

水杨酸提高黄瓜低温耐受性的生理 及 *CATmRNA* 基因响应机制

王 磊¹, 刘兴旺¹, 金宝燕², 陈明远³, 张 雷³, 任华中¹

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院蔬菜系, 北京 100193;

2. 海淀区西北旺镇农业综合服务中心, 北京 100094; 3. 北京市昌平区蔬菜技术推广站, 北京 102200)

摘要:以抗冷性不同的2个黄瓜(*Cucumis sativus* L.)品种461(冷敏型)和407(耐冷型)为试材,研究了不同浓度(0.25, 0.50, 1.00, 1.50, 2.00 mmol/L)水杨酸预处理对黄瓜苗期生理特性及*CATmRNA*基因表达量的影响。结果表明:适宜浓度的SA预处理可以提高两个黄瓜品种的抗氧化酶超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性;叶绿素原初光能转换效率(Fv/Fm)与对照相比有不同程度的提高;Northern杂交分析显示,1.00 mmol/L水杨酸能够诱导*CATmRNA*表达量的上升,与CAT酶活性升高的趋势是一致的。这些结果说明水杨酸预处理可以通过提高抗氧化酶的活性和减轻光抑制来提高黄瓜幼苗的低温耐受性,其中1.00 mmol/L水杨酸处理效果较好。

关键词:低温胁迫;水杨酸;抗氧化酶;Fv/Fm;*CATmRNA*;黄瓜

中图分类号:S642.2 文献标识码:A 文章编号:1000-7091(2010)03-0092-05

Chilling Tolerance Physiological and *CAT* Gene Response Mechanism Induced by Salicylic Acid in Cucumber Seedling

WANG Lei¹, LIU Xing-wang¹, JIN Bao-yan², CHEN Ming-yuan³, ZHANG Lei³, REN Hua-zhong¹
(1. Department of Vegetable Science, College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193 China; 2. Agricultural Comprehensive Service Center of Town Xibeiwang, Beijing 100094, China; 3. Vegetable Technology Extending Station of Changping, Beijing 102200, China)

Abstract: Two different ecotypes cultivars cv. 461 and 407 of cucumber were used under the cold stress ((6±1) °C, 72 h) and spraying concentrations of salicylic acid (SA) were 0.25, 0.50, 1.00, 1.50, 2.00 mmol/L respectively to study the effect of SA pretreatment on physiological characteristic and the expression of *CATmRNA*. The results were as follows: Spraying suitable SA can increase the activity of antioxidases (SOD, CAT and POD); The ratio of variable to maximal fluorescence (Fv/Fm) in the SA-pretreated plants was higher than those control. Northern hybridization blot analysis suggested the expression of the *CAT* gene in 1.0 mmol/L SA-pretreated plants was higher than control, which was the same as that of CAT activities. It is seen that SA pretreatment can increase chilling tolerance in cucumber seedling by regulating antioxidases activities and the ratio of variable to maximal fluorescence. 1.00 mmol/L SA pretreatment was more effective.

Key words: Chilling stress; Salicylic acid; Antioxidases; Fv/Fm; *CATmRNA*; Cucumber

水杨酸(Salicylic acid, SA)是一种广泛存在于高等植物体内的酚类物质,参与植物的许多生理过程,包括植物的生长、发育、产热、矿物质的吸收和运输、叶片光合作用及水分蒸腾作用^[1,2]等。水杨酸在植物抗病信号传导反应中,被认为是一种内源信

号分子^[3,4],而且大量研究表明,水杨酸还可以提高植物对紫外线^[5]、臭氧^[6]、重金属^[7]、盐害^[8]、干旱^[9,10]、低温^[9,10]和热激^[9,11,12]等非生物胁迫的抗性。低温胁迫下植物细胞内会产生大量的活性氧,当活性氧大量积累时会对细胞形成氧化胁迫,使植

收稿日期:2010-02-11

基金项目:国家“973”计划项目(2009CB119000);国家科技支撑计划项目(2008BADA6B03;2008BADB1B05)

