

# 水稻的病程相关基因

窦世娟<sup>†</sup>, 关明俐<sup>†</sup>, 李莉云, 刘国振<sup>\*</sup>

河北农业大学生命科学学院, 保定 071001

<sup>†</sup> 同等贡献

<sup>\*</sup> 联系人, E-mail: gzhliu@genomics.org.cn

2012-12-26 收稿, 2013-03-04 接受, 2013-10-17 网络版发表

国家自然科学基金(31171528)资助

**摘要** 在几乎所有的植物中都有病程相关(pathogenesis-related, PR)基因的报道, 其广泛存在及序列特征和功能的保守性提示着其重要性. 最初发现PR基因主要是由于它们在植物受到病原物侵染时会大量表达. 但近年来的研究表明, PR基因在衰老、伤害、非生物逆境胁迫、激素处理甚至正常生长发育过程中也发挥着作用. 由于PR基因种类、数目较多, 前期的命名系统不统一, 给深入了解PR基因的功能造成了不便. 本文系统整理了水稻PR基因的相关报道, 集合了PR基因的种类、数目、名称、注释信息、代表性基因的功能, 归纳了PR基因在抗病、抗逆和发育过程中的转录或表达特征及转PR基因后的表现, 并以Loc号和序列为核心, 将文献中有不同名称的同一基因进行了对应. 另外, 还展望了水稻PR基因研究的意义和今后的重点研究方向, 以供同行参考.

## 关键词

水稻  
病程相关基因  
抗病  
逆境胁迫  
发育

病程相关(pathogenesis-related, PR)蛋白质是植物受病原物胁迫后诱导产生并积累的一类蛋白质的总称, 是植物防卫体系的重要组成部分. 它们往往在植物抗病反应的下游发挥作用, 在很多情况下是直接限制病原物生长的主要因素. 在不同的物种中, 都存在着数据众多的PR基因, 这一事实说明这类基因在植物的进化过程中发挥着重要的作用. 所以了解PR的功能是植物抗病机理研究的重要组成部分, 也对调控植物的抗病性具有现实意义. 根据PR基因编码蛋白质的氨基酸序列相似性、血清学关系和酶分子的活性最早将PR分为17个家族, 同一家族内的PR一般具有较高的序列保守性<sup>[1]</sup>. 水稻是最为重要的农作物之一, 也是单子叶植物研究的模式生物, PR基因的表达及其功能是水稻研究的重要内容. 由于PR基因数量较大且命名系统不统一, 使不同实验室间的数据难以比较和参照. 水稻全基因组测序工作的完成及系统注释为全面了解水稻的PR基因提供了可

能. 本文以Loc号和序列为核心对水稻PR基因的相关报道进行了归纳整理. 在此基础上, 推荐了一组在抗病、抗逆研究中应用较为广泛的PR标志物, 并展望了水稻PR基因研究的意义和今后的重点研究方向.

## 1 水稻PR1基因家族

*OsPR1a* 和 *OsPR1b* 是最早报道的水稻PR1基因家族成员<sup>[2-4]</sup>, 其编码的蛋白质属于类丝氨酸羧肽酶(serine carboxypeptidase-like proteins, SCPLs). 在水稻基因组中有40个注释为SCPL的基因(表1, 表S1), 目前报道的水稻PR1都属于这一类. 另外, 在水稻基因组中, 还有59个编码丝氨酸羧肽酶(serine carboxypeptidase, SCP)的基因, 一并列入PR1家族中, 但后者目前还没有功能或表达相关的报道(表S1).

PR1基因经常被作为抗病反应发生的分子标记<sup>[64]</sup>. *OsPR1a* 和 *OsPR1b* 基因受稻瘟病菌(*Magnapor the*

**引用格式:** 窦世娟, 关明俐, 李莉云, 等. 水稻的病程相关基因. 科学通报, 2014, 59: 245-258

Dou S J, Guan M L, Li L Y, et al. Pathogenesis-related genes in rice (in Chinese). Chin Sci Bull (Chin Ver), 2014, 59: 245-258, doi: 10.1360/972012-1831

表1 水稻中已知的PR家族成员

PR 家族	报道的 PR 基因	Loc 号	注释	被报道家族成员数目	参考文献
PR1				14	
	<i>OsPR1#011; PR-1b</i>	LOC_Os01g28450	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[4~7,8]
	<i>OsPR1#012; PR-1c</i>	LOC_Os01g28500	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[5,8]
	<i>OsPR1#021</i>	LOC_Os02g54540	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白		[8]
	<i>OsPR1#022</i>	LOC_Os02g54560	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#051</i>	LOC_Os05g51660	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#052</i>	LOC_Os05g51680	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#071</i>	LOC_Os07g03279	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#072</i>	LOC_Os07g03580	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#073</i>	LOC_Os07g03590	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#074; PR-1a</i>	LOC_Os07g03710	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[3,5~8]
	<i>OsPR1#101</i>	LOC_Os10g11500	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>OsPR1#121</i>	LOC_Os12g43700	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[8]
	<i>PR1</i>	LOC_Os07g03730	类丝氨酸羧肽酶胞外蛋白, 有表达		[9]
	<i>OsBISCP1</i>	LOC_Os08g44640	OsSCP41-丝氨酸羧肽酶类似物, 推测的, 有表达		[10]
PR2				9	
	<i>Gns1</i>	LOC_Os05g31140	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[11]
	<i>Gns2</i>	LOC_Os01g71380	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns3</i>	LOC_Os01g71680	糖基水解酶家族 17, 推测的		[12]
	<i>Gns4</i>	LOC_Os01g71670	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns5; PR-2</i>	LOC_Os01g71340	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[9,13]
	<i>Gns6</i>	LOC_Os01g71350	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns7</i>	LOC_Os01g58730	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns8</i>	LOC_Os05g41610	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns10</i>	LOC_Os01g51570	糖基水解酶家族 17, 推测的, 有表达		[13]
PR3				13	
	<i>OsCHIT1; Cht6</i>	LOC_Os02g39330	CHIT1-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14]
	<i>OsCHIT2; PR-3; OsChia2b; Cht4</i>	LOC_Os04g41620	CHIT2-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14~16]
	<i>OsCHIT3; OsChia4a; Cht5</i>	LOC_Os04g41680	CHIT3-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14,16,17]
	<i>OsCHIT4; Cht12</i>	LOC_Os03g30470	CHIT4-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14]
	<i>OsCHIT5; Cht9</i>	LOC_Os05g33140	CHIT5-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14]
	<i>OsCHIT6; OsChia1d; Cht7</i>	LOC_Os05g33150	CHIT6-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14,16]
	<i>OsCHIT7; OsChia1c; Cht-3</i>	LOC_Os06g51050	CHIT7-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[16,18]
	<i>OsCHIT8; OsChia1a; Cht1</i>	LOC_Os06g51060	CHIT8-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14,16]
	<i>OsCHIT10; Cht10</i>	LOC_Os01g18400	CHIT10-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14]
	<i>OsCHIT14; OsChia2a; Cht8</i>	LOC_Os10g39680	CHIT14-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14,16]
	<i>OsCHIT16; Cht11</i>	LOC_Os03g04060	CHIT16-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[14]
	<i>OsCHIT17; OsChia1b; RC7; Chi11; Cht-2</i>	LOC_Os05g33130	CHIT17-几丁质家族蛋白前体, 有表达		[15,18,19]
	<i>OsRCchi1; RCB41</i>	LOC_Os10g28050	几丁质 2, 推测的, 有表达		[20]
PR4				5	
	<i>OsPR4a; OsPR4</i>	LOC_Os11g37970	WIP5-伤害诱导蛋白前体, 有表达		[21,22]
	<i>OsPR4b</i>	LOC_Os11g37960	WIP4-伤害诱导蛋白前体, 有表达		[22~24]
	<i>OsPR4c</i>	LOC_Os11g37950	WIP3-伤害诱导蛋白前体, 有表达		[22]
	<i>OsPR4d</i>	LOC_Os11g37940	WIP2-伤害诱导蛋白前体, 有表达		[22]
	<i>OsPR4e</i>	LOC_Os11g37930	WIP1-伤害诱导蛋白前体		[22]

(续表 1)

