

DOI: 10.13376/j.cblls/2019026

文章编号: 1004-0374(2019)02-0178-07

影响植物叶片衰老因素的研究进展

初梦圆, 于延冲*

(青岛农业大学生命科学学院, 山东省高校植物生物技术重点实验室, 青岛 266109)

摘要: 叶片衰老是植物生长发育的最后环节, 其对物质的循环再利用和种子的形成过程具有重要意义。植物叶片衰老是一个多因素共同影响、多机制协同调节的复杂生理过程。该文从环境因子和内部因素两个方面对植物叶片衰老的影响因素进行了综述。

关键词: 叶片衰老; 植物激素; 衰老基因; 转录因子; 表观遗传

中图分类号: Q945 文献标志码: A

The research progress of factors affecting plant leaf senescence

CHU Meng-Yuan, YU Yan-Chong*

(Key Laboratory of Plant Biotechnology, Shandong Province, College of Life Sciences,
Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: Leaf senescence is the last step of plant development, and it is of great significance to the recycling of nutrition and the formation of seeds. Plant leaf senescence is a complex physiological process which is affected by multi-factors and multi-mechanisms. In this article, we introduced internal and external factors that influence plant leaf senescence.

Key words: leaf senescence; phytohormone; senescence gene; transcription factor; epigenetic

叶片是植物进行光合作用的重要源器官, 植物叶片的衰老对植物的生长发育具有重要的影响。叶片提前衰老会降低植株的光合效率、减少同化产物的积累, 叶片持绿则会影响种子的发育和成熟。植物叶片衰老是叶片细胞对年龄信息及一系列内外环境的总体响应。影响叶片衰老的条件包括多种环境因子和内部因素: 环境因子主要包括黑暗、干旱、盐胁迫、重金属、矿质元素、高温及病原体, 通常会导致衰老的提前发生; 内部因素主要包括植物激素、衰老相关基因及转录因子和表观调控, 其对衰老的作用机制相互联系并与环境因素密切相关。

1 影响叶片衰老的外界因子

固着生长使得植物很容易暴露在多种胁迫的环境中, 因此, 植物生存必须具备抗逆能力。植物在长期进化过程中形成了一套非常严密的自我保护机制来适应各类外界刺激^[1]。叶片衰老是植物体受到环境胁迫时自我保护机制的重要表征。在植物生命

周期中, 多种环境因素会影响叶片衰老, 包括各种非生物胁迫和生物胁迫。

1.1 黑暗

黑暗处理被认为是最有效, 也是最简便的诱导衰老的方法, 被广泛用来研究叶片衰老^[2]。黑暗诱导衰老简称为 DIS (dark-induced senescence), 常见的 DIS 类型有 3 种: 采用铝箔纸包裹的方法对在体单个叶片进行 DIS、将植物叶片放在湿盒内对离体叶片进行恒温黑暗诱导和 DIS 后光照恢复的方法。光敏色素互做因子 PHYTOCHROME INTERACTING FACTORS (PIF4 和 PIF5) 已被证明在黑暗诱导的叶片衰老中起到了重要作用^[3]。黑暗条件下, 抑制 PIF4

收稿日期: 2018-10-30; 修回日期: 2018-12-07

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金项目(31600224); 青岛农业大学高层次人才启动基金项目(1116018); 山东省重大科技创新工程项目(2018CXGC0308)

*通信作者: E-mail: fuhuodeyihui@163.com

和 PIF5 蛋白的转录因子 ELF3 使其表达下降, 导致两者的积累, 进而促进 *ETHYLENE-INSENSITIVE3* (*EIN3*) 和 *ABA-INSENSITIVE5* (*ABI5*) 的表达, 这两个基因进一步上调叶绿体降解基因 *STAY-GREEN 1* (*SGR1*) 的表达而促使叶绿体降解, 最终导致叶片衰老^[4]。此外, 在黑暗诱导碳饥饿处理下, 植物自噬基因表达上调, 大量细胞死亡导致叶片的衰老^[5]。

1.2 干旱

干旱是限制全世界农作物生产率的最严重的环境因素^[6]。干旱诱导可加速叶片衰老, 并引起植物体水分和营养物质的重新分配。抗旱型黑杨在干旱胁迫下会增强叶含水量和生长性能相关的基因的表达, 而干旱逃逸型黑杨在细胞程序性死亡和叶片衰老中具有特定的调节作用^[7]。拟南芥 NAC 转录因子 NTL4 在受到脱落酸 (abscisic acid, ABA) 依赖的干旱诱导时, 能激活 NADPH 氧化酶基因 *RbohC* 和 *RbohE* 的表达而导致体内活性氧簇 (reactive oxygen species, ROS) 的积累, 从而促进叶片的衰老^[8]。干旱加速叶片衰老进程, 而细胞分裂素 (cytokinin, CK) 可以减缓干旱对植株的伤害, 因此, 干旱胁迫下维持较高的细胞分裂素水平可以延缓干旱诱导的叶片衰老并提高植物抗旱能力^[9]。