作者简介:王磊(1984-),女,河北石家庄人,硕士,主要从事蔬菜生理研究。

通讯作者:任华中(1963-),男,山东单县人,副教授,博士,主要从事黄瓜遗传育种与栽培生理研究。

物的生长和产量受到影响,抑制光合作用,增强呼吸作用,严重时可导致植物死亡。SOD、POD 和 CAT 等被认为是清除活性氧过程中最主要的抗氧化酶类,SOD 主要功能是清除 O_2^{-} ,并产生 H_2O_2 ,而 POD、CAT 可以清除 H_2O_2 ,活性氧和自由基的及时清除有利于维持植物体内的活性氧代谢平衡,从而使植物能在一定程度上忍耐,减缓或抵抗低温胁迫。低温主要通过抑制碳同化能力来影响光合作用,并使光能过剩,导致低温光抑制。Fv/Fm(光适应下 PS II 原初光能转化效率)的下降是光抑制的主要指标,它与生物产量直接相关。黄瓜是我国一种具有重要栽培价值的蔬菜作物。我国黄瓜的栽培面积和产量呈逐年增加的趋势,然而黄瓜是一种喜温植物,黄瓜植株几乎所有组织以及果实都是对低温敏感的,10~12℃低温下,生理活动失调,生长减缓或停止发育,5℃以下,难以生存^[13]。国内外关于黄瓜叶片喷施水杨酸后的低温耐受性,以及水杨酸和过氧化氢酶基因之间的关系鲜见报道,本试验利用外源 SA 对黄瓜幼苗叶片进行处理,研究外源 SA 诱导黄瓜低温耐受性的生理机制,同时克隆了黄瓜过氧化氢酶基因的部分 cDNA 片段,并以此为探针检测 1.00 mmol/L 浓度的水杨酸处理后黄瓜过氧化氢酶基因 mRNA 水平的变化与其酶活性变化之间的关系,进一步从转录水平上研究水杨酸诱导黄瓜低温耐受性的机理。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试材料为中国农业大学黄瓜育种课题组选育的 407 和 461 黄瓜高代自交系。其中 407 为耐冷型,而 461 则为冷敏型。

1.2 试验处理

供试种子经浸种催芽后播种于 10 cm × 15 cm 营养钵,每钵一株。待黄瓜幼苗长到三叶一心时,选择长势一致、无病虫害、健壮的植株,分别以 0.25, 0.50, 1.00, 1.50, 2.00 mmol/L 的 SA 溶液(pH 值为 6.80)喷布叶面,至所有叶片正反面全湿并有 SA 溶液滴下为止,以喷施蒸馏水为对照,间隔 24 h 后再喷施 1 次。第 2 次喷施 24 h 后,将黄瓜于 SAFE 光照培养箱中,进行低温处理,处理温度(6 ± 1)℃,处理时间为 72 h。培养箱光强 540 μmol/(m²·s),光周期 12 h/12 h。每处理 20 株,重复 3 次。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 保护酶活性 超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性

等,分别采用氮蓝四唑光还原法、愈创木酚比色法、紫外吸收法测定^[14]。

1.3.2 叶绿素荧光参数原初光能转化效率(Fv/Fm) 采用美国 LI-COR 公司 LI6400-40 叶绿素荧光仪测定。

1.3.3 *CATmRNA* 基因表达分析

1.3.3.1 RNA 提取 取 0.20 g 黄瓜叶片于液氮中研磨成粉状,采用 Column Plant RNAout 试剂提取黄瓜叶片中总的 RNA(方法参考北京 TIANDZ 公司柱式植物 RNAout 试剂盒说明书),-80℃保存备用。

1.3.3.2 *CAT* 基因片段克隆 以提取的黄瓜叶片总 RNA 为模板,用 SuperScript™ II RT 试剂盒(In-vitrogen 公司)合成 cDNA 第一条链,于 -80℃保存备用。根据 Genbank 中发表的 *CAT* 基因中间片段(EF468517)用 Primer Premier 5.0 设计特异引物:

CATF5'-CCAAGTCTATGCCTTTGTGTATCCG-3';

CATR5'-TCACAGTCACGCCACTCAGGATTTG-3'。

以反转录得到的 cDNA 为模板进行 PCR 扩增,反应条件为:94℃预变性 3 min,然后 94℃变性 30 s,62℃复性 1 min,72℃延伸 1 min,30 个循环,最后 72℃延伸 5 min。

1.3.3.3 *CATmRNA* Northern Blot 分析 DNA 探针标记采用 PCR 法,用 Dig-dUTP 标记探针。将探针变性后与 RNA 膜杂交,经严谨的洗膜后,用 NBT/BCIP 化学显色法进行显色。显色完全后在成像系统上拍照记录结果,将杂交结果利用 Alpha Imager EC 软件进行灰度分析,计算信号变化倍数。

1.4 数据分析

用 Excel 软件作图;应用 SAS 统计软件处理数据,采用 Duncan 新复极差测验法进行数据比较,显著水平 $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 SA 预处理对叶片抗氧化酶活性的影响

由图 1、图 2 和图 3 可知,与对照相比,SA 预处理均提高了耐冷型材料(407)与冷敏型黄瓜材料(461)黄瓜叶片 SOD、CAT 和 POD 三种抗氧化酶(以鲜质量计)的活性,三种抗氧化酶的活性均随 SA 浓度的升高呈先上升后下降的趋势。不同浓度 SA 的预处理均能显著提高 407 的 SOD 活性,0.25~1.00 mmol/L SA 预处理能够显著提高 461 的 SOD 活性;0.50~2.00 mmol/L SA 喷施显著提高了 407 的 CAT 活性,各处理浓度均能显著提高 461 的 CAT 活性;0.25, 0.50, 1.00, 1.50 mmol/L SA 预处理显著提高了 407 的 POD 活性,0.25, 0.50, 1.00

mmol/L SA 预处理能够显著提高 461 的 POD 活性。

407 与 461 两个品种相比,前者 SOD 和 CAT 活性均高于后者,但 POD 的活性变化趋势与之相反,后者 POD 的活性均高于前者。其中 1.00 mmol/L SA 预处理后 407 和 461 的三种抗氧化酶活性均达到最高值,407 品种的 SOD、POD 和 CAT 活性分别比对照提高了 92.81%、109.02%、78.53%,461 品种的 SOD、POD 和 CAT 活性分别比对照提高了 76.42%、308.51%、80.26%。结果表明,低温胁迫下,适宜浓度的水杨酸预处理可以提高黄瓜抗氧化酶的活性,其中 1.00 mmol/L SA 预处理效果最为显著。

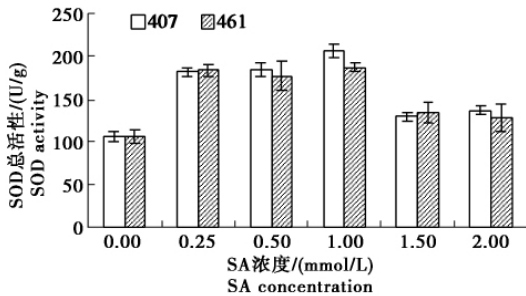


图 1 SA 预处理对黄瓜叶片超氧化物歧化酶活性的影响
Fig.1 Effect of SA-pretreatment on the activity of superoxide dismutase in cucumber seedling leaves

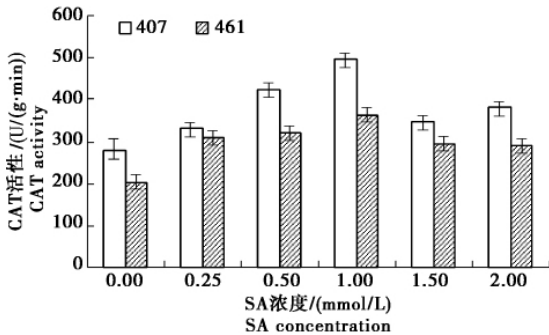


图 2 SA 预处理对黄瓜叶片过氧化氢酶活性的影响
Fig.2 Effect of SA-pretreatment on the activity of catalase in cucumber seedling leaves