PR 家族	报道的 PR 基因	Loc 号	注释	被报道家族成员数目	参考文献
PR5				3	
	<i>PR-5; TLP-D34</i>	LOC_Os12g43380	甜蛋白, 推测的, 有表达		[25~30]
	<i>TLP</i>	LOC_Os03g46070	甜蛋白, 推测的, 有表达		[13]
	<i>PR5K</i>	LOC_Os03g14050	类甜蛋白 1 前体, 推测的, 有表达		[31]
PR6				24	
	<i>BBTI-1; RBB12-2</i>	LOC_Os01g03310	BBTI1-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32~34]
	<i>BBTI-2; RBB12-1</i>	LOC_Os01g03320	BBTI2-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-3; RBB13-2</i>	LOC_Os01g03330	BBTI3-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-4; RBB13-1</i>	LOC_Os01g03340	BBTI4-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,34,35]
	<i>BBTI-5; RBB13-3</i>	LOC_Os01g03360	BBTI5-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,33,35]
	<i>BBTI-6; RBB12-4</i>	LOC_Os01g03380	BBTI6-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-7; RBB12-3</i>	LOC_Os01g03390	BBTI7-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-8; RBB12-0</i>	LOC_Os01g03680	BBTI8-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-10</i>	LOC_Os07g27980	BBTI10-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体		[32]
	<i>BBTI-11; OsWIP1-2</i>	LOC_Os01g04040	BBTI11-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 推测的		[32,34,35]
	<i>BBTI-12; OsWIP1-1</i>	LOC_Os01g04050	BBTI12-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32,35]
	<i>BBTI-13</i>	LOC_Os03g60840	BBTI13-Bowman-Birk 型胰蛋白酶抑制剂前体, 有表达		[32]
	<i>OsOC-1</i>	LOC_Os01g58890	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[36~38]
	<i>OsOC-2</i>	LOC_Os05g41460	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[37,38]
	<i>OsOC-3</i>	LOC_Os05g33880	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-4</i>	LOC_Os01g68660	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-5</i>	LOC_Os01g68670	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的		[38]
	<i>OsOC-6</i>	LOC_Os03g11180	半胱氨酸蛋白酶抑制剂 6 前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-7</i>	LOC_Os03g11170	半胱氨酸蛋白酶抑制剂, 推测的		[38]
	<i>OsOC-8</i>	LOC_Os03g31510	半胱氨酸蛋白酶抑制剂 8 前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-9</i>	LOC_Os03g11160	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的		[38]
	<i>OsOC-10</i>	LOC_Os04g28250	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-11</i>	LOC_Os09g08100	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[38]
	<i>OsOC-12</i>	LOC_Os01g16430	半胱氨酸蛋白酶抑制剂前体, 推测的, 有表达		[38]
PR8				8	
	<i>Gns9</i>	LOC_Os02g53200	$\beta$ -1,3 葡聚糖内切酶前体, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns11</i>	LOC_Os07g35480	$\beta$ -1,3 葡聚糖内切酶前体, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns12</i>	LOC_Os07g35520	$\beta$ -1,3 葡聚糖内切酶前体, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns13</i>	LOC_Os07g35510	$\beta$ -1,3 葡聚糖内切酶前体, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Gns14</i>	LOC_Os07g35350	$\beta$ -1,3 葡聚糖内切酶前体, 推测的, 有表达		[12]
	<i>Oschib1</i>	LOC_Os10g28080	糖基水解酶前体, 推测的, 有表达		[39]
	<i>Oschib2</i>	LOC_Os10g28120	糖基水解酶前体, 推测的, 有表达		[39]
	<i>PR-8</i>	LOC_Os01g64110	糖基水解酶前体, 推测的, 有表达		[9]
PR9				1	
	<i>POX22.3</i>	LOC_Os07g48020	过氧化物酶前体, 推测的, 有表达		[13,40]
PR10				4	
	<i>PR-10a; PBZ1;</i>	LOC_Os12g36880	病程相关 Bet v I 家族蛋白, 推测的, 有表达		[5,13,26,41~45]
	<i>PR-10b</i>	LOC_Os12g36850	病程相关 Bet v I 家族蛋白, 推测的, 有表达		[26,43]
	<i>PR-10c; JIOsPR10; OsPR-10</i>	LOC_Os03g18850	病程相关 Bet v I 家族蛋白, 推测的, 有表达		[13,43,46,47]
	<i>RSOsPR10</i>	LOC_Os12g36830	病程相关 Bet v I 家族蛋白, 推测的, 有表达		[26,48,49]

(续表 1)

PR 家族	报道的 PR 基因	Loc 号	注释	被报道家族成员数目	参考文献
PR13				12	
	<i>Osthi1</i>	LOC_Os06g31890	THION3-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
	<i>Osthi2</i>	LOC_Os06g31280	THION1-植物硫素蛋白家族前体, 推测的		[50]
	<i>Osthi3</i>	LOC_Os06g31800	THION2-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
	<i>Osthi4</i>	LOC_Os06g31930	硫素蛋白前体, 推测的, 有表达		[50]
	<i>Osthi5</i>	LOC_Os06g31960	THION5-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
	<i>Osthi6</i>	LOC_Os06g32020	THION6-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
	<i>Osthi7</i>	LOC_Os06g32160	THION7-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50,51]
	<i>Osthi8</i>	LOC_Os06g32240	THION9-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
	<i>Osthi9</i>	LOC_Os06g32350	THION12-植物硫素蛋白家族前体		[50]
	<i>Osthi10</i>	LOC_Os06g32370	THION16-植物硫素蛋白家族前体, 推测的		[50]
	<i>Osthi11</i>	LOC_Os06g32550	THION14-植物硫素蛋白家族前体, 推测的, 有表达		[50]
	<i>Osthi12</i>	LOC_Os06g32600	THION15-植物硫素蛋白家族前体, 有表达		[50]
PR14				8	
	<i>RLTP1</i>	LOC_Os11g02369	LTPL7-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[50~54]
	<i>b1; OsLTP1</i>	LOC_Os12g02310	LTPL11-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[55,56]
	<i>a15; nsLTP1; OsLTP2</i>	LOC_Os12g02320	LTPL12-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[55~57]
	<i>RLTP2; nsLTP2</i>	LOC_Os03g02050	LTPL151-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[53,57~59]
	<i>LTP110</i>	LOC_Os11g02350	LTPL25-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[60,61]
	<i>b21</i>	LOC_Os12g02300	LTPL26-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[55]
	<i>OsC6</i>	LOC_Os11g37280	LTPL68-蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白前体, 有表达		[62]
	<i>OsLTP5</i>	LOC_Os11g02389	蛋白酶抑制剂/种子贮藏蛋白/LTP 家族蛋白, 推测的, 有表达		[56]
PR16				12	
	<i>OsGLP8-1</i>	LOC_Os08g08920	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-2</i>	LOC_Os08g08960	含 Cupin 结构域蛋白, 有表达; 类萌蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-3</i>	LOC_Os08g08970	含 Cupin 结构域蛋白, 有表达		[63]
	<i>OsGLP8-4</i>	LOC_Os08g08980	含 Cupin 结构域蛋白, 有表达		[63]
	<i>OsGLP8-5</i>	LOC_Os08g08990	含 Cupin 结构域蛋白, 有表达		[63]
	<i>OsGLP8-6</i>	LOC_Os08g09000	含 Cupin 结构域蛋白, 有表达		[63]
	<i>OsGLP8-7</i>	LOC_Os08g09010	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-8</i>	LOC_Os08g09020	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-9</i>	LOC_Os08g09040	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-10</i>	LOC_Os08g09060	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-11</i>	LOC_Os08g09080	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	<i>OsGLP8-12</i>	LOC_Os08g13440	含 Cupin 结构域蛋白		[63]
	合计			113	

*grisea*)、茉莉酸(jasmonic acid, JA)、水杨酸(salicylic acid, SA)、过氧化氢(hydrogen peroxide, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)、蛋白酶抑制剂斑蝥素(cantharidin, CN)和草藻灭(endothall, EN)的诱导,对光、伤害、磷酸酶抑制剂等环境胁迫和化学处理作出反应<sup>[3,4]</sup>。迄今为止对 *OsPR1a* 和 *OsPR1b* 在各种处理条件下的表达特征的研究最为系统,为便于直观地阅读,本文根据文献提供的数据<sup>[3,4,7,8]</sup>,归纳了它们的表达特征(表 2)。利用 Western blotting 技术,检测到 *OsPR1a* 和 *OsPR1b* 蛋白质在白叶枯病菌(*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*, *Xoo*)侵染后表达提高<sup>[7]</sup>。Mitsuhashi 等人<sup>[8]</sup>报道,水稻中 12 个 PR1 家族成员(包括 *OsPR1a* 和 *OsPR1b* 在内)在水稻-稻瘟病菌的亲和本作(susceptible, S)中转录水平均呈明显上调;其中, *OsPR1#074* (*OsPR1a*), *OsPR1#011* (*OsPR1b*), *OsPR1#012* 和 *OsPR1#101* 在水稻-稻瘟病菌的不亲和互作(resistant, R)中也上调;另外, *OsPR1#021* 和 *OsPR1#022* 呈伤害诱导表达。在不同的水稻-病原物互作过程中,PR1 家族成员的表达模式不同。由此可以推测,它们可能借由不同途径发挥作用。

## 2 水稻 PR2 基因家族

PR2 家族属于  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶类,在水稻基因组中有 41 个注释为  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶( $\beta$ -1,3-glucanase)的基因。另外,还有 36 个基因被注释为糖基水解酶家族 17 (glycosyl hydrolase family 17)的基因,后者也具有  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶的典型特征<sup>[65]</sup>,所以一并将其归入 PR2 家族(表 1,表 S1)。

$\beta$ -1,3-葡聚糖酶是在植物中表达丰度很高的水解酶,它们一般是水解  $\beta$ -1,3-糖苷键,破坏真菌的细胞壁,从而对植物本身发挥保护作用。*Gns1* (Os05g31140)属于糖基水解酶家族 17,具有  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶活性;受真菌侵染和黑暗处理后,该基因的转录和蛋白质表达均提高;在 CaMV 35S 启动子驱动下,转 *Gns1* 基因的水稻表现生长迟缓,根的生长受到抑制,但育性、发芽和胚芽鞘的伸长均未受到影响,接种稻瘟病会诱发超敏反应,表现抗病性增强,并且转基因植株中 *PR1* 和 *PBZ1* 表达也能被较早地诱发<sup>[11]</sup>。通过免疫印迹分析发现,水稻 PR2 (*Gns5*, Os01g71340)蛋白质在抗白叶枯病菌反应中信号增强,有意思的是,其表达变化也发生在感病反应中,甚至在感病反应中的变化更大,这一结果揭示 PR 蛋白质在抗、感反

应中均发挥作用<sup>[9]</sup>。

## 3 水稻 PR3 基因家族

PR3 家族属于几丁质酶,在水稻基因组中有 18 个几丁质酶(chitinase)编码基因(表 1,表 S1)。几丁质酶主要水解几丁质多聚体的  $\beta$ -1,4 键,产生 *N*-乙酰葡聚糖胺寡聚体。高等植物中普遍存在几丁质酶,但至今未发现植物中存在这种酶的底物——几丁质,而几丁质是许多植物病原真菌细胞壁的主要成分,所以一般认为植物中几丁质酶的作用很可能与抗病相关。体外表达的几丁质酶能抑制病原真菌的孢子萌发和菌丝生长,因此,几丁质酶一直被看作是抗植物真菌病害的功能分子<sup>[66]</sup>。将几丁质酶基因导入植物,可提高植物抗真菌病害的能力,转几丁质酶基因 *RC7* (PR3, Os05g33130)的水稻具有抗纹枯病能力<sup>[15]</sup>,转 *Cht-2* (即 *RC7*, Os05g33130)或 *Cht-3* (Os06g51050)基因的水稻对稻瘟病的抗性提高<sup>[18]</sup>。同时转化几丁质酶 *Chi11* (也是 *RC7*, Os05g33130)和  $\beta$ -1,3-葡聚糖酶 (*Gns1*, Os05g31140)的水稻增强了对纹枯病菌 (*Rhizoctonia solani*)的抗性<sup>[19]</sup>。*OsChia1a*, *OsChia1b*, *OsChia1c*, *OsChia1d* 和 *OsChia4a* 等几丁质酶在 N 端有几丁质结合域(CBD),而 *OsChia2a* 和 *OsChia2b* 没有, *OsChia1c* 具有很高的体外抑菌活性,但缺失 CBD 的突变体 *OsChia1c* $\Delta$ CBD 和 *OsChia2b* 抑菌活性都较低<sup>[16]</sup>。*OsChia4a* 受 JA 诱导大量表达,重组表达的 *OsChia4a* 蛋白质在体外可抑制稻瘟病菌的孢子萌发和菌丝生长,其启动子区的 E-box (CANNTG)是与 JA 作用的顺式作用元件,据此推测该基因的转录可能受 JA 的诱导<sup>[17]</sup>。

## 4 水稻 PR4 基因家族

PR4 分为 2 个亚类,第一个亚类的 N 端有保守的富含半胱氨酸的几丁质结合结构域(也称为 hevein 结构域),第二个亚类没有 N 端的 hevein 结构域;所有的 PR4 都含有 C 端的 BARWIN 结构域,该结构域含有 6 个半胱氨酸残基,能够形成 3 个二硫键,并具有结合糖链的功能<sup>[21]</sup>。用大麦的 BARWIN 和烟草的 PR4A 序列,在水稻基因组中找到了 5 个同源的基因<sup>[22]</sup>。由于 PR4 受伤害的诱导,因此在水稻基因组注释中被称为伤害诱导蛋白质(wound-induced protein, WIP)。此外,在水稻基因组中,还有 2 个基因也编码带有 hevein 结构域的蛋白质,也一并列入水稻 PR4 基因

表 2 报道的水稻 PR 基因家族及其功能

PR 家族	功能-生物逆境	功能-非生物逆境	功能-激素处理	功能-生长发育
PR1	12 个 PR1 基因在 Rice- <i>M. grisea</i> (水稻-稻瘟病菌) 亲和互作中, mRNA 增加。其中, <i>OsPR1#011</i> , <i>OsPR1#012</i> , <i>OsPR1#074</i> 和 <i>OsPR1#101</i> 在 Rice- <i>M. grisea</i> 不亲和互作中也上调, 在 Rice- <i>Xoo</i> (水稻-白叶枯病菌) 亲和互作中上调 <sup>[8]</sup> , <i>OsPR1</i> 蛋白质在 Rice- <i>Xoo</i> 亲和/不亲和互作中表达上调 <sup>[9]</sup>	伤害诱导 <i>OsPR1#021</i> , <i>OsPR1#022</i> , <i>OsPR1#051</i> 和 <i>OsPR1#074</i> 转录表达, 抑制 <i>OsPR1#052</i> 和 <i>OsPR1#121</i> ; 蛋白酶抑制剂和光诱导 <i>OsPR1#011</i> 和 <i>OsPR1#074</i> ; 环己酰亚胺, 3-Indole-acetic acid), GA 和乙烯利诱导 <i>OsPR1#074</i> 转录 <sup>[3,4,8]</sup>	JA 诱导 <i>OsPR1#011</i> , <i>OsPR1#071</i> 和 <i>OsPR1#074</i> 根部组织中 <i>OsPR1#071</i> , <i>OsPR1#072</i> , <i>OsPR1#073</i> 和 <i>OsPR1#074</i> 大量地组成性的表; 此外, <i>OsPR1#074</i> 在花中表达也非常高 <sup>[8]</sup>	除 <i>OsPR4e</i> 外, 其余 4 个 <i>PR-4</i> 呈不同的时空表达特异性 <sup>[22]</sup>
PR2	Rice- <i>Xoo</i> 亲和/不亲和互作中蛋白质提高 <sup>[9]</sup>	JA 诱导转录 <sup>[17]</sup>		
PR3	<i>Os04g41620</i> 蛋白质在 Rice- <i>Xoo</i> 亲和/不亲和互作中上调表达 <sup>[9]</sup> ; 转基因植株对纹枯病有抗性 <sup>[15]</sup> ; <i>OsChita4a</i> 体外抑制稻瘟病菌 <sup>[17]</sup>	伤害、蛋白酶抑制剂、干旱、盐、冷、热和 ABA 诱导转录, SA 和乙烯不诱导 <sup>[22]</sup>		
PR4	<i>Os11g37960</i> 蛋白质在 Rice- <i>Xoo</i> 亲和/不亲和互作中表达上调 <sup>[9]</sup> ; 除 <i>OsPR4e</i> 没有检测到任何转录本外, 紫外线诱导其转录; 超表达 <i>OsPR4a</i> 提高抗旱性 <sup>[22]</sup>	臭氧处理提高了 <i>PR5</i> 蛋白质含量 <sup>[26]</sup>		
PR5	<i>Os12g43430</i> 蛋白质在 Rice- <i>Xoo</i> 不亲和互作中无变化, 亲和互作中有变化 <sup>[9]</sup> ; 超表达 <i>PR5</i> 基因植株抗纹枯病能力增强 <sup>[25]</sup> ; Rice- <i>M. grisea</i> 互作中 <i>PR5</i> mRNA 增加 <sup>[27]</sup>	JA 诱导转录 <sup>[27]</sup>		
PR8	Rice- <i>M. grisea</i> 和 Rice- <i>Xoo</i> 互作中 mRNA 大大增加 <sup>[39]</sup>	茉莉酸甲酯、乙烯、JA 和 H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> 、CuSO <sub>4</sub> 处理 mRNA 增加 <sup>[39]</sup>		
PR10	除 <i>OsPR10c</i> 没有检测到任何诱导表达外, 其余 4 个在 Rice- <i>M. grisea</i> 互作中提高 <sup>[43,47-49]</sup>	赤霉素(GA)和芸苔素(BL)共处理, 则可以抑制硫酸素在种子萌发期间的下降 <sup>[50]</sup>	<i>OsPR10a</i> 和 <i>OsPR10b</i> 在叶片组织中呈组成型表达 <sup>[13]</sup> ; <i>JIOsPR10</i> 蛋白在根和花组织中大量表达 <sup>[47]</sup> ; <i>RSOsPR10</i> 在根部组织特异表达 <sup>[48]</sup>	
PR13	将燕麦的疏素基因( <i>Assthi1</i> )转化水稻, 可使水稻幼苗有效地抵抗细菌的危害 <sup>[76]</sup>	赤霉素(GA)和芸苔素(BL)共处理, 则可以抑制硫酸素在种子萌发期间的下降 <sup>[50]</sup>	种子萌发时胚芽鞘中 <i>Osthi1</i> , <i>Osthi4</i> , <i>Osthi5</i> , <i>Osthi6</i> , <i>Osthi7</i> , <i>Osthi8</i> 转录水平很高, 3 d 后检测不到转录信号 <sup>[76]</sup>	
PR14	稻瘟病菌诱导 <i>OsLTP1</i> 表达 <sup>[54]</sup> , 体外表达的 LTP110 蛋白质抑制真菌孢子的萌发 <sup>[60]</sup>	营养生长组织上, <i>OsLTP2</i> mRNA 表达甘露醇和 NaCl 处理的诱导 <sup>[53]</sup> ; 用角质单体处理, 叶片中诱导产生了 H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> , 并诱发了 <i>OsLTP5</i> , <i>OsLTP1</i> 和 <i>OsLTP2</i> 表达 <sup>[56]</sup>	<i>OsLTP5</i> 转录主要发生在茎和花中, 在叶中几乎检测不到 <sup>[61]</sup> ; <i>OsC6</i> 在绒毡层细胞质、绒毡层胞外空间、囊壁中层、花粉囊小室、花粉外壁都有表达 <sup>[62]</sup>	
PR15	<i>Os01g50900</i> 蛋白质不受白叶枯病菌的诱导 <sup>[9]</sup> ;			蛋白质在水稻叶片中表达 <sup>[9]</sup>
PR16	<i>OsGLP8-1</i> 和 <i>OsGLP8-2</i> 不受稻瘟病菌诱导, <i>OsGLP8-5</i> , <i>OsGLP8-6</i> , <i>OsGLP8-7</i> , <i>OsGLP8-8</i> , <i>OsGLP8-9</i> , <i>OsGLP8-10</i> 和 <i>OsGLP8-11</i> 的转录受稻瘟病菌诱导 <sup>[63]</sup>			<i>OsGLP8-1</i> , <i>OsGLP8-2</i> 和 <i>OsGLP8-10</i> 在叶片组织中不表达, <i>OsGLP8-3</i> 在稻瘟病抗性品种中表达, <i>OsGLP8-4</i> , <i>OsGLP8-5</i> , <i>OsGLP8-6</i> , <i>OsGLP8-7</i> , <i>OsGLP8-11</i> 和 <i>OsGLP8-12</i> 抗感品种均表达, <i>OsGLP8-8</i> 表达很低, <i>OsGLP8-9</i> 只在感病品种中表达 <sup>[63]</sup>

家族中(表 1, 表 S1). 水稻 *OsPR4* (Os11g37970)在与稻瘟病菌亲和与不亲和互作中其转录水平均有表达, 健康叶片中也有微量的表达; JA、脱落酸(abscisic acid, ABA)、斑蝥素、草藻灭、冈田软海绵酸(okadaic acid)能诱导其表达; 但伤害、SA、乙烯(ethylene, ET)和  $H_2O_2$  处理都没有诱导作用<sup>[22]</sup>. 大肠杆菌中表达的 *OsPR4b* 蛋白质具有抗纹病菌的活性<sup>[23]</sup>. 用 PLACE 软件分析顺式作用元件, 发现 *OsPR4b* 基因起始密码子上游 1.5 kb 的区域内存在几个可能与 PR 基因表达调控相关的顺式作用元件, 如 W-box, PAL-boxA, GT-1 结合序列, Dof 结合序列和 MybStl 元件等<sup>[24]</sup>. 有报道表明, WRKY 转录因子能够和 W-box 结合, 在植物防卫反应中发挥调控作用<sup>[67]</sup>. 除 *OsPR4e* 外, *OsPR4a-d* 都在某些特定的时空条件下表达, 如受稻瘟病菌接种的影响, 并且受非生物逆境的诱导, 如干旱、盐、冷、伤害、热激及紫外线处理等, 甚至有些 PR4 的转录受 ABA 和 JA 的诱导; 超表达 *OsPR4a* 的植株在幼苗期和孕穗期具有良好的抗旱效果<sup>[22]</sup>.

## 5 水稻 PR5 基因家族

PR5 属类甜蛋白质(thaumatin-like proteins, TLPs), 具有  $\beta$ -1,3 葡聚糖结合活性<sup>[1,26,68]</sup>、 $\beta$ -1,3 葡聚糖酶活性<sup>[69]</sup>、激酶活性<sup>[70]</sup>、肌动蛋白结合活性<sup>[71]</sup>、抗胰蛋白酶<sup>[72]</sup>、抗淀粉酶活性<sup>[72]</sup>及抑真菌活性等<sup>[1,26,70,73,74]</sup>, 其氨基酸序列与非洲西非竹筴(*Thaumatococcus danielli*)的甜蛋白质(thaumatin)高度同源, 故被称为类甜蛋白质. 甜蛋白质具有甜味但没有抗真菌的活性, 而类甜蛋白质没有甜味但具有抗真菌活性<sup>[1,26,70,73,74]</sup>. 在 TLPs 的三维结构中, 由 16 个保守的半胱氨酸残基构成的 8 个二硫键保证了 TLPs 结构的稳定性, TLP 中二硫键个数和位置都是高度保守的<sup>[75]</sup>. 在水稻基因组中有 33 个 TLP 编码基因(表 1, 表 S1). 外源 JA 处理和稻瘟病菌接种可使 PR5 (*TLP-D34*, Os12g43380)转录水平增高<sup>[27]</sup>. 超表达 PR5 可提高水稻对纹枯病的抗性<sup>[25,28-30]</sup>.

## 6 水稻 PR8 基因家族

Park 等人<sup>[39]</sup>在受稻瘟病感染的水稻叶片中鉴定到 1 个 III 型几丁质酶编码基因 *Oschib1* (Os10g28080)并同时发现一个相邻的成员 *Oschib2* (Os10g28120), 将其归为 PR8 家族, 这 2 个基因注释为糖基水解酶(glycosyl hydrolase). 在水稻基因组中注释为糖基水

解酶的基因共有 144 个, 其中 36 个为糖基水解酶家族 17 的成员, 根据文献[16,65]将其列入 PR2 中. 其余的 108 个糖基水解酶, 连同另外 74 个注释为糖基水解酶(glucosidase)的基因列入 PR8 中, 所以 PR8 成员总数为 182 个(表 1, 表 S1).

在稻瘟病菌或白叶枯病菌侵染水稻后, *OsChib1* 的转录水平大大增加, 在水稻-稻瘟病菌非亲和反应中 *Oschib1* 的上调更为快速; 另外, *OsChib1* 的转录也受 SA、乙烯、茉莉酸甲酯、 $H_2O_2$  和  $CuSO_4$  等处理的诱导<sup>[39]</sup>. Hou 等人<sup>[9]</sup>发现 PR8 成员(Os01g64110)在水稻苗期、分蘖期、孕穗期、开花期及成熟叶片中均表达, 其中成熟期的叶片中表达最多; 另外 Os01g64110 也受白叶枯病菌地诱导表达, 提示 PR8 在水稻正常生长和抗性反应中都发挥着作用. 编码葡萄糖苷酶的 *Gns9* 在胚芽鞘、黄化苗、愈伤组织、发育中的种子及根部表达量高, 但不受赤霉素、生长素、乙烯利、水杨酸、真菌激发子和伤害等处理的诱导<sup>[12]</sup>, 说明它可能在植物生长发育中发挥作用, 与抗性关系不大.

## 7 水稻 PR10 基因家族

在水稻基因组中有 10 个 PR10 基因(表 1, 表 S1). 其中 1996 年鉴定的 *PBZ1* (*OsPR10a*, *OsPR10*, Os12g36880)是第一个被鉴定出的 PR10 家庭成员<sup>[41]</sup>, 它受稻瘟病菌<sup>[13]</sup>、白叶枯病菌<sup>[7]</sup>及盐胁迫<sup>[45]</sup>的诱导表达. 另外, 体外表达的 PBZ1 蛋白质有 RNase 酶的活性, 并可诱发水稻悬浮培养细胞及烟草叶片的死亡<sup>[42]</sup>. *OsPR10a* 在水稻叶片中表达, 这可能与其在叶片中有效抵抗病原菌相关, 在病菌侵染 12 h 后转录水平增强, 一直持续到 144 h, *OsPR10b* 转录水平的积累是在病菌侵染 48 h 后, 属于后期诱导表达<sup>[43]</sup>. Jwa 等人<sup>[46]</sup>2001 年在茉莉酸诱导条件下发现一个表达水平提高的 PR10 家族成员, 被命名为 *JIOsPR10* (jasmonate inducible *OsPR10*), 该基因在正常生长和受到伤害的叶片中都检测不到转录信号, 但受稻瘟病菌的诱导. 后来又发现该基因编码的蛋白质在正常生长的花、根等组织中及在衰老及伤害条件下也会表达<sup>[47]</sup>. Hashimoto 等人<sup>[48]</sup>2004 年鉴定到一个受盐、旱、JA 和噬菌素及接种稻瘟病菌的诱导, 但不受低温、ABA 及 SA 的诱导的 PR10 成员, 由于其诱导表达一般只发生在根中, 因此被称为根特异的 *OsPR10* (root specific rice PR10, *RSOsPR10*). 进一步调查发现, *RSOsPR10* 可以受 JA 和乙烯的诱导, 但这种诱导可

以被 SA 所抑制; 另外转录因子 OsERF1 (Os04g46220) 的诱导上调往往发生在 *RSOsPR10* 之前; 由此推测, OsERF1 是响应 JA/乙烯反应的转录因子之一, 通过诱导 *RSOsPR10* 的表达在胁迫反应过程中发挥作用<sup>[49]</sup>. 此外, Bet V 是植物 PR10 家族中的保守结构域, 该结构域具有通过非共价相互作用结合多种配体的能力, 包括激动素(kinetin, KN)、脂肪酸、黄酮、油菜素内酯等<sup>[1]</sup>, 但水稻 PR10 的 Bet V 结构域的功能还没有报道.

## 8 水稻 PR13 基因家族

PR13 为硫素蛋白类, 在水稻基因组中有 48 个硫素编码基因(表 1, 表 S1). 硫素基因编码具有抗菌活性的蛋白质, 在水稻种子萌发时, 在水稻胚芽鞘中 PR13 (*Osthi1*, *Osthi4*, *Osthi5*, *Osthi6*, *Osthi7* 和 *Osthi8* 的混合转录本)转录水平很高, 帮助水稻种子抵抗病原物的侵染, 但随后迅速降低, 3 d 后已经检测不到其转录信号; 但如果用赤霉素(GA)和芸苔素(BL)共处理, 则可以抑制硫素的下降, 而 2 种试剂单独处理的效果较差, 说明 GA 和 BL 是相互协同的. JA 可以取代 GA 和 BL 的作用, 其浓度变化与硫素基因的转录变化相平行, 提示 JA 可以正调控硫素基因的转录. 在黄化苗中的硫素含量比较高, 但 JA 的含量却不高, 说明在暗条件下有另外的信号途径来保持硫素的水平<sup>[50]</sup>. 用含有 8987 个 EST 克隆的芯片筛选 ABA 或 GA 处理条件下在愈伤组织中转录发生变化的基因, 发现有 509 个基因的转录发生变化, 其中硫素编码基因(Os06g32160)在 2 种处理条件下都发生了变化, 进一步对硫素编码基因的上游序列进行分析, 找到了 ABA 响应元件、GA 响应元件及病原菌、干旱、低温等胁迫相关的响应元件<sup>[51]</sup>. 水稻体内表达的硫素虽然在胚芽鞘中也呈组成型表达, 但还是不足以抵抗通过某些水稻种子传播的细菌性病害, 如水稻伯克霍尔德氏菌 *Burkholderia plantarii* 和 *Burkholderia glumae*. 将燕麦的硫素基因(*Asthi1*)转化水稻, 可使水稻幼苗高水平的表达燕麦的硫素, 并有效地抵抗细菌的危害, 从而使植株正常生长<sup>[76]</sup>.

## 9 水稻 PR14 基因家族

PR14 属于脂转运蛋白编码基因, 该蛋白质具有转移多种脂肪复合物的作用. 通过基因组分析, 在水稻基因组中鉴定到 52 个 *LTP* 基因<sup>[77]</sup>. 实际上, 根据

水稻的基因组注释结果, 水稻中有 163 个 *LTP* 或其相似基因. 1994 年 Vignols 等人<sup>[52]</sup>以玉米的 *LTP* 基因为探针, 通过 Southern 分析表明水稻中的 *LTP* 是一个多基因家族; *LTPL7* (Os11g02369)在水稻胚芽鞘、叶片和盾片中大量表达, 在根和胚乳中也有表达, 花组织中未检测到. 随后, 又有 3 个水稻 *LTP* 基因被鉴定, 分别是 *a15* (*LTPL12*, Os12g02320), *b1* (*LTPL11*, Os12g02310) 和 *b21* (*LTPL26*, Os12g02300), 通过 Northern 分析发现, 它们在盐、SA 和 ABA 的诱导下有不同的表现特征<sup>[55]</sup>. *RLTP2* (*LTPL151*, Os03g02050) 基因被克隆, 其 mRNA 仅仅在成熟种子中积累; 在生长组织中, 其 mRNA 只有在受到 ABA、甘露醇和 NaCl 诱导后才表达<sup>[53]</sup>. 通过氨基酸的点突变, 鉴定了水稻 nsLTP2 (同 *RLTP2*, Os03g02050)与脂转运蛋白的重要结合位点, 其中 L8A, F36A 和 V49A 的突变会急剧地改变该蛋白质的四级结构并影响配体结合和脂转运能力, 说明这 3 个氨基酸发挥着重要作用<sup>[59]</sup>. 在水稻根部受病原真菌摩西球囊菌(*Glomus mosseae*)侵染后, *LTP* 基因(*a15*, *b1* 和 *b21*)的转录会发生变化, 主要表现为在真菌形成附着胞并穿透根表皮过程中表达上调; 而当真菌在根部组织中定植后则表达下降; 转基因水稻表达 *LTPb1/Gus* 的组织化学染色结果验证了 *LTP* 基因的转录变化; 同时 *LTP* 基因的上调与苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL, Os02g41680)基因的诱导相一致<sup>[78]</sup>. 体外表达的水稻 *LTP110* (Os11g02350)蛋白质可以抑制稻瘟病菌(*Pyricularia oryzae*)的孢子萌发, 但对白叶枯病菌的生长影响很小<sup>[60]</sup>. 水稻脂转运蛋白编码基因 *OsC6* (Os11g37280)在花粉发育中起重要作用, 该蛋白质具有油质结合活性, 在绒毡层细胞质、绒毡层胞外空间、囊壁中层、花粉囊小室、花粉外壁都有表达, 将 *OsC6* 基因沉默可导致绒毡层微粒体发育缺陷, 花粉外壁发育缺陷, 从而最终降低水稻花粉的育性<sup>[62]</sup>.

## 10 水稻的 PR15 和 PR16 基因家族

最初报道的 PR15 和 PR16 是草酸氧化酶(oxalate oxidase)和类草酸氧化酶(oxalate oxidase-like). 在水稻中有 12 个类萌蛋白质(germin-like protein, GLP), 将其归入 PR16 家族. 对另外 37 个注释为“带有 Cupin 结构域”, 但未归入 GLP 的蛋白质, 将其归入 PR15 家族. 水稻 PR15 的功能未见报道, 但有多篇报道表

明水稻 PR16 家族的 GLP 与抗病相关。在水稻第 8 号染色体上有一个主效 QTL, 其中含有 12 个 *OsGLP* 成员, 用 RNAi 技术干扰其中的几个或全部成员, 然后用稻瘟病菌接种, 发现 *OsGLP* 被抑制的程度与稻瘟病的敏感性高度相关, 表明这些 QTL 决定着水稻的抗病性<sup>[63]</sup>。水稻 GLP 蛋白质均定位于细胞壁上, 从这种位置特征推测, GLP 蛋白质是在侵染的早期真菌侵入水稻细胞之前行使保护水稻叶片的功能的<sup>[63]</sup>。*OsGLP1* (Os08g35760) 主要在水稻的绿色营养组织中表达, 用 RNAi 干扰技术将基因沉默后, 水稻表现出半矮化症状, 并且容易受到真菌的侵染; 将该基因转化烟草, 发现表达 *OsGLP1* 的烟草植株增强了对真菌病原物(*Fusarium solani*)的抗性<sup>[79]</sup>。*Os03g48750* 在水稻不同发育时期的叶片组织中均呈表达, 并且不受白叶枯病菌的诱导<sup>[9]</sup>, 推测其在水稻正常生长发育中也具有某种功能。

## 11 水稻的其他 PR 基因家族

PR6 为蛋白酶抑制剂, 水稻的胰蛋白酶抑制剂 (trypsin inhibitor)、半胱氨酸蛋白酶抑制剂(cysteine proteinase inhibitor) 和蛋白酶抑制剂 II 家族 (proteinase inhibitor II family) 共有 32 个成员。Qu 等人<sup>[35]</sup>研究了 7 个胰蛋白酶抑制剂, 发现它们的结构、组织表达及诱导方式有所不同, 其中 *RBB13-1* (Os01g03340) 具有抑制胰蛋白酶的活性, 但是不具有抑制胰凝乳蛋白酶的活性, 转基因 *RBB12-3* (Os01g03390) 的水稻具有稻瘟病抗性。PR7 为金属内肽酶(Metalloendoprotease), 在水稻基因组中有 3 个成员。PR9 家族属过氧化物酶类(Peroxidase), 在水稻基因组中共有 161 个成员。PR12 是防御素(defensin), 水稻基因组中有 60 个成员。PR11 是几丁质酶(Chitinase) 18 家族中的 class V<sup>[80]</sup>, 另外在大麦中新发现的 PR17 (Zinc-metalloproteinases)<sup>[81]</sup>及 PR18<sup>[1,82,83]</sup>等 3 个 PR 家族在水稻基因组中没有相关的注释基因。苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL) 也经常被作为病程相关基因<sup>[9,78]</sup>, 在水稻中有 8 个成员, 将其列入“其他”类别中, 随着工作的深入开展和数据的积累, 对这些 PR 基因的划分将会越来越准确。

## 12 水稻 PR 基因的特点、研究意义和展望

根据现有信息, 总结了水稻 PR 基因的几个特点: (1) 水稻 PR 基因的种类较多、数目也较大, 根据文

献报道和注释信息, 列出的水稻 PR 基因有 900 多个, 约占水稻注释基因的 2%。(2) PR 基因不但在水稻-病原物互作中表达发生变化, 而且有许多 PR 基因在非生物逆境胁迫、化学试剂处理及正常生长过程中都有表达或表达发生变化, 提示其大都具有较为广泛的功能(表 3)。(3) 从 PR 基因编码蛋白质的特性分析来看, 它们是处在生物反应的最下游, 在抗病反应中是处于与病原物反应第一线的“工蜂”。(4) PR 基因发生转录或表达变化的尺度比较大, 所以在多种反应中比较容易发现它们的变化。

从以上特点的分析可以看出, 水稻 PR 相关研究具有特殊且重要的理论意义和应用价值: (1) 由于 PR 基因在生物反应的最下游发挥作用, 与上游分子相比, 改变 PR 的表达对生物体系的扰动相对较小, 因此为 PR 的研究提供了一个相对简单的功能研究模式。(2) 处于下游的 PR 基因可能是不同生物反应的共享元件, 如果确定了在不同抗病途径都发挥作用的 PR 基因, 则通过调控该 PR 基因的表达可能实现一定程度的广谱抗性。(3) 不同家族的 PR 基因大都有较为清晰的生化特征, 它们协同作用使植物具备了抵抗病原物的能力, 对不同 PR 基因的研究可以解剖它们在抗病中的直接作用。(4) 由于 PR 的变化尺度较大, 其有望成为多种重要反应的分子标志物, 其中 *OsPR1a*, *OsPR1b* 和 *OsPR10a* (*PBZ1*) 等在多种生物过程中有较为广泛的变化, 对 PR 基因表达特征的系统鉴定可使之成为区分不同生物反应的工具。

对水稻 PR 基因的研究, 提出以下应予重点关注的几个方面。(1) 应加强水稻 PR 相关数据的整理, 利用芯片和高通量测序技术已经产生大量的转录数据; 另外, 利用基于质谱和抗体的蛋白质组学技术也积累了一些蛋白质表达的信息, 对数据库和文献中展示的信息进行系统整理可望加深对 PR 的整体了解。(2) 以水稻及其重要病原物(稻瘟病菌和白叶枯病菌等)为模式, 系统调查不同 PR 基因的表达, 包括亲或不亲和反应中的表达, 其中对诱导表达变化的定量和动态分析是尤其需要重点关注的。(3) 应加强对 PR 基因的顺式调控元件及上游的转录因子的研究, 作用于同一生物反应的 PR 基因可能具有相似的调控方式, 也就是说, 它们可能有保守的顺式调控元件或相同的转录因子。(4) 可通过遗传转化策略改变特定 PR 基因的表达并系统鉴定其对水稻抗病反应的影响等。(5) 加强与其他植物 PR 基因研究的横向沟通, 了

表3 *PR1a* 和 *PR1b* 在不同处理下的表达变化<sup>[3,4,7,8]a)</sup>

伤害 (cut)	茉莉酸	水杨酸	3-吲哚乙酸	赤霉素	乙烯	脱落酸	过氧化氢	斑螫素	草藻灭	白叶枯病菌	稻瘟病菌
	(JA)	(SA)	(IAA)	(GA)	(ET)	(ABA)	(H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> )	(CN)	(EN)	(Xoo)	( <i>M. grisea</i> )
	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b	1a/1b
光照(light)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	1a/1b	1a/1b
黑暗(dark)	+/-	+/-	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	1a/1b	1a/1b
光照下剂量效应(dose)	+/+	+/+	+/+	+/+	+/+	±/+	-/+	+/+	+/+	1a/1b	1a/1b
水杨酸(SA)	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
脱落酸(ABA)	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
激动素(KN)	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+
亚胺环己酮 (cycloheximide, CHX)	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
四环素(tetracycline, TET)	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±
星孢菌素 (staurosporine, ST)	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±	±/±
不亲和互作(R)										+/+	+/+
亲和互作(S <sub>R</sub> <sup>-</sup> )										+/+	+/+
亲和互作(S <sub>AV</sub> <sup>-</sup> )										+/+	+/+
不亲和互作(R)											+/+
亲和互作(S <sub>R</sub> <sup>+</sup> )											+/+

a) “+”诱导;“-”抑制;“±”无影响

解 PR 同源基因间在不同植物中的功能特征, 发现可能的 PR 功能和调控机理的保守性. 实际上, 在拟南芥、番茄和烟草等植物中也有大量的 PR 基因相关报道<sup>[69-73]</sup>, 综合 PR 基因的信息可望在植物大背景下形

成对 PR 的了解. 综上所述, 系统地开展水稻 PR 的研究对了解抗病机理、鉴定分子标志物及创造具有应用价值的抗病材料等具有重要的理论意义和应用价值.

## 参考文献

- van Loon L C, Rep M, Pieterse C M. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Annu Rev Phytopathol*, 2006, 44: 135-162
- van Loon L C, van Strien E A. The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. *Physiol Mol Plant Pathol*, 1999, 55: 85-97
- Agrawal G K, Jwa N S, Rakwal R. A novel rice (*Oryza sativa* L.) acidic *PR1* gene highly responsive to cut, phytohormones, and protein phosphatase inhibitors. *Biochem Biophys Res Commun*, 2000, 274: 157-165
- Agrawal G K, Rakwal R, Jwa N S. Rice (*Oryza sativa* L.) *OsPR1b* gene is phytohormonally regulated in close interaction with light signals. *Biochem Biophys Res Commun*, 2000, 278: 290-298
- Ponciano G, Yoshikawa M, Lee J L, et al. Pathogenesis-related gene expression in rice is correlated with developmentally controlled *Xa21*-mediated resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Physiol Mol Plant Pathol*, 2006, 69: 131-139
- Agrawal G K, Rakwal R, Jwa N S, et al. Signalling molecules and blast pathogen attack activates rice *OsPR1a* and *OsPR1b* genes: A model illustrating components participating during defence/stress response. *Plant Physiol Biochem*, 2001, 39: 1095-1103
- Wu Q, Hou M M, Li L Y, et al. Induction of pathogenesis-related proteins in rice bacterial resistant gene *XA21*-mediated interactions with *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *J Plant Pathol*, 2011, 93: 455-459
- Mitsuhashi I, Iwai T, Seo S, et al. Characteristic expression of twelve rice *PR1* family genes in response to pathogen infection, wounding, and defense-related signal compounds (121/180). *Mol Genet Genomics*, 2008, 279: 415-427
- Hou M, Xu W, Bai H, et al. Characteristic expression of rice pathogenesis-related proteins in rice leaves during interactions with *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Cell Rep*, 2012, 31: 895-904
- Liu H, Wang X, Zhang H, et al. A rice serine carboxypeptidase-like gene *OsBISCP1* is involved in regulation of defense responses against biotic and oxidative stress. *Gene*, 2008, 420: 57-65
- Nishizawa Y, Saruta M, Nakazono K, et al. Characterization of transgenic rice plants over-expressing the stress-inducible beta-glucanase gene *Gns1*. *Plant Mol Biol*, 2003, 51: 143-152
- Romero G O, Simmons C, Yaneshita M, et al. Characterization of rice endo- $\beta$ -glucanase genes (*Gns2-Gns14*) defines a new subgroup within the gene family. *Gene*, 1998, 223: 311-320
- Kim S T, Kim S G, Hwang D H, et al. Proteomic analysis of pathogen-responsive proteins from rice leaves induced by rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Proteomics*, 2004, 4: 3569-3578
- Nakazaki T, Tsukiyama T, Okumoto Y, et al. Distribution, structure, organ-specific expression, and phylogenetic analysis of the pathogenesis-related protein-3 chitinase gene family in rice (*Oryza sativa* L.). *Genome*, 2006, 49: 619-630
- Datta K, Tu J, Oliva N, et al. Enhanced resistance to sheath blight by constitutive expression of infection-related rice chitinase in transgenic elite indica rice cultivars. *Plant Sci*, 2001, 160: 405-414
- Truong N H, Park S M, Nishizawa Y, et al. Structure, heterologous expression, and properties of rice (*Oryza sativa* L.) family 19 chitinases. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2003, 67: 1063-1070
- Miyamoto K, Shimizu T, Lin F, et al. Identification of an E-box motif responsible for the expression of jasmonic acid-induced chitinase gene *OsChia4a* in rice. *J Plant Physiol*, 2012, 169: 621-627
- Nishizawa Y, Nishio Z, Nakazono K, et al. Enhanced resistance to blast (*Magnaporthe grisea*) in transgenic Japonica rice by constitutive expression of rice chitinase. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 383-390
- Sridevi G, Parameswari C, Sabapathi N, et al. Combined expression of chitinase and  $\beta$ -1,3-glucanase genes in indica rice (*Oryza sativa* L.) enhances resistance against *Rhizoctonia solani*. *Plant Sci*, 2008, 175: 283-290
- 余贤美, 艾呈祥, 郑服丛. 水稻 CO39 几丁质酶基因的克隆. *热带作物学报*, 2008, 29: 64-67
- Agrawal G K, Jwa N S, Han K S, et al. Isolation of a novel rice *PR4* type gene whose mRNA expression is modulated by blast pathogen attack and signaling components. *Plant Physiol Biochem*, 2003, 41: 81-90
- Wang N, Xiao B, Xiong L. Identification of a cluster of *PR4*-like genes involved in stress responses in rice. *J Plant Physiol*, 2011, 168: 2212-2224

- 23 Zhu T, Song F, Zheng Z. Molecular characterization of the rice pathogenesis-related protein, OsPR-4b, and its antifungal activity against *Rhizoctonia solani*. *J Phytopathol*, 2006, 154: 378–384
- 24 朱廷恒, 罗红丽, 宋凤鸣, 等. 水稻病程相关蛋白基因 *OsPR-4b* 启动子的克隆及缺失体构建. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2005, 31: 22–26
- 25 Datta K, Velazhahan R, Oliva N, et al. Over-expression of the cloned rice thaumatin-like protein (PR-5) gene in transgenic rice plants enhances environmental friendly resistance to *Rhizoctonia solani* causing sheath blight disease. *Theor Appl Genet*, 1999, 98: 1138–1145
- 26 Agrawal G K, Rakwal R, Yonekura M, et al. Proteome analysis of differentially displayed proteins as a tool for investigating ozone stress in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Proteomics*, 2002, 2: 947–959
- 27 Schweizer P, Buchala A, Silverman P, et al. Jasmonate-inducible genes are activated in rice by pathogen attack without a concomitant increase in endogenous jasmonic acid levels. *Plant Physiol*, 1997, 114: 79–88
- 28 Velazhahan R, Chen-Cole K, Anuratha C S, et al. Induction of thaumatin-like proteins (TLPs) in *Rhizoctonia solani*-infected rice and characterization of two new cDNA clones. *Physiol Plant*, 1998, 102: 21–28
- 29 Naseri G, Sohani M M, Pourmassalehgou A, et al. In planta transformation of rice (*Oryza sativa*) using thaumatin-like protein gene for enhancing resistance to sheath blight. *Afr J Biotechnol*, 2012, 11: 7885–7893
- 30 Maruthasalam S, Kalpana K, Kumar K K, et al. Pyramiding transgenic resistance in elite indica rice cultivars against the sheath blight and bacterial blight. *Plant Cell Rep*, 2007, 26: 791–804
- 31 Wang X, Zafian P, Choudhary M, et al. The PR5K receptor protein kinase from *Arabidopsis thaliana* is structurally related to a family of plant defense proteins. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1996, 93: 2598–2602
- 32 徐文静, 李莉云, 史佳楠, 等. Bowman-Birk 胰蛋白酶抑制剂在水稻叶片生长和种子萌发过程中的表达. *农业生物技术学报*, 2012, 20: 246–253
- 33 Rakwal R, Agrawal G K, Jwa N S. Characterization of a rice (*Oryza sativa* L.) Bowman-Birk proteinase inhibitor: Tightly light regulated induction in response to cut, jasmonic acid, ethylene and protein phosphatase 2A inhibitors. *Gene*, 2001, 263: 189–198
- 34 陈军, 毛盛勤, 谢阳, 等. 水稻中一个 25 kD Bowman-Birk 蛋白酶抑制剂的表达和抑制活性分析. *科学通报*, 2005, 50: 2501–2508
- 35 Qu L J, Chen J, Liu M, et al. Molecular cloning and functional analysis of a novel type of Bowman-Birk inhibitor gene family in rice. *Plant Physiol*, 2003, 133: 560–570
- 36 Abe K, Emori Y, Kondo H, et al. Molecular cloning of a cysteine proteinase inhibitor of rice (oryzacystatin). Homology with animal cystatins and transient expression in the ripening process of rice seeds. *J Biol Chem*, 1987, 262: 16793–16797
- 37 Kondo H, Abe K, Nishimura I, et al. Two distinct cystatin species in rice seeds with different specificities against cysteine proteinases. Molecular cloning, expression, and biochemical studies on oryzacystatin-II. *J Biol Chem*, 1990, 265: 15832–15837
- 38 Martinez M, Abraham Z, Carbonero P, et al. Comparative phylogenetic analysis of cystatin gene families from *Arabidopsis*, rice and barley. *Mol Genet Genomics*, 2005, 273: 423–432
- 39 Park C H, Kim S, Park J Y, et al. Molecular characterization of a pathogenesis-related protein 8 gene encoding a class III chitinase in rice. *Mol Cells*, 2004, 17: 144–150
- 40 Reimann C, Ringli C, Dudler R. Complementary DNA cloning and sequence analysis of a pathogen-induced putative peroxidase from rice. *Plant Physiol*, 1992, 100: 1611–1612
- 41 Midoh N, Iwata M. Cloning and characterization of a probenazole-inducible gene for an intracellular pathogenesis-related protein in rice. *Plant Cell Physiol*, 1996, 37: 9–18
- 42 Kim S G, Kim S T, Wang Y, et al. The RNase activity of rice probenazole-induced protein 1 (PBZ1) plays a key role in cell death in plants. *Mol Cells*, 2011, 31: 25–31
- 43 McGee J D, Hamer J E, Hodges T K. Characterization of a *PR-10* pathogenesis-related gene family induced in rice during infection with *Magnaporthe grisea*. *Mol Plant Microbe Interact*, 2001, 14: 877–886
- 44 Rakwal R, Agrawal G K, Yonekura M. Separation of proteins from stressed rice (*Oryza sativa* L.) leaf tissues by two-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis: Induction of pathogenesis-related and cellular protectant proteins by jasmonic acid, UV irradiation and copper chloride. *Electrophoresis*, 1999, 20: 3472–3478
- 45 Moons A, Prinsen E, Bauw G, et al. Antagonistic effects of abscisic acid and jasmonates on salt stress-inducible transcripts in rice roots. *Plant Cell*, 1997, 9: 2243–2259
- 46 Jwa N S, Agrawal G K, Rakwal R, et al. Molecular cloning and characterization of a novel jasmonate inducible pathogenesis-related class 10 protein gene, *JIOsPR10*, from Rice (*Oryza sativa* L.) seedling leaves. *Biochem Biophys Res Commun*, 2001, 286: 973–983
- 47 Kim S T, Yu S, Kang Y H, et al. The rice pathogen-related protein 10 (JIOsPR10) is induced by abiotic and biotic stresses and exhibits ribonuclease activity. *Plant Cell Rep*, 2008, 27: 593–603
- 48 Hashimoto M, Kisseleva L, Sawa S, et al. A novel rice PR10 protein, RSOsPR10, specifically induced in roots by biotic and abiotic stresses, possibly via the jasmonic acid signaling pathway. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45: 550–559

- 49 Takeuchi K, Gyohda A, Tominaga M, et al. *RSOsPR10* expression in response to environmental stresses is regulated antagonistically by jasmonate/ethylene and salicylic acid signaling pathways in rice roots. *Plant Cell Physiol*, 2011, 52: 1686–1696
- 50 Kitanaga Y, Jian C, Hasegawa M, et al. Sequential regulation of gibberellin, brassinosteroid, and jasmonic acid biosynthesis occurs in rice coleoptiles to control the transcript levels of anti-microbial thionin genes. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2006, 70: 2410–2419
- 51 Yazaki J, Kishimoto N, Nagata Y, et al. Genomics approach to abscisic acid- and gibberellin-responsive genes in rice. *DNA Res*, 2003, 10: 249–261
- 52 Vignols F, Lund G, Pammi S, et al. Characterization of a rice gene coding for a lipid transfer protein. *Gene*, 1994, 142: 265–270
- 53 García-Garrido J M, Menossi M, Puigdomenech P, et al. Characterization of a gene encoding an abscisic acid-inducible type-2 lipid transfer protein from rice. *FEBS Lett*, 1998, 428: 193–199
- 54 Guiderdoni E, Cordero M J, Vignols F, et al. Inducibility by pathogen attack and developmental regulation of the rice *Ltp1* gene. *Plant Mol Biol*, 2002, 49: 683–699
- 55 Vignols F, Wigger M, García-Garrido J M, et al. Rice lipid transfer protein (LTP) genes belong to a complex multigene family and are differentially regulated. *Gene*, 1997, 195: 177–186
- 56 Kim T H, Park J H, Kim M C, et al. Cutin monomer induces expression of the rice *OsLTP5* lipid transfer protein gene. *J Plant Physiol*, 2008, 165: 345–349
- 57 Samuel D, Liu Y J, Cheng C S, et al. Solution structure of plant nonspecific lipid transfer protein-2 from rice (*Oryza sativa*). *J Biol Chem*, 2002, 277: 35267–35273
- 58 Liu Y J, Samuel D, Lin C H, et al. Purification and characterization of a novel 7-kDa non-specific lipid transfer protein-2 from rice (*Oryza sativa*). *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 294: 535–540
- 59 Cheng C S, Chen M N, Lai Y T, et al. Mutagenesis study of rice nonspecific lipid transfer protein 2 reveals residues that contribute to structure and ligand binding. *Proteins*, 2008, 70: 695–706
- 60 Ge X, Chen J, Li N, et al. Resistance function of rice lipid transfer protein LTP110. *J Biochem Mol Biol*, 2003, 36: 603–607
- 61 刘晓斐, 徐久振, 侯宇清, 等. 水稻脂质转移蛋白基因的分离和分析. *植物学报*, 1999, 41: 736–740
- 62 Zhang D, Liang W, Yin C, et al. OsC6, encoding a lipid transfer protein, is required for postmeiotic anther development in rice. *Plant Physiol*, 2010, 154: 149–162
- 63 Davidson R, Manosalva P, Snelling J, et al. Rice germin-like proteins: allelic diversity and relationships to early stress responses. *Rice*, 2010, 3: 43–55
- 64 Ryals J A, Neuenschwander U H, Willits M G, et al. Systemic acquired resistance. *Plant Cell*, 1996, 8: 1809–1819
- 65 Simmons C R, Litts J C, Huang N, et al. Structure of a rice beta-glucanase gene regulated by ethylene, cytokinin, wounding, salicylic acid and fungal elicitors. *Plant Mol Biol*, 1992, 18: 33–45
- 66 Lamb C J, Ryals J A, Ward E R, et al. Emerging strategies for enhancing crop resistance to microbial pathogens. *Biotechnol*, 1992, 10: 1436–1445
- 67 Rushton P J, Reinstadler A, Lipka V, et al. Synthetic plant promoters containing defined regulatory elements provide novel insights into pathogen- and wound-induced signaling. *Plant Cell*, 2002, 14: 749–762
- 68 Trudel J, Grenier J, Potvin C, et al. Several thaumatin-like proteins bind to beta-1,3-glucans. *Plant Physiol*, 1998, 118: 1431–1438
- 69 Menu-Bouaouiche L, Vriet C, Peumans W J, et al. A molecular basis for the endo-beta 1,3-glucanase activity of the thaumatin-like proteins from edible fruits. *Biochimie*, 2003, 85: 123–131
- 70 Petre B, Major I, Rouhier N, et al. Genome-wide analysis of eukaryote thaumatin-like proteins (TLPs) with an emphasis on poplar. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 33
- 71 Takemoto D, Furuse K, Doke N, et al. Identification of chitinase and osmotin-like protein as actin-binding proteins in suspension-cultured potato cells. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 441–448
- 72 Schimoler-O'Rourke R, Richardson M, Selitrennikoff C P. Zeamatin inhibits trypsin and  $\alpha$ -amylase activities. *Appl Environ Microbiol*, 2001, 67: 2365–2366
- 73 Vigers A J, Wiedemann S, Roberts W K, et al. Thaumatin-like pathogenesis-related proteins are antifungal. *Plant Sci*, 1992, 83: 155–161
- 74 Punja Z K. Transgenic carrots expressing a thaumatin-like protein display enhanced resistance to several fungal pathogens. *Can J Plant Pathol*, 2005, 27: 291–296
- 75 Ghosh R, Chakrabarti C. Crystal structure analysis of NP24-I: A thaumatin-like protein. *Planta*, 2008, 228: 883–890
- 76 Iwai T, Kaku H, Honkura R, et al. Enhanced resistance to seed-transmitted bacterial diseases in transgenic rice plants overproducing an oat cell-wall-bound thionin. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, 15: 515–521
- 77 Boutrot F, Chantret N, Gautier M F. Genome-wide analysis of the rice and *Arabidopsis non-specific lipid transfer protein (nsLtp)* gene families and identification of wheat *nsLtp* genes by EST data mining. *BMC Genomics*, 2008, 9: 86–104

- 78 Blilou I, Ocampo J A, García-Garrido J M. Induction of *Ltp* (lipid transfer protein) and *Pal* (phenylalanine ammonia-lyase) gene expression in rice roots colonized by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1969–1977
- 79 Banerjee J, Maiti M K. Functional role of rice germin-like protein 1 in regulation of plant height and disease resistance. *Biochem Biophys Res Commun*, 2010, 394: 178–183
- 80 Collinge D B, Kragh K M, Mikkelsen J D, et al. Plant chitinases. *Plant J*, 1993, 3: 31–40
- 81 Christensen A B, Cho B H, Naesby M, et al. The molecular characterization of two barley proteins establishes the novel PR-17 family of pathogenesis-related proteins. *Mol Plant Pathol*, 2002, 3: 135–144
- 82 Custers J H, Harrison S J, Sela-Buurlage M B, et al. Isolation and characterisation of a class of carbohydrate oxidases from higher plants, with a role in active defence. *Plant J*, 2004, 39: 147–160
- 83 van Hellemond E W, Leferink N G, Heuts D P, et al. Occurrence and biocatalytic potential of carbohydrate oxidases. *Adv Appl Microbiol*, 2006, 60: 17–54

---

## Pathogenesis-related genes in rice

DOU ShiJuan, GUAN MingLi, LI LiYun & LIU GuoZhen

*College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001, China*

Pathogenesis-related (PR) genes have been reported in almost every kind of plant. Their widespread distribution, sequence similarity and conserved functions support the view that PR genes play important roles. PR genes were originally identified in plants infected by a pathogen; however, a recent report revealed that the expression of PR genes may be elevated during aging, mechanical wounding, abiotic stress, hormone treatments and even under normal growth and development conditions. The inconsistent nomenclature and large numbers of PR genes make their functional investigation difficult. In this paper, we collected reports for rice PR genes, and listed the names, annotations, and functions of representative PR genes. We also summarized their expressions during disease resistance, abiotic stress and in transgenic PR plants. Importantly, we correlated the genes with different names in the literature on the basis of locus number and their amino acid sequences. In addition, we discussed the significance of PR genes from different perspectives.

**rice, pathogenesis-related genes, disease resistance, stress tolerance, development**

doi: 10.1360/972012-1831

---

### 补充材料

表 S1 水稻 PR 家族成员的编号、注释及聚类分析

本文以上补充材料见网络版 [csb.scichina.com](http://csb.scichina.com)。补充材料为作者提供的原始数据，作者对其学术质量和内容负责。