

## 活性氧在植物抗病反应中的作用(综述)

傅爱根, 罗广华\*, 王爱国

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

**摘要:** 介绍植物与病原体相互作用中的氧化爆发现象, 总结了氧化爆发的几个特点, 重点讨论在植物与病原体相互作用的活性氧产生机制, 概述活性氧在植物抗病反应中的可能作用。

**关键词:** 病原体; 植物抗病反应; 呼吸爆发; 活性氧

中图分类号: Q945.7 文献标识码: A 文章编号: 1005-3395(2000)01-0063-07

## ACTIVE OXYGEN SPECIES GENERATING IN PLANT DEFENSE AGAINST PATHOGENS

FU Ai-gen, LUO Guang-hua\*, WANG Ai-guo

(South China Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

**Abstract:** The occurrence of oxidative burst in plant-pathogen interactions is reviewed and some characteristics of oxidative burst are summarized. The mechanism involved in the generation of active oxygen species in plant-pathogen interactions as well as the possible functions that may contribute to disease resistance are discussed.

**Key words:** Pathogen; Plant defense responses; Oxidative burst; Activated oxygen species

植物对病原体的侵染有两种反应: 亲和性反应 (compatible reaction) 和非亲和性反应 (incompatible reaction)<sup>[1]</sup>。非亲和性反应是植物在病害侵染的早期对病原体发生识别, 这种识别作用导致病原体侵染的植物组织死亡, 形成局部坏死斑, 限制病原体活动, 这种现象称过敏反应 (hypersensitive reaction, HR)。发生过敏反应的细胞能产生某种信号分子, 导致植物防御系统一系列基因激活, 使植物获得对病原体的抗性, 这种抗性也就是系统获得性抗性 (systemic acquired resistance, SAR)。而在亲和性反应中, 植物对病原体的入侵不发生识别作用。

植物被病原体感染, 发生过敏反应时有大量活性氧产生和积累, 这种现象称为氧化爆发 (oxidative burst)。最近, 抗病防卫反应中的氧化爆发吸引了众多学者的关注。本文概述植物与病原体相互作用时活性氧的产生机制和活性氧在植物抗病反应中的作用。

### 1 植物中活性氧的种类及性质

活性氧是含氧的, 反应性极强的一类小分子化合物的总称<sup>[2]</sup>。植物体内的活性氧有: 超氧自

收稿日期: 1999-01-25

基金项目: 国家自然科学基金 (39670072) 和广东省自然科学基金 (960471) 资助项目

\* 通讯作者 Corresponding author

由基( $O_2^-$ )、单线态氧( $^1O_2$ )、 $H_2O_2$ 、羟自由基( $\cdot OH$ )、脂氧自由基( $RO\cdot$ )和脂氢过氧化物( $ROOH$ )等<sup>[3]</sup>。植物活性氧来源于线粒体、叶绿体和一些酶促反应<sup>[4-6]</sup>。线粒体呼吸链传递电子时电子发生泄漏生成 $O_2^-$ ，叶绿体的PS I在能量过剩时产生 $O_2^-$ ，激发态的叶绿素可以生成 $^1O_2$ ，细胞中的NAD(P)H氧化酶、黄嘌呤氧化酶、过氧化物酶、乙醇酸氧化酶和脂氧合酶等也能参与生成活性氧。 $H_2O_2$ 在金属离子的介导下通过Fenton型的Haber-Weiss反应生成 $\cdot OH$ 。 $^1O_2$ 、 $H_2O_2$ 、 $\cdot OH$ 及 $O_2^-$ 等活性氧可以相互转化，它们也可以与脂质分子发生脂质过氧化作用形成脂质自由基和脂氢过氧化物<sup>[7]</sup>。当活性氧积累时，由于活性氧具有极高的氧化还原活性，所以能与细胞中众多生物分子发生反应，使它们失去生物活性，造成机体损伤。

