,可能是叶绿素酶,但没有叶绿素酶的活性。*NYC3* 在正常衰老叶片中的表达量很低,而在暗诱导后叶片中表达量很高,在其他非光合组织中如根部也有少量表达。*NYC3* 突变体在黑暗诱导衰老叶片中叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量比野生型高,其他参数如 F_v/F_m 和细胞膜离子渗漏等指标都下降,说明 *NYC3* 是 1 个非功能型持绿突变体。*NYC3* 突变体表型特征与 *ossgr* 突变体类似,但 *NYC3/ossgr* 双突变体在叶片衰老后期滞绿表型没有显著增强。

Jiao 等^[13]发现水稻滞绿基因 *RLS1*,该基因被定位于水稻第 2 染色体上,编码 1 个含有 NB-ARM 结构域的蛋白,该基因在水稻叶片衰老过程中参与自噬调节的叶绿体降解途径,暗诱导以后,*RLS1* 基因上调表达。*OsPAO* 编码 1 个脱镁叶绿素 a 氧化酶,它在植株中是组成型表达,通过 ABA 能够诱导植株成熟,研究发现 *OsSGR* 和 *OsPAO* 同时都是上调表达的,而且两者都受到细胞分裂素的抑制,敲除 *OsPAO* 基因后会使得转基因植物快速死亡^[14]。*OsRCCRI* 编码 1 个叶绿素代谢产物还原酶,在叶片衰老的过程中表达上调,敲除后在水稻的叶片上会出现类病斑而导致植株死亡^[14]。*OsABCI-2* 是 Gao 等^[12]在水稻品种 dongjin 中发现的 T-DNA 插入突变体,该基因定位于水稻第 2 条染色体上,编码 1 个蛋白激酶,暗诱导可以显著抑制该基因的表达,过表达 *OsABCI-2* 却可以提高植株对黑暗诱导的胁迫响应能力。

Yamatani 等^[24]利用碳粒子束获得了另一个水稻滞绿突变体,定名为 *NYC4*,图位克隆将该基因定位于第 7 染色体,为拟南芥 *THF1* 的同源基因^[36],而 *THF1* 编码 1 个多功能蛋白,参与植物体内糖信号转导、抗病和高光驯化等过程^[37-38]。*NYC4* 编码 1 个类囊体形成蛋白 THF1,主要控制叶绿体中类囊体的形成,在叶绿素降解过程中起重要作用。对突变体进行暗处理后受衰老诱导且与叶绿素降解相关的基因如 *OsSGR*、*NYC3*、*NYC1*、*NOL*、*OsRCCRI*、*OsPAO* 以及其他衰老诱导基因 *Osh36* 都得到上调表达,表明 *NYC4* 体内的衰老进程并未受阻,*NYC4* 是非功能型突变体。然而与其他滞绿突变体如 *NYC1*、*OsS-*

GR、*NOL* 和 *NYC3* 不同的是,在衰老的过程中 *NYC4* 的叶绿素荧光参数如 F_v/F_m 与野生型相比,维持在较高水平,且 PS II 亚基的稳定性也比其他非功能型突变体的好。

4 展望

植物叶片的衰老和滞绿表型是植物进化中形成的生态适应性,也是植物生长和繁殖的重要过程,具有重要的生物学意义。滞绿突变体是研究植物光合作用、叶绿素代谢以及植物早衰和抗逆境重要的材料来源,因此对植物滞绿表型的研究可以深入阐明叶片中叶绿素代谢途径与光合作用的相关性。

研究发现水稻籽粒灌浆后期绝大多数的碳水化合物来自于水稻植株倒三叶的光合作用产物,这表明水稻上部功能性叶片的早衰会直接影响水稻的灌浆结实,陆定志等^[39]认为水稻功能性叶片每推迟 1 d 衰老,生物产量可以提高 1%,因而植物的滞绿表型对产量和品质具有很大的促进作用。目前通过突变体以及基因工程技术已经分离克隆到水稻相关的滞绿基因达 20 多个,但大多数都是非功能型的突变体,现在能直接用于水稻分子育种的基因只有 *SNU-SGI*^[40]。*SNU-SGI* 是在粳稻中发现的滞绿突变体基因,该突变体在水稻成熟后期叶片一直保持绿色,并且植株的光合作用能力依旧很强,是目前发现的唯一 1 个具有育种利用价值的滞绿突变体^[41]。研究发现在同样的环境下,*SNU-SGI* 突变体较其他高产品种叶片中含氮量更高,表明这种功能型的滞绿突变体在水稻成熟后期叶绿素降解的速率缓慢,光合作用时间更长,根系能够高效吸收营养^[42]。