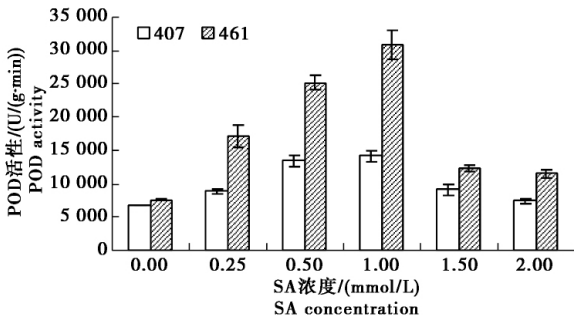


图 3 SA 预处理对黄瓜叶片过氧化物酶活性的影响
Fig.3 Effect of SA-pretreatment on the activity of peroxidase in cucumber seedling leaves

2.2 SA 预处理对叶片叶绿素荧光参数原初光能转化效率 (Fv/Fm) 的影响

Fv/Fm 均高于对照,但是只有 1.00 mmol/L 的处理与对照达到显著差异,比对照提高了 30.32%; 461 与对照相比均达到显著差异,0.25 ~ 2.00 mmol/L SA 预处理分别比对照提高了 100.13%、150.27%、170.17%、64.58% 和 94.72% (图 4)。表明低温胁迫下,适宜浓度的水杨酸预处理可以提高黄瓜叶片的原初光能转化效率,进而减轻光抑制对黄瓜造成的伤害。

比较不同生态型品种 SA 预处理后幼苗叶片 Fv/Fm 可知,耐冷型品种 407 在对照及各 SA 预处理浓度下均高于冷敏型品种 461,表明耐冷型品种经 SA 处理后其叶片受到的光抑制程度轻于冷敏型材料。

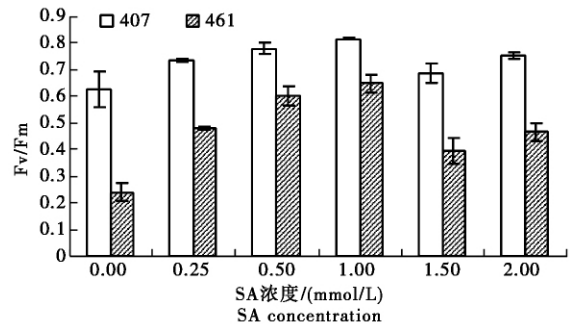
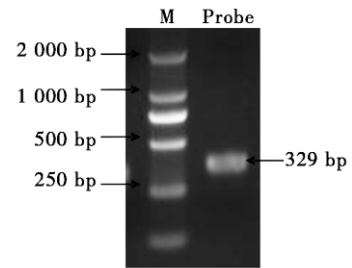


图 4 SA 预处理对黄瓜叶片 Fv/Fm 的影响
Fig.4 Effect of SA-pretreatment on Fv/Fm chlorophyll fluorescence induction ratio in cucumber seedling leaves

2.3 SA 预处理对叶片 CAT mRNA 表达的影响

本试验通过 RT-PCR 制作了 CAT 基因探针(图 5)。Northern 检测结果如图 6 所示,经 Alpha Imager EC 软件进行灰度分析后,结果如下:72 h 胁迫后 407