1.3 盐胁迫

土壤盐碱化日益严重, 盐胁迫也成为影响农作物产量的环境因素之一。VNI2 是一个受盐诱导的叶片衰老负调控子, 在盐胁迫下该基因上调表达, 促进抗性相关基因 *COLD-REGULATED* (*COR*) 和 *RESPONSIVE TO DEHYDRATION* (*RD*) 表达, 这些基因抑制了叶片的衰老^[10]。将越桔属提取物 (VAFE) 用于玉米, 可以限制盐胁迫造成的伤害, 其光系统 II (Fv/Fm) 和光合色素含量相对于未经处理的对照组损伤明显降低, 表明 VAFE 可能提供一种新的方法以提高玉米在高盐水平土壤的生存能力^[11]。微生物的参与可以提高植物耐盐碱能力。在巴西固氮螺菌接种的土壤中, 三叶草植株的生长特性 (包括茎高、根长、鲜干重、叶面积和叶绿素含量) 均显著提高, 特别是在高盐度条件下; 此外, 在细菌接种的植物中, K^+/Na^+ 比也得到了改善, 表明巴西固氮螺菌的土壤接种可显著促进三叶草盐胁迫环境下的生长发育^[12]。

1.4 重金属

重金属胁迫是一个世界性的问题, 当水或土壤中的重金属浓度超过某一临界值时, 就会对植物产生毒害作用, 表征为叶片的衰老和死亡。细菌和生

物炭的协同作用是提高重金属胁迫下植物生长的一个新的方面。添加木质生物炭与慢生根瘤菌的组合, 绿豆幼苗种植在富含镍、锰、铬的土壤中, 随着生物炭的改良, 其生长得到了增强^[13]。镉 (Cd) 对植物的生长发育、生理代谢及遗传均有较强的抑制及毒害效应。最低浓度 Cd 处理的植物都有一些损伤, 表现为叶片出现黄化现象, 叶绿素含量降低^[14]。氢气 (H_2) 被认为是一种候选信号分子, 研究发现, H_2 可有效减弱重金属镉引起的损伤^[15]。

1.5 矿质元素

矿质元素的缺乏会引起植物的衰老, 施加适量的矿质元素会延缓叶片的衰老。氮素是植物体内很多重要的有机化合物的组成成分, 其中包括蛋白质、核酸和叶绿素等, 氮素 (N) 在多个方面影响着植物的代谢过程和生长发育。硒 (Se) 通过调节叶片衰老的代谢过程而延长叶片寿命, N 缺乏诱导叶片衰老, 但在提供 Se 的植物中衰老表型逐渐改善, 表明硒延缓叶片衰老的方法是保持甚至改善光化学活性^[16]。水稻早衰型突变体 *es7* 的叶片在抽穗阶段逐渐衰老, 与氮代谢有关的几个基因在 *es7* 衰老过程中表达, 增加幼苗生长环境的氮浓度, *es7* 中叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素的含量显著降低, 表明当氮代谢途径受到干扰, 水稻叶片衰老^[17]。

1.6 高温

高温促进植物叶片衰老, 可以通过检测叶片中超氧化歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性和丙二醛 (malondialdehyde, MDA)、可溶性蛋白质和叶绿素含量等与叶片衰老密切相关的指标, 以指征叶片衰老。虽然植物具有多种调节方式耗散多余的能量, 但多余能量耗散过程不可避免地造成 SOD 的累积, 且主要发生在叶绿体中, 叶绿体中 SOD 的含量增加能显著诱发衰老发生^[18]。叶绿体是一个膜系统发达的细胞器, 也是最易受高温影响的器官之一。高温胁迫下, 叶绿素的降解是叶绿体脂质过氧化和类囊体膜降解的结果^[19]。高温胁迫也会对植物整体新陈代谢产生负面影响, 高温胁迫下小麦的一些应激反应基因的表达改变, 特别是与光合作用、热休克蛋白和抗氧化剂相关的基因^[20]。

1.7 病原体

人们对植物叶片衰亡的研究最多的当属病原体感染引起植物产生的过敏反应, 即植物细胞受某些真菌或细菌感染后, 发生主动、快速的叶细胞的死亡。如棉花黄萎病是由大丽轮枝菌引起的棉花叶片

