

## 滞绿基因 *SGR* 研究进展

何林林 吴磊 任雪松 司军 李勤菲 宋洪元\*

(西南大学园艺园林学院,重庆高校蔬菜遗传与品种改良/长江上游农业生物安全与绿色生产教育部重点实验室,重庆 400715)

**摘要** *STAY-GREEN*(*SGR*)基因家族是调控植物叶绿素降解及叶片衰老的关键因子。该文对 *SGR* 基因家族进行系统进化分析,结果表明,该家族可分为 *SGR* 和 *SGRL* 2个功能分化的亚家族,其成员数量在物种间存在差异,但蛋白结构高度保守。功能研究表明,*SGR* 基因不仅通过调控叶绿素降解在植物生长发育中发挥核心作用,还广泛参与植物对非生物胁迫和生物胁迫的响应,且其功能常具有基因特异性。在分子机制层面,*SGR* 基因作为枢纽节点,整合了脱落酸、乙烯、茉莉酸等激素信号,并通过调节活性氧代谢稳态和苯丙烷代谢途径,协同调控叶绿素降解与胁迫应答。该文系统地梳理了 *SGR* 基因介导的复杂调控网络,为深入解析其分子机理及利用基因编辑等技术靶向改良作物抗逆性和农产品品质提供重要的理论依据与研究方向。

**关键词** 滞绿基因家族;叶绿素代谢;激素信号;活性氧;苯丙烷代谢

中图分类号:Q786 文献标志码:A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2026.01.001

## Progress in the Study on Stay-green Gene *SGR*

HE Linlin WU Lei REN Xuesong SI Jun LI Qinfei SONG Hongyuan\*

(College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing Key Laboratory of Vegetable Genetics and Variety Improvement/Agricultural Biosafety and Green Production of Upper Yangtze River, Ministry of Education, Chongqing 400715)

**Abstract** The *STAY-GREEN* (*SGR*) gene family is a key regulator of chlorophyll degradation and leaf senescence in plants. This study, through systematic phylogenetic analysis, demonstrated that the *SGR* gene family can be divided into two functionally divergent subfamilies, *SGR* and *SGRL*. The number of family members varied among species, yet the protein structure was highly conserved. Functional studies revealed that *SGR* not only played a central role in plant growth and development by regulating chlorophyll degradation but also extensively participated in responses to abiotic and biotic stresses, often in a gene-specific manner. At the molecular level, *SGR* gene served as a hub integrating multiple hormone signals, including abscisic acid, ethylene, and jasmonic acid, and coordinated chlorophyll degradation and stress responses by modulating the homeostasis of reactive oxygen species and phenylpropane metabolism pathways. This article reviewed the complex regulatory network mediated by *SGR* gene, providing important theoretical foundations and research directions for elucidating its molecular mechanisms and for targeted improvement of crop stress resistance and agricultural product quality using gene-editing technologies.

**Key words** *Stay-Green* gene family; chlorophyll metabolism; hormone signal; reactive oxygen species; phenylpropane metabolism

叶片衰老是叶片自身生命周期中一个主动的、高度程序化的最终发育阶段,其最显著的特征是叶绿素降解引发的叶片黄化现象<sup>[1-2]</sup>。自然界中,一些植物叶片在生长发育后期并没有出现明

显的叶色变化或者衰老滞后,这种“滞绿”现象打破了这一常规认知,为解析叶绿素代谢调控网络提供了独特视角。根据生理功能差异,“滞绿”可分为功能性滞绿和非功能性滞绿2种类型。功能

基金项目:重庆市研究生科研创新项目(CYS240164);中央高校基本科研业务费专项资金资助项目(Swu-XDJH202310);重庆市技术创新与应用发展专项重点项目(CSTB2023TIAD-KPX0025)。

第一作者简介:何林林(2000—),女,硕士研究生,主要从事甘蓝种质资源挖掘与分子育种研究。

\* 通信作者:E-mail:yuaahs@163.com。

收稿日期:2025年8月29日。

性滞绿的形成机制在于衰老机制受到干扰,导致叶绿素降解延缓,同时,光合能力得以维持。而非功能性滞绿的植株叶绿体结构相对完整,叶绿素降解受阻,叶片黄化延迟,光合能力并无显著变化,这种现象与叶绿素降解途径关键基因的突变直接相关<sup>[3]</sup>。

叶绿素降解是叶片衰老的标志之一,它与蛋白质降解、细胞器解体等过程紧密偶联,共同构成高度协同、有序的衰老程序<sup>[4]</sup>。该过程涉及到的叶绿素降解酶主要包括:叶绿素b还原酶(chlorophyll b reductase, NYC1/NOL)<sup>[5-6]</sup>、脱镁螯合酶(Mg-dechelatase, SGR)<sup>[7]</sup>、7-羟甲基叶绿素a还原酶(7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase, HCAR)<sup>[8]</sup>、脱镁叶绿素水解酶(pheophytin pheophorbide hydrolase, PPH)<sup>[9]</sup>、脱镁叶绿酸氧化酶(pheophorbide a oxygenase, PAO)<sup>[10]</sup>和红色叶绿素降解产物还原酶(red chlorophyll catabolite reductase, RCCR)<sup>[11]</sup>等。目前,叶绿素的降解过程已经得到较为完整的解析(图1),叶绿素降解过程包括:叶绿素a(chlorophyll a)和叶绿素b(chlorophyll b)的降解<sup>[12]</sup>。叶绿素b在NYC1、NOL和HCAR酶依次催化下,逐步转

化为叶绿素a<sup>[8]</sup>,在脱镁螯合酶SGR介导的脱镁反应启动下,形成脱镁叶绿素a(pheina),在PPH催化下形成脱镁叶绿酸a(pheida),在PAO作用下形成红色叶绿素降解物(red chlorophyll catabolite, RCC),被RCCR还原成初级荧光叶绿素降解产物(primary fluorescent chlorophyll catabolite, pFCC),在酸性条件下经过非酶促异构化修饰形成非荧光叶绿素降解产物(nonfluorescent chlorophyll catabolite, NCC),最终被降解形成单吡咯<sup>[13]</sup>。该过程中,PAO是叶绿素降解的关键酶,叶绿素降解途径又被称为PAO途径<sup>[14]</sup>。

值得注意的是,该途径中叶绿素降解酶功能缺失会导致非功能性滞绿表型<sup>[5-6,9]</sup>,而SGR基因作为脱镁螯合酶的核心编码基因<sup>[7]</sup>,其突变体在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)<sup>[15]</sup>、水稻(*Oryza sativa*)<sup>[16]</sup>、豌豆(*Pisum sativum*)<sup>[17]</sup>、番茄(*Solanum lycopersicum*)<sup>[18]</sup>、辣椒(*Capsicum annuum*)<sup>[19]</sup>、苇状羊茅(*Festuca arundinacea*)<sup>[20]</sup>、黑麦草(*Lolium perenne*)<sup>[21]</sup>、大豆(*Glycine max*)<sup>[22]</sup>和小白菜(*Brassica rapa ssp. chinensis*)<sup>[23]</sup>等物种中均表现出显著的滞绿特征,凸显了该基因在叶绿素降解中的枢纽地位。