笔者所在课题组于 2014 年在中熟中粳稻盐稻 8 号提纯复壮的试验田中发现 1 株衰老明显延缓的滞绿突变体。经连续多年的种植,表型稳定遗传,在自然条件下,突变体在苗期、分蘖期、灌浆初期的表型与野生型盐稻 8 号无显著差异,但在灌浆后期叶色仍保持浓绿,尤其是千粒质量极显著高于野生型。目前我们已将该基因定位在第 4 染色体遗传距离为 4.6 cM 的范围内,此定位区间内没有已报道的与水稻叶绿素代谢相关的基因。同时也以突变体为亲本配置了大量杂交组合,以期为培育高产水稻品种提供种质资源。随着水稻滞绿基因功能研究的深入,植物的滞绿机制将会被进一步详细阐明,同时利用分子标记辅助选择将有利基因进行聚合育种,在农

业生产上将会具有更广阔的应用前景。

参考文献:

- [1] 黄国勤,彭剑锋. 水稻早衰的原因及其防治措施 [J]. 现代农业科技, 2007(10):130.
- [2] THOMAS H. Sid; a mendelian locus controlling thylakoid membrane disassembly in senescing leaves of *Festuca pratensis* [J]. Theoretical & Applied Genetics, 1987, 73(4):551-555.
- [3] SMITH P G. Inheritance of brown and green mature fruit color in peppers [J]. Journal of Heredity, 1950, 41(5):138.
- [4] VICTOR D M, CRALLE H T, MILLER F R. Partitioning of 14C-Photosynthate and biomass in relation to senescence characteristics of sorghum [J]. Crop Science, 1989, 29(4):1049-1053.
- [5] MONDAL W A, CHOUDHURI M A. Comparison of phosphorus mobilization during monocarpic senescence in rice cultivars with sequential and non-sequential leaf senescence [J]. Physiologia Plantarum, 2010, 65(3):221-227.
- [6] CRAFTS BRANDNER S J, LEGGETT J E, SUTTON T G, et al. Effect of root system genotype and nitrogen fertility on physiological differences between burley and flue-cured tobacco. I. single leaf measurements I [J]. Crop Science, 1987, 27(3):535-539.
- [7] ZACARIAS L, REID M S. Role of growth regulators in the senescence of *Arabidopsis thaliana* leaves [J]. Physiologia Plantarum, 1990, 80(4):549-554.
- [8] THOMAS H, HOWARTH C J. Five ways to stay green [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51:329-337.
- [9] GAN S, AMASINO R M. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin [J]. Science, 1995, 270(5244):1986-1988.
- [10] KONG Z, LI M, YANG W, et al. A novel nuclear-localized CCCH-Type zinc finger protein, OsDOS, is involved in delaying leaf senescence in rice [J]. Plant Physiology, 2006, 141(4):1376.
- [11] KUSABA M, ITO H, MORITA R, et al. Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex II and grana degradation during leaf senescence [J]. The Plant Cell Online, 2007, 19(4):1362-1375.
- [12] GAO Q, YANG Z, ZHOU Y, et al. Characterization of an Abc1 kinase family gene *OsABC1-2*, conferring enhanced tolerance to dark-induced stress in rice [J]. Gene, 2012, 498(2):155-163.
- [13] JIAO B B, WANG J J, ZHU X D, et al. A novel protein RLS1 with NB-ARM domains is involved in chloroplast degradation during leaf senescence in rice [J]. Molecular Plant, 2012, 5(1):205-217.
- [14] TANG Y, LI M, CHEN Y, et al. Knockdown of OsPAO and OsRCCR1 cause different plant death phenotypes in rice [J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(16):1952-1959.
- [15] HUDSON D, GUEVARA D R, HAND A J, et al. Rice cytokinin GATA transcription Factor1 regulates chloroplast development and plant architecture [J]. Plant Physiology, 2013, 162(1):132-144.
- [16] CHEN Y, XU Y, LUO W, et al. The F-box protein OsFBK12 tar-

- gets OsSAMS1 for degradation and affects pleiotropic phenotypes, including leaf senescence, in rice[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(4):1673-1685.
- [17] JUMTEE K, OKAZAWA A, HARADA K, et al. Comprehensive metabolite profiling of phyA phyB phyC, triple mutants to reveal their associated metabolic phenotype in rice leaves[J]. *Journal of Bioscience & Bioengineering*, 2009, 108(2):151-159.
- [18] KUDO T, MAKITA N, KOJIMA M, et al. Cytokinin activity of cis-zeatin and phenotypic alterations induced by overexpression of putative cis-Zeatin-O-glucosyltransferase in rice[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(1):319-331.
- [19] JAN A, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. OsTZF1, a CCH-Tandem zinc finger protein, confers delayed senescence and stress tolerance in rice by regulating stress-related genes[J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(3):1202-1216.
- [20] RONG H, TANG Y, ZHANG H, et al. The stay-green rice like (*SGRL*) gene regulates chlorophyll degradation in rice[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2013, 170(15):1367-1373.
- [21] MORITA R, SATO Y, MASUDA Y, et al. Defect in non-yellow coloring 3, an alpha/beta hydrolase-fold family protein, causes a stay-green phenotype during leaf senescence in rice[J]. *Plant Journal*, 2009, 59(6):940-952.
- [22] CHEN L J, WURIYANGHAN H, ZHANG Y Q, et al. An S-Domain receptor-like kinase, OsSIK2, confers abiotic stress tolerance and delays dark-induced leaf senescence in rice[J]. *Plant Physiology*, 2013, 163(4):1752-1765.
- [23] KANG K, KIM Y S, PARK S, et al. Senescence-induced serotonin biosynthesis and its role in delaying senescence in rice leaves[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150(3):1380-1393.
- [24] YAMATANI H, SATO Y, MASUDA Y, et al. NYC4, the rice ortholog of Arabidopsis THF1, is involved in the degradation of chlorophyll-protein complexes during leaf senescence[J]. *Plant Journal*, 2013, 74(4):652-662.
- [25] JIANG H, LI M, LIANG N, et al. Molecular cloning and function analysis of the stay green gene in rice[J]. *Plant Journal*, 2007, 52(2):197-209.
- [26] FUKAO T, YEUNG E, BAILEY-SERRES J. The submergence tolerance gene SUB1A delays leaf senescence under prolonged darkness through hormonal regulation in rice[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(4):1795-1807.
- [27] SPEROTTO R A, RICACHENEVSKY F K, DUARTE G L, et al. Identification of up-regulated genes in flag leaves during rice grain filling and characterization of *OsNAC5*, a new ABA-dependent transcription factor[J]. *Planta*, 2009, 230(5):985-1002.
- [28] CHA K W, LEE Y J, KOH H J, et al. Isolation, characterization, and mapping of the stay green mutant in rice[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104(4):526-532.
- [29] JIANG H, CHEN Y, LI M, et al. Overexpression of SGR results in oxidative stress and lesion-mimic cell death in rice seedlings[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(5):375-387.
- [30] EFRATI A, EYAL Y, PARAN I. Molecular mapping of the Chlorophyll retainer (*cl*) mutation in pepper (*Capsicum* spp.) and screening for candidate genes using tomato ESTs homologous to structural genes of the Chlorophyll catabolism pathway[J]. *Genome*, 2005, 48(2):347-351.
- [31] REN G, AN K, LIAO Y, et al. Identification of a novel Chloroplast protein AtNYE1 regulating Chlorophyll degradation during leaf senescence in Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144:1429-1441.
- [32] AUBRY S, MANI J, HÖRTENSTEINER S. Stay-green protein, defective in Mendel's green cotyledon mutant, acts independent and upstream of Pheophorbide a oxygenase in the Chlorophyll catabolic pathway[J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 67:243-256.
- [33] BARRY C S, MCQUINN R P, CHUNG M Y, et al. Amino acid substitutions in homologs of the STAY-GREEN protein are responsible for the green-flesh and chlorophyll retainer mutations of tomato and pepper[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147(1):179-187.
- [34] PILKINGTON S M, MONTEFIORI M, JAMESON P E, et al. The control of chlorophyll levels in maturing kiwifruit[J]. *Planta*, 2012, 236(5):1615-1628.
- [35] SATO Y, MORITA R, KATSUMA S, et al. Two short-chain dehydrogenase/reductases, NON-YELLOW COLORING 1 and NYC1-LIKE, are required for chlorophyll b and light-harvesting complex II degradation during senescence in rice[J]. *The Plant Journal*, 2008, 57(1):120-131.
- [36] WANG Q, SULLIVAN R W, KIGHT A, et al. Deletion of the chloroplast-localized Thylakoid formation1 gene product in Arabidopsis leads to deficient thylakoid formation and variegated leaves[J]. *Plant Physiology*, 2004, 136(3):3594-3604.
- [37] KEREN N, OHKAWA H, WELSH E A, et al. Psb29, a conserved 22-kD protein, functions in the biogenesis of photosystem II complexes in *Synechocystis* and Arabidopsis[J]. *The Plant Cell Online*, 2005, 17(10):2768-2781.
- [38] WANGDI T, UPPALAPATI S R, NAGARAJ S, et al. A virus-induced gene silencing screen identifies a role for Thylakoid Formation1 in *Pseudomonas syringae* pv tomato symptom development in tomato and Arabidopsis[J]. *Plant Physiology*, 2010, 152(1):281-292.
- [39] 陆定志, 潘裕才, 马跃芳, 等. 杂交水稻抽穗结实期间叶片衰老的生理生化研究[J]. *中国农业科学*, 1988, 21(3):21-26.
- [40] 张宝来. 水稻叶片衰老的研究进展[J]. *天津农业科学*, 2013, 19(4):19-24.
- [41] ZHANG H. Quantitative trait loci associated with functional stay-green SNU-SG1 in rice[J]. *Molecules & Cells*, 2007, 24(1):83-94.
- [42] FU J D, YAN Y F, LEE B W. Physiological characteristics of a functional stay-green rice 'SNU-SG1' during grain-filling period[J]. *Journal of Crop Science & Biotechnology*, 2009, 12(1):47-52.

(责任编辑:陈海霞)