

过氧化物酶与植物抗病性研究进展

蒋选利, 李振岐, 康振生

(西北农林科技大学 植物保护学院, 陕西 杨陵 712100)

[摘要] 综述了过氧化物酶在植物抗病性方面的研究进展, 认为病原物的侵染诱导导致植物过氧化物酶活性升高和过氧化物酶同工酶种类发生改变。这些高活性的过氧化物酶或特异性的同工酶, 或由于催化合成了杀菌物质, 或由于提高了木质素、木栓质的生物合成而形成物理屏障, 或者由于参与乳突形成和颗粒状沉积物的积累, 从而构成了植物的一般抗病性和非专化抗病性。各种过氧化物酶的专化性有所不同, 它们在植物抗病性中的作用也不尽一样。导入过氧化物酶基因, 构成组成型表达的转基因植物, 不一定能有效地抵抗病原物的侵袭。

[关键词] 过氧化物酶; 同工酶; 抗病性

[中图分类号] S432.2⁺3; S432.2⁺2

[文献标识码] A

[文章编号] 1000-2782(2001)06-124-06

过氧化物酶(EC1.11.1.7)催化 H_2O_2 与多种有机、无机氢供体发生氧化还原反应。由于该酶有多种基因编码, 其种类和数目(同工酶)非常多。目前对过氧化物酶的分类还没有统一的方法, Welinder^[1]将过氧化物酶分成I, II, III 3类, 第I类过氧化物酶存在于线粒体、叶绿体及细菌中; 第II类过氧化物酶存在于真菌中; 第III类过氧化物酶为典型的植物过氧化物酶, 并指出这3类过氧化物酶组成了过氧化物酶的超级家族(superfamily)。根据Welinder的分类方法, 很显然在植物中只有第I, III类过氧化物酶。

过氧化物酶在植物体内有组成型表达的, 也有诱导表达的, 而且诱导表达的诱导因子非常广泛, 既有生物类激发子(如各类病原物的侵袭等), 也有高温、冷冻、干旱、风力、重金属离子、机械损伤等非生物类激发子。目前的研究表明, 过氧化物酶在植物体内主要有两方面的作用, 一方面与植物正常的形态发生和形态建成有关, 在植物的生长、发育过程中起作用; 另一方面与植物的抗逆性有关, 包括抗旱、抗寒、抗盐、抗病等, 是植物保护酶系的重要保护酶之一。下面仅就在植物抗病性方面的研究进展作一综述。

1 过氧化物酶的活性及其同工酶分析

植物品种与病原物小种之间的专化性互作导致它们发生非亲和性反应(植物的抗病基因与病原物

的无毒基因)或亲和性反应(植物的感病基因与病原物的毒性基因)。非亲和性反应引发植物的多种生理生化反应, 植物体内的过氧化物酶活性及其同工酶的变化就是其中之一。大量的研究表明^[2], 过氧化物酶活性与植物的抗病性具有正相关关系。用病原菌接种, 抗病品种的过氧化物酶活性迅速升高, 而与之相对照的感病品种的过氧化物酶活性或者没有变化, 或者其活性升高的时间延迟。用不同浓度的 H_2O_2 和过氧化物酶处理假尾孢属(*Pseudocercospora species*)真菌的研究^[3]表明, H_2O_2 和过氧化物酶可明显地抑制孢子的萌发, 且有2种真菌的菌丝生长也明显减慢。在连续3年对4个大豆品种和5个品系的根部、茎部病害调查及对其叶片过氧化物酶的分析表明, 发病轻的品种、品系, 过氧化物酶活性较高, 而发病重的品种、品系, 过氧化物酶活性较低^[2]。用茄链格孢(*A. lternaria solani*)菌对5个番茄品种接种的试验表明, 接种后第3天, 抗病品种的叶片中, 过氧化物酶和几丁质酶的活性较高, 而感病品种的这两种酶活性较低^[4]。薯蓣属(*Dioscorea species*)植物对串珠链孢(*Fusarium moniliforme*)菌的抗性研究表明, 抗病物种的过氧化物酶活性较高, 感病物种的过氧化物酶活性较低, 并且在病原菌侵染的早期阶段, 抗病物种的过氧化物酶活性急剧升高, 病害也相对较轻, 随着这些植物块茎年龄的增长, 过氧化物酶活性降低, 病害严重度增加^[5]。在对御谷(*Pennisetum glaucum*)霜霉病的研究^[6]中发