病害, 大丽轮枝菌侵害植物的维管束, 导致叶细胞大量衰亡, 进而加速叶片衰老进程^[21]。光合作用是植物物质和能量的来源, 光合作用相关生理过程受到病原体的攻击时, 叶片短时间内即表现病变。烟草野火病是由烟草野火病菌引起的流行性细菌病害, 野火病菌浸染正常烟草叶片, 烟草叶片内叶绿素含量显著下降, 注射接种区域叶片出现萎黄病变, 烟草野火病毒主要对光合电子传递链造成损害, 导致叶片的光合作用过程受到限制, 进而导致叶片出现衰老性状^[22]。

2 影响叶片衰老的内部因素

环境胁迫影响叶片衰老是通过影响植物激素的合成及信号通路、基因表达或通过转录因子间接控制基因表达以及表观调控等, 影响植物体内的生理生化反应进而影响叶片衰老过程, 因此研究影响叶片衰老的内部因素能够更直接地解释叶片衰老过程。

2.1 激素

激素对衰老的调控非常重要, 一方面, 环境因素影响叶片衰老主要源于植物体对植物激素, 如脱落酸、茉莉酸、乙烯和水杨酸等的衰老响应, 这些激素广泛涉及到植物对各种生物与非生物胁迫的响应; 另一方面, 在植物叶片衰老过程中通过各种激素的协同作用, 促进或抑制叶片衰老。

2.1.1 生长素

生长素 (IAA) 由植物幼嫩叶片产生, 作用于细胞发育时期, 并促进植物形态发育。生长素在叶片衰老过程中, 参与抑制衰老相关基因的表达, 因此生长素浓度较高时可抑制脱落。生长素信号抑制蛋白 (AUX/IAA) 基因 *IAA29* 的过表达会促进叶片的衰老^[23]。McCabe 等^[24] 研究表明, IAA 的生物合成编码基因 *Tryptophansynthase (TS1)*、*IAAldoxidase (AO1)* 和 *Nitrilases (NIT1-3)* 随着叶片衰老表达量上升。Aux/IAAs 是生长素信号转导途径的反馈调节子, 以木薯为材料, 对一个 *MeIAA* 进行了克隆, 樊书宏等^[25] 研究发现, *MeIAA* 表达量最高的部位为叶片, H_2O_2 处理可以诱导 *MeIAA* 表达, 且该转录因子能够促进活性氧积累和增加丙二醛的含量, 加速植物叶片衰老。

2.1.2 茉莉酸

茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 是介导植物应答环境因子和内源信号物质的关键激素, 参与植物正常生长、发育、成熟和衰老等一系列生理活动。茉莉酸途径在植物叶片衰老黄化过程中发挥重要调控作

用, 并可以调控植物光合作用中的淀粉积累以及叶片衰老黄化过程的衰老相关基因的表达^[26]。用对茉莉酸很敏感的拟南芥和对茉莉酸不敏感的拟南芥突变体作对照实验, 发现对拟南芥施加外源茉莉酸引起叶片提前衰老, 而对拟南芥突变体施加则没有提前衰老的效果, 说明茉莉酸促进植物叶片衰老, 茉莉酸信号通路在茉莉酸促进叶片衰老过程中有重要作用^[27]。在叶片衰老过程中, JA 合成相关基因上调表达, JA 的含量上升, 而且 JA 及茉莉酸甲酯 (MeJA) 能够诱导很多叶片衰老相关基因的表达, 如 *SENESCENCE 4 (SEN4)* 和 *SEN5*^[28]。外源施加 JA 和苯并噻二唑 (BTH), 3 种防御酶 (POD、PPO 和 PAL) 的活性显著增加, 因此, 外源 JA 和 BTH 可以通过增强防御酶活性和叶中次生代谢物的积累, 提高具皱斑斑丽月季的抗性^[29]。因此, 在病原体对植物的胁迫中, JA 通过增强叶片防御能力抑制叶片衰老。

2.1.3 乙烯

乙烯 (ethelene, ET) 是一种气态植物激素, 对于正常生长叶片, 极低浓度的乙烯处理即可以诱导脱落, 而其抑制剂处理后可以延缓叶片的衰老^[30]。EIN2 是乙烯信号通路的核心成员, 其在脱落酸和茉莉酸协同控制叶片衰老过程中起作用^[31]。乙烯响应因子 EIN3 作用于 EIN2 的下游, 直接抑制 *miR164* 的转录, 从而抑制其在叶片衰老过程中的水平, 进而促进了 *miR164* 的靶基因 *NAC2* 的表达, 最终加速了叶片衰老^[32]。EIN3 能够直接激活叶绿体降解代谢相关基因 *NYE1*、*NYC1* 和 *PAO* 的表达进而促进叶片衰老^[33]。