## 2 植物与病原体相互作用产生活性氧

1983年Doke<sup>[8]</sup>首次发现马铃薯被晚疫病真菌(*Phytophthora infestans*)感染后的瞬间，叶片的活性氧迅速产生和积累，并发生过敏性反应；而对细菌感染不能引起过敏性反应的马铃薯则没有这种现象。1987年Sekizawa<sup>[9]</sup>亦发现水稻叶片感染稻瘟病真菌后出现氧化爆发。1992年Vera-Estrella<sup>[10]</sup>用番茄叶霉病真菌(*Cladosporium fulvum*)感染番茄，再从发生过敏性反应的番茄叶片中提取无细胞液，用此液感染同种番茄的悬浮培养细胞，结果产生了大量活性氧；而用无过敏性反应的提取液感染则不能引起活性氧水平上升。一些真菌产生的非特异性诱导物也能诱导寄主细胞氧化爆发，大豆在两种不同的非特异性诱导物(*Verticillium dahliae* 277和Oligogalacturonide)作用下，5 min内即出现氧化爆发<sup>[11]</sup>。

除了真菌之外，细菌感染植物也发生氧化爆发。叶斑病细菌(*Pseudomonas syringae* pv. *syringae*)感染烟草后，诱发叶片产生过敏性反应，并发生氧化爆发和脂质过氧化作用<sup>[12]</sup>。而它的一个突变种(*P. syringae* pv. *phaseolicola*)不能引起烟草过敏性反应，亦不能诱导活性氧水平上升。用*P. syringae*的几个小种感染烟草悬浮培养细胞，都能引发一个初期的、较快的(0-1 h)活性氧产生高峰，但只有引起过敏性反应的细菌小种才能引起第二个更激烈、时间更长(2-4 h)的活性氧水平上升<sup>[13]</sup>。火疫病细菌(*Erwinia amylovora*)感染烟草悬浮细胞后能产生Harpin蛋白，诱导过敏性反应，并产生氧化爆发，而不能生成Harpin蛋白的细菌突变体则不能诱导氧化爆发。进一步研究发现，带有Harpin基因的大肠杆菌的无细胞提取液也能很快地(5-10 min)提高感染植物的活性氧水平<sup>[14]</sup>。

花叶病毒(TMV)感染烟草后，产生过敏性反应的亦能发生氧化爆发，而没感染或感染了但不发生过敏性反应的则只有少量活性氧产生<sup>[15]</sup>。烟草环斑病毒(TRV)或南豆花叶病毒(SBMV)感染豇豆也有类似情形<sup>[16]</sup>。番茄在受到线虫侵染后亦能发生氧化爆发<sup>[17]</sup>。

受病原体感染或诱导物处理后，植物体内活性氧产生有几个特点：1. 氧化爆发与过敏性反应密切相关，凡是引起过敏性反应的寄主植物都有两个产生活性氧的峰值，第二个峰比第一个峰时间长，强度大，而不能引起过敏性反应的寄主植物产生活性氧只有强度较小的一个峰；2. 发生氧化爆发时寄主植物细胞内外同时产生活性氧；3. 氧化爆发在时间上早于过敏性反应。

## 3 植物与病原体相互作用中活性氧产生的机制

研究表明病原体侵染植物时产生的活性氧与诱导物受体、G蛋白、 $Ca^{2+}$ 和蛋白激酶有

关。一些病原体在寄主植物细胞壁产生的诱导物也可以引发植物的氧化爆发<sup>[10,11]</sup>, Harpin 蛋白也有此功能<sup>[14]</sup>, 可不必经病原体感染。诱导物受体位于细胞膜上和 G 蛋白相联, Legendre 发现不管有没有诱导物的存在, 一些能和 G 蛋白结合的化合物都可以引发大豆细胞氧化爆发<sup>[18]</sup>。Schwacke 的研究表明真菌诱导物诱导云杉细胞的活性氧爆发和  $\text{Ca}^{2+}$  直接相关, 除去培养基中的  $\text{Ca}^{2+}$ , 则减少悬浮培养细胞中诱导物诱导的活性氧水平,  $\text{Ca}^{2+}$  离子载体  $\text{A}_{23187}$  可以诱导云杉悬浮培养细胞中活性氧的形成<sup>[19]</sup>, 而  $\text{Ca}^{2+}$  通道阻断剂  $\text{La}^{3+}$  能抑制病原体诱导烟草细胞中的活性氧产生<sup>[14]</sup>。蛋白激酶的抑制剂 Staurosporine 和  $\text{K}_{252a}$  都能抑制病原体诱导的云杉悬浮培养细胞和烟草悬浮细胞中的氧化爆发<sup>[14,19]</sup>。

