文章编号：1005-0906(2026)01-0056-09 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20260107

ZmPOD基因家族鉴定及生物和非生物胁迫下的表达分析

魏萱承[1,2],郭子旭[2,3],张子健[2],高雪春[2],王超群[2],吴伟林[1],刘相国[2]

(1.延边大学农学院,吉林 延吉 133002; 2.吉林省农业科学院/(中国农业科技东北创新中心),长春 130000;
3.吉林农业科技学院,吉林 吉林 132101)

摘 要：系统鉴定获得129个玉米POD基因家族成员,基于系统发育分析,将玉米的129个*POD*基因划分为4组,均匀分布于玉米的10条染色体上,在1、2、5、9、10号染色体上均出现了基因组复制事件。种间共线性分析中与拟南芥仅有两个共线性基因,在单子叶与双子叶植物中存在较大差异。启动子顺式作用元件分析表明,ZmPOD基因家族对光和激素响应较为敏感,特别是激素中的脱落酸和茉莉酸,顺式作用元件分别为618个和488个。在紫外线和灰斑病胁迫下,*ZmPOD8*、*ZmPOD14*、*ZmPOD16*和*ZmPOD87*基因表达量显著提高,不存在同一基因同时响应多种胁迫的现象。

关键词：玉米;ZmPOD基因家族;生物信息学;胁迫;基因表达

中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Identification of the ZmPOD Gene Family and Expression Analysis Under Biotic and Abiotic Stresses

WEI Xuan-cheng[1,2], GUO Zi-xu[2,3], ZHANG Zi-jian[2], GAO Xue-chun[2],
WANG Chao-qun[2], WU WEI-lin[1], LIU Xiang-guo[2]

(1. *College of Agriculture, Yanbian University, Yanji* 133002;
2. *Jilin Academy of Agricultural Sciences*(*Northeast Agricultural Research Center of China*), *Changchun* 130000;
3. *Jilin Agricultural Science and Technology University, Jilin* 132101, China)

Abstract: This study systematically identified 129 members of the maize peroxidase(POD)gene family. Based on phylogenetic analysis, these 129 maize *POD* genes were divided into four groups, which were randomly distributed across the 10 chromosomes of maize. Genomic duplication events occurred on chromosomes 1, 2, 5, 9, and 10. In the interspecific collinearity analysis, there are only two collinear genes with *Arabidopsis thaliana*, indicating significant differences between monocotyledonous and dicotyledonous plants. Analysis of the cis-acting elements on both sides of the promoter indicates that the ZmPOD family genes are relatively sensitive to light and hormones. Especially for abscisic acid and jasmonic acid in hormones, there are 618 and 488 cis-acting elements respectively. Under the stress of ultraviolet radiation and gray leaf spot disease, the expression levels of *ZmPOD8*, *ZmPOD14*, *ZmPOD16*, and *ZmPOD87* genes swere significantly upregulated, and no single gene was found to respond to multiple stresses simultaneously.

Key words: Maize ; ZmPOD gene family; Bioinformatics; Stress; Gene expression

玉米是我国重要的粮食作物,其产量极易受到极端天气影响。干旱、高温、冷害胁迫、盐碱都会造成玉米的大规模减产[1-2]。因此,针对玉米的抗逆性研究至关重要[3]。大量研究表明,植物在响应非生物胁迫过程中会产生大量的活性氧,通过提高植物抗氧化酶的活性,有助于消除活性氧对组织的伤害,可以在一定程度上增强植物的抗逆性[4]。*POD*基因在玉米的不同生长时期中均有表达,玉米的生长发育、逆境胁迫响应及种子萌发都与之相关[5]。

过氧化物酶(Peroxidase,POD)是植物体内普遍

录用日期：2025-01-15

基金项目：国家自然科学基金面上项目(32171928)

作者简介：魏萱承(1999-),男,内蒙古乌海人,硕士,主要从事玉米基因工程研究。E-mail:weixuancheng2022@163.com

郭子旭为本文共同第一作者。

刘相国和吴伟林为本文通信作者。

且活性较高的酶,其关键作用在于清除体内多余的活性氧[6]。POD通过催化以过氧化氢(H_2O_2)为电子受体的多种氧化还原反应,将H_2O_2分解为对细胞无毒的水,同时催化各种底物的氧化[7]。过氧化物酶可细分为血红素过氧化物酶和非血红素过氧化物酶两大类[8],其中大多数血红素过氧化物酶又可根据来源不同被划分为动物过氧化物酶和非动物过氧化物酶。植物中存在的非动物过氧化物酶主要属于III类过氧化物酶(Class IIIP rxs)[9]。II类和III类过氧化物酶具有糖基化特性,含有钙离子,并具备4~5个二硫键,都包含信号肽,该信号肽能够引导氧化物酶穿过内质网[10-11]。III类过氧化物酶在所有陆生植物中构成了一个庞大的多基因家族,通常分泌到细胞壁或外质体隔室和液泡中[12]。这些酶在两个不同的催化循环中发挥关键作用,通过清除多余的活性氧,增强植物在非生物胁迫下的抗性,从而适应复杂多变的环境[13]。

