

IAA 分解代谢相关酶(IAAO、POD)的研究进展

原牡丹,侯智霞,翟明普,苏艳

(北京林业大学森林培育与保护国家重点实验室,北京 100083)

摘要: 吲哚乙酸 IAA 参与植物体内诸多生理活动,其分解代谢相关酶吲哚乙酸氧化酶(IAAO)、过氧化物酶(POD)在 IAA 代谢过程中起着关键作用,二者通过调控植物体内 IAA 的水平来调控复杂的植物生长,该文综合总结了 IAAO 和 POD 近年来研究的相关进展,尤其是结合生物化学和分子生物学方面阐述了这两种酶在 IAA 代谢中的作用及其相关性。

关键词: IAA;IAAO;POD;相关性

中图分类号: Q945.7 **文献标识码:** A

The Research Advances on Indole-3-acetic acid(IAA) Catabolism Related Enzymes: IAA oxidase (IAAO), Peroxidase (POD)

Yuan Mudan, Hou Zhixia, Zhai Mingpu, Su Yan

(Key Laboratory for Silviculture and Conservation of State Key Laboratory, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: Indole-3-acetic acid (IAA) is one of the auxins that regulate plant growth and development as a plant hormone. The IAA oxidase and peroxidase have been suggested to play a crucial role in auxin metabolism. Evidently the function of two enzymes is to regulate the growth of the plant by adjust the hormonal level of IAA. Advances in research on IAA oxidase and peroxidase were reviewed, which focus on the relationship between these two enzymes and their role in auxin catabolism on biochemical and molecular biology.

Key words: IAA, IAAO, POD, relationship

吲哚乙酸 IAA 作为生长素中最重要的一种内源激素,参与植物发育的诸多过程,调控多种生理反应,如根和茎的发育和生长、细胞分裂、分化和扩大,器官的衰老、维管束组织的形成和分化发育、植物果实中同化物的调节分配、以及植物的向地和向光反应等。探讨吲哚乙酸 IAA 的作用机制对深入认识植物生长发育的生理过程有重要意义。在 IAA 代谢方面的研究主要侧重于对其代谢相关酶的研究。吲哚乙酸氧化酶(IAAO)、过氧化物酶(POD)是 IAA 分解代谢的关键酶,在 IAA 分解代谢过程中起着关键作用,它们能氧化分解 IAA 而使其失活以此来调节植物体内的生长素水平,从而保持植物的正常生长发育,调节植物的生长节律。

1 吲哚乙酸氧化酶(IAAO)

吲哚乙酸氧化酶 IAAO 是 IAA 分解代谢的关键酶,能降解 IAA,调节植物体内的 IAA 水平。自从汤玉玮^[1]等 1947 年最早证明 IAAO 有破坏 IAA 的作用以来,IAAO 作用于植物生长和衰老等方面的研究颇受关注。IAAO 是含铁的血红蛋白,它需要两个辅助因子,即 Mn^{2+} 和酚。IAAO 的活性被一些一元酚(如 2,4-二氯苯酚、阿魏酸等)加速,受一些二元酚(如:绿原酸、儿茶酚等)的抑制。酚类物质很可能是 IAA 降解的调节剂。

1.1 吲哚乙酸氧化酶(IAAO)的研究进展

IAAO 活化时,以 Mn^{2+} 和一元酚为辅基,IAA 被 IAAO 脱羧降解氧化为 3-亚甲基氧吲哚,放出二氧化

基金项目: 国家自然科学基金“吲哚乙酸促进蔗糖向草莓果实运转的信号机制”(30500349);北京林业大学研究生课题资助基金“吲哚乙酸(IAA)调控蔗糖向草莓果实中运转的内在机理”(06jj008)。

第一作者简介: 原牡丹,女,1981 年出生,硕士研究生,主要研究方向:经济植物生理栽培及分子生物学,通信地址:100083 北京林业大学林学院森林培育学科 1053#,Tel:010-62391475, E-mail:yuanmd@163.com。