正常生理条件下, 线粒体和叶绿体是植物产生活性氧的主要部位, 而在病原体诱发氧化爆发时在细胞膜外也能检测到大量的活性氧<sup>[8]</sup>, 因  $\text{O}_2^-$  半衰期很短, 对膜的穿透能力差<sup>[7,20]</sup>, 不可能由线粒体或叶绿体产生后再转运到细胞外, 那么  $\text{O}_2^-$  在何处产生呢? 鉴于生物之间有时有惊人的相似性和同源性, 来自动物巨噬细胞呼吸爆发的启示, 寄主植物氧化爆发产生的活性氧极可能是来源于细胞膜上的 NADPH 氧化酶<sup>[21,22]</sup>, 最明显之处是产物和底物的相似性, 动物和植物的氧化爆发都需要消耗  $\text{O}_2$  和 NADPH<sup>[11,23]</sup>。更重要的是: 免疫化学实验发现用动物 NADPH 氧化酶的各组分制备的抗体可以和植物细胞中类似分子的蛋白质发生交叉反应<sup>[24-26]</sup>, 据此人们认为植物氧化爆发中起作用的可能也是 NADPH 氧化酶, 目前还没有在植物细胞膜上分离到这种酶, 但在植物细胞的微粒体中已发现有能产生  $\text{O}_2^-$  的 NADPH 氧化酶。马铃薯的细胞膜上也能检测出产生  $\text{O}_2^-$  的 NADPH 氧化酶活性<sup>[27]</sup>。最近 Xing<sup>[28]</sup> 发现一种特异性诱导物可以促使细胞质中的 NADPH 氧化酶转运到细胞膜上去。另一个氧化爆发时活性氧的可能来源是细胞膜上的 NADH 过氧化物酶也可以产生  $\text{O}_2^-$  和  $\text{H}_2\text{O}_2$ 。还有一个产生活性氧可能的来源是脂氧合酶, 植物发生过敏性反应时脂氧合酶活性上升和脂质过氧化作用增强<sup>[29-31]</sup>。

## 4 活性氧在植物抗病性反应中的作用

氧化爆发不是植物与病原体相互作用时伴随的现象, 活性氧在植物的抗病防卫反应中有着积极和重要的生理作用, 它可能从以下几方面影响植物对病原体的抗性<sup>[32]</sup>。

### 4.1 活性氧在过敏性反应中的作用

植物的氧化爆发与过敏性反应密切相关, 活性氧的积累与脂质过氧化均发生在过敏性反应之前, 而且活性氧的水平与过敏性坏死细胞数量呈正相关<sup>[8,33]</sup>。活性氧清除剂可以延迟或阻止过敏性反应, 如果将 SOD (超氧化物歧化酶) 渗入植物组织清除  $\text{O}_2^-$ , 可以抑制过敏性反应的出现<sup>[8]</sup>。Levine 认为氧化爆发产生的  $\text{H}_2\text{O}_2$  水平足够引发植物细胞的死亡, 而过氧化氢酶可有效地抑制细胞坏死<sup>[34]</sup>。因此, 活性氧可能是引发植物过敏性反应的关键因子。

### 4.2 对病原体的直接杀戮

活性氧在病原体感染部位大量积累对入侵的病原体起毒害作用。Keppler 等使烟草悬浮培养细胞感染野火病细菌后, 活性氧大量产生, 细菌数量明显下降, 但加入 SOD 等活性氧清除剂后, 细菌数量增加, 并延缓了过敏性反应的发生<sup>[35]</sup>。

### 4.3 对细胞壁的强化作用

细胞壁的木质化是植物抵抗病原体入侵的主要手段之一,木质素的生物合成需要活性氧参与。在 $H_2O_2$ 的作用下,松柏醇经过氧化物酶的催化脱氢形成酚氧自由基,导致木质素合成<sup>[36]</sup>。如果加入过氧化氢酶,在清除 $H_2O_2$ 的同时也抑制了木质素的形成<sup>[37]</sup>。 $H_2O_2$ 也参与富含羟脯氨酸的糖蛋白在细胞壁上交联成网状沉积,形成物理屏障,阻碍病原体的穿透<sup>[38,39]</sup>。