关于过氧化物酶的研究已经扩展到了多个物种,包括拟南芥[14]、水稻[15]、大豆[16]和木薯[17]等。在拟南芥中,研究人员共鉴定到73个POD基因家族,*AtPrx52*和*AtPrx72*被证实参与根和茎的木质化,*AtPrx34*在病原体侵染反应中起作用,许多成员在干旱、高盐、损伤、H_2O_2等胁迫下表达量发生显著变化。过氧化物酶RCI3受到冷胁迫的诱导,但在光照条件下,冷胁迫对RCI3的诱导作用受到负调控。此外,*RCI3*还被发现参与调控拟南芥的渗透胁迫和盐胁迫响应[14]。大豆中共鉴定到124个POD基因家族,有23个POD家族基因在耐旱系与干旱敏感系间存在显著差异表达,其中*GsPOD40*通过增强紫外线照射条件下大豆的光合作用和抗氧化酶活性,从而减轻ROS诱导的氧化损伤,增强大豆的耐旱性[15]。在木薯中共鉴定到85个POD基因家族,其中*MePOD17*在木薯发育前期盐胁迫下表达,但14 d之后其表达被完全抑制[16]。此外,木薯的POD基因家族研究主要针对木薯采摘后褐化问题,*POD*能够有效抑制木薯的生理变质。水稻中共鉴定到138个POD家族基因,大量水稻*POD*基因在干旱、盐胁迫、低温、重金属(如铝、砷)胁迫下被诱导表达,在清除过量ROS、维持氧化还原平衡中发挥关键作用。研究表明,*OsPRX30*通过调控过氧化物酶(POD)的活性和活性氧(ROS)的含量,进而调节植株对白叶枯病的抗性。*OsPRX30*的表达水平则受到含有AT-hook结构域的转录因子*OsATH1*的调控。进一步的研究表明,*OsATH1*通过调节*OsPRX30*启动子区域内的组蛋白H3乙酰化水平,进而影响*OsPRX30*的表达,从而实现对白叶枯病抗性的调控[17]。*POD*基因在部分单子叶植物中通过调节H_2O_2水平影响细胞壁伸长,进而调控根系和幼苗叶片的生长[18]。在双子叶植物西葫芦当中,过量表达*APrx*基因同样可以使根和芽发育得更长[19]。

本研究利用玉米基因组数据库获得POD基因家族,从理化性质分析、系统进化关系、基因结构、保守结构域、启动子顺式作用元件、共线性等方面进行系统分析,为进一步探讨玉米*POD*基因的功能提供参考。

1　材料与方法

1.1　玉米POD基因家族鉴定

玉米基因序列和蛋白序列下载自玉米MaizeGDB数据库(Zm-B73-REFERENCE-NAM-5.0, https://www.maizegdb.org)。从Pfam数据库(https://pfam.xfam.org/)下载过氧化物酶(PF00141)的隐马尔可夫模型文件,并使用HMMER3.0软件搜索玉米基因组,筛选E<10^{-5}的候选POD蛋白并提交到保守结构域数据库(CDD, https://www. ncbi.nlm.nih.gov/cdd/?term=)以确认POD蛋白的存在,根据其染色体位置顺序对非冗余序列进行命名。ExPASy(https://web.expasy.org/ protparam/)用于分析POD蛋白的基本理化性质。亚细胞定位采用WoLFPSORT (https://psort.hgc.jp/)进行预测。使用EMBO-SS针头工具(https://www.ebi.ac.uk/Tools /psa/emboss_needle/)进行全局序列比对,以确定POD成员之间的相似性和同一性。使用MEME(https://meme-suite.org/meme/tools/ meme)分析POD的保守基序(基序数设置为10),并使用TBtools软件绘制基因结构图谱。

1.2　玉米POD基因家族种内聚类分析

使用ClustalXv1.83生成多个序列比对。在MEGA11中采用最大似然法(Maximum Likelihood)构建玉米系统发育树。使用成对删除选项和距离模型进行校正。为了统计可靠性,对1 000次重复进行bootstrap分析,以评估每个节点的显著性。

1.3　基因结构及互作蛋白分析

使用在线MEME软件(http://www.OMI csclass.com/article/67)分析玉米POD家族成员的基序结构,其中基序的最大数量设置为20,基序的最小宽度设置为6,基序的最大宽度设置为50。从玉米的基因组注释文件中提取玉米*POD*基因的结构,包括CDS和UTR。最后,使用TBtools v2.101进行可视化分析。使用STRING(版本11.0)分析玉米POD蛋白的互作蛋白网络。

1.4 染色体定位分析

染色体定位和全基因组复制事件分析使用TBtools中的MCScanX软件，检测*ZmPOD*基因之间的全基因组复制和串联复制关系以及物种之间的遗传协方差。染色体位置是从基因注释文件(GFF)中获得并使用TBtools软件进行可视化。

1.5 玉米POD启动子中顺式作用元件的分析

从MaizeGDP数据库中提取每个玉米POD起始密码子上游的2 000 bp序列，并使用PlantCARE预测启动子的顺式作用元件(http://bioinfor- matics.psb.ugent.be/webtools /plantcare/html/)，所有顺式作用元件按照注释类别进行归纳。