2.1.4 脱落酸

ABA 是植物体内重要的生长抑制剂, 其最早被发现的功能与种子的休眠有关。进一步的研究发现, 脱落酸参与植物叶片衰老的调节过程。外源施加 ABA 会引起叶片中的衰老相关基因 (*SAGs*) 的表达上调而促进叶片衰老^[28]。水稻早衰突变体 *psf* 的叶片早衰症状及其衰老进程与叶片中的内源 ABA 含量之间存在密切关系, 与野生型相比, 早衰突变体衰老叶片中 ABA 含量显著高于其野生型对照^[34]。AtNAP 转录因子通过直接诱导靶基因 *SAG113* 介导 ABA 诱导的叶片衰老^[35]。AtNAP 也能够上调 ABA 合成酶基因 *AAO3* 的表达而促进 ABA 的积累, 同时, AtNAP 还能与 ABI5 一起调控 *NYC1* 而加速叶绿体降解^[4]。

2.1.5 细胞分裂素

植物叶片的 CK 含量是植物叶片衰老的重要生

理指标, 其主要作用是诱导细胞分裂和促进芽的发生、发育。延缓叶片衰老是细胞分裂素特有的作用, 离体的叶子会逐渐衰老, 细胞分裂素可以显著延长保绿时间, 推迟离体叶片的衰老^[30]。细胞分裂素也被证明通过影响一系列的转录因子, 如 GATA22、HAT4、HAT22 和 bHLH64 的表达而调控叶片衰老, 降低细胞分裂素合成酶基因 *IPT* 的表达和细胞分裂素受体 *AHK3* 的缺失会促进叶片衰老^[28]。将具有细胞分裂素生物合成自动调节功能且具有衰老特异表达特性的基因导入油菜, 获得了叶片衰老延迟的转基因油菜, 转基因植株叶细胞分裂素含量明显高于对照组植株, 且转基因植株叶片基本定型后, SOD 酶活性下降幅度明显低于对照组^[36]。

2.1.6 赤霉素

赤霉素 (gibberellin acid, GA) 是一种萜类植物激素, 主要参与调控种子的萌发和植物开花。已有研究表明, 赤霉素也参与影响了叶片的衰老^[37], 其活性成分的含量在叶片衰老过程中逐渐变低。外源施加赤霉素可以延缓叶片衰老进程, 而外源施加赤霉素延缓剂则能促进叶片衰老进程, 所以赤霉素被认为是一类延缓叶片衰老的激素^[38]。赤霉素能加强蛋白质的合成, 延缓蛋白质与 RNA 的降解, 而且它还可能作为自由基清除剂, 通过影响 SOD、CAT 等酶的活性而延缓衰老^[39]。目前有关 GA 调控叶片衰老的机制尚不清楚, 可能是通过拮抗 ABA 而抑制叶片衰老^[38]。

2.1.7 水杨酸

水杨酸 (salicylic acid, SA) 是植物体内普遍存在的一种简单的小分子酚类化合物, 主要参与调控植物的抗病, 也参与了植物叶片的衰老。SA 合成基因以及信号转导基因的缺失突变体 (*sid2*、*eds1*、*pad4* 和 *npr1*) 都表现出叶片延迟衰老的表型^[40]。SA 能有效延缓衰老过程中叶绿素和非水溶性蛋白的降解, 抑制衰老前期 MDA 的积累, 提高衰老前期 SOD 活性, 适度延缓了植物叶片的衰老^[41]。采用不同浓度 SA 处理离体小麦叶片, 测定叶片叶绿素含量随 SA 浓度升高的变化, 发现不同品种小麦离体叶片叶绿素含量的变化趋势均为先升高后降低, 并且均高于对照, 说明不同浓度的水杨酸对不同品种的离体小麦叶片叶绿素含量的降低均有延缓效应^[42]。

2.2 衰老相关基因

叶片的衰老是基因控制的程序化的衰亡, 基因的表达产物直接或间接作用于叶片的特定部位, 导

致叶片衰老。在衰老过程中, 基因的表达与其他时期相比具有较大差异, 如与蛋白质、核酸、叶绿素等物质降解相关的基因表达上调, 与光合、叶绿体发育相关基因的表达被下调^[40,43]。叶片衰老伴随光合作用下降和叶绿体的分解, 光合作用相关基因表达的下降引起衰老相关基因表达的上升。2010 年, Lohman 等^[44]从拟南芥中获得了 6 个基因 (*SAG12~17*) 的 cDNA 克隆, 其中 *SAG12* 在叶片衰老后才开始相应转录过程, 随衰老加剧而加速表达。Li 等^[45]构建并更新了叶片衰老数据库, 其中包含了 5 357 个衰老相关基因和 44 个物种的 324 个衰老相关突变体。