### 4.4 诱导植保素的合成

植保素(phytoalexin, PA)是植物被侵染后产生的对病原体起拮抗作用的一类低分子物质<sup>[1]</sup>,它只局限在植物受侵染的细胞周围积累,起化学屏障作用,阻挡病原菌的进一步侵染。植保素产生的速度和积累量与植物的抗病性有关,在菜豆悬浮培养细胞中加入 $O_2^-$ 可以诱导细胞中基维酮(kievitone)、菜豆素(phaseollin)等植保素合成<sup>[40]</sup>。外源 $O_2^-$ 也能诱导马铃薯中日齐素(rishitin)的形成。 $H_2O_2$ 可诱导大豆中大豆素(glyceollin)的合成; $\cdot OH$ 则参与大豆素的合成<sup>[41]</sup>。而活性氧清除剂SOD、过氧化氢酶或毛地黄苷等可以有效地抑制植保素的合成<sup>[11,23]</sup>。

### 4.5 对基因表达的调控作用

活性氧有时能作为一种信息分子在生物体内起作用,植物体内的一些基因表达受到活性氧的调控<sup>[42]</sup>。在植物的抗病防御反应中,活性氧对植保素的调控作用可能是发生在转录水平上。活性氧还能启动其它防御相关基因的表达,也可以调节与防御相关的mRNA的稳定性<sup>[43]</sup>。用 $H_2O_2$ 处理可以诱导菜豆悬浮细胞中苯丙氨酸解氨酶、查尔酮合成酶、查尔酮异构酶、内儿丁质酶等植保素合成酶的基因表达<sup>[44]</sup>。活性氧也可以通过GSH、GSSG或它们的衍生物来调节植保素合成酶的基因表达,提高植保素合成酶的活性及诱导植保素积累<sup>[45-47]</sup>。Chen认为水杨酸是通过 $H_2O_2$ 来实现对各种防御基因的调节及产生系统抗性的<sup>[48]</sup>。活性氧在基因表达中的调节作用可能有两种:一种是活性氧直接对基因起作用;另一种是间接地通过别的信息传导物质来实现。

## 5 小结

植物与病原体互作时活性氧产生的途径可以综合为:植物被病原物感染后体内出现诱导物,诱导物与细胞膜上的受体结合成为诱导物受体,它启动G蛋白,打开细胞膜上的 $Ca^{2+}$ 通道,使 $Ca^{2+}$ 进入细胞内,浓度相对高的 $Ca^{2+}$ 激活蛋白激酶,再作用于膜上的NAD(P)H氧化酶,此酶催化NAD(P)H氧化时产生 $O_2^-$ 。诱导物受体一方面如上述那样启动G蛋白,另一方面又可以激活POD,两者交替地进行,当POD催化NADH氧化为 $NAD^+$ 时亦可产生 $O_2^-$ <sup>[48]</sup>。 $O_2^-$ 自动或酶促歧化产生 $H_2O_2$ , $H_2O_2$ 能穿透膜, $O_2^-$ 和 $H_2O_2$ 合力杀戮病原体。 $H_2O_2$ 亦参与细胞壁蛋白质的交联和调控宿主植物的基因表达。

目前对活性氧在植物抗病性反应中作用的研究刚刚开始,尚有许多未知因素待阐明。有的研究还在悬浮细胞实验阶段,未达到植株水平,各种报道之间还存在分歧,但有一点大家的看法都是一致而且可以肯定的:氧化爆发不是植物抗病防卫反应中的伴随现象,活性氧在抗病防卫反应中起了十分积极和重要的作用。人们坚信通过对活性氧的研究定会为植物抗病基因工程提供新的策略,以提高植物自身抗病能力的方法代替当前主要的抗病措施—农药喷雾法。