通讯作者: 侯智霞,女,硕士生导师,副教授,主要研究方向:经济植物生理栽培及分子生物学,通信地址:100083 北京林业大学林学院森林培育学科, Tel:010-62338128, E-mail:hzzn2004@163.com。

收稿日期: 2008-04-30, 修回日期:2008-05-30。

碳。同时一元酚可抑制 IAA 与氨基酸的结合,影响 IAA 的侧链的氧化过程并可抑制 IAA 的极性运输,使 IAA 在体内的分布受影响。IAAO 被发现以来,其生理作用多数是从酶活性测定方面展开的^[2-4]。通过对不同存在状态(细胞质离子态、细胞壁以离子键结合态、细胞壁以共价键结合态)的 IAAO 分离纯化,来分别研究其不同存在状态生理活性以及其在植物中的分布情况,这方面的研究已经进入亚细胞水平^[5]。但是通过测定酶活的相对量来对 IAAO 进行定位是否合理,有待进一步探讨,原因在于在研究者实验提取酶液的过程中,可能会对细胞中不同的结构产生破坏,导致酶液从各种细胞器中渗出,最终导致定位的不可靠性。随着生物化学和分子生物学技术的发展,建议今后可以利用免疫组织化学定位的方法对其定位。在 IAAO 的定性研究中,同工酶谱的研究有重要的意义,对 IAAO 有鉴定作用,但是 IAAO 同工酶的显色基质通常不稳定,所以在今后的研究中应该改进^[6]。

在过去的几十年中,研究者结合 IAAO 酶活性的变化对植物体的诸多生理现象进行研究,主要集中在以下几个方面。

1.2 吲哚乙酸氧化酶(IAAO)在 IAA 代谢中的作用

1.2.1 IAAO 与愈伤组织及不定根的形成

在组织培养的研究过程中,形成愈伤组织的过程称为脱分化过程。脱分化的培养基中生长素是不可缺少的因素^[7],常用的有萘乙酸等人工合成的生长素类物质,但理论研究中多选用 IAA。Troxler^[8]、Epstein^[9]、和 Straus^[10]等学者通过对天竺葵、苹果和麻黄的研究后指出培养液中的 IAA 可能被愈伤组织表面的 IAAO 和愈伤组织分泌到培养液中的 IAAO 所破坏,当培养液中 IAA 消耗完时,愈伤组织即停止生长,说明愈伤组织吸收和破坏 IAA 的量与愈伤组织生长时间的长短有关系。大豆、哈密瓜的子叶、烟草、毛白杨的茎形成层诱导的愈伤组织在外源的吲哚乙酸培养液相同的条件下,生长之间存在差异^[7],有快有慢;不同的愈伤组织在培养过程中 IAAO 的酶活高低不同,但大体上都随培养时间的延长有增加的趋势,愈伤组织在含吲哚乙酸的培养基上生长的好坏与它所含的 IAAO 酶活性有密切关系。

IAAO 活性与植物不定根形成相关,绿豆不定根起源的早期 IAAO 首先表现出活性^[11],凤仙花的插条发根时 IAAO 活性大幅度升高^[12]。黄卓烈^[13]等通过对经过外用生长素类物质处理后桉树插条的 IAAO 酶活性与生根的关系进行了研究,结果表明 IAAO 的活性在不定根形成过程中有规律性变化,说明 IAAO 活性与不定根的发生和发展同样有着密切的关系。白花

泡桐^[14]根分化的过程中不定根诱导的 2d 内 IAAO 酶活性迅速下降,随后逐步上升,与内源 IAA 含量的变化是一致的。IAAO 活性在根原基诱导初期明显下降,造成材料内源 IAA 含量增加,为根原基的形成提供了必要条件。这也证明了 IAAO 对不定根的分化有重要的调节作用。以上的研究表明在愈伤组织发育的过程中 IAAO 确实参与了 IAA 的代谢,通过对 IAA 进行传统的氧化作用来调节植物体的生理活动。小麦分蘖过程中,与多穗型品种相比,单株分蘖较少的大穗型品种分蘖期 IAAO 活性较低、IAA 含量较高,碳代谢活性较强^[15,16]。原因可能在于分蘖期碳、氮代谢和同化物分配方面存在较强的主茎优势,因此,其分蘖较难继续发育成穗。枣树^[17]幼化插条和成年枣树嫩枝插条经外源生长素处理后,扦插后 15d 内幼化插条已经有根原基形成和分化;成年插条只形成了愈伤组织并不断增大,没有形成根。IAA 在这些生理代谢中发挥着作用,IAAO 通过调控 IAA 的水平间接调节植物的生命活动。