M. DNA Marker; Probe. CAT 基因探针。
M. DNA Marker; Probe. PCR product of CAT.

图 5 PCR 得到的 CAT 探针
Fig.5 PCR product of CAT

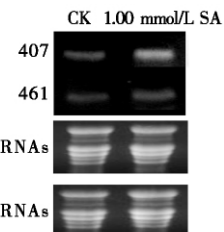


图 6 低温胁迫对黄瓜 CAT 基因表达的影响

Fig.6 Effect of chilling stress on cucumber CAT gene

经不同浓度的 SA 预处理后,407 幼苗叶片的

与 461 经 1.00 mmol/L SA 预处理的黄瓜叶片 CAT 的表达量均高于对照,前者 CAT 表达量是对照的 1.63 倍,后者 CAT 表达量是对照的 1.12 倍;407(耐冷型)对照与 1.00 mmol/L SA 喷施处理叶片 CAT 表达量分别是 461(冷敏型)的 1.09 倍、1.56 倍。说明低温胁迫下,水杨酸预处理不但没有抑制 *CATmRNA* 的表达,而且能够使黄瓜叶片 *CATmRNA* 表达量的升高,这一结果与 CAT 酶活性的变化是一致的,高水平的 *CATmRNA* 转录是维持较高 CAT 酶活性和增强黄瓜低温耐受性的重要原因。

3 结论与讨论

3.1 SA 预处理对抗氧化酶活性的影响

在植物体内低温逆境引起氧化胁迫,抗氧化酶能够清除活性氧,使活性氧的数量降低到最低限度,从而保护植物免受伤害。适宜浓度外源水杨酸处理能够激活抗氧化酶 SOD、CAT、POD、APX、GPX 和 CR 的活性,减缓低温对植物造成的伤害^[15-17]。SOD 和 CAT 是两种最有效的抗氧化酶,它们联合行动使有潜在危险的超氧阴离子和过氧化氢转化为水和氧,从而减轻了氧阴离子和过氧化氢对细胞的伤害^[18]。本研究表明,经 0.25 ~ 2.00 mmol/L SA 预处理可以不同程度提高低温胁迫下两个品种黄瓜幼苗 SOD 的活性,两个品种的 SOD 活性随外源 SA 浓度的增加表现出先升高后降低的趋势是一致的,并在 1.00 mmol/L 处达到最高点。

CAT 是植物抗寒性研究中最受关注的几种酶之一。一般认为它能够清除细胞膜系统上的氧自由基和过氧化物,保护膜结构。因此,它可作为植物抗寒性强弱的有效指标。有研究认为 CAT 是水杨酸的特异受体蛋白,SA 是通过抑制 CAT 的活性促进 H_2O_2 和 O_2^- 的积累,进而激活 SOD 等保护酶活性来提高植物的抗性^[19-21]。本研究结果表明,外施水杨酸可以提高黄瓜幼苗中 CAT 的活性,其中 1.00 mmol/L SA 预处理与对照相比能够显著提高 CAT 的活性。高活性的 CAT 可以有效的清除 H_2O_2 ,从而保护黄瓜免受或减轻低温胁迫下 ROS(活性氧)的伤害。407 的 CAT 活性高于 461,说明 407 与 461 相比具有较强的耐冷性。本试验与前人研究结果的差异可能是由于 CAT 不是 SA 介导的唯一受体蛋白,SA 诱导植物产生抗逆性,可能是通过多条途径作用的结果。Shirasu 等^[22]研究认为 SA 通过质膜 NAD(P)H 氧化酶增加 H_2O_2 含量,也有研究认为 SA 的生理功能可能是通过肌醇脂质信使系统介导^[23],从而促进植物体内的生理生化变化,提高植

物的抗逆性,关于 SA 的信号传导途径还有待于进一步研究。

SA 预处理可以显著的提高黄瓜幼苗 POD 的活性,但是 461(冷敏型)POD 活性均高于 407(耐冷型),有研究表明 POD 活性的增加与干旱对植物造成的伤害程度有关,所以水杨酸促使叶片 POD 活性下降很可能是对叶片起到的一种保护作用^[24]。Zhang 等^[25]的研究,POD 一方面具有清除活性氧的功能,但另一方面也可能在逆境下参与活性氧的生成,引发膜脂过氧化作用,表现出伤害效应。分析 461 的 POD 活性高于 407 的原因,可能是由于 407 比 461 具有较强的耐冷性,低温胁迫对 461 造成的伤害较 407 更为严重,从而导致 POD 活性在冷敏品种中的增加较为显著。低温胁迫下 SA 与抗氧化酶活性的关系还有待于进一步研究。