1.6 玉米POD基因家族基因的表达模式分析

利用MaizeGDB数据库中的qTeller(https://qteller.maizegdb.org/genes by name B73v5.php)模块，下载玉米POD基因家族成员在不同组织以及非生物胁迫中的转录组表达量数据，使用迈维代谢云平台软件绘制热图。

1.7 实时定量q-PCR

玉米在非生物胁迫下的表达模式实验，选取B73玉米自交系[由吉林省农业科学院(中国农业科技东北创新中心)农业生物技术研究所提供]的根部组织和叶部组织提取总RNA并进行实时荧光定量PCR(quantitative real-time PCR,q RT-PCR)。总RNA提取使用RNA-easy Isolation Reagent试剂盒(南京诺唯赞生物科技股份有限公司)；反转录使用Hi Fi Script c DNA Synthesis Kit试剂盒(南京诺唯赞生物科技股份有限公司)。程序设定和体系参考Ace Q q PCR SYBR Green Master Mix说明书(南京诺唯赞生物科技股份有限公司)，在CFX96 Real Time PCR仪器(Bio-Rad，美国)上进行q RT-PCR，以*Actin*为内参基因，分别进行3次生物学重复和技术性重复，基因相对表达量的计算公式为$2^{-\Delta\Delta Ct}$。

2 结果与分析

2.1 玉米POD基因家族鉴定与蛋白理化性质分析

通过对玉米POD基因家族的全基因组鉴定，共鉴定到273个包含POD结构域的家族基因。其中，人工去除144个重复的蛋白质序列，最终共鉴定到129个*POD*基因，多于拟南芥和杨树中的*POD*基因。通过理化性质分析，POD蛋白分子量较大，多数在20 000以上；肽链长度从158到1 063个氨基酸不等，平均为364个氨基酸；多数POD家族蛋白不稳定指数均≤40，为稳定蛋白；POD蛋白家族脂肪指数均在80以上；POD家族蛋白为疏水性蛋白且热稳定性较好。

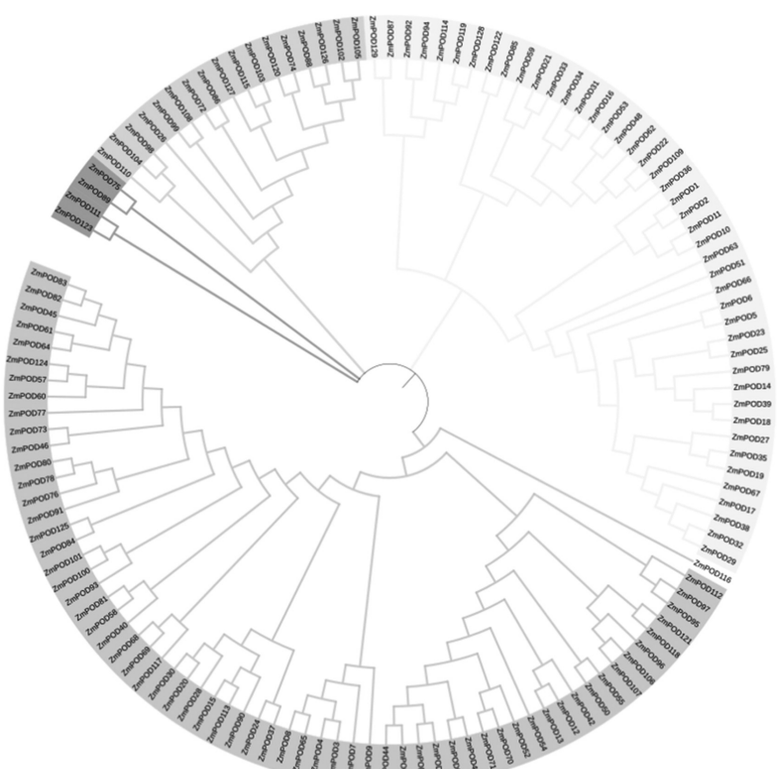


图1 玉米POD基因家族系统发育分析

Fig.1 Phylogenetic analysis of POD gene families in maize

2.2　玉米POD蛋白家族系统发育分析与基因结构分析

基于系统发育分析,ZmPOD家族可以分为4组(Ⅰ-Ⅳ)。每组成员分布不均匀,第Ⅰ组成员数量最多,第Ⅳ组成员数量最少(图1),通常聚在同一分组的*ZmPOD*基因表现出相似的序列结构。在玉米POD蛋白中共鉴定出10个保守基序(图2)。使用Pfam和SMART程序对MEME分析得到的保守基序进行注释。基序1、2、3、4对POD域进行编码,所有ZmPOD蛋白都包含1个或多个POD基序。大多数密切相关的成员具有相同的基因结构,表明同一亚家族内的POD蛋白之间存在功能相似性。在水稻和拟南芥中,根据进化的保守性,POD基因家族均被划分为7个进化分支。这些分支中的基因主要与植物的发育、根和茎的木质化以及胁迫响应有关。玉米中POD基因家族在进化上仅有4个分支,家族内进化关系更为简洁,在功能划分上也更加清晰。此外,还检测到一些功能未知的亚家族特异性基序,表明这些基序可能是亚家族特异性功能所必需的。