萘乙酸是人工合成的生长素类物质,有促进基因表达的作用,在黄豆的组织培养中,加入萘乙酸后,黄豆的 DNA 成倍增长,与此同时 RNA 的含量增加了 10 倍以上^[18]。因为萘乙酸是人工生长素,由此推想 IAA 是否也同样具有促进基因表达的作用。若这个假设成立,那么在愈伤组织与不定根形成的过程中,由于培养液中外源生长素的存在,使得基因表达被促进,会导致蛋白质含量的上升,进而 IAAO 的含量升高最终导致 IAAO 的活性在最初可能有增强的趋势。

1.2.2 吲哚乙酸氧化酶(IAAO)与植物抗性

当植物受到外界胁迫后,IAAO 在 IAA 代谢过程中表现出相应的变化及作用。张国彬^[19]等的研究发现在营养胁迫诱导的衰老过程中,油菜子叶在诱导处理 1d 时,IAAO 酶的活性均比处理前有明显下降,之后又随着衰老进程逐渐上升,在诱导处理 11d 时达到高峰,超出处理前 30%以上,比对照高出 1 倍以上。可能是由于起初离体的植物材料产生愈伤组织生长加速,活性较低,之后随着衰老过程的进行,IAAO 酶的活性开始增强,这两个过程都证明了 IAAO 在 IAA 代谢过程中起着重要的作用。陈立松和刘星辉^[20]报道,水分胁迫会导致荔枝叶片中 IAAO 酶活性上升,抗旱性较强的品种上升的幅度大于抗旱性较弱的品种。以上研究结果表明 IAAO 可能是响应植物细胞对外界刺激反应的重要因素。在受到外界条件胁迫时,植物体要通过调节体内的代谢来应对不利影响,IAA 的含量与 IAAO 的活性呈负相关^[21,22],可能是由于 IAAO 活性上升使 IAA 受到破坏,植物体应对胁迫时与 IAA 生理作用相对的植物激素

由于拮抗物水平的降低而表现出更显著的影响。

2 过氧化物酶(POD)

POD是广泛存在于各种动物、植物和微生物体内的一类氧化酶。催化由过氧化氢参与的各种还原剂的氧化反应,植物POD的研究可追溯到1809年用愈创木酚为底物进行的颜色反应。人类对POD的认识较为深入,据等电点大小可分为酸性、中性和碱性,据催化底物可分为愈创木酚POD、谷胱甘肽POD和抗坏血酸POD等,还可根据来源、分离酶的生理功能等原则划分。其分子结构特点与辅基等也已为研究者们研究出来。它是一种由单一肽链与卟啉构成的血红素蛋白,脱辅基蛋白分子须与血红素结合才构成全酶。研究证明POD具有催化IAA氧化脱羧的能力^[23],这类酶具有广泛利用各种酚类和吲哚类化合物作为氢供体的能力。由于POD在呼吸链电子传递的多条途径中都有重要作用,且在植物分化生长重起作用而受到广泛关注^[24]。