2.3 转录因子

转录因子 (transcription factor) 是一类调节基因表达水平的重要调控因子, 通过与靶标基因启动子中特定的 DNA 序列结合, 激活或抑制靶标基因的转录表达。衰老过程涉及到很多转录因子和相关基因, 植物基因组中存在大量的编码不同转录因子的基因, 部分转录因子与植物叶片衰老密切相关, 如转录因子家族 NAC 和 WRKY, 在多种植物体内大量存在, 并已有研究证明与植物叶片的衰老相关。

2.3.1 转录因子 NAC

NAC 转录因子是植物特有的一类转录因子, 其共同特点是在 N 端含有一段高度保守, 由约 150 个氨基酸组成的 NAC 结构域, 而 C 端为高度变异的转录调控区^[46]。NAC 转录因子最早于 1996 年在矮牵牛中被发现^[47], 迄今为止, 已经发现在拟南芥、水稻、大豆、烟草和杨树中均存在 NAC 转录因子, 其中部分 NAC 转录因子参与叶片衰老的调节过程, 如烟草叶片中瞬时表达 *BnaNAC56* 基因以后, 能够引起 ROS 累积以及类似超敏反应的细胞死亡现象^[48]; *BeNAC1* 在拟南芥野生型中的过表达引起了转基因植株的早衰^[49]; 从陆地棉中分离得到了 *GhNAC8~17* 基因, 这些 *GhNAC* 基因中除 *GhNAC10* 和 *GhNAC13*, 都在衰老叶片中有很高的表达水平^[50]。

2.3.2 转录因子 WRKY

WRKY 也是植物特有的一类转录因子, 在植物防御、胁迫反应等方面起着重要作用, 如 *OsWTKY11*^[51]、*OsWRKY03*^[51]、*WRKY68*^[52] 等都被证实与植物体防御相关。此外, 在拟南芥等模式植物中已经证实 WRKY 具调控叶片衰老作用。

WRKY 可以直接作用于衰老相关基因。*AtWRKY6* 是首个被鉴定到的衰老相关的 WRKY 基因, *AtWRKY6*

在幼叶和成熟叶片中几乎不表达,但在衰老叶片中表达很高, *AtWRKY6* 表达产物能调节衰老相关基因 *SAG12* 和 *SAG13* 的表达^[53]。水稻 *OsWRKY23* 在拟南芥中过量表达,改变了衰老相关基因 *SAG12* 和 *SEN1* 的表达,加速叶片衰老^[54]。拟南芥中 *GhWRKY17* 的过表达上调了衰老相关基因 *AtWRKY53*、*AtSAG12* 和 *AtSAG13* 的表达,进而促进叶片衰老^[55]。

WRKY 转录因子可以通过对植物激素基因的调控,参与叶片衰老过程。水稻在受病原菌侵害后可迅速激活 SA 信号途径,并引起 *OsWRKY6* 基因的表达, *OsWRKY6* 调控 *OsJCS1* 基因的表达以增加体内 SA 的浓度,激活 SA 介导的信号途径,通过 SA 作用延缓叶片衰老^[56]。WRKY57 作为 JA 诱导叶衰老的抑制剂抑制叶片衰老,JA 使 WRKY57 蛋白水平明显下调但上调 IAA,WRKY57 直接作用于衰老相关基因 *SEN4* 和 *SAG12* 抑制其转录^[57]。*CaWRKY27* 参与 SA、JA 和 ET 介导的信号通路,延缓青枯病引起的辣椒植株的衰亡^[58]。*OsWRKY42* 通过抑制活性氧清除基因 *OsMT1d* 的表达,从而诱导水稻叶片的衰老^[59]。*SIWRKY53* 对乙烯合成相关基因 *ACO3* 的启动子活性有明显影响,使 *ACO3* 启动子活性下降^[60]。

WRKY 也可以通过其他方式参与叶片衰老。*PAO* 是叶绿素降解过程重要的限速酶, *SIWRKY17* 在烟草叶片中表达,使 *PAO* 启动子的活性上调 50%^[60],加速叶绿素的降解,促进植物叶片衰老。表 1 为部分与植物叶片衰老相关的 WRKY 转录因子。

2.4 表观遗传

表观遗传是指遗传基因自身并不改变,而通过表观遗传特性影响染色体功能,进而影响植物的生长、发育、代谢等方面。表观遗传主要有 3 种机制,即 DNA 甲基化、组蛋白修饰和非编码 RNA,它们都在植物叶片衰老方面发挥重要的调控作用。通过调控表观遗传基因的激活或抑制,能引起蛋白质