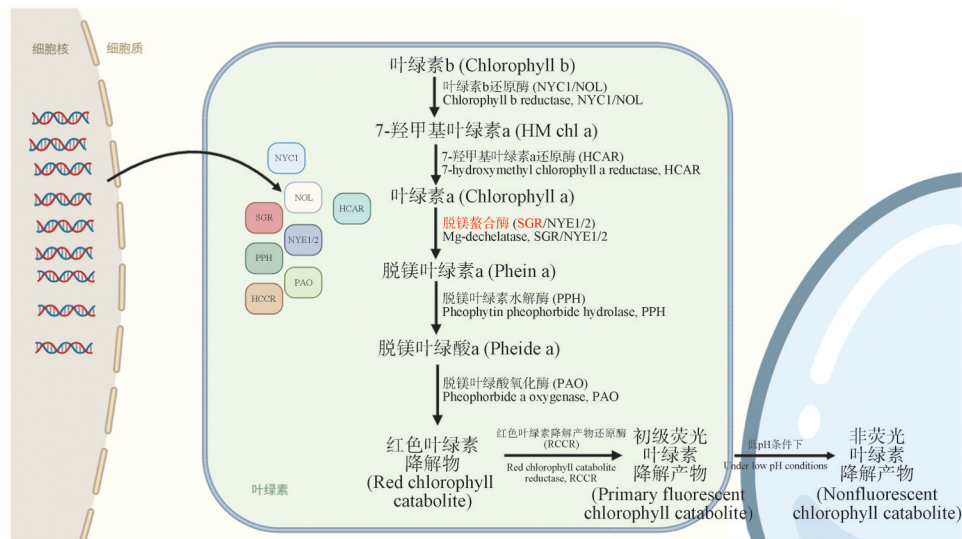


图1 叶绿素降解途径(利用BioRender软件进行绘图)

Fig.1 Chlorophyll degradation pathway (Illustrations were created using the BioRender software)

SGR基因在进化过程中的自然选择变异引起的SGR表达变化和基因突变,以及利用基因编辑获得的SGR突变体均会引起叶绿素降解功能发生改变。例如,粳稻(*O. sativa subsp. japonica*)中OsSGR基因启动子活性显著低于籼稻(*O. sativa subsp. indica*),主要原因是粳稻OsSGR基因启动子插入

AAAGCTC后形成了新的Dof蛋白结合基序,导致同等条件下粳稻叶片的衰老程度较轻,同时也揭示了SGR基因在2类水稻进化过程中受到选择<sup>[24]</sup>。番茄中SlSGR1基因编码区自然发生单核苷酸替换(T→C)使第3个内含子发生可变剪切,导致翻译提前终止,使‘绿宝石(LBS)’番茄在果实成熟时呈

现绿色<sup>[25]</sup>。苜蓿 (*Medicago sativa*) 中, 利用 CRISPR/Cas9 编辑 *MsSGR* 基因获得的多个 *MsSGR* 突变体, 比之前开发的 *MsSGR*-RNAi 转基因株系表现出更优异的叶绿素保留能力<sup>[26-27]</sup>。

近年来, 针对 SGR 基因家族的研究逐渐深入。除核心的叶绿素降解功能外, SGR 基因家族基因不仅参与调控植物叶绿素降解, 还在应对非生物和生物胁迫方面发挥重要作用, 但是其家族成员间的功能冗余性、调控网络时空特异性及代谢途径等交叉互作机制仍不明确。本文通过梳理 SGR 基因家族的同源进化特征, 整合其在叶绿素代谢、胁迫响应及信号转导中的最新研究成果, 重点解析激素信号-活性氧(ROS)代谢-苯丙烷途径的级联调控网络, 以期作为作物抗逆种质创新提供理论依据与技术路径。

## 1 SGR 基因家族同源性分析

在高等植物中, SGR 基因家族可划分为 SGR 亚家族和 SGR-LIKE (SGRL) 亚家族两大进化支系<sup>[4]</sup>。其中, SGR 亚家族成员广泛存在于苔藓植物、裸子植物和被子植物中, 而 SGRL 亚家族呈现被子植物特异性分布特征。为系统阐明该基因家族的进化关系, 根据已报道的及从公共数据库(包括 GenBank、Phytozome 和 TAIR) 中检索的多种植

物 SGR 同源基因序列, 构建了系统发育树(图 2, 相关基因信息详见表 1)。分析表明, 不同物种的基因拷贝数呈现显著性差异, 在多种物种中均至少存在一类 SGR 同源基因, 例如苜蓿和辣椒只存在 1 个 SGR 同源基因<sup>[28]</sup>。水稻和黄瓜 (*Cucumis sativus*) 中存在 2 个 SGR 同源基因, 分别是 SGR 和 SGRL<sup>[29-30]</sup>。拟南芥、番茄和玉米 (*Zea mays*) 存在 3 个 SGR 同源基因, 即 SGR1、SGR2 和 SGRL<sup>[15,29,31]</sup>。甜瓜 (*Cucumis melo*) 中发现 4 个 SGR 同源基因, 即 *CmSGR1*、*CmSGR2*、*CmSGR3*、*CmSGR4*<sup>[32]</sup>。大豆中包含 5 个 SGR 同源基因, 即 *GmSGR1*、*GmSGR2*、*GmSGR3a*、*GmSGR3b*、*GmSGRL*<sup>[33]</sup>。甘蓝 (*B. oleracea* var. *capitata*) 中存在两类 5 个 SGR 同源基因, 即 *BoSGR1-C01/C03/C07*、*BoSGR2-C03*、*BoSGRL-Scaffold000269*<sup>[34]</sup>。不同植物中 SGR 同源基因数量差异可能与基因组多倍化事件驱动基因家族扩张、功能分化及物种的适应性选择等因素有关。如大豆是典型的古多倍体, 经历了两轮全基因组复制事件, 导致近 75% 的基因以多拷贝形式存在<sup>[35]</sup>。一些广泛存在于非豆科植物中的 *Lateral suppressor* (*Ls*) 同源基因, 在豆科 (Fabaceae) 植物中发生丢失, 会导致豆科植物根瘤共生固氮<sup>[36]</sup>, 说明植物在进化过程可能通过基因数量增减进行适应性选择。

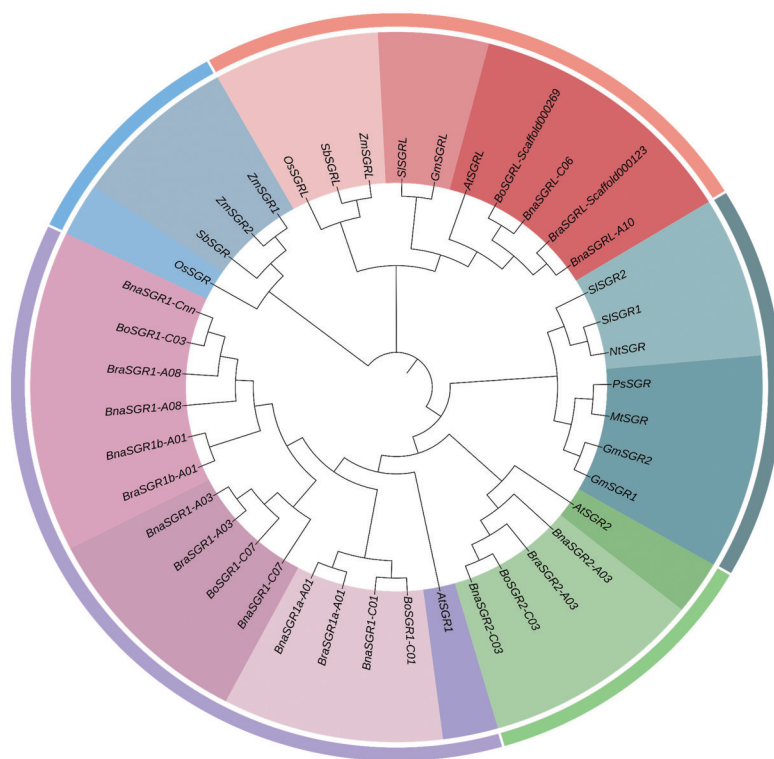


图 2 不同物种中 SGR 同源基因的系统进化树

Fig.2 Phylogenetic tree of SGR homologous genes in different species

表1 不同物种 *SGR* 同源基因列表  
Table 1 List of *SGR* homologous genes from different species