2.1 过氧化物酶(POD)的研究进展

传统研究POD的方法也是从测定其酶活开始,用不同的抽提液缓冲液对各种结合状态下的(细胞质离子态、细胞壁以离子键结合态、细胞壁以共价键结合态、高尔基体、溶酶体等)下的POD分别提取进行测定的^[25,26],以此来说明其作用,并依据其各个结合状态酶活性大小来确定其在植物体细胞中的分布,随着生物化学及分子生物学技术的发展,不同来源、不同种类POD的抗血清已被制备出来,可以对POD进行免疫定位研究^[27]。POD同工酶谱的研究广泛应用于植物物种的鉴定,因为同工酶是由结构基因编码的,不同生物的不同基因组成反映在同工酶谱上,可以构成同功酶谱的专一性。在酶蛋白基因表达水平上,POD参与三个组分的合成,即脱辅基蛋白组分主要在粗糙内质网上合成,血红素组分主要在线粒体上以谷氨酸为前体合成,而糖基辅基组分是在高尔基体上进行多肽加工过程中渗入的^[28]。另外,POD蛋白基因表达的组织、发育及诱导表达特点也可通过对mRNA的杂交分析、构建与Gus基因嵌合体转化植物及通过反义RNA策略加以了解^[29,30]。

2.2 过氧化物酶(POD)在IAA代谢中作用

2.2.1 POD参与IAA的分解 许多研究发现POD参与IAA的分解,植物的POD具有催化IAA氧化脱羧的能力^[31]。但也有报道指出只有由卟啉和脱辅基蛋白共同组成的全酶才具有IAAO活性^[32,33],另有研究发现去掉卟啉组分的脱辅基蛋白也具有IAAO活性,只需要加入 Mn^{2+} 、 Ce^{2+} 等金属离子、P-香豆酸和二氯酚化合物,说明POD降解IAA具有相对性。POD的同工酶所

具有的氧化IAA功能的研究也发现,不是所有POD同工酶都具有强IAA氧化能力,同时也未表现出与POD一致的酶活。某些POD同工酶带活性很强,但它的氧化IAA的活性却不高。一般认为,阳离子POD(碱性或称高等电点POD)与IAA的亲合力强于阴离子POD^[34-37],而阴离子过氧化物酶主要在木质素合成中起作用^[38],也有少数阴离子POD氧化IAA的研究报道^[39]。

2.2.2 POD与细胞的伸长 植物细胞的生长依赖于细胞壁的伸展,Lampert^[40,41]报道羟脯氨酸残基通过阿拉伯糖苷键与细胞壁中其它多聚体相连,形成网络,从而调节细胞壁伸展。Fry^[42,43]在研究中分离到一种异联络氨酸,其中POD是催化络氨酸氧化偶联的关键酶,证明了细胞壁POD有促使细胞停止生长的作用。IAA有促进细胞生长的作用,其在植物体内处在动态平衡中,细胞壁POD抑制细胞的生长必然影响IAA在植物体内的动态平衡。

3 IAA代谢相关酶IAAO与POD的相关性

IAAO能降解IAA,调节植物体内的IAA水平,影响植物的生长发育等生理过程,自从1953年Galaton^[44]等发现在植物体内广泛分布的POD也能使IAA分解,具有IAAO活性。Sequeira和Mineo^[45]从烟草的根部分离到一个没有POD活性的IAAO。Srivastava and Huystee^[46]发现POD与IAAO的最适PH值不同,POD酸性,IAAO为中性。Sahulka发现蚕豆根中存在没有IAAO活性的POD。Vander Mast发现豌豆根中存在两种类型的IAAO,一种没有POD活性,一种有POD活性。这些研究都表明IAAO和POD是两种不同的酶,但另外也有一些研究发现POD活性具有IAAO活性。Gordon^[47]同时还有研究把IAAO分为氧化型与非氧化型,只有氧化型的IAAO对IAA的水平调节起重要作用。到目前为止存在有一定证据的三种假说:IAAO和POD是两种不同的酶;两种酶是具有两种活性的同一种酶,一个活性中心起IAAO的作用,另外一个起POD的作用;IAAO是POD同工酶的一种。

对植物施以外源刺激,植物体内POD、IAAO会产生不同的变化,廖祥儒等研究发现水稻受到外界甘露醇和6-BA处理后,明显降低了POD的活性,而IAAO无明显影响^[48]。在水分胁迫研究实验中,袁朝兴等^[23]研究发现在干旱胁迫的过程中叶片的POD活性在干旱前后变化不同,其变化与IAA的下降水平一致,暗示水分胁迫可能首先诱导POD活性的增加,然后导致棉花叶片中IAA水平的下降。但与此同时,IAAO活性却无变化,这些结果表明在干旱过程中,棉花叶片内源IAA水平降低的原因可能是POD而不是IAAO。但也