〔收稿日期〕 2000-11-03

〔基金项目〕 高等学校博士点基金(99007003)

〔作者简介〕 蒋选利(1960-), 男, 陕西杨陵人, 高级实验师, 在读博士, 主要从事植物解剖学和植物病理学研究。

现, 用较低浓度(低于最佳接种浓度)的禾生指梗霉(*Sclerospora graminicola*)菌对御谷进行诱导接种, 结果由于产生了诱导抗病性, 使随后用最佳浓度进行挑战接种的植株, 有62%没有发病, 并认为这种诱导抗病性与品种无关, 也与品种的组成型抗病性无关, 而与诱导的 β 1, 3-葡聚糖酶及过氧化物酶的活性升高有关。通过对大田31个西葫芦(*Cucurbita pepo*)品种自然感染白粉病的病情调查和过氧化物酶活性分析^[7]发现, 品种间田间抗病性差异明显, 过氧化物酶活性较高的品种发病较轻, 过氧化物酶活性较低品种发病较重。在对马铃薯与致病疫霉(*Phytophthora infestans*)的互作研究^[8]中发现, 用花生四烯酸(arachidonic acid)处理使得马铃薯块茎中的过氧化物酶活性升高, 并且可溶性过氧化物酶活性的激发作用最为明显, 过氧化物酶活性的升高与块茎对致病疫霉的抗病性有关。在小麦与黄色镰孢(*Fusarium culmorum*)菌的互作研究^[9]中发现, 黄色镰孢菌的侵染, 诱导小麦幼苗中产生了数种PR蛋白和过氧化物酶的活性升高, 并认为这些PR蛋白和过氧化物酶是激活植物防卫系统, 限制病原菌定殖的因素, 对小麦抗颖枯病和叶锈病的研究^[10, 11]也有类似的结论。

带有N基因的烟草, 用烟草花叶病毒(TMV)接种后, 在叶片上产生小的坏死斑。在发生过敏反应期间, 坏死斑边缘部位, 过氧化物酶的活性最大时升高了数倍(此处仍存在TMV)。过氧化物酶活性的升高不仅限于接种叶片的病斑处, 而且在接种植株的其他叶片上也发现其活性升高(该叶片并没有直接接触病毒, 也不表现可见的过敏性坏死反应), 表现出系统性获得抗病性。在挑战接种时过氧化物酶的活性变化, 在性质上也与此相似, 只是抗病品种叶片较非抗病品种叶片上的过氧化物酶活性升高要更为迅速得多。缺乏N基因的烟草品种, 用TMV接种后产生典型的花叶症状, 这些叶片上的过氧化物酶活性逐渐升高, 最后表现出的过氧化物酶活性水平与非亲和性互作叶片相当甚至还要高些。尽管这些叶片的过氧化物酶活性很高, 但随后用烟草坏死病毒(necrotic tobacco virus)接种, 产生了较以前那些叶片更大的病斑。此外用TMV侵染系统抗病性烟草的叶片, 发现病斑的大小与过氧化物酶活性没有关系。这些研究^[12]结果表明, 高的过氧化物酶活性可以限制病原菌的扩展, 但高的过氧化物酶活性不能与抗病性直接联系起来。