物种 Species	基因名称 Gene name	登录号/基因 ID Accession number/Gene ID
水稻 <i>Oryza sativa</i>	<i>OsSGR</i>	NP_001063758
	<i>OsSGRL</i>	NP_001054370
	<i>ZmSGR1</i>	ACG27475
玉米 <i>Zea mays</i>	<i>ZmSGR2</i>	NP_001105771
	<i>ZmSGRL</i>	NP_001130909
	<i>SbSGR</i>	AAW82958
高粱 <i>Sorghum bicolor</i>	<i>SbSGRL</i>	XP_002448084
	<i>MtSGR</i>	AEE0020
苜蓿 <i>Medicago sativa</i>		
烟草 <i>Nicotiana tabacum</i>	<i>NtSGR</i>	ABY19382
豌豆 <i>Pisum sativum</i>	<i>PsSGR</i>	BAF76351
拟南芥 <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>AtSGR1</i>	At4g22920
	<i>AtSGR2</i>	At4g11910
	<i>AtSGRL</i>	At1g44000
	<i>SISGR1</i>	Solyc08g080090.2.1
番茄 <i>Solanum lycopersicum</i>	<i>SISGR2</i>	Solyc12g056480.1.1
	<i>SISGRL</i>	Solyc04g063240.2.1
	<i>GmSGR1</i>	Glyma11g02980.1
	<i>GmSGR2</i>	Glyma01g42390.1
大豆 <i>Glycine max</i>	<i>GmSGR3a</i>	Glyma17g14201.2
	<i>GmSGR3b</i>	Glyma17g14210.2
	<i>GmSGRL</i>	XP_003523416
	<i>BoSGR1-C01/C03/C07</i>	Bol014983/Bol010654/Bol042063
甘蓝 <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i>	<i>BoSGR2-C03</i>	Bol030516
	<i>BoSGRL-Scaffold000269</i>	Bol006958
	<i>BnaSGR1a-A01</i>	BnaA01g12570D
	<i>BnaSGR1b-A01</i>	BnaA01g22870D
欧洲油菜 <i>B. napus</i>	<i>BnaSGR1-A03/A08</i>	BnaA03g45630D/BnaA08g10510D
	<i>BnaSGR1-Cnn</i>	BnaCnng29210D
	<i>BnaSGR1-C01/C07</i>	BnaC01g14360D/BnaC07g37710D
	<i>BnaSGR2-A03/C03</i>	BnaA03g24900D/BnaC03g72930D
	<i>BnaSGRL-A10/CO6</i>	BnaA10g08850D/BnaC06g00560D
	<i>BraSGR1a-A01</i>	Bra013656
	<i>BraSGR1b-A01</i>	Bra028385
白菜 <i>B. rapa</i>	<i>BraSGR1-A03/A08</i>	Bra019346/Bra020829
	<i>BraSGR2-A03</i>	Bra000755
	<i>BraSGRL-Scaffold000123</i>	Bra036938

尽管在不同物种中包含的 *SGR* 同源基因数目不同,但是 *SGR* 基因编码蛋白家族成员在蛋白结构上具有高度保守性。所有同源蛋白都包含叶绿素转运肽,高度保守的 *SGR* 结构域,按 C 端可变区

域呈现亚家族特异性分化。*SGR* 基因编码蛋白 C 端包含 1 个富含半胱氨酸的基序(CRM, P-X3-C-X3C-X-C2-F-P-X5-P),而 *SGRL* 基因编码蛋白中不存在 CRM 基序<sup>[28]</sup>(图 3)。Xie 等<sup>[37]</sup>发现,CRM 基序

中的4个半胱氨酸突变后,会影响分子内和分子间的二硫键形成,使氧化还原电位发生变化,从而导致 NYE1 蛋白构象发生变化,出现叶片滞绿的表现。

值得注意的是,SGRL 基因编码蛋白亚家族虽然缺失 CRM 基序,但其也参与调控植物叶绿素降解。

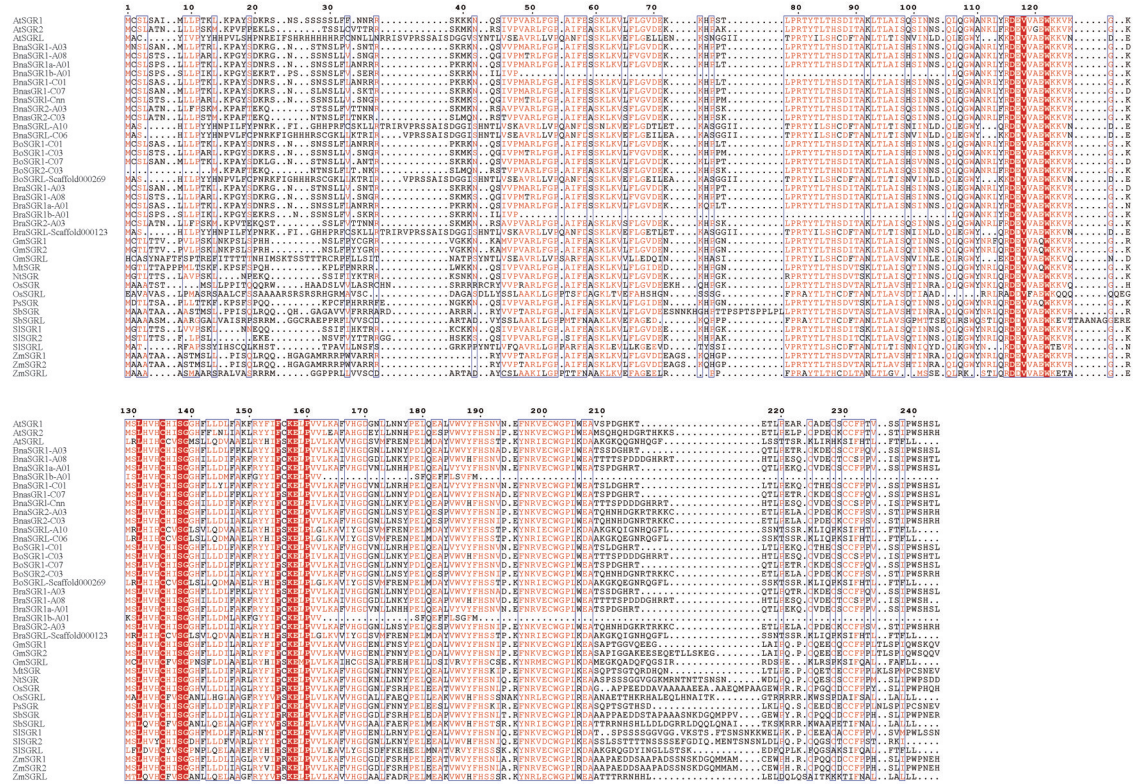


图3 不同物种中SGR同源基因的氨基酸序列多序列比对(利用构建系统发育树时获取的各物种中SGR的氨基酸序列,在MEGA11和ESPrnt3.0软件中进行多序列比对)

Fig.3 Multiple sequence alignment of SGR homologous genes in different species (The amino acid sequences of SGR proteins obtained from various species for phylogenetic tree construction were used for multiple sequence alignment using MEGA11 and ESPrnt3.0 software)