有研究发现,水分胁迫下,荔枝叶片细胞胞质以及与壁以离子键和与壁以共价键结合的 POD 和 IAA 氧化酶(比)活性均上升,IAA 氧化酶和 POD (比)活性的增加,引起 IAA 含量下降,有利于气孔的关闭^[21]。由此可见即使是对植物产生同样的外界刺激,不同的植物对外界产生的应激反应也是不同的^[49-52],通过以上阐述可知,IAAO 与 POD 在植物生长发育过程中具有时间和空间上的相关性,深入研究二者的相关性对今后的研究工作有借鉴作用。

4 结语

POD、IAAO 是与植物细胞生长密切相关的两个酶,植物体内的 IAA 分解主要由二者调节,很多研究都说明了这点。其中对 POD 的研究比较深入,POD 的类型划分、组织定位、分子结构特点、酶蛋白基因表达与调控等都已阐明,IAAO 研究也在深入研究当中,通过了解 POD、IAAO 的关系及二者在 IAA 分解代谢中的作用,对最终揭示 IAA 在调控植物体内复杂生理活动中的作用机理产生积极意义。

参考文献

- [1] Tang, Y.W., Bonner, J. The enzymatic inactivation of indoleacetic acid. Some characteristics of the enzyme contained in pea seedlings. Arch biochem. Biophys, 1947, 13: 11-25.
- [2] Tohit G?NES. Peroxidase and IAA-Oxidase Activities During Rooting in Cuttings of Three Poplar Species. Turk J Bot., 2000, 24: 97-101.
- [3] Abdelilah Chaoui, Brahim Jarrar, Ezzedine EL Ferjani. Effects of cadmium and copper on peroxidase, NADH oxidase and IAA oxidase activities in cell wall, soluble and microsomal membrane fractions of pea roots. Journal of Plant Physiology, 2004, 161: 1225 - 1234.
- [4] Nayna G. PARMAR, Sumitra V. CHANDA. Effects of Mercury and Chromium on Peroxidase and IAA-Oxidase Enzymes in the Seedlings of Phaseolus vulgaris. Turk J Biol, 2005, 29: 15-21.
- [5] JOSEPH D. WALDRUM AND ERIC DAVIES. Subcellular Localization of IAA Oxidase in Peas. Plant Physiol, 1981, 68: 1303-1307.
- [6] 何之常, 徐乃瑜. 吲哚乙酸氧化酶和过氧化物酶关系的同工酶研究. 武汉大学学报(自然科学版), 1994, 1: 91-95.
- [7] 张静兰, 徐桂芳, 唐定台, 等. 吲哚乙酸、吲哚乙酸氧化酶和几种愈伤组织生长的关系. 植物生理学报, 1997, 5(3): 193-198.
- [8] Thimann, K.V. The natural plant hormones. Plant Physiology, 1972, 6(1): 359.
- [9] Epstein, E., Klein, I., Lavee, S. Uptake and fate of IAA in apple callus tissue using IAA-1-C14. Plant & Cell Physiol., 1975, 16: 553-561.
- [10] Straus, J., Gerding, R.K., Auxin oxidase and growth control in tissue cultures of Ephedra. Plant Physiol., 1963, 38: 621-627.
- [11] Frenkel C, et al. Isoenzymic changes in relation to root initiation in mung bean [J]. Can. J. Bot., 1974, 52(2): 295-297.
- [12] Dhawan R S, et al. Stimulation of root formation on Impatiens bakamina L. cuttings by coumarin and the associated biochemical changes [J]. Biol. plant, 1982, 24(3): 177-182.
- [13] 黄卓烈, 李明, 谭绍满, 等. NAA 处理桉树插条后 IAAO 活性与生根的关系. 亚热带植物科学, 2001, 30(2): 1-5.
- [14] 韦素玲. 白花泡桐根分化过程中过氧化物酶、IAA 氧化酶和过氧化物氢酶的变化. 广西科学, 2001, 8(2): 135-137.
- [15] 赵会杰, 郭天财, 邹琦, 等. 不同穗型小麦品种分蘖发育的代谢基础研究. 西北植物学报, 2002, 22(2): 215-220.
- [16] 赵会杰, 任琴, 郭天财, 等. 大穗型小麦兰考 906 分蘖发育的生理特征及其调控. 麦类作物学报, 2001, 21(4): 67-71.