3.2 SA 预处理对叶片 PS II 的原初光能转化效率的影响

低温条件下,植物的叶绿体会受到低温的破坏,从而发生严重的光抑制现象。Fv/Fm 为 PS II 的原初光能转化效率,能够反映 PS II 光抑制的程度。Kornyejev 等^[26]研究表明,棉花叶片中过量表达叶绿体中定位的抗氧化酶基因 SOD、APX、GR,可以提高光化学光能的利用,维持较高的电子传递速率,减轻冷诱导的光系统 II 的光抑制。本试验研究表明,SA 预处理的黄瓜幼苗的 Fv/Fm 均高于对照,说明 SA 预处理能够提高黄瓜幼苗叶片光能利用率,减轻低温胁迫对叶片的光抑制。

3.3 低温胁迫下 CAT 基因对外源 SA 预处理的响应

大量研究表明,CATs 的表达与植物的发育时期有关,又具有组织和器官的特异性,其中不同的 CAT 基因(*CAT1*,*CAT2*,*CAT3*)的表达对外界环境因子如低温、干旱、盐害、以及植物激素 SA、ABA 的响应机制各不相同。有研究表明,在一些植物中,外源 SA 不仅能够影响 CAT 基因的表达,而且直接抑制 CAT 酶的活性^[20,27,28],也有研究认为 SA 对 CAT 活性的抑制很弱。Yang^[25]和 Kang^[26]等研究表明适宜浓度的 SA 预处理可以激活和提高 CAT 酶的活性,从而达到清除 H_2O_2 的目的。本研究发现,低温胁迫下 1.00 mmol/L 的 SA 预处理并没有抑制 CAT 酶的活性,不仅能够显著提高 CAT 酶的活性,还可以诱导 *CATmRNA* 表达量的增加,说明 SA 预处理可能是通过引起黄瓜叶片 *CATmRNA* 表达水平的升高,进而提高 CAT 酶活性以提高黄瓜的低温耐受性保护黄瓜免受或减轻低温伤害。本研究结果表明 SA 预处理后,*CATmRNA* 表达为上调,与前人研究结果的

差异可能与植物材料、SA 处理浓度、低温处理时间有关。关于低温胁迫下,CAT 基因对水杨酸的响应机制还有待于更深一步研究。

参考文献:

- [1] Raskin I. Salicylic acid, a new plant hormone [J]. *Plant Physiology*, 1992, 99(3): 799-803.
- [2] Hayat S, Ahmad A. Salicylic Acid. A Plant Hormone [M]. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- [3] Malamy J, Carr J P, Klessig D F *et al.* Salicylic acid: A likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection [J]. *Science*, 1990, 250: 1002-1004.
- [4] Gaffney T, Friedrich L, Vernooij B *et al.* Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance [J]. *Science*, 1993, 261: 754-756.
- [5] Yalpani N, Enyedi A J, Leon J *et al.* Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogen-related proteins and virus resistance in tobacco [J]. *Plant*, 1994, 193: 372-376.
- [6] Ogawa D, Nakajima N, Sano T *et al.* Salicylic acid accumulation under O₃ exposure is regulated by ethylene in tobacco plants [J]. *Plant Cell Physiology*, 2005, 46: 1062-1072.
- [7] Mishra A, Choudhuri M A. Effects of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice [J]. *Biol Plant*, 1999, 42: 409-415.
- [8] Stevens J, Senaratna T, Sivasithampara K. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): Associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilization [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2006, 49: 77-83.
- [9] Senaratna T, Touchell D, Bunn T *et al.* Acetyl salicylic acid (aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants [J]. *Plant Growth Regulation*, 2000, 30: 157-161.
- [10] Horvath E, Pal M, Szalai G *et al.* Exogenous 4-hydroxybenzoic acid and salicylic acid modulate the effect of short-term drought and freezing stress on wheat plants [J]. *Biol Plant*, 2007, 51: 480-487.
- [11] Dat J F, Lopez-Delgado H, Foyer C H *et al.* Parallel changes in H₂O₂ and catalase during thermotolerance induced by salicylic acid or heat acclimation in mustard seedlings [J]. *Plant Physiology*, 1998, 116: 1351-1357.
- [12] He Y L, Liu Y L, Cao W X *et al.* Effects of salicylic acid on heat tolerance associated with antioxidant metabolism in Kentucky bluegrass [J]. *Crop Sci*, 2005, 45: 988-995.
- [13] 逯明辉, 娄群峰, 陈劲枫. 黄瓜冷害及耐冷性 [J]. *植物学通报*, 2004, 21(5): 578-586.
- [14] 李合生. *植物生理生化实验原理和技术* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [15] Yang J H, Gao Y, Li Y M *et al.* Salicylic acid-induced enhancement of cold tolerance through activation of antioxidative capacity in watermelon [J]. *Scientia Horticulturae*, 2008, 118: 200-205.
- [16] Kang G Z, Wang C H, Sun G H *et al.* Salicylic acid changes activities of H₂O₂-metabolizing enzymes and increases the chilling tolerance of banana seedlings [J]. *Environ Exp Bot*, 2003, 50: 9-15.
- [17] Wang Y, Yang Z M, Zhang Q F. Enhanced chilling tolerance in *Zoysia matrella* by pre-treatment with salicylic acid, calcium chloride, hydrogen peroxide or 6-benzylaminopurine [J]. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(1): 179-182.
- [18] Foyer C H, Descourvieres P, Kunert K J. Protection against oxygen radicals: an important defense mechanism studied in transgenic plants [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 507-523.
- [19] Raskin I. Role of salicylic acid in plants [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43: 439-463.
- [20] Sañchez-Casas P, Klessig D F. A salicylic acid-binding activity and a salicylic acid-inhibitable catalase activity are present in a variety of plant species [J]. *Plant Physiology*, 1994, 106: 1675-1679.
- [21] Janda T G, Szalai I T, Paldi E. Hydroponic treatment with salicylic acid decreases the effects of chilling injury in maize (*Zea mays* L.) plants [J]. *Planta*, 1999, 208: 175-180.
- [22] Shirasu K, Nakajima H, Rajasekhar V K *et al.* Salicylic acid potentiates and agonist-dependent gain control that amplifies pathogen signals in the activation of defense mechanisms [J]. *Plant Cell*, 1997, 9(2): 261-270.
- [23] 许长成, 邹琦. 大豆叶片旱促衰老及其与膜脂过氧化的关系 [J]. *作物学报*, 1993, 19(4): 359-364.
- [24] 李兆亮, 原永兵, 刘成连, 等. 黄瓜细胞中水杨酸的信号传递研究 [J]. *植物学报*, 1998, 40(5): 430-436.
- [25] Zhang J X, Kirkham M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species [J]. *Plant Cell Physiology*, 1994, 35(5): 785-791.
- [26] Kornyevev D, Logan B A, Payton P *et al.* Enhanced photochemical light utilization and decreased chilling-induced photoinhibition of photosystem II in cotton overexpressing genes encoding chloroplast-targeted antioxidant enzymes [J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 113: 323-331.
- [27] Guan L, Scandalios J G. Developmentally related responses of maize catalase genes to salicylic acid [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 5930-5934.
- [28] Conrath U, Chen Z, Ricigliano J R *et al.* Two inducers of plant defense responses, 2,6-dichloroisonicotinic acid and salicylic acid, inhibit catalase activity in tobacco [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1995, 92: 7143-7147.