## 2 SGR 同源基因生物学功能

SGR 基因家族除了通过调节叶绿素降解在植物的叶片发育、光合作用及衰老等过程中发挥重要作用,在响应外界环境胁迫的关键生理过程中也扮演不可或缺的角色。

### 2.1 SGR 基因参与叶绿素降解

SGR 基因家族在叶绿素降解过程中展现出多层次调控特性,在调控植物衰老中具有核心地位。SGR1 基因作为叶绿素降解途径中的正向调控因子,通过编码脱镁螯合酶促进叶绿素降解<sup>[7]</sup>。在拟南芥中,过表达 *AtSGR1* (At4g22920) 基因导致叶片早衰黄化,而 *nye1-1* 突变体则呈现滞绿表现<sup>[15]</sup>。这种功能保守性在单子叶植物中同样存在<sup>[13,38]</sup>,小麦 (*Triticum aestivum*) *Tasgr1* 突变体在灌浆后期旗

叶叶绿素含量和净光合速率显著高于野生型植株,出现明显的延迟衰老表现<sup>[39]</sup>。*SGR1* 基因通过调节叶绿素降解延缓植物衰老,该过程在果实和种子成熟期间也有发生。例如,在番茄和辣椒中,*SGR1* 基因的保守区域发生突变后,叶绿素降解受阻,这使得成熟果实中叶绿素和类胡萝卜素得以积累,最终呈现出棕色表型<sup>[40]</sup>;豌豆 *Pssgr1* 突变体出现种子黄化延迟的现象<sup>[17]</sup>。分子机制研究<sup>[41]</sup>表明,*SGR1* 与光系统 II 捕光复合体 (LHC II) 亚基及 6 种叶绿素降解酶 (CCEs) 形成多态性复合物,建立叶绿素降解通道,将叶绿素 a 逐步转化为 pFCC,加速叶绿素的降解,减轻有毒物质对细胞的损伤。

与 *SGR1* 基因功能拮抗,*SGR2* 基因在叶绿素降解过程中发挥负向调控作用。拟南芥 *AtSGR2* 基因在黑暗诱导衰老过程中表现出不同的调控特

性。过表达植株叶片衰老延迟,而 *sgr2* 突变体则表现出加速衰老的表型。进一步研究<sup>[42]</sup>发现, *SGR1* 和 *SGR2* 基因能够形成同源或异源二聚体, *SGR2* 基因通过干扰 *SGR1* 基因对叶绿素降解酶 (CCEs) 的招募功能,从而负向调控叶绿素降解,在衰老后期, *SGR2* 基因上调表达,减弱 *SGR1* 基因活性以动态平衡叶绿素降解速率,从而延缓叶片衰老。例如,在拟南芥中,异源表达 *CfSGR2* 基因可增强叶绿素含量与光合能力,延迟叶片黄化;相反,表达 *CfSGR1* 基因则显著降低叶绿素含量<sup>[43]</sup>。这些结果显示: *SGR2* 和 *SGR1* 基因在不同物种中调控叶绿素降解功能及其内在机制具有强烈的保守性。

*SGRL* 与 *SGR1* 基因功能相似,亦可与 LHCII 及 CCEs 形成复合物调节叶绿素降解。在营养生长前期, *SGRL* 基因被显著诱导表达,随着组织老化,其表达量逐渐下降,说明其可能主要参与前期叶绿素的降解或再动员过程,而不影响衰老组织中的叶绿素降解<sup>[29]</sup>。在自然衰老和黑暗诱导衰老条件下,拟南芥、番茄、豌豆和水稻中 *SGRL* 基因过表达植株均表现出早期叶片衰老<sup>[44-46]</sup>,说明 *SGRL* 基因在植物叶片发育早期正向调节叶绿素降解。

*SGR1*、*SGR2* 和 *SGRL* 基因在植物叶绿素降解和衰老调控中的功能分化和保守性不仅反映了基因功能的稳定性,还揭示了植物在适应环境和调控生长发育过程中的普遍策略。通过调控这些基因的表达,可以优化植物的光合作用、能量代谢和抗逆性,为作物改良和植物抗逆性研究提供重要的理论依据和应用潜力。

## 2.2 SGR 基因在非生物胁迫响应中的作用

*SGR* 基因在植物非生物胁迫响应中展现出复杂多变的调控特性,在不同物种、不同家族成员甚至在同一物种不同胁迫条件下表现出不同的功能。在脱落酸 (ABA) 介导的胁迫响应中, *SGR* 同源基因表现出双向调控特征。番茄 *SISGRL* 基因过表达导致 ABA 处理下叶绿素含量下降,且光合复合体受损<sup>[45]</sup>,而柳杉 (*Cryptomeria fortunei*) 和水稻中 *SGRs* 基因普遍被 ABA 诱导上调<sup>[43,47]</sup>。值得注意的是,在 ABA 处理下, *CfSGR2* 过表达植株和 *CfSGR1* 过表达植株呈现相反的表型: *CfSGR2* 基因过表达会提升光合与抗氧化能力,延缓叶绿素降解,增强植株抗逆性; *CfSGR1* 基因过表达则起促进衰老和降低植物光合性能的作用<sup>[43]</sup>。这相反的表型

突显出 *SGR* 同源基因功能可能具有亚功能分化,其最终生理效应取决于基因本身及物种背景。

在温度胁迫下, *SGR* 同源基因的功能存在差异。黑麦草 *Lpsgr1* 突变体在 38 °C 热处理后耐热性减弱<sup>[48]</sup>; 结缕草 (*Zoysia japonica*) *Zjsgr* 突变体在 4 °C 低温胁迫下耐冷性增强<sup>[49]</sup>。这种温度响应差异可能源于不同物种应对高、低温胁迫时适应策略: 高温胁迫下,植物依赖叶绿素维持能量稳态,低温胁迫则需避免叶绿素降解产物积累引发的光损伤。此外,猕猴桃 (*Actinidia chinensis*) 中, *AcSGR1.2* 与 *AcSGRL1* 基因对低温的差异响应<sup>[50]</sup>表明,基因家族内部成员间亦存在温度敏感性的功能分工,进一步强化了 *SGR* 基因功能解析需结合该基因家族成员的特异性和环境的复杂性。

在盐胁迫中, *SGR* 基因的作用机制同样呈现物种特异性与功能分化。小麦 *Tasgr-aabdd* 突变体在 150 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl 处理后,叶片中的丙二醛 (MDA) 含量降低,超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 和过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性升高,耐盐性增强<sup>[51]</sup>,而在桃 (*Prunus persica*) 中过表达 *PpSGR* 基因则导致盐胁迫下叶片早衰和原初光能转换效率 ( $F_v/F_m$ ) 下降,这说明 *SGR* 基因在双子叶植物和单子叶植物中都可能负调控植物耐盐性<sup>[52]</sup>。值得注意的是,番茄中仅 *SISGR2* 基因响应盐胁迫<sup>[31]</sup>,暗示同一家族中不同成员在胁迫响应中可能承担不同的角色。

*SGR* 基因在 ABA、温度和盐等非生物胁迫中展现出的功能为培育兼具滞绿性与抗逆性的作物品种提供了新的思路。

## 2.3 SGR 基因在生物胁迫响应中的作用

*SGR* 基因家族在植物生物胁迫响应中也扮演重要角色<sup>[53]</sup>。在茶树 (*Camellia sinensis*) 中,山茶刺盘孢 (*Colletotrichum camelliae*) 侵染可诱导 *CsSGR1* 和 *CsSGR2* 基因表达上调,而 *CsSGRL* 基因表达则呈现先升后降的动态变化,表明 *SGR* 基因家族成员在生物胁迫响应中可能承担不同甚至相反的功能<sup>[54]</sup>。这一现象提示:在分析基因功能时,需注意亚功能分化的复杂性。拟南芥 *Atsgr1* 突变体 (*noc1*) 接种细菌或真菌病原体后显示病原菌生长受限且症状减轻,说明 *SGR1* 基因过表达后可能促进感病性<sup>[55]</sup>。水稻 *Ossgr* 突变体通过调控细胞分裂素水平抑制细胞死亡,表现增强的纹枯病抗性<sup>[56]</sup>。豆科植物中, *SGR* (*GmSGR1* 和 *GmSGR2*) 基