- [17] 孙浩元, 续九如. 金丝小枣扦插繁殖及其生理机制研究. 果树学报, 2001, 18(6): 333-336.
- [18] Enikeev A G. Effect of auxin on the rate of synthesis and accumulation of protein and nucleic acids in soy cell cultures [J]. Dokl Vses Akad S-kh Nauk im VI Lenina, 1985, (11): 44-46.
- [19] 张国彬, 刘小香, 杨万年, 等. 营养胁迫诱导的油莱子叶衰老过程中 IAA 氧化酶和细胞分裂素氧化酶活性的变化. 西北植物学报, 2004, 4(7): 1237-1240.
- [20] 陈立松, 刘星辉. 水分胁迫下荔枝叶片过氧化物酶和 IAA 氧化酶活性的变化. 武汉植物学研究, 2002, 20(2): 131-136.
- [21] Beffa R, Martin H V, Pilet P E. In vitro oxidation of indoleacetic acid by soluble auxin-oxidases and peroxidases from maize roots. Plant Physiol, 1990, 94: 485-491.
- [22] 袁朝兴, 丁静. 水分胁迫对棉花叶片中 IAA 含量、IAA 氧化酶和过氧化物酶活性的影响. 植物生理学报, 1990, 16: 179-184.
- [23] Beffa R, Martin H V, Pilet P E. In vitro oxidation of indoleacetic acid by soluble auxin-oxidases and peroxidases from maize roots. Plant Physiol, 1990, 94: 485-491.
- [24] 赵可夫. 不同日照长度下菊芋块茎形成过程中植物激素和同工酶的变化. 植物生理学报, 1984, 10(1): 11-17.
- [25] Abdelilah Chaoui, Brahim Jarrar, Ezzedine EL Ferjani. Effects of cadmium and copper on peroxidase NADH oxidase and IAA oxidase activities in cell wall, soluble and microsomal membrane fractions of pea roots. Journal of Plant Physiology, 2004, 161: 1225-1234.
- [26] Marie Hrubcová, Milena Cvikrová, Josef Eder, Jerzy Zon, Ivana Macháčeková. Effect of inhibition of phenylpropanoid biosynthesis on peroxidase and IAA-oxidase activities and auxin content in alfalfa suspension cultures. Plant Physiol. Biochem, 2000, 38: 949-956.
- [27] Marco A, Guzzardi P, Jamet E. Iso lation of tobacco isoperoxidases accumulated in cell-suspension culture medium and characterization of activities related to cell wall metabolism. Plant Physiol, 1999, 120: 371-381.
- [28] Van Huyster R B. Some molecular aspects of plant peroxidase: bio synthetic studies. Ann Rev Plant Physiol, 1987, 38: 205-219.
- [29] Mohan R, Vijayan P, Kollattukudy P F. Developmental and tissue-specific expression of a tomato anionic peroxidase (tap 1) gene by a minimal promoter, with wound and pathogen induction by an additional 5' -flanking region. Plant Mol Biol, 1993, 22: 475-490.
- [30] Ito H, Kimizuko F, Ohbayashi A, et al. Molecular cloning and characterization of two complementary DNA encoding putative peroxidases from rice (Oryza sativa L.) shoots. Plant Cell Reports, 1994, 13: 361-366.
- [31] Beffa R, Martin H V, Pilet P E. In vitro oxidation of indoleacetic acid by soluble auxin-oxidases and peroxidases from maize roots. Plant Physiol, 1990, 94: 485-491.