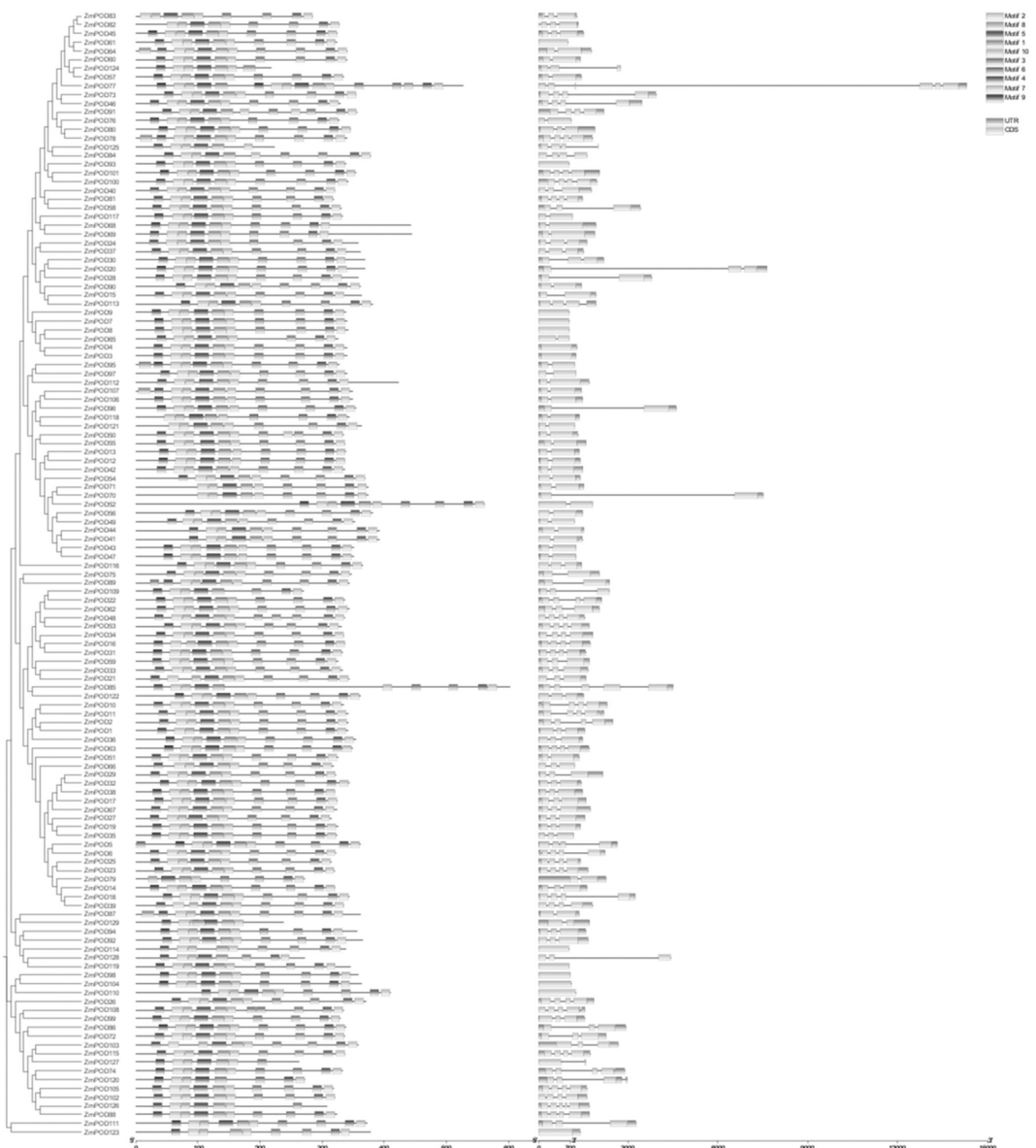


图2　玉米POD基因家族motif分析

Fig.2　Motif analysis of maize POD gene family

2.3　玉米*ZmPOD*基因的染色体分布及共线性分析

为了确定玉米不同染色体上*ZmPODs*的分布,构建了染色体图谱。结果表明,129个*ZmPODs*分布在10条染色体上,呈随机分布。如图3所示,2号和7号染色体包含最多的*ZmPODs*(18个);4号染色体分布最少,仅存在6个*ZmPODs*。在ZmPOD家族成

员中普遍存在串联重复，这表明玉米POD基因家族存在大量功能冗余。*ZmPOD*基因的种内共线性分析显示，有超过30对重复基因(图4)。由*ZmPODs*与水稻、高粱、拟南芥的种间共线性分析结果看出，玉米*ZmPOD*基因和水稻*OsPOD*基因间有118个同源基因对，和拟南芥*AtPOD*基因间有两个同源基因对，和高粱*SbPOD*之间有111个同源基因对(图5)。在进化关系上越近的物种，种间共线性基因越多，并且这些基因对可能具有相似的功能，甚至来自共同的祖先，在基因的功能研究中，具有一定的参考价值。