因功能缺失突变体在接种病原菌后,主动触发过敏反应,增强防御机制,抑制病原菌的入侵<sup>[57-58]</sup>。这些结果说明,*SGR* 基因在响应生物胁迫时同样起到关键作用,而且 *SGR* 基因在不同物种中对抗病性的调控方式也存在功能分化。值得注意的是,黄瓜品种 PI 197087 因 *CsSGR* 编码区发生非同义突变产生的突变体,对细菌性角斑病、炭疽病和霜霉病具有广谱抗性<sup>[30]</sup>,通过 CRISPR/Cas9 敲除 *CsSGR* 基因,霜霉病抗性增强<sup>[59]</sup>。然而,*SGR* 基因在其他物种中是否具备广谱抗病功能尚不清楚。

### 3 *SGR* 基因调控各类生物学代谢机制解析

*SGR* 基因在植物抗病和抗逆调控中发挥重要作用,其可能通过激素、活性氧及苯丙烷途径,调节叶绿素降解,响应非生物和生物胁迫。

#### 3.1 *SGR* 基因通过激素途径响应非生物和生物胁迫

研究<sup>[47,60]</sup>发现,外源 ABA 可通过 ABFs 和 ABI5 等转录因子正向调控 *SGR* 基因表达,ABA 途径中的关键转录因子 ABI3 可直接与 *SGR* 基因启动子上的 RY motif 结合,从而正向调控 *SGR* 基因表达,介导拟南芥胚胎发育中的叶绿素降解<sup>[61]</sup>。由于 ABI3 是 ABA 信号的核心组分,且该调控过程与 ABA 敏感性存在关联,这表明 ABI3 可能作为一个桥梁,将 ABA 信号传递至 *SGR* 基因,从而使其能够响应部分由 ABA 介导的非生物胁迫。除此之外,PIF4/PIF5 可以通过整合 ABA 与乙烯信号增强 *SGR* 基因表达<sup>[62-63]</sup>,体现了激素信号网络的交叉互动。赤霉素途径中的 DELLA 蛋白可通过直接与转录因子 WRKY6 相互作用,抑制其转录活性,从而降低 *SGR* 基因的启动子活性和表达,延缓叶绿素的降解和衰老进程<sup>[64]</sup>。在生物胁迫中,不同激素通过调控 *SGR* 基因对病害产生相反的影响,这揭示了 *SGR* 基因功能的复杂性。在某些病害中,病原体通过劫持植物的激素通路,加速植株衰老以利于自身定殖。例如,柑橘 (*Citrus reticulata*) 被黄龙病侵染时,细菌效应子 SDE1 会诱导叶绿体降解<sup>[65]</sup>;被黄萎病侵染时,真菌效应子 PevD1 通过激活乙烯信号加速叶片衰老<sup>[66]</sup>。特别是,拟南芥被细菌毒素 COR (COR 促进萎黄症的发生) 感染时,茉莉酸信号途径的关键转录因子 MYC2 依赖茉莉酸酯受体复合物 F-box 蛋白 COI1,直接激活 *AtSGR* 基因表达,从而促进萎黄症发生<sup>[55]</sup>,并且 MYC2/3/4

可直接结合 *SGR1* 基因启动子加速衰老<sup>[67]</sup>。相反,在植物抗病过程中,抑制 *SGR* 基因活性可能是一种防御策略。小麦感染条锈病后,锈菌效应子 Pst\_TTP1 与质体硫氧还蛋白 TaTrx 交互,阻止其向叶绿体转运;失去 TaTrx 的催化后, TaSGR1 无法由寡聚体活化为单体,进而抑制叶绿素降解,增强植物对条锈菌 (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) 抗性<sup>[68]</sup>。这些发现说明,*SGR* 基因可能通过 ABA、乙烯、赤霉素、茉莉酸等激素信号途径,调节叶绿素的降解,响应非生物和生物胁迫。

#### 3.2 *SGR* 基因通过活性氧途径响应非生物和生物胁迫

叶绿素存在于叶绿体中,而叶绿体是光合作用的发生场所。在光照条件下,叶绿体中光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II) 均会产生 ROS ( $O_2^-$ 、 $H_2O_2$  和  $^1O_2$ )<sup>[69]</sup>,在类囊体膜基质中的 SODs 作用下被歧化,或自发形成  $H_2O_2$ ,  $H_2O_2$  则通过抗坏血酸过氧化物酶 (APXs)、谷胱甘肽过氧化物酶 (GPXs) 及过氧化物酶 (Prxs) 进行解毒<sup>[70]</sup>,实现 ROS 的清除。近年的研究<sup>[46,48,52]</sup>发现,在非生物胁迫下,*SGR* 基因功能失常直接破坏光合结构,导致 ROS 爆发。例如,在高温胁迫下,黑麦草 *LpSGR-RNAi* 植株叶绿体和类囊体膜结构严重降解,PS II 的  $F_v/F_m$  和表现光合电子传递速率 (ETR) 显著降低。当吸收的光能超出 PS II 的消耗能力时,多余能量促使氧气分子产生大量 ROS,最终导致耐热性受损<sup>[48]</sup>。在 ABA 处理下,番茄 *SISGRL* 基因过表达植株亦出现光合结构受损和 ROS 积累<sup>[46]</sup>。在盐胁迫下,过表达 *PpSGR* 基因的桃树叶片  $F_v/F_m$  下降<sup>[52]</sup>,破坏 ROS 平衡,表明 *SGR* 基因可能通过影响光化学效率调节 ROS 响应非生物胁迫。在生物胁迫中,*SGR* 基因也通过调控 ROS 水平影响抗病性。黄瓜 *CsSGR* 突变体中叶绿素降解毒性中间产物 (Pheide a 和 RCC) 的积累减少,引起细胞内 ROS 水平降低,表现出对霜霉病的广谱抗性<sup>[30]</sup>。拟南芥和水稻的 *sgr* 突变体在接种病原菌后,也表现出 ROS 积累减少和抗病性增强<sup>[60-61]</sup>。在豆科植物中,*SGR* 基因功能缺失通过解除对过敏性反应 (HR) 的抑制,触发 ROS 爆发和细胞死亡,从而增强抗性<sup>[62]</sup>。转录组分析<sup>[68]</sup>进一步证实, *TaSGR1* 基因过表达小麦在接种 Pst CYR34 条锈菌 24 h 后,叶绿体类囊体及氧化还原稳态相关基因显著富集,说明 *SGR* 基因可能通过调节 ROS 来维持细胞稳态,响应生物胁迫。

### 3.3 SGR 基因通过苯丙烷代谢途径响应非生物和生物胁迫

研究者<sup>[71]</sup>在对山麦冬(*Liriope spicata*)果实成熟过程中的差异表达基因进行分析时发现,共表达模块连通性的前50个节点大部分为苯丙烷途径的PAL基因家族和SGR基因家族,这表明SGR基因调节的叶绿素降解和苯丙烷代谢参与果实成熟的核心调控过程。荔枝(*Litchi chinensis*)中的LcNAC002转录因子通过结合LcSGR和LcMYB1基因启动子上游的TTCCGTT结构域,调控果实颜色,导致‘妃子笑’荔枝果实中叶绿素丧失和花青素积累的延迟,说明SGR基因不仅参与叶绿素降解过程,还可能调节花青素代谢途径<sup>[72]</sup>。苯丙烷代谢途径是植物产生次生代谢物质的主要途径之一,主要有花青素生物合成途径与木质素合成途径2个分支。当植物受到外界胁迫时,ROS爆发,激活苯丙烷代谢通路,通过调节花青素、黄酮类化合物、木质素等次生代谢物,参与防御反应,抵抗

非生物和生物胁迫<sup>[73-75]</sup>。在大豆接种豆薯层锈菌(*Phakopsora pachyrhizi*)后的转录组分析中,SGR表达显著上调,同时,苯丙烷代谢途径的关键基因(如PAL)也受到诱导<sup>[57]</sup>。研究<sup>[76]</sup>表明,在干旱胁迫下木质素含量的增加也与黄化表型减轻及光合色素水平升高相关。值得注意的是,番茄*sgr1#1~sgr1#6*突变体在果实成熟过程中,相比野生型,转色期的苯丙氨酸(phenylalanine)的水平显著升高<sup>[77]</sup>,也说明SGR基因与苯丙烷代谢物含量直接关系。这些结果说明,SGR基因可能通过苯丙烷代谢途径响应非生物和生物胁迫。

综上所述,SGR基因可能通过激素(ABA、JA、乙烯)信号调控叶绿素降解,维持叶绿体稳定性和ROS代谢稳态,从而通过激活苯丙烷代谢途径,协调植物的生长发育、胁迫应答与免疫防御(图4)。SGR基因响应非生物和生物胁迫的系统性解析,为精准操纵SGR基因及其通路以改良作物抗逆性提供了清晰的理论基础和多重靶点选择。

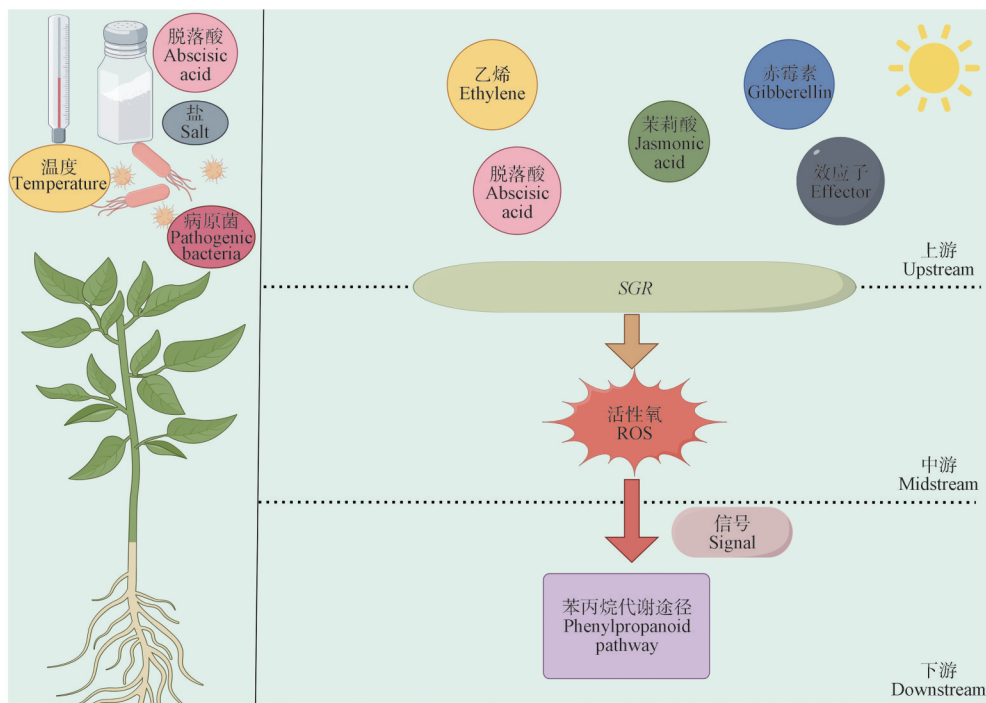


图4 SGR 基因响应胁迫的分子机制

Fig.4 The molecular mechanism of SGR gene in plant stress response

## 4 总结与展望

减缓植株衰老对于提高蔬菜作物、农作物、饲草作物等产量和品质具有重要价值,而SGR基因作为叶绿素降解和衰老调控的核心因子,其功能

已远超“滞绿”表型本身。本文系统阐述了SGR基因在叶片衰老、非生物胁迫(如ABA、温度胁迫、盐胁迫)及生物胁迫响应中的核心作用。在叶片衰老过程中,SGR基因可以编码脱镁螯合酶促进叶

绿素降解,该基因突变可以使植物叶片保持绿色,维持光合作用,减缓衰老,提高产量及品质。值得注意的是,在小白菜中发现,*SGR* 基因突变可以通过提高膜系统的稳定性,延缓采后劣变,从而延长货架期,在采后保鲜方面发挥作用<sup>[78]</sup>。但是,目前自然变异的种质资源匮乏,需要针对该基因家族进一步挖掘,丰富种质资源库。*SGR* 基因家族成员广泛参与低温胁迫、盐胁迫及渗透胁迫等非生物胁迫响应。然而,在不同物种、不同基因家族成员及同一物种的不同非生物胁迫条件下,*SGR* 基因展现显著的物种、成员及胁迫特异性,而这种多样性的调控基础尚不明确。在生物胁迫下,*sgr* 突变体具有广谱抗病性,但是这种广谱特性是否具有物种及病原特异性仍有待进一步研究。尽管目前研究已明确 *SGR* 基因在叶片衰老、非生物胁迫及生物胁迫中的核心作用,并展现出其在作物采后保鲜、抗逆育种等方面的巨大应用潜力,但其完整的分子调控网络、*SGR* 基因家族成员在不同物种中功能的特异性和多样性、家族成员间协同与拮抗的具体机制及在不同物种-病原互作中的功能特异性等问题仍亟待解析。未来研究应充分利用多组学技术、基因编辑及分子互作(酵母单杂交筛选(yeast one-hybrid screening)、电泳迁移率变动分析(electrophoretic mobility shift assay)和双萤光素酶报告基因检测(dual-luciferase reporter assay))等手段,深入探究 *SGR* 基因上游的转录调控网络及其蛋白的翻译后修饰,精确阐明其在不同环境胁迫下调控作物抗逆与产量平衡的分子基础,为精准设计“绿色衰老”育种策略提供理论支撑。

### 参 考 文 献

- [1] ZHAO W X, ZHAO H Y, WANG H S, *et al.* Research progress on the relationship between leaf senescence and quality, yield and stress resistance in horticultural plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1044500.
- [2] VOMDORP K, HÖLZL G, PLOHMANN C, *et al.* Remobilization of phytol from chlorophyll degradation is essential for tocopherol synthesis and growth of *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2015, 27(10): 2846-2859.
- [3] THOMAS H, HOWARTH C J. Five ways to stay green[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(Sup.1): 329-337.
- [4] HÖRTENSTEINER S. Stay-green regulates chlorophyll and chlorophyll-binding protein degradation during senescence[J]. *Trends in Plant Science*, 2009, 14(3): 155-162.
- [5] 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*, 2007, 19(4): 1362-1375.
- [6] 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*, 2009, 57(1): 120-131.
- [7] REN G D, ZHOU Q, WU S X, *et al.* Reverse genetic identification of CRN1 and its distinctive role in chlorophyll degradation in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(5): 496-504.
- [8] MEGURO M, ITO H, TAKABAYASHI A, *et al.* Identification of the 7-hydroxymethyl chlorophyll a reductase of the chlorophyll cycle in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, 2011, 23(9): 3442-3453.
- [9] MORITA R, SATO Y, MASUDA Y, *et al.* Defect in non-yellow coloring 3, an alpha/beta hydro-lase-fold family protein, causes a stay-green phenotype during leaf senescence in rice [J]. *The Plant Journal*, 2009, 59(6): 940-952.
- [10] PRUŽINSKÁ A, TANNER G, ANDERS I, *et al.* Chlorophyll breakdown: pheophorbide a oxygenase is a Rieske-type iron-sulfur protein, encoded by the *accelerated cell death 1* gene[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(25): 15259-15264.
- [11] PRUŽINSKÁ A, ANDERS I, AUBRY S, *et al.* *In vivo* participation of red chlorophyll catabolite reductase in chlorophyll breakdown[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(1): 369-387.
- [12] GUO Y F, REN G D, ZHANG K W, *et al.* Leaf senescence: progression, regulation, and application [J]. *Molecular Horticulture*, 2021, 1(1): 5.
- [13] 唐蕾, 毛忠贵. 植物叶绿素降解途径及其分子调控[J]. *植物生理学报*, 2011, 47(10): 936-942.
- TANG L, MAO Z G. Degradation pathway of plant chlorophyll and its molecular regulation [J]. *Plant Physiology Journal*, 2011, 47(10): 936-942.
- [14] KUAI B K, CHEN J Y, HÖRTENSTEINER S. The biochemistry and molecular biology of chlorophyll breakdown[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(4): 751-767.
- [15] REN G D, 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(3): 1429-1441.

- [16] PARK S Y, YU J W, PARK J S, *et al.* The senescence-induced stay-green protein regulates chlorophyll degradation[J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(5):1649-1664.
- [17] SATO Y, MORITA R, NISHIMURA M, *et al.* Mendel's green cotyledon gene encodes a positive regulator of the chlorophyll-degrading pathway [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104 (35): 14169-14174.
- [18] HU Z L, DENG L, YAN B, *et al.* Silencing of the *LeSGRI* gene in tomato inhibits chlorophyll degradation and exhibits a stay-green phenotype [J]. *Biologia Plantarum*, 2011, 55(1):27-34.
- [19] ROCA M, HORNERO-MÉNDEZ D, GANDUL-ROJAS B, *et al.* Stay-green phenotype slows the carotenogenic process in *Capsicum annuum* (L.) fruits [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, 54(23): 8782-8787.
- [20] WEI Q, GUO Y J, KUAI B K. Isolation and characterization of a chlorophyll degradation regulatory gene from tall fescue [J]. *Plant Cell Reports*, 2011, 30(7): 1201-1207.
- [21] XU B, YU G H, LI H, *et al.* Knockdown of *STAYGREEN* in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) leads to transcriptomic alterations related to suppressed leaf senescence and improved forage quality [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2019, 60(1):202-212.
- [22] FANG C, LI C C, LI W Y, *et al.* Concerted evolution of D1 and D2 to regulate chlorophyll degradation in soybean [J]. *The Plant Journal*, 2014, 77(5):700-712.
- [23] WANG N, LIU Z Y, ZHANG Y, *et al.* Identification and fine mapping of a stay-green gene (*Brnye1*) in pak choi (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis*) [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2018, 131(3):673-684.
- [24] ZHOU C E, HAN L, PISLARIU C, *et al.* 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 [J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(3):1483-96.
- [25] CUI L, ZHENG F Y, LI C X, *et al.* Defective mutations in *STAY-GREEN 1*, *PHYTOENE SYNTHASE 1*, and *MYB12* genes lead to formation of green ripe fruit in tomato [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2024, 75 (11): 3322-3336.
- [26] BAO Q Y, WOLABU T W, ZHANG Q, *et al.* Application of CRISPR/Cas9 technology in forages [J]. *Grassland Research*, 2022, 1(4):244-251.
- [27] WOLABU T W, CONG L L, PARK J J, *et al.* Development of a highly efficient multiplex genome editing system in outcrossing tetraploid alfalfa (*Medicago sativa*) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11:1063.
- [28] JIAO B Z, MENG Q W, LV W. Roles of stay-green (*SGR*) homologs during chlorophyll degradation in green plants [J]. *Botanical Studies*, 2020, 61(1):25.
- [29] RONG H, TANG Y 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.
- [30] WANG Y H, TAN J Y, WU Z M, *et al.* STAYGREEN, STAY HEALTHY: a loss-of-susceptibility mutation in the *STAYGREEN* gene provides durable, broad-spectrum disease resistances for over 50 years of US cucumber production [J]. *The New Phytologist*, 2019, 221 (1): 415-430.
- [31] ULUISIK S, KIYAK A, KURT F, *et al.* *STAY-GREEN (SGR)* genes in tomato (*Solanum lycopersicum*): genome-wide identification, and expression analyses reveal their involvements in ripening and salinity stress responses [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2022, 63:557-569.
- [32] BADE R G, BAO M L, JIN W Y, *et al.* Genome-wide identification and analysis of the *SGR* gene family in *Cucumis melo* L. [J]. *Genetics and Molecular Research*, 2016, 15(4):gmr15048485.
- [33] NAKANO M, YAMADA T, MASUDA Y, *et al.* A green-cotyledon/stay-green mutant exemplifies the ancient whole-genome duplications in soybean [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2014, 55(10):1763-1771.
- [34] 唐玉凤, 姚敏, 何昕, 等. 甘蓝型油菜 *SGR* 基因家族的全基因组鉴定与功能分析 [J]. *作物学报*, 2023, 49(7):1829-1842.
- TANG Y F, YAO M, HE X, *et al.* Genome-wide identification and functional analysis of *SGR* gene family in *Brassica napus* L. [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2023, 49(7):1829-1842.
- [35] FANG C, YANG M Y, TANG Y C, *et al.* Dynamics of cis-regulatory sequences and transcriptional divergence of duplicated genes in soybean [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2023, 120(44):e2303836120.
- [36] LIU T F, LIU Z, FAN J W, *et al.* Loss of lateral suppressor gene is associated with evolution of root nodule symbiosis in Leguminosae [J]. *Genome Biology*, 2024, 25(1):250.
- [37] XIE Z K, WU S D, CHEN J Y, *et al.* The C-terminal cysteine-rich motif of NYE1/SGR1 is indispensable for its function in chlorophyll degradation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Molecular Biology*, 2019, 101(3):257-268.