- [32] Lee T T, Role of phenolic inhibitors in peroxidase-mediated degradation of indole-3-acetic acid. *Plant Physiol*, 1977, 59: 372-375.
- [33] Pressey R. Anions activate the oxidation of indoleacetic acid by peroxidases from tomato and other sources. *Plant Physiol*, 1990, 93: 798-804.
- [34] Siegel B Z. Plant peroxidases—an organic perspectives. *Plant Growth Regulation*, 1993, 12: 303-312.
- [35] Forchetti SM, Tigier H A. Indole-3-acetic acid oxidase and spring al-dazine oxidase of peroxidase isozymes in soybean root modules. *Physiol Plant*, 1990, 79: 327-330.
- [36] Pressey R. Anions activate the oxidation of indoleacetic acid by peroxidases from tomato and other sources. *Plant Physiol*, 1990, 93: 798-804.
- [37] Loukili A, L imam F, Ayadi A, et al. Purification and characterization of a neutral peroxidase induced by rubbing tomato internodes. *Physiol Plant*, 1999, 105: 24-31.
- [38] Qucsada M A, Tigier H A, Bukovac M J, et al. Purification of an anionic isoperoxidase from peach seeds and its immunological comparison with other anionic isoperoxidases. *Physiologia Plantarum*, 1990, 79(4): 623-628.
- [39] Intapruk C, Yamamoto K, Seine M, et al. Regulatory sequences involved in the peroxidase gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Rep*, 1994, 13: 123-129.
- [40] Lamport DAT. The protein component of plant cell wall. *Adv Bot Res*, 1965, 2: 151-218.
- [41] Lamport DAT. Hydroxyproline-o-glycosidic linkage in plant cell wall glycoprotein extension. *Nature*, 1967, 216: 1322-1324.
- [42] Fry SC. Isodityrosine, a new cross-linking amino acid from plant cell wall glycoprotein: identification, assay and chemical synthesis. *Biochem J*, 1982, 204: 449-456.
- [43] Fry SC. Isodityrosine, a diphenyl-ether cross-link in plant cell wall glycoprotein: Methods in Enzymology, 1984, 107: 388-397.
- [44] Galston AW, Bonner J, Baker RS. Flavoprotein and peroxidase as components of the indoleacetic acid oxidase system of peas. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1953, 42(2): 456-470.
- [45] Sequeira L, Mineo L. Partial Purification and Kinetics of Indoleacetic Acid Oxidase from tobacco roots. *Plant Physiology*, 1966, 41 (7): 1200-1208.
- [46] Srivastava OP, Van Huystee RB. IAA oxidase and polyphenol oxidase activities of peanut peroxidase isozymes. *Phytochemistry*. 1977, 16(10): 1527-1530.
- [47] Gordon WR, Henderson JHM. Isoperoxidases of (IAA oxidase) oxidase in oat coleoptiles. *Canadian Journal of Botany*, 1973, 51 (11): 2047-2052.
- [48] 廖祥儒,等. 甘露醇和 6-BA 处理对水稻细胞过氧化物酶及 IAA 氧化酶活性的影响. *西北植物学报*, 2000, 20(4): 585-589.
- [49] Chaoui, Abdelilah, El Ferjani, Ezzedine. Effects of cadmium and copper on antioxidant capacities, lignification and auxin degradation in leaves of pea (*Pisum sativum L.*) seedlings. *Comptes Rendus Biologies*, 2005, 328(1): 23-31.
- [50] Singh, Archana. Biochemical, histochemical and isoenzyme peroxidase studies on pearl millet *Pennisetum glaucum (L) R.* *Journal of Phytological Research*, 2007, 20(1): 47-54.
- [51] Gandhe KR, Kuvalekar, Aniket. Enzymatic and hormonal studies in *Acaea eurna* infected with *Ravenelta esculenta*. *Zoos Print Journal*, 2007, 22(8): 2781-2785.
- [52] Dagade SB, Shyalaja MR. Enzymic studies on *Phytophthora capsici* inoculated and uninoculated plants of piper species. *Geobios (Jodhpur)*, 2007, 34(2-3): 149-152.