稳态丢失、营养感应信号失调、线粒体功能损伤、干细胞枯竭及细胞间通讯的改变等衰老相关特征的出现^[61]。He 等^[62]确定了一个与环境有关的表现等位基因 *NMR19-4*,其通过调控脱镁叶绿素酶基因 PHEOPHYIN PHEOPHOPRIBIDE HYDROLASE (PPH) 的表达而控制拟南芥叶片衰老。

3 结语

植物叶片衰老是植物生长发育的最后阶段,这一过程中营养物质从衰老的叶片转移到未衰老叶片及种子中,是植物生长和繁殖的重要过程^[40]。虽然很多研究者关注这一普遍现象,已有的研究结果利用了多种表征具体化衰老这一现象,对叶片衰老的调控机制开展了大量的研究,并挖掘了大量影响因素,但目前还没有结果对衰老起始的信号途径进行明确界定,叶片衰老的相关调控机制仍需要进一步探索,分子调控网络也仍待进一步的研究。目前,比较多的是对植物体生理生化特征的分析、影响因素间的相互作用机制的研究以及对衰老相关标志性基因表达的检测进行描述。因此,探究植物叶片的衰老过程还需要更多深入的研究才能解决。此外,衰老又受到复杂的环境因素的影响,适宜的生存环境可以延缓叶片衰老、逆转早期衰老表型,恶劣的环境往往诱发或者加速衰老进程。在未来的研究中,应更加关注衰老起始的信号途径和信号受体,以期准确认识植物叶片衰老的生理途径。

[参 考 文 献]

- [1] 蒋卉,董晓宇,符真珠,等. 植物应对病毒的免疫响应. 分子植物育种, 2015, 13: 2626-32
- [2] Weaver LM, Gan S, Quirino B, et al. A comparison of the expression patterns of several senescence-associated genes in response to stress and hormone treatment. *Plant Mol Biol*, 1998, 37: 455-69
- [3] Sakuraba Y, Jeong J, Kang MY, et al. Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf

表1 与植物叶片衰老相关的WRKY转录因子

转录因子	来源	对衰老影响	作用基因	引用文献
<i>AtWRKY6</i>	拟南芥	+	<i>SAG12</i> 、 <i>SAG13</i>	[53]
<i>OsWRKY23</i>	水稻	+	<i>SAG12</i> 、 <i>SEN1</i>	[54]
<i>GhWRKY17</i>	棉花	+	<i>AtWRKY53</i> 、 <i>AtSAG12</i> 、 <i>AtSAG13</i>	[55]
<i>OsWRKY6</i>	水稻	-	<i>OsNPR1</i>	[56]
WRKY57	拟南芥	-	<i>SEN4</i> 、 <i>SAG12</i>	[57]
<i>OsWRKY42</i>	水稻	+	<i>OsMT1d</i>	[59]
<i>SIWRKY53</i>	番茄	-	<i>ACO3</i>	[60]
<i>SIWRKY17</i>	番茄	+	<i>PAO</i>	[60]

- senescence in *Arabidopsis*. Nat Commun, 2014, 5: 4636
- [4] Schippers JH. Transcriptional networks in leaf senescence. Curr Opin Plant Biol, 2015, 27: 77-83
- [5] 祁蒙. 黑暗诱导碳饥饿体系下拟南芥叶片衰老突变体的筛选与鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017
- [6] Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Ann Bot, 2008, 103: 551-60
- [7] Yildirim K, Kaya Z. Gene regulation network behind drought escape, avoidance and tolerance strategies in black poplar (*Populus nigra* L.). Plant Physiol Biochem, 2017, 115: 183-99
- [8] Lee S, Seo PJ, Lee HJ, et al. A NAC transcription factor NTL4 promotes reactive oxygen species production during drought-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. Plant J, 2012, 70: 831-44
- [9] Yang JC, Zhang JH, Wang ZQ, et al. Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. Plant Cell Environ, 2003, 26:1621-31
- [10] Yang SD, Seo PJ, Yoon HK, et al. The *Arabidopsis* NAC transcription factor VNI2 integrates abscisic acid signals into leaf senescence via the COR/RD genes. Plant Signal Behav, 2011, 23: 2155-68
- [11] Pehlivan N. Salt stress relief potency of whortleberry extract bioprimer in maize. 3 Biotech, 2018, 8: 89
- [12] Khalid M, Bilal M, Hassani D, et al. Mitigation of salt stress in white clover (*Trifolium repens*) by *Azospirillum brasilense* and its inoculation effect. Bot Stud, 2017, 58: 5
- [13] Seneviratne M, Weerasundara L, Yong SO, et al. Phytotoxicity attenuation in *Vigna radiata* under heavy metal stress at the presence of biochar and N fixing bacteria. J Environ Manage, 2017, 186: 293-300
- [14] 李菲菲. 重金属元素铅(Pb)和镉(Cd)对浮水植物紫背浮萍(*Spirodela polyrrhiza*)的毒理学效应研究[D]. 南京: 南京师范大学, 2016
- [15] Stauffer J, Panda B, Eeva T, et al. Telomere damage and redox status alterations in free-living passerines exposed to metals. Sci Total Environ, 2017, 575: 841-8
- [16] Rahmat S, Hajibolnd R, Sadeghzade N, et al. Selenium delays leaf senescence in oilseed rape plants. Photosynthetica, 2017, 55: 338-50
- [17] Bi ZZ, Zhang YX, Wu WX, et al. ES7, encoding a ferredoxin-dependent glutamate synthase, functions in nitrogen metabolism and impacts leaf senescence in rice. Plant Sci, 2017, 259: 24-34
- [18] Sedigheh HG, Mortaavian M, Norozian D, et al. Oxidative stress and leaf senescence. BMC Res Notes, 2011, 4: 477
- [19] Haba PD, Mata LD, Molina E, et al. High temperature promotes early senescence in primary leaves of sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. Can J Plant Sci, 2014, 94: 659-69
- [20] Mishra D, Shekhar S, Agrawal L, et al. Cultivar-specific high temperature stress responses in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) associated with physic chemical traits and defense pathways. Food Chem, 2017, 221: 1077-87
- [21] Land CJ, Lawrence KS, Burmester CH, et al. Cultivar, irrigation, and soil contribution to the enhancement of verticillium wilt disease in cotton. Crop Prot, 2017, 96: 1-6
- [22] 程丹丹. 烟草叶片光合和呼吸作用对烟草野火病菌侵染的响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016
- [23] Jiang YJ, Liang G, Yang SZ, et al. *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid- and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence. Plant Cell, 2014, 26: 230-45
- [24] McCabe MS, Garratt LC, Schepers F, et al. Effects of P_{SAG12}-IPT gene expression on development and senescence in transgenic lettuce. Plant Physiol, 2001, 127: 505-16
- [25] 樊书宏, 施海涛, 刘国银, 等. 一个木薯Aux/IAA转录因子的克隆及调节活性氧功能分析. 分子植物育种[EB/OL], [2018-10-12], <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20181008.0928.018.html>
- [26] 丁永强. 茉莉酸和光照调控烟草叶片黄化的作用机制分析[D]. 重庆: 西南大学, 2017
- [27] He Y, Fukushige H, Hildebrand DF, et al. Evidence supporting a role of jasmonic acid in *Arabidopsis* leaf senescence. Plant Physiol, 2002, 128: 876-84
- [28] Sarwat M, Naqvi AR, Ahmad P, et al. Phytohormones and microRNAs as sensors and regulators of leaf senescence: Assigning macro roles to small molecules. Biotechnol Adv, 2013, 31: 1153-71
- [29] Yan JX, Deng YA, Yu J, et al. A study on JA-and BTH-induced resistance of *Rosa rugosa* 'Plena' to powdery mildew (*Sphaerotheca pannosa*). J Forest Res, 2018, 29: 823-31
- [30] 王具宏. 浅析植物器官脱落的激素共同调节. 中国校外教育, 2018, 22: 117
- [31] Kim JH, Chung KM, Woo HR. Three positive regulators of leaf senescence in *Arabidopsis*, ORE₁, ORE₃ and ORE₉, play roles in crosstalk among multiple hormone-mediated senescence pathways. Genes Genom, 2011, 33: 373-81
- [32] Li ZH, Peng JY, Wen X, et al. *ETHYLENE-INSENSITIVE3* is a senescence-associated gene that accelerates age-dependent leaf senescence by directly repressing *miR164* transcription in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2013, 25: 3311-28
- [33] Qiu K, Li ZP, Yang Z, et al. EIN3 and ORE1 accelerate degreening during ethylene-mediated leaf senescence by directly activating chlorophyll catabolic genes in *Arabidopsis*. PLoS Genet, 2015, 11: e1005399
- [34] 王复标. 水稻早衰突变体(*psf*)叶片衰老形成与衰老速率调控的生理机制研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2017
- [35] Zhang KW, Gan SS. An abscisic acid-AtNAP transcription factor-SAG113 protein phosphatase 2C regulatory chain for controlling dehydration in senescing *Arabidopsis* leaves. Plant Physiol, 2012, 158: 961-9
- [36] 张治礼, 郑学勤, 吕应堂. 内源细胞分裂素调控油菜叶片衰老进程的研究. 作物学报, 2005, 31: 1-6
- [37] 张艳军, 赵江哲, 张可伟. 植物激素在叶片衰老中的作用机制研究进展. 植物生理学报, 2014, 50: 1305-9
- [38] Jibrán R, Hunter DA, Dijkwel PP. Hormonal regulation of leaf senescence through integration of developmental and stress signals. Plant Mol Biol, 2013, 82: 547-61
- [39] 周相娟, 姜微波, 胡小松, 等. 赤霉素和乙烯对香菜叶片