- [38] SHI S Y, MIAO H Y, DU X M, *et al.* *GmSGR1*, a stay-green gene in soybean (*Glycine max* L.), plays an important role in regulating early leaf-yellowing phenotype and plant productivity under nitrogen deprivation [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38:97.
- [39] 惠振. 小麦滞绿突变体 *TaSG1* 的光合特性及其滞绿机理研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.
- HUI Z. The photosynthetic characteristic of *TaSG1* wheat mutant with stay-green phenotype and the physiological mechanism responsible for stay-green [D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2009.
- [40] 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.
- [41] SAKURABA Y, SCHELBERT S, PARK S Y, *et al.* STAY-GREEN and chlorophyll catabolic enzymes interact at light-harvesting complex II for chlorophyll detoxification during leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(2):507-518.
- [42] SAKURABA Y, PARK S Y, KIM Y S, *et al.* *Arabidopsis* STAY-GREEN2 is a negative regulator of chlorophyll degradation during leaf senescence [J]. *Molecular Plant*, 2014, 7(8):1288-1302.
- [43] ZHANG Y T, WEI G Q, XUE J Y, *et al.* *CfSGR1* and *CfSGR2* from *Cryptomeria fortunei* exhibit contrasting responses to hormones and abiotic stress in transgenic *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 216:109152.
- [44] SAKURABA Y, KIM D, KIM Y S, *et al.* *Arabidopsis* STAYGREEN-LIKE (SGRL) promotes abiotic stress-induced leaf yellowing during vegetative growth [J]. *FEBS Letters*, 2014, 588(21):3830-3837.
- [45] BELL A, MOREAU C, CHINOY C, *et al.* SGRL can regulate chlorophyll metabolism and contributes to normal plant growth and development in *Pisum sativum* L. [J]. *Plant Molecular Biology*, 2015, 89(6):539-558.
- [46] YANG M M, ZHU S B, JIAO B Z, *et al.* SISGRL, a tomato SGR-like protein, promotes chlorophyll degradation downstream of the ABA signaling pathway [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 157:316-327.
- [47] XU J M, PAN C Y, LIN H, *et al.* A rice *XANTHINE DEHYDROGENASE* gene regulates leaf senescence and response to abiotic stresses [J]. *The Crop Journal*, 2022, 10(2):310-322.
- [48] ZHANG J, LI H, HUANG X R, *et al.* STAYGREEN-mediated chlorophyll a catabolism is critical for photosystem stability during heat-induced leaf senescence in perennial ryegrass [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2022, 45(5):1412-1427.
- [49] 茅远煜, 李丽菁, 李进超, 等. 结缕草 *ZjSGR* 基因在离体模拟逆境胁迫环境下的功能 [J]. *草地学报*, 2022, 30(6):1396-1402.
- MAO Y Y, LI L J, LI J C, *et al.* Gene functional analysis of *ZjSGR* gene in *Zoysia japonica* leaves in response to vitro stress [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(6):1396-1402.
- [50] LUO J, ABID M, ZHANG Y, *et al.* Genome-Wide identification of kiwifruit SGR family members and functional characterization of SGR2 protein for chlorophyll degradation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(3):1993.
- [51] BAI W Q, YANG Z Y, HUANG S X, *et al.* Breeding and molecular characterization of a new salt-tolerant wheat variety [J]. *aBIOTECH*, 2025, 6:278-283.
- [52] 邵允, 张蒙蒙, 陈云, 等. 桃 *PpSGR* 基因功能鉴定及其对乙烯合成的调控 [J]. *果树学报*, 2023, 40(12):2513-2523.
- SHAO Y, ZHANG M M, CHEN Y, *et al.* Function identification of *PpSGR* gene and its regulation of ethylene synthesis in peach [J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(12):2513-2523.
- [53] NAWAZ M, SUN J F, SHABBIR S, *et al.* A review of plants strategies to resist biotic and abiotic environmental stressors [J]. *Science of The Total Environment*, 2023, 900:165832.
- [54] REN H Z, YU Y T, HUANG C, *et al.* Genome-wide identification and characterization of tea SGR family members reveal their potential roles in chlorophyll degradation and stress tolerance [J]. *Agronomy*, 2024, 14(4):769.
- [55] MECEY C, HAUCK P, TRAPP M, *et al.* A critical role of *STAYGREEN/Mendel's I* locus in controlling disease symptom development during *Pseudomonas syringae* pv tomato infection of *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2011, 157(4):1965-1974.
- [56] XIE W Y, XUE X, WANG Y, *et al.* Natural mutation in *Stay-Green (OsSGR)* confers enhanced resistance to rice sheath blight through elevating cytokinin content [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2025, 23(3):807-823.
- [57] ISHIGA Y, UPPALAPATI S R, GILL U S, *et al.* Transcriptomic and metabolomic analyses identify a role for chlorophyll catabolism and phytoalexin during *Medicago* nonhost resistance against Asian soybean rust [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5:13061.
- [58] CHANG H X, TAN R, HARTMAN G L, *et al.* Character-

- ization of soybean *STAY-GREEN* genes in susceptibility to foliar chlorosis of sudden death syndrome [J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 711-717.
- [59] DONG S Y, LI C X, TIAN H J, *et al.* Natural variation in *STAYGREEN* contributes to low-temperature tolerance in cucumber [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2023, 65(12): 2552-2568.
- [60] GAO S, GAO J, ZHU X Y, *et al.* ABF2, ABF3, and ABF4 promote ABA-mediated chlorophyll degradation and leaf senescence by transcriptional activation of chlorophyll catabolic genes and senescence-associated genes in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(9): 1272-1285.
- [61] DELMAS F, SANKARANARAYANAN S, DEB S, *et al.* ABI3 controls embryo degreening through Mendel's *I* locus [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(40): 3888-3894.
- [62] WOO H R, KIM H J, LIM P O, *et al.* Leaf senescence: systems and dynamics aspects [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2019, 70: 347-376.
- [63] SAKURABA Y, JEONG J, KANG M Y, *et al.* Phytochrome-interacting transcription factors PIF4 and PIF5 induce leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *Nature Communications*, 2014, 5: 4636.
- [64] ZHANG Y Q, LIU Z J, WANG X Y, *et al.* DELLA proteins negatively regulate dark-induced senescence and chlorophyll degradation in *Arabidopsis* through interaction with the transcription factor WRKY6 [J]. *Plant Cell Reports*, 2018, 37(7): 981-992.
- [65] CLARK K J, PANG Z Q, TRINH J, *et al.* Sec-Delivered effector 1 (SDE1) of '*Candidatus liberibacter asiaticus*' promotes citrus huanglongbing [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2020, 33(12): 1394-1404.
- [66] ZHANG Y, GAO Y, WANG H L, *et al.* *Verticillium dahliae* secretory effector PevD1 induces leaf senescence by promoting ORE1-mediated ethylene biosynthesis [J]. *Molecular plant*, 2021, 14(11): 1901-1917.
- [67] ZHU X Y, CHEN J Y, XIE Z K, *et al.* Jasmonic acid promotes degreening via MYC2/3/4- and ANAC019/055/072-mediated regulation of major chlorophyll catabolic genes [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84(3): 597-610.
- [68] LI Y, QU X R, YANG W J, *et al.* A fungal pathogen suppresses host leaf senescence to increase infection [J]. *Nature Communications*, 2025, 16(1): 2864.
- [69] CASTRO B, CITTERICO M, KIMURA S, *et al.* Stress-induced reactive oxygen species compartmentalization, perception and signaling [J]. *Nature Plants*, 2021, 7(4): 403-412.
- [70] ASADA K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions [J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 391-396.
- [71] SHI J N, WANG Y, WANG X Y, *et al.* Anthocyanin and chlorophyll accumulation by targeted metabolomic and transcriptomic analysis involved in pigment accumulation during fruit maturation in *Liriope spicata* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2025, 311: 154529.
- [72] ZOU S C, ZHUO M G, ABBAS F, *et al.* Transcription factor LcNAC002 coregulates chlorophyll degradation and anthocyanin biosynthesis in litchi [J]. *Plant Physiology*, 2023, 192(3): 1913-1927.
- [73] MOURA J C M S, BONINE C A V, DE OLIVEIRA FERNANDES VIANA J, *et al.* Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(4): 360-376.
- [74] CESARINO I. Structural features and regulation of lignin deposited upon biotic and abiotic stresses [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2019, 56: 209-214.
- [75] MA Q H. Lignin biosynthesis and its diversified roles in disease resistance [J]. *Genes*, 2024, 15(3): 295.
- [76] YANG H B, XIA L X, LI J S, *et al.* *CsLAC4*, regulated by *CsmiR397a*, confers drought tolerance to the tea plant by enhancing lignin biosynthesis [J]. *Stress Biology*, 2024, 4(1): 50.
- [77] KIM J Y, KIM J H, JANG Y H, *et al.* Transcriptome and metabolite profiling of tomato *SGR*-knockout null lines using the CRISPR/Cas9 system [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(1): 109.
- [78] WANG N, KONG X M, LUO M L, *et al.* *SGR* mutation in pak choi prolongs its shelf life by retarding chlorophyll degradation and maintaining membrane function [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2022, 191: 111986.