病原物的侵染诱导受侵植物过氧化物酶活性变

化的同时, 常常伴随着过氧化物酶同工酶种类的改变。对可可(cacao)与棕榈疫霉(*P. palmivora*)菌互作研究^[13]表明, 病原菌的侵染导致可可茎部的过氧化物酶活性升高, 过氧化物酶同工酶的条带及其密度也发生了变化。通过对含有与不含有Htn基因(为大斑凸脐蠕孢引起的北方叶枯病的抗病基因)的3对玉米近等基因系过氧化物酶的分析^[14]表明, 抗病品系与感病品系的过氧化物酶同工酶明显不同, 植物专化性过氧化物酶同工酶与Htn基因控制的抗病性具有紧密相关关系, Htn基因与一种专化性过氧化物酶同工酶基因座相连锁, 或者Htn基因的产物就是该过氧化物酶同工酶。对大麦与大麦白粉菌(*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*)互作研究^[15]表明, 受侵叶片胞间液中P8 5和P8 2两种过氧化物酶同工酶的活性升高。

2 过氧化物酶的专化性

过氧化物酶在植物体内的各个器官中普遍存在, 且具有许多种同工酶, 虽然它们均具有某种程度的时空表达专化性和底物作用专化性, 但各种过氧化物酶的这些专化性不尽相同。研究和认识过氧化物酶的专化性, 对揭示其在植物抗病性中的作用具有重要意义。在对水稻与水稻黄单胞菌水稻致病变种(*Xanthomonas oryzae* p.v. *oryzae*)的亲性和非亲和性互作以及对水稻的机械损伤处理的研究^[16]中发现, 有4种过氧化物酶基因(POX22 3, POX8 1, POX5 1和POXgX9)诱导表达, 其中前3种基因在叶片中表达, 后一种基因仅在根系中表达, 而且POX22 3在叶片和根系中均表达, POX8 1和POX22 3两基因为显性表达, 并且亲和性互作较非亲和性互作的表达延迟, 表明它们的时空表达专化性不同。在毛果杨(*Populus trichocarpa*)的木质部中, 分离纯化的5种阴离子过氧化物酶(PXP1, PXP2, PXP3-4, PXP5和PXP6)的研究结果^[17]表明, 有两种能够氧化木质素单体的类似物——丁香醛连氮(syringaldazine), 而其他3种却不能, 并且PXP3-4和PXP5在木质部优先表达, 这些特性表明它们的底物专化性和组织表达专化性不同。在马铃薯块茎愈伤组织中分离了一种阴离子过氧化物酶, 该酶分布于栓质化组织中, 对阿魏酰基取代衍生物(底物)的亲合力最强, 其对底物亲和力大小的顺序为: 阿魏酰>咖啡酰>p-香豆酰≈丁香酰^[18]。表明该酶具有组织专化性和底物专化性。

3 过氧化物酶在植物防卫反应中的作用

过氧化物酶在植物对病原菌防卫反应中的详细作用目前还不清楚。体外检测表明^[12], 在合适的氢供体和 H_2O_2 存在时, 过氧化物酶就能够产生对入侵微生物有致死性的毒性物质(氧化酚等), 但还不清楚入侵的病原菌在植物体内是否对这些物质比寄主细胞更为敏感。可是提高过氧化物酶活性引起的细胞坏死则能够抑制病原物的增殖及其向植物的其他部位扩展。从抗枯萎病的棉花上分离出一种过氧化物酶, 在新霉素(cathocin)和 H_2O_2 存在时形成一种物质, 该物质是锦葵黄单胞菌(*Xanthomonas malvacearum*)的杀菌剂。

在木质素的生物合成过程中需要过氧化物酶催化, 提高过氧化物酶的活性就能够促进受侵组织的木质化作用。利用接骨木镰孢(*Fusarium sambucinum*)的两个菌系(RN 1 和 R-6380)分别侵染马铃薯 3 个品种的研究^[19]表明, 病原菌侵染后, 马铃薯的过氧化物酶活性升高, 木质素的含量也增多。对可可(cacao)抗溃疡病的研究^[13]表明, 在病原菌的侵染导致可可茎部的过氧化物酶活性升高及其同工酶条带发生变化的同时, 木质素含量增多, 木质素的含量与可可抗溃疡病的抗病性有关。杨树(*Populus trichocarpa*)以及 *Cassia didymobotrya* 等植物的研究^[17, 20]均证明, 一些过氧化物酶与细胞壁的木质化或木质素的聚合作用有关。在水稻与水稻黄单胞菌水稻变种(*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*)的非亲和性互作期间, 诱导产生了一种阳离子过氧化物酶, 免疫电镜研究^[21]表明, 这种阳离子过氧化物酶在叶肉细胞的间隙、细胞壁以及木质部导管腔内积累, 因而正在侵染的水稻黄单胞菌就不能侵入到寄主细胞内, 并认为由于这种过氧化物酶在木质素生物合成中起作用而与抗病性有关。在发生过敏反应的番茄果实和马铃薯块茎中诱导产生了木栓质生物合成中所需的阴离子过氧化物酶, 该阴离子过氧化物酶催化合成了木栓质^[18, 22]。

对大麦与大麦白粉菌(*Erysiphe graminis* f. sp. *hordei*)互作的电镜细胞化学研究^[15]表明, 不仅受侵叶片中的过氧化物酶活性升高, 而且分布于乳突中的过氧化物酶同工酶 P8 5 明显增加, 表明该过氧化物酶参与乳突中酚类化合物的沉积, 构成了大麦的一般抗病性和非专业化抗病性。对洋葱与葱腐葡萄孢(*Botrytis allii*)互作的研究^[23]表明, 在洋葱表皮细胞上的侵染位点处, 酚类物质含量增多, 并且有

颗粒状沉积物形成, 形成的颗粒状沉积物与互作早期洋葱细胞中的过氧化物酶活性升高有关, 这些酚类物质及其颗粒状沉积物能够阻止病原真菌降解寄主细胞壁, 因而具有重要的抗病作用。

以上研究资料表明, 在植物与病原物互作过程中, 这些活性升高了的过氧化物酶或者由于合成了对细胞有毒的产物, 或者由于诱导植物细胞壁发生了改变, 形成物理屏障物, 引起细胞死亡和抑制病原菌的侵染, 从而参与了植物的抗病作用。

4 基因表达与转基因植物的抗病性

过氧化物酶基因的转录也与植物对病原物的防卫反应有关。来源于大豆病原菌大雄疫霉(*Phytophthora megasperma*)细胞壁的一种真菌激发子, 将其加入到培养的欧芹(parsley)细胞悬浮液中时, 迅速积累诱导编码一种阴离子过氧化物酶的 mRNA 转录产物。此外, 原位杂交试验^[24]证明, 在真菌侵染位点周围的欧芹组织中存在有多种过氧化物酶的 mRNA s, 过氧化物酶 mRNA 严格地限定在紧靠菌丝的植物细胞中。在小麦上, 利用特异性引物进行的 RT-PCR 扩增^[25]表明, 当用白粉菌接种小麦叶片时, 所研究的 4 个过氧化物酶基因中仅仅只有 1 种转录产物在叶片中积累。胶孢炭疽菌(*Colletotrichum gloeosporioides*)侵染一种热带豆科牧草 *Syntherisma humilis* 后, 导致在侵染后的 24 h 内过氧化物酶活性升高, 而 cDNA 文库中调出的 3 种全长的克隆之中, 仅有 2 种转录产物(Shprx2 和 Shprx6)被病原菌高水平诱导产生。Shprx6 的 mRNA 在接种后 4 h 的真菌侵入之前, 就被强烈地诱导产生, 而 Shprx2 则在接种后的 24 h, 才表现出诱导表达的水平较对照为高^[26]。

过氧化物酶转录产物的积累不只限于真菌与植物之间的相互作用。有研究^[27]表明, 柑橘裂皮类病毒(citrus exocortis viroid, CEV)侵染的数种植物, 均能诱导多种过氧化物酶转录产物在其叶片中积累或表达。用非寄主细菌丁香假单胞菌豌豆致病变种(*Pseudomonas syringae* pv. *pisi*)在苜蓿(*Medicago sativa*)叶片上诱导了防卫反应, 有多种过氧化物酶转录产物诱导表达。从这些 cDNA 克隆推断的氨基酸序列分析表明, 这些基因编码的多肽可以分成两类, 即 Msprx1 和 Msprx2, 它们被分别运往液泡内和细胞间隙。Northern 分析表明, 在非亲和互作时, 这两种转录产物特异性积累。第一类转录产物(被认为在液泡内的 Msprx1)在接种后 24 h 左右积累量

最大,而第二类转录产物(M_{sp rx2})具有双峰积累的特性,其第一峰在接种后9 h左右达到最大,然后降低,直到接种后的24 h又升高^[28]。第一类转录产物(M_{sp rx1})在叶片的侵染区和非侵染区均积累,但非侵染区较侵染区的转录产物积累量较少并且也稍为延迟。而M_{sp rx2}在侵染区低水平组成型表达,当用细菌侵染时,仅在非侵染区高水平诱导表达,并在接种后9 h达到最大积累^[12]。这些结果表明M_{sp rx2}与植物的系统性防卫反应有关。

现已研究证明,黄瓜上的一种编码酸性过氧化物酶基因具有系统性特性^[29],该研究从表达系统性获得抗病性的黄瓜叶片的胞间液中,分离纯化了一种相对分子质量为33 000 u的过氧化物酶,并从黄瓜中分离到了编码该酶的完整的cDNA。Northern杂交证明^[29],在非寄主细菌丁香假单胞菌丁香致病变种(*P. syringae* pv. *syringae*)对黄瓜幼苗的第1叶接种后18 h,在该幼苗的第2叶上积累这种过氧化物酶转录产物。此外,应用外源水杨酸(水杨酸被认为是一种抗病性的信号物质),也能诱导该基因mRNA的积累。

用1个带有cDNA pBH6-301的T-DNA载体,连接花椰菜花叶病毒(CaMV)35 s强启动子,将大麦叶片主要病原菌诱导的大麦过氧化物酶的cDNA融合于该载体,转入本生烟(*N. benthamiana*)中,并得到了表达,但转基因植物并不表现出对烟草白粉病的病原菌——二孢白粉菌(*Erysiphe cichoracearum*)侵染的抗病性^[30]。同样,利用CaMV 35S启动子,将黄瓜的一种阴离子过氧化物酶基因导入马铃薯的4个品种中,经种植这些转基因马铃薯,测定了其块茎中的过氧化物酶活性及木质化程度,并鉴定了块茎对接骨木镰孢(*Fusarium sambucinum*)和叶片对致病疫霉(*Phytophthora infestans*)、胡萝卜欧文氏菌(*Erwinia carotovora*)的抗性,发现这些块茎中均高水平表达所转化的基因,但抗病性却没有变化^[31]。但是将*S. tylosanthus humilis*(1种热带豆科牧草)中的1种过氧化物酶cD-

NA(Shpx6a)分别转入烟草和芸苔中(也使用了CaMV 35S启动子),并进行了表达,结果在转基因烟草和芸苔上得到了Shpx6a cDNA的组成型表达,总的过氧化物酶活性升高了2~3倍,抗病性鉴定发现,它们明显地降低了病原菌斑的扩展(寄生疫霉烟草变种和*Leptosphaeria maculans*),并且具有很强的耐病性^[32]。看来导入过氧化物酶基因并组成型表达的转基因植物,不一定就能够有效地抵抗病原菌的侵袭,这也许与过氧化物酶的种类及其专化性有关。

自从1958年第1篇与植物病原菌侵染有关的植物过氧化物酶论文发表以来,已经过去了40多年,在这40多年里过氧化物酶及其同工酶的研究虽然取得了很大的进展,但仍然还有许多重要问题没有弄清楚,如为什么植物过氧化物酶有多种基因?它们编码不同的同工酶及其在植物发生过敏反应时究竟是如何表达的?从酶活性测定、同工酶析、基因的分子克隆到转基因技术的应用等多种方法,用于研究植物与病原菌的相互作用过程中过氧化物酶的作用。所有这些研究表明,过氧化物酶在植物与真菌或细菌的非亲和性互作期间,植物体内诱导产生了过氧化物酶(基因或蛋白质水平上)。基因诱导的动力学曲线可以为单峰或双峰,它与病原菌的种类(真菌或细菌)无关,也与病原菌入侵寄主细胞的时间无关^[28]。双峰动力学曲线的第1个峰在真菌入侵之前或用细菌悬浮液接种之后均可看到。双峰诱导期间所诱导的过氧化物酶是否锚定在一定的细胞区间(细胞间隙或液泡),目前还不清楚^[28]。对葡萄科(Vitaceae)、茄科(Solanaceae)、豆科(Fabaceae)中的多种植物的过氧化物酶同工酶的分析表明^[12],细胞壁过氧化物酶与液泡过氧化物酶具有不同的底物专化性。由于细胞壁过氧化物酶利用肉桂醇、1,2-二苯乙烯及异黄酮类衍生物,故表明该过氧化物酶在细胞壁的性质方面或植物保卫素的产生与修饰方面具有作用。液泡过氧化物酶可能参与代谢活动,它可能与过敏反应时期的细胞分解有关。

[参考文献]

- [1] Welinder K G. Superfamily of plant, fungal and bacterial peroxidases[J]. Curr Opin Struct Biol, 1992, 2: 388- 393
- [2] Joseph L M, Tan T K, Wong S M, et al. Antifungal effects of hydrogen peroxide and peroxidase on spore germination and mycelial growth of *Pseudocercospora* species[J]. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(12): 2119- 2124
- [3] Pastucha A. Susceptibility of different genotypes of soybeans (*Glycine max* (L.) Merrill) to root diseases, and factors determining their resistance[J]. Biuletyn Instytutu Hodowli i Klimatyzacji Roslin, 1999, 210: 155- 163

- [4] García P, Solorzano E, Peteira B, et al. Induction of peroxidase and chitinase activity by *A. lternaria solani* in five tomato cultivars with different susceptibility degree to this fungus[J]. *Revista de Protección Vegetal*, 1998, 13(2): 91- 95
- [5] Yubedee A G. Role of polyphenol oxidase, peroxidase and total phenol content in differential resistance of *Dioscorea* species to *Fusarium moniliforme*[J]. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 1998, 68(10): 644- 646
- [6] Kumar V U, Hindumathi C K, Kini K R, et al. Prior inoculation inducing resistance to downy mildew (*Sclerospora graminicola*) enhances growth, peroxidase and beta-1, 3-glucanase activity in pearl millet (*Pennisetum glaucum*) [J]. *Journal of Plant Pathology*, 1998, 80(3): 203 - 209
- [7] Lebeda A, Kristkova E, Dolezal K. Peroxidase isozyme polymorphism in *Cucurbita pepo* cultivars with various morphotypes and different level of field resistance to powdery mildew [J]. *Scientia Horticulturae*, 1999, 81(2): 103- 112
- [8] Il'inskaya L I, Chalenko G I, Ozeretskoykaya O L, et al. Induction of superoxide radical and peroxidase in a potato-Phytophthora infestans system by arachidonic acid[J]. *Microbiology New York*, 1999, 68(2): 183- 188
- [9] Caruso C, Chilosi G, Caporale C, et al. Induction of pathogenesis-related proteins in germinating wheat seeds infected with *Fusarium culmorum* [J]. *Plant Science Limerick*, 1999, 140(1): 87- 97.
- [10] Yarulina L G, Maksimov IV, Yamaleev A M. Protective role of lignification against septoria infection of wheat[J]. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 1997, 31(6): 43- 46
- [11] Shama A K, Shama S K. Peroxidase and polyphenol oxidase activity changes in relation to leaf rust of wheat[J]. *Journal of Maharashtra Agricultural Universities*, 1998, 22(3): 286- 291
- [12] Keen N T. The molecular biology of disease resistance[J]. *Plant Mol Biol*, 1992, 19(1): 109- 122
- [13] Okey E N, Duncan E J, Sirju Charran G, et al. Phytophthora canker resistance in cacao: role of peroxidase, polyphenol oxidase and phenylalanine ammonia-lyase[J]. *Journal of Phytopathology*, 1997, 145(7): 295- 299
- [14] Bar Zur A, Tadmor Y, Juvik J A. Resistance to northern leaf blight in maize (*Zea mays*) conditioned by the HtN gene and the association with isoperoxidases[J]. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 1998, 20(1): 28- 34
- [15] Scott Craig J S, Kerby K B, Stein B D, et al. Expression of an extracellular peroxidase that is induced in barley (*Hordeum vulgare*) by the powdery mildew pathogen (*Erysiphe graminis f. sp. hordei*) [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1995, 47(6): 407- 418
- [16] Chittoor J M, Leach J E, White F F. Differential induction of a peroxidase gene family during infection of rice by *Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*[J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 1997, 10(7): 861- 871
- [17] Christensen J H, Bauw G, Welinder K G, et al. Purification and characterization of peroxidases correlated with lignification in poplar xylem [J]. *Plant Physiology*, 1998, 118(1): 125- 135
- [18] Bernards M A, Fleming W D, Lewellyn D B, et al. Biochemical characterization of the suberization-associated anionic peroxidase of potato [J]. *Plant Physiology*, 1999, 121(1): 135- 145
- [19] Ray H, Hammerschmidt R. Responses of potato tuber to infection by *Fusarium sambucinum* [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1998, 53(2): 81- 92
- [20] Vitali A, Botta B, Monache G D, et al. Purification and partial characterization of a peroxidase from plant cell cultures of *Cassia didymobotrya* and biotransformation studies[J]. *Biochemical Journal London*, 1998, 331(2): 513- 519
- [21] Young S A, Guo A, Guikema J A, et al. Rice cationic peroxidase accumulates in xylem vessels during incompatible interactions with *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*[J]. *Plant physiology*, 1995, 107(4): 1333- 1341
- [22] Mohan R, Kolattukudy P E. Differential activation of expression of a suberization-associated anionic peroxidase gene in near-isogenic resistant and susceptible tomato lines by elicitors of *Verticillium albo-atrum* [J]. *Plant Physiology*, 1990, 92(1): 276- 280
- [23] McDusky S R, Bennett M H, Beale M H, et al. Cell wall alterations and localized accumulation of feruloyl-3'-methoxytyramine in onion epidemics at sites of attempted penetration by *Botrytis allii* are associated with actin polarisation, peroxidase activity and suppression of flavonoid biosynthesis[J]. *Plant Journal*, 1999, 17(5): 523- 534
- [24] Kawalleck P, Schmelzer E, Hahlbrock K, et al. Two pathogen-responsive genes in parsley encode a tyrosine-rich hydroxyproline-rich glycoprotein (HRGP) and an anionic peroxidase[J]. *Molecular and General Genetics*, 1995, 247(4): 444- 452
- [25] Baba M, Chibbar R N, Kartha K. Molecular cloning and expression analysis of peroxidase genes from wheat[J]. *Plant Mol Biol*, 1995, 29: 647- 662
- [26] Harrison S J, Curtis M D, McIntyre C L, et al. Differential expression of peroxidase isogenes during early stages of infection of the tropical forage legume *Stylosanthes humilis* by *Colletotrichum gloeosporioides*[J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 1995, 8: 398- 406
- [27] Gadea J, Mayda M E, Conejero V, et al. Characterization of defence-related genes ectopically expressed in viroid-infected tomato plants [J]. *Molecular Plant Microbe Interactions*, 1996, 9(5): 409- 415
- [28] El Turk J, Asemota O, Lymarie J, et al. Nucleotide sequences of four pathogen-induced peroxidase encoding cDNAs [J]. *Gene*, 1996, 170(2): 213- 216
- [29] Rasmussen J B, Smith J A, Williams S, et al. cDNA cloning and systemic expression of acidic peroxidases associated with systemic ac-

- quired resistance to disease in cucumber[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1995, 46: 389- 400
- [30] Kristensen B K, Brandt J, Bojsen K, et al Expression of a defence-related intercellular barley peroxidase in transgenic tobacco[J]. *Plant Science Limerick*, 1997, 122(2): 173- 182
- [31] Ray H, Douches D S, Hammerschmidt R. Transformation of potato with cucumber peroxidase: expression and disease response[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1998, 53(2): 93- 103
- [32] Kazan K, Goulter K C, Way H M, et al Expression of a pathogenesis-related peroxidase of *Stylosanthes humilis* in transgenic tobacco and canola and its effect on disease development[J]. *Plant Science Limerick*, 1998, 136(2): 207- 217.

The recent progress of research on peroxidase in plant disease resistance

JIANG Xuan-li, LI Zhen-qi, KANG Zhen-sheng

(College of Plant Protection, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The recent progress of research on peroxidase in plant disease resistance is reviewed. It is induced that the peroxidase activity increases and the peroxidase isozymes changes by pathogens infection. These increased peroxidase activity or specific peroxidase isozymes may be to catalyse formation of bactericide, or to enhance biosynthesis of lignin and suberin, or to participate in forming papillae and accumulation of granular deposits at sites of penetration, therefore they would form general resistance and non-specific resistance. Various peroxidases have different specificity, they play a different part in plant disease resistance. It is not sure that the constitutive expression of peroxidase genes in the transgenic plant can be effective against pathogens infection.

Key words: peroxidase; isozyme; disease resistance

· 简 讯 ·

我国杂种小麦制种技术取得重要进展

由西北农林科技大学农学院张改生教授率领的小麦杂种优势利用课题组, 经过多年攻关, 近日终于再传捷报——杂种小麦制种技术取得重要进展。经他们选育的强优势高产、优质、多抗杂种小麦新品种“西杂一号”, 连续5年大面积制种, 先后两次现场实割验收。其中, 1999年6月, 在父、母本1:1(即父本6行:母本6行)的行比下, 母本异交结实率达70%以上, 实际母本平均产量为3375.15 kg/hm²; 2001年6月, 在父、母本3:7(即父本3行:母本7行)的行比下, 异交结实率高达86%, 实际母本平均产量为5465.25 kg/hm², 若再加上父本产量2950.5 kg/hm², 制种田合计产量为8415.75 kg/hm², 已使小麦制种田全田产量与生产大田的高产田块持平或略高, 明显地提高了杂种小麦的制种效益。

小麦杂种优势利用一直是世界性攻关的难题, 其制种效益更是众多应用问题中的关键。这次在制种技术上取得的重要进展, 是继该课题组利用化学杀雄技术成功培育“西杂1号”(我国黄淮海冬麦区第1个杂种小麦, 2000年8月18日提前通过陕西省作物品种审定委员会正式审定, 并被评为2000年陕西省十大科技新闻之一)后的又一次重大突破。这一重大突破, 是我国继杂种水稻、杂种油菜等大田作物成功利用杂种优势后, 再次在大田作物杂种小麦育种方面取得的重要成果, 为提高我国杂种小麦整体研究水平和本领域走在世界前列创造了极有利的条件。