## 参考文献:

- [1] 林忠平. 植物对病害的防御系统 [J]. 植物学通报, 1993, 10(3):1-13.
- [2] 孙存普, 张建中, 段绍瑾. 自由基生物学导论 [M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 1999.
- [3] 王爱国, 罗广华, 邵从本等. 植物的氧化代谢及活性氧对细胞的伤害 [A]. 中国科学院华南植物研究所集刊 [C], 第 5 集. 北京: 科学出版社, 1989, 11-24.
- [4] Rich P R, Bonner W D. The sites of superoxide anion generation in higher plant mitochondria [J]. Arch Biochem Biophys, 1978, 188:206.
- [5] Asada K. Production and scavenging of active oxygen in chloroplasts [A]. Molecular Biology of Free Radical Scavenging Systems [M]. CSHL Press, 1992, 173.
- [6] Elstner E F. Oxygen activation and oxygen toxicity [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33:73-96.
- [7] Bowler C, Van Montagu M. Superoxide dismutase and stress tolerance [J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43:83.
- [8] Doke N. Involvement of superoxide anion generation in the hypersensitive response of potato tuber tissues to infection with an incompatible race of *Phytophthora infestans* and to the hyphal wall components [J]. Physiol Plant Pathol, 1983, 23:345.
- [9] Sekizawa Y, Haga M, Hirabayashi E. Dynamic behavior of superoxide in rice leaf tissue infected with blast fungus and its regulation by some substances [J]. Agri Biol Chem, 1987, 51:763-770.
- [10] Vera-Estrella R, Blumward E, Higgins V J. Effect of specific elicitors of *cladosporium fulvum* on tomato suspension cells: evidence for the involvement of active oxygen species [J]. Plant Physiol, 1992, 99:1208-1215.
- [11] Apostol I, Heinsteins P F, Low P S. Rapid stimulation of an oxidative burst during elicitation of cultured plant cells: Role in defense and signal transduction [J]. Plant Physiol, 1989, 90:109-116.
- [12] Adam A, Farkas T, Somlyai G et al. Consequence of  $O_2^-$  generation during a bacterially induced hypersensitive reaction in tobacco deterioration of membrane lipids [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 1989, 34:13.
- [13] Keppler L D, Baker C J, Atkinson M M. Active oxygen production during a bacteria induced hypersensitive reaction in tobacco suspension cells [J]. Phytopathology, 1989, 79:974-978.
- [14] Baker C J, Orlandi E W, Mock N M. Harpin, an elicitor of the hypersensitive response in tobacco caused by *Erwinia amylovora*, elicits active oxygen production in suspension cells [J]. Plant Physiol, 1993, 102:1341-1344.
- [15] Doke N, Ohashi Y. Involvement of  $O_2^-$  generation system in the induction of necrotic lesions on tobacco leaves infected with tobacco mosaic virus [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 1988, 32:163.
- [16] El-Moshaty F I B, Pike S M, Novcky A J. Lipid peroxidation and superoxide production in cowpea (*Vigna unguiculata*) leaves infected with tobacco ring spot virus or southern bean mosaic virus [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 1993, 43:109.
- [17] Zacheo G, Zacheo T B. Involvement of superoxide dismutase and superoxide radicals in the susceptibility and resistance of tomato plants to attack [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 1988, 32:313.
- [18] Legendre L, Heinsteins P F, Low P S. Evidence for participation of GTP-binding proteins in elicitation of the rapid oxidative burst in cultured soybean cells [J]. J Biol Chem, 1992, 267:20140-20147.

- [19] Schwacke R, Hager A. Fungal elicitors induce a transient release of active oxygen species from cultured spruce cells that is dependent on  $\text{Ca}^{2+}$  and protein-kinase activity [J]. *Planta*, 1992, 187:136.
- [20] Salin M L. Chloroplast and mitochondria mechanism for protection against oxygen toxicity [J]. *Free Rad Res Comm*, 1991, 12-13:851.
- [21] Segal A W, Abo A. The biochemical basis of the NADPH oxidase of phagocytes [J]. *Trens Biochem Sci*, 1993, 18:48.
- [22] Rossi F. The  $\text{O}_2^-$ -forming NADPH oxidase of the phagocytes: nature, mechanisms of activation and function [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1986, 853:65.
- [23] Doke N. NADPH-dependent  $\text{O}_2^-$  generation in membrane fractions isolated from wounded potato tubers inoculated with *Phytophthora infestans* [J]. *Physiol Plant Pathol*, 1985, 27:311.
- [24] Dwyer S C, Legendre L, Low P S. Plant and human neutrophil oxidative burst complexes contain immuologically related proteins [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1996, 1289:231.
- [25] Hammound-Kosack K E, Jones D G. Resistance gene-dependent plant defense responses [J]. *Plant Cell*, 1996, 8:173.
- [26] Kieffer F, Simon-Plas F, Maume B F. Tobacco cells contain a protein immuologically related to the neutrophil small G protein Rac2 and involved in elicitor-induced oxidation burst [J]. *FEBS Lett*, 1997, 403:149.
- [27] Doke N. Generation of superoxide anion by potato tuber protoplasts during the hypersensitive response to hyphal cell wall components of *Phytophthora infestans* and specific inhibition of the reaction by suppressors of hypersensitivity [J]. *Physiol Plant Pathol*, 1983, 23:359.
- [28] Xing T, Higgins V J, Blumwald E. Race-specific elicitors of *Cladosporium fulvum* promote translocation of cytosolic components of NADPH oxidase to the plasma membrane of tomato cells [J]. *Plant Cell*, 1997, 9:249-259.
- [29] Avdiushiko S A, Ye X S, Hildebrand D F. Induction of lipoxygenase activity in immunized cucumber plants [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1993, 42:83.
- [30] Melan M A, Dong X, Endara M E. An *Arabidopsis thaliana* lipoxygenase can be induced by pathogens, abscisic acid, and methyl jasmonate [J]. *Plant Physiol*, 1993, 101:441-450.
- [31] 宋凤鸣, 郑重, 葛秀春. 活性氧及膜脂过氧化在植物-病原体互作中的作用 [J]. *植物生理学通讯*, 1996, 32(5):377-385.
- [32] 邱金龙, 金巧玲, 王钧. 活性氧与植物抗病反应 [J]. *植物生理学通讯*, 1998, 34(1):56-63.
- [33] Chai H B, Doke N. Activation of the potential of potato leaf tissue to react hypersensitive to *Phytophthora infestans* cytospora germination fluid and the enhancement of this potential by calcium ions [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1987, 30:27.
- [34] Levine A, Tenhaken R, Dixon R.  $\text{H}_2\text{O}_2$  from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response [J]. *Cell*, 1994, 79:583.
- [35] Keppler L D, Baker C J.  $\text{O}_2^-$ -initiated lipid peroxidation in a bacteria-induced hypersensitive reaction in tobacco cell suspensions [J]. *Phytopathology*, 1989, 79:555-562.
- [36] Elstner E F, Heupal A. Formation of hydrogen peroxide by isolated cell walls from horseradish [J]. *Planta*, 1976, 130:175-180.
- [37] Svalheim O, Robertsen B. Elicitation of  $\text{H}_2\text{O}_2$  production in cucumber hypocotyl segments by oligo-1, 4- $\alpha$ -D-galacturonides and an oligo- $\beta$ -glucan preparation from cell wall of *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea* [J].

- Physiol Plant, 1993, 88:675-681.
- [38] Bradley D J, Kjellbom P, Lamb C J. Elicitor- and wound-induced oxidative cross-linking of a proline plant cell wall protein: a novel, rapid defense response [J]. Cell, 1992, 70:21.
- [39] Brisson L F, Tenhaken R, Lamb C J. Function of oxidative cross-linking of cell wall structure proteins in plant disease resistance [J]. Plant Cell, 1994, 6:1703.
- [40] Rogers K R, Albert F, Anderson A J. Lipid peroxidation is a consequence of elicitor activity [J]. Plant Physiol, 1988, 86:547-553.
- [41] Epperlein M M, Noronha-Futa A A, Strange R N. Involvement of the hydroxyl radical in the abiotic elicitation of phytoalexin in legumes [J]. Physiol Mol Plant Pathol, 1986, 28:67.
- [42] Foyer C H, Descourvieres P, Kunept K J. Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants [J]. Plant Cell Enviro, 1994, 17:507-523.
- [43] Zhang S, Sheng J, Lin Y et al. Fungal elicitor-induced bean proline-rich protein mRNA down-regulation is due to destabilization that is transcription and translation dependent [J]. Plant Cell, 1993, 5:1089.
- [44] Mehdy M C. Active oxygen species in plant defense against pathogens [J]. Plant Physiol. 1994, 105:467-472.
- [45] Wingate V P M, Lawton M A, Lamb C J. Glutathione causes a massive and selective induction of plant defense genes [J]. Plant Physiol, 1988, 87:206-210.
- [46] Edwards R, Blount J W, Dixon R A. Glutathione and elicitation of the phytoalexin response in legume cell cultures [J]. Planta, 1991, 184:403-409.
- [47] Guo Z J, Nakagawana S, Sumitani K et al. Effect of intracellular glutathione level on the production of 6-methoxymellein in cultured carrot (*Daucus carota*) cells [J]. Plant Physiol, 1993, 102:45-51.
- [48] Chen Z, Silva H, Klessing D F. Active oxygen species in the induction of plant systemic acquired resistance by salicylic acid [J]. Science, 1993, 262:1883-1889.