- 衰老的影响. 北方园艺, 2003, (03): 54-56
- [40] Lim PO, Kim HJ, Nam HG. Leaf senescence. *Annu Rev Plant Biol*, 2007, 58: 115-36
- [41] 李惠民, 贺军民. 水杨酸对离体小麦叶片衰老的影响. *安徽农业科学*, 2008, 06: 2211-2
- [42] 高小宽. 水杨酸对不同品种小麦离体叶片衰老的影响. *江苏农业科学*, 2012, 40: 53-4
- [43] Balazadeh S, Riano-Pachon DM, Mueller-Roeber B. Transcription factors regulating leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol*, 2008, 10: 63-75
- [44] Lohma KN, Gan SS, John MC, et al. Molecular analysis of natural leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plant*, 2010, 92: 322-8
- [45] Li Z, Zhao Y, Liu XC, et al. Construction of the leaf senescence database and functional assessment of senescence-associated genes. *Methods Mol Biol*, 2017, 1533: 315-33
- [46] 孙利军, 李大勇, 张慧娟, 等. NAC转录因子在植物抗病和抗非生物胁迫反应中的作用. *遗传*, 2012, 34: 993-1002
- [47] Souer E, Houwelingen A, Kloos D, et al. The no apical meristem gene of petunia is required for pattern formation in embryos and flowers and is expressed at meristem and primordia boundaries. *Cell*, 1996, 85: 159-70
- [48] 陈芹芹. 油菜中两个NAC转录因子调控活性氧累积及细胞死亡的分子机制解析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017
- [49] 陈云霞. 竹子中叶片衰老相关基因的分离及功能研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2011
- [50] Syed Tariq Shah. 陆地棉中NAC家族与叶片衰老和胁迫应答相关功能的遗传学分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013
- [51] Liu XQ, Bai XQ, Qian Q, et al. OsWRKY03, a rice transcriptional activator that functions in defense signaling pathway upstream of OsNPR1. *Cell Res*, 2005, 15: 593-603
- [52] Yang S, Zhou L, Miao LY, et al. The expression and binding properties of the rice WRKY68 protein in the *Xa21*-mediated resistance response to *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*. *J Integr Agr*, 2016, 15: 2451-60
- [53] Robatzek S, Somssich IE. A new member of the *Arabidopsis* WRKY transcription factor family, AtWRKY6, is associated with both senescence- and defence-related processes. *Plant J*, 2001, 28: 123-33
- [54] Jing SJ, Zhou X, Song Y, et al. Heterologous expression of *OsWRKY23* gene enhances pathogen defense and dark-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regul*, 2009, 58: 181-90
- [55] Gu LJ, Li LB, Wei HL, et al. Identification of the group IIa WRKY subfamily and the functional analysis of GhWRKY17 in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *PLoS One*, 2018, 13: e0191681
- [56] Choi C, Hwang SH, Fang IR, et al. Molecular characterization of *Oryza sativa* WRKY6, which binds to W-box-like element 1 of the *Oryza sativa* pathogenesis-related (PR) 10a promoter and confers reduced susceptibility to pathogens. *New Phytol*, 2015, 208: 846-59
- [57] Jiang Y, Liang G, Yang S, et al. *Arabidopsis* WRKY57 functions as a node of convergence for jasmonic acid-and auxin-mediated signaling in jasmonic acid-induced leaf senescence. *Plant Cell*, 2014, 26: 230-45
- [58] Dang FF, Wang YN, She JJ, et al. Overexpression of CaWRKY27, a subgroup IIe WRKY transcription factor of *Capsicum annuum*, positively regulates tobacco resistance to *Ralstonia solanacearum* infection. *Physiol Plant*, 2014, 150: 397-411
- [59] Han M, Kim CY, Lee J, et al. *OsWRKY42* represses *OsMT1d* and induces reactive oxygen species and leaf senescence in rice. *Mol Cells*, 2014, 37: 532-9
- [60] 王璐. 番茄果实后熟与叶片衰老相关的SIWRKY转录因子功能分析[D]. 广州: 华南农业大学, 2016
- [61] 高杰, 沈成, 黄新河. 衰老的表观遗传调控机制. *中国生物化学与分子生物学报*, 2017, 33: 1098-104
- [62] He L, Wu WW, Gaurav Z, et al. A naturally occurring epiallele associates with leaf senescence and local climate adaptation in *Arabidopsis* accessions. *Nat Commun*, 2018, 9: 460