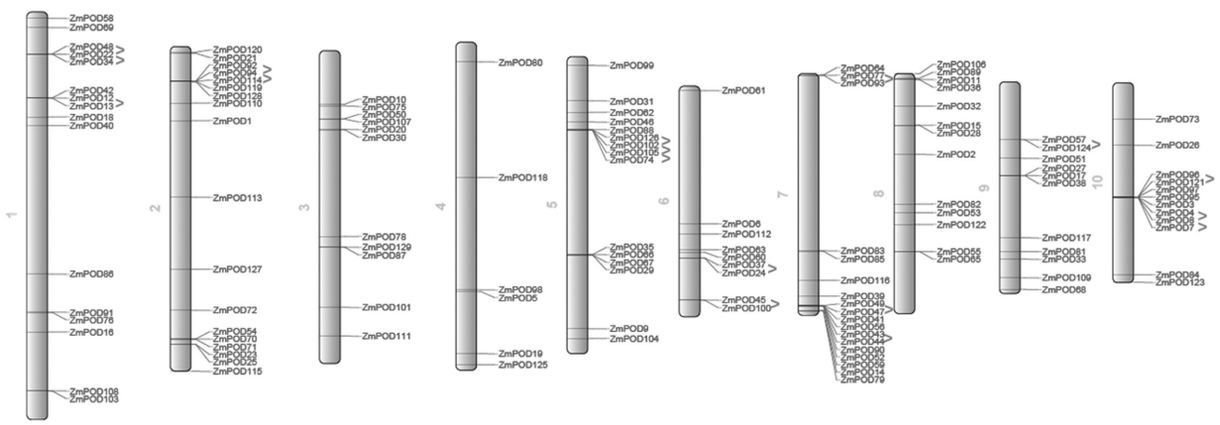


图3 玉米POD基因家族染色体定位分析

Fig.3 Chromosome mapping analysis of maize POD gene family

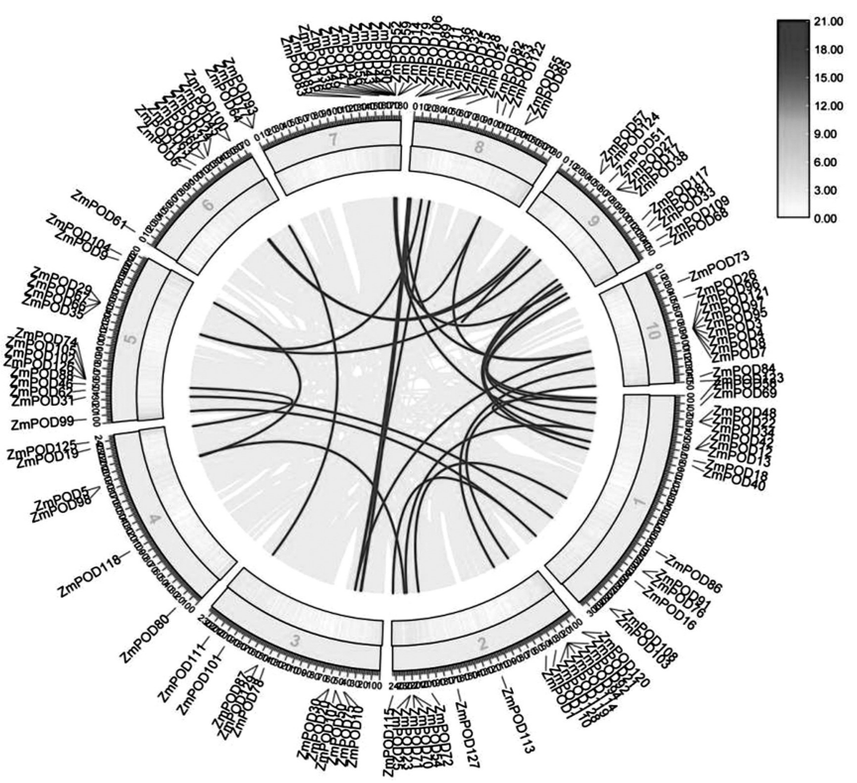
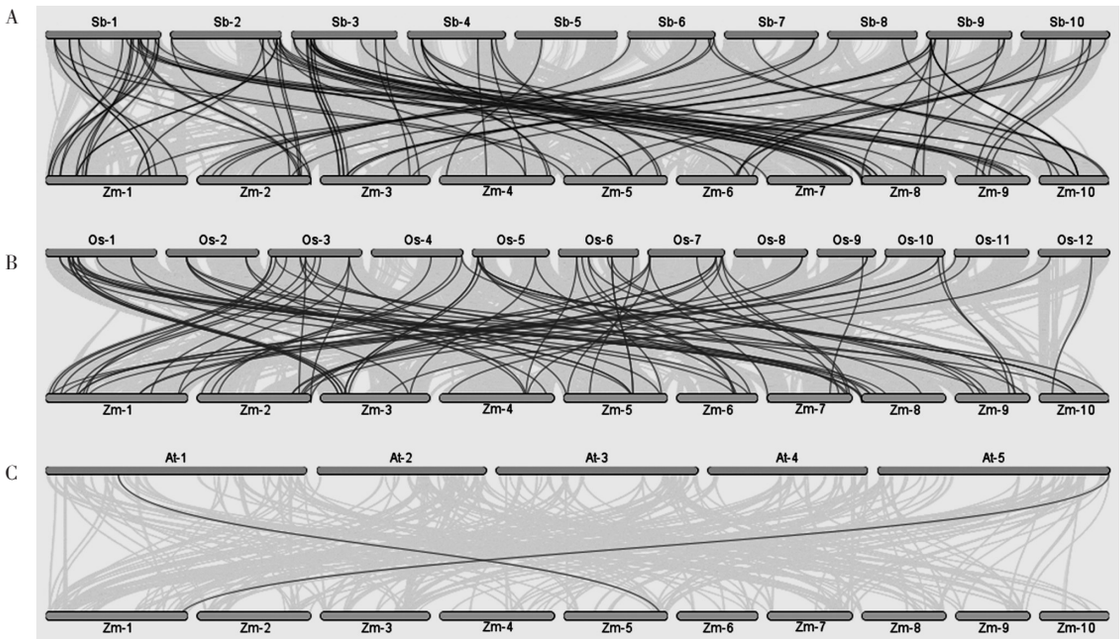


图4 玉米POD基因家族种内共线性分析

Fig.4 Intraspecific collinearity analysis of maize POD gene family

2.4 玉米POD蛋白家族互作蛋白分析

对ZmPOD家族的蛋白质互作进行预测。预测结果表明，有5个蛋白均与ZmPOD家族蛋白产生互作。如图6所示，分别为Cl4921_1(肉桂醇脱氢酶)、CAD2(肉桂醇脱氢酶2)、B4FWF9_MAIZE(细胞色素P450还原酶)、B4FJW4_MAIZE(肉桂醇脱氢酶9)、A0A1D6PSW8(依赖FAD的黄素蛋白氧化还原酶)。以上互作蛋白均与木质素合成和抗氧化相关，说明ZmPOD家族参与生物和非生物胁迫应答可能通过参与木质素合成和抗氧化过程实现。



注:A为玉米与高粱的POD蛋白家族物种间共线性分析;B为玉米与水稻的POD蛋白家族物种间共线性分析;C为玉米与拟南芥的POD蛋白家族物种间共线性分析

Note: A, Inter species collinearity analysis of POD protein family in maize and sorghum; B, Inter species collinearity analysis of POD protein family in maize and rice; C, Inter species collinearity analysis of POD protein family in maize and Arabidopsis thaliana

图5　玉米POD基因家族物种间共线性分析

Fig.5　Inter species collinearity analysis of maize POD gene family

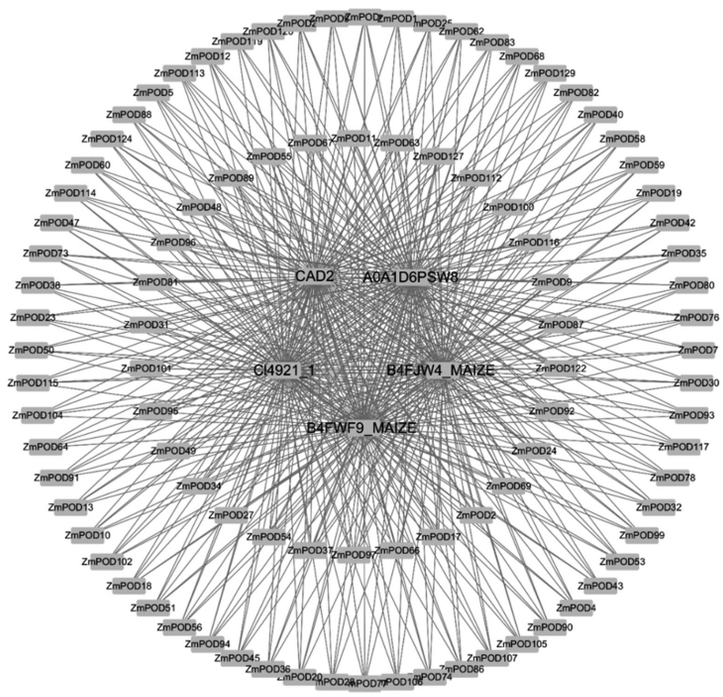


图6　玉米POD蛋白家族互作蛋白分析

Fig.6　Analysis of POD gene family interacting proteins in maize

2.5　玉米POD家族蛋白启动子顺式作用元件

为便于预测*ZmPOD*基因所具有的潜在功能,对*ZmPOD*基因起始密码子ATG上游2 000 bp的序列进行分析,共预测到3 818个功能不同的顺式作用元件。将所有顺式作用元件分为4个类型,包括光响应途径(Light Responsiveness)、激素响应途径 (Hor-

mone Responsiveness)、胁迫响应途径(Stress Responsiveness)、组织/器官/发育特异性表达(Tissue/Organ/Developmental Specificity)。从顺式元件统计结果可知,ZmPOD基因家族对光和激素响应较为敏感,特别是激素中的脱落酸和茉莉酸,顺式作用元件分别为618个和488个,表明ZmPOD基因家族响应生物和非生物胁迫很可能是间接地通过相应激素变化而产生应答的。

2.6 玉米POD基因家族在不同发育时期的表达模式分析

为了研究玉米*POD*基因在不同时期的表达模式,分析21个不同发育时期的玉米转录表达数据。POD家族基因存在明显的组织表达特异性,并且大部分的*POD*基因在根中特异性表达。玉米花粉中有7个*POD*基因(*ZmPOD70*、*ZmPOD69*、*ZmPOD104*、*ZmPOD98*、*ZmPOD68*、*ZmPOD112*、*ZmPOD128*)特异性表达,5个*POD*基因(*ZmPOD19*、*ZmPOD24*、*ZmPOD99*、*ZmPOD127*、*ZmPOD105*)在穗位叶特异性表达,*ZmPOD32*、*ZmPOD122*在胚乳(授粉后12 d)中特异性表达,有6个*POD*基因(*ZmPOD65*、*ZmPOD48*、*ZmPOD18*、*ZmPOD108*、*ZmPOD7*、*ZmPOD27*)在果皮中高表达。

2.7 玉米POD基因家族在不同非生物胁迫的表达模式分析

利用已发表的玉米转录组数据,研究POD基因家族生物和非生物胁迫下的表达模式,非生物胁迫主要包含紫外胁迫、盐胁迫、热胁迫和冷胁迫。结果表明,大部分POD基因家族在紫外线(UV)胁迫下,表达水平显著升高;冷胁迫、盐胁迫和热胁迫也有部分基因表达量上调,不存在同时响应多种非生物胁迫的POD家族基因,说明尽管部分POD家族基因可能存在功能上的冗余,但仍有明确的分工。在生物胁迫的表达量模式中,大部分POD基因家族对炭疽病和灰斑病胁迫有积极的响应,表达量显著上调。在炭疽病侵染的24~48 h过程中,*ZmPOD63*、*ZmPOD72*、*ZmPOD87*等表达量均持续上调,说明以上基因在炭疽病的防御中持续发挥作用。

为进一步分析ZmPOD基因家族对生物和非生物胁迫的响应,选择在两类胁迫条件下均显著上调的4个ZmPOD家族基因(*ZmPOD87*、*ZmPOD8*、*ZmPOD16*、*ZmPOD14*),在紫外线、灰斑病胁迫条件下进行荧光定量PCR分析,结果如图7所示。在紫外线照射条件下,*ZmPOD87*、*ZmPOD8*、*ZmPOD16*和*ZmPOD14*表达量均呈极显著上调;在灰斑病胁迫条件下,*ZmPOD87*、*ZmPOD8*、*ZmPOD16*和*ZmPOD14*在穗下叶和穗上叶中均有不同程度的上调表达。研究结果证实,ZmPOD基因家族在应对生物和非生物胁迫方面发挥了重要作用,家族不同成员间有明确的分工和组织特异性,并且具有一定的功能冗余。

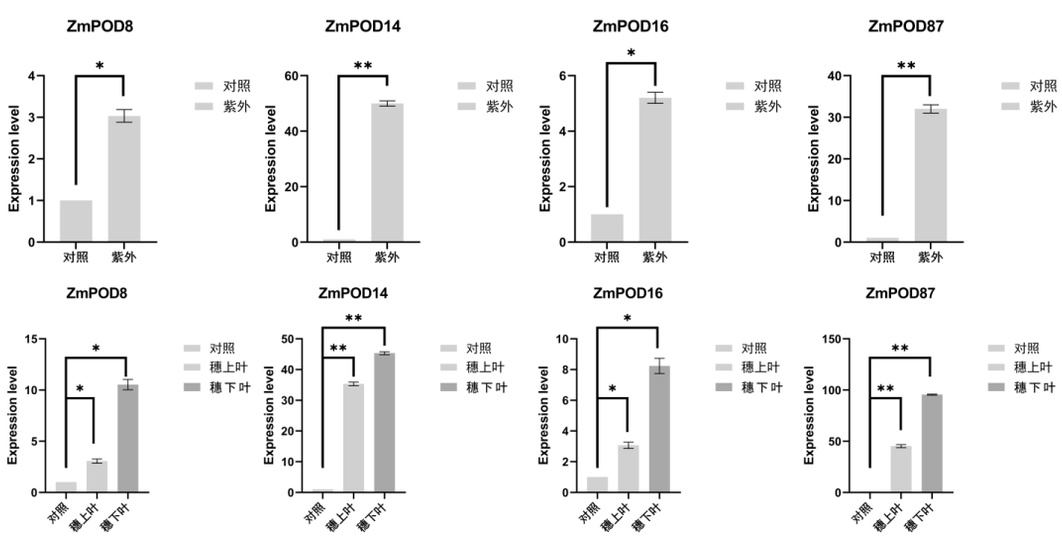


图7 玉米POD蛋白在紫外线、灰斑病胁迫下的表达量分析

Fig.7 Expression analysis of maize POD protein under UV and gray board disease stress

3 结论与讨论

POD是植物中的一个大型多基因家族,在植物生长和发育过程中对不利自然条件的响应中起关键作用[20-22]。尽管在拟南芥、水稻和甜橙中已有相关研究,但在玉米中尚未开展POD基因家族的全基因组鉴定及相关研究工作。

基因复制是基因组进化和功能分化的关键动力

之一[23-24]。在进化历史过程中,大多数高等植物都经历了多倍体化,是植物提高环境适应性的普遍现象[25]。在棉花[26]、二穗短柄草[27]、葡萄[28]的POD基因家族进化过程中,均发生过基因串联重复,该现象是POD家族基因演化的主要驱动力之一[29]。在本研究中,玉米的1号、2号、5号、6号、7号、9号和10号染色体上均出现了基因串联重复现象,表明POD基因家族在玉米中存在物种特异性扩张。物种间共线性分析表明,玉米和水稻物种之间存在118对共线性基因,其中部分水稻*POD*基因在玉米中存在多个同源基因。同时种间共线性分析也表明,在玉米中存在大量结构和序列相似基因,进一步证明了玉米POD家族存在大量的串联重复基因和片段重复基因,同时也暗示POD基因家族中存在大量功能冗余的基因。

许多研究表明,POD在活性氧清除、木质素生物合成、抗病防御响应、激素代谢调控、次生代谢物合成方面发挥重要作用[30-31],其功能主要表现在提高植物对生物和非生物胁迫的抗性方面。通过POD基因家族的系统发育分析以及在玉米中的各组织部位表达量分析表明,该基因家族具有明显的组织特异性。通过生物和非生物胁迫下的表达模式分析表明,该基因家族具有胁迫诱导型表达模式,对紫外线胁迫、冷胁迫、热胁迫、盐胁迫等均有不同程度的响应,特别是紫外线胁迫,大部分ZmPOD基因家族均显著上调。在非生物胁迫方面,POD基因家族表现出了高度的功能分化,在灰斑病和炭疽病胁迫下的表达模式分析表明,没有同时响应两种胁迫的ZmPOD基因家族。此外在POD基因家族的启动子顺式作用元件分析以及互作蛋白分析中发现,POD基因家族响应胁迫主要受激素调控,特别是脱落酸和茉莉酸。在防御逆境胁迫中发挥作用主要依赖其催化活性,其中包括催化木质素前体、增加细胞壁韧性、清除活性氧、减少对细胞膜的损伤,催化真菌毒素降解等方面。

综上所述,ZmPOD基因家族在防御生物和非生物胁迫方面发挥了重要作用,家族内不同成员有明确的分工和组织特异性,并且存在一定的功能冗余。

参考文献:

[1] IPCC. Climate change 2022: lmpacts, adaptation and vulner-ability [D]. Cambridge: Cambridge University Press, 2022 .

[2] BASSU S, BRISSON N, DURAND J L, et al. How do various maize crop models vary in their responses to climate change factors[J]. Global Change Biol., 2014, 20(7): 2301-2330 .

[3] 李懿璞,许政晗,蔺雅楠,等 . 玉米耐盐生理与分子机制研究进展[J] . 广东农业科学,2024, 51(12):1-10 .

LI Y P, XU Z H, LAN Y N, et al. Research progress on the physiological and molecular mechanisms of salt tolerance in maize[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2024, 51(12): 1-10. (in Chinese)

[4] SU P S, YAN S, LI W, et al. A member of wheat class ll Peroxidase gene family,TaPRx- 2A, enhanced the tolerance of salt stress[J]. BMC Plant Biol., 2020, 20(1): 392.

[5] MOHAMMADI R. Efficiency of yield-based drought tolerance indices to identify tolerant genotypes in durum wheat[J]. Euphyica, 2016, 211: 71-89.

[6] FUJIYAMA K, TAAKEMURA H, SHIBAYAMA S, et al. Structure of the horseradish peroxidaseis ozymec genes[J]. Eur. J. Biochem, 1988, 173: 681-687.

[7] MATHE C, BARRE A, JOURDA C, et al. Evolution and expression of class II peroxidases[J]. Arch Biochem Biophys, 2010, 500: 58-65.

[8] PIONTEK K, SMITH A T, BLODIG W. Structure and function of sign in peroxidases[J]. Biochem Soc Trans, 2001, 29(Pt2): 111-116 .

[9] DUROUX L, WELINDER K G. The peroxidase gene family in plants: aphylo gene ticover view[J]. Journal of Molecular Evolution, 2003, 57 (4): 397-407.

[10] KIDWAI M, AHMAD I Z, CHAKRABARTY D. Class III peroxidase: an indispensable enzyme for biotic/abiotic stress tolerance and a potent candidate for crop improvement[J]. Plant Cell Rep., 2020, 39: 1381-1393.

[11] ADA D V, ANA S F, et al. Cloning and characterization of a basic IAA oxidase associated with root induction in *Vitis vinifera*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2004, 42(7-8): 609-615.

[12] LI Y H, KAJITA S Y, YAMAMOTO H, et al. Down-regulation of an anionic peroxidase in transgenic aspen and its effect on lignin characteristics[J]. Journal of Plant Research, 2003, 116(3): 175-182.

[13] LLORENTE F, LOPEZ C R M, CAZMLA R, et al. Anovelcold inducible gene from *Arabidopsis*, *RCI3*, encodesa peroxidase that constitutes a component for stress tolerance[J]. Plant J., 2002, 32(1): 13-24.

[14] TEIXERIRA F K, MENEZES B L, MARGIS R, et al. Analysis of the molecular evolutionary history of the ascorbate peroxidase gene family: inferences from the rice genome[J]. J. Mol. Evol., 2004, 59: 761-770.

[15] YOSHIDA K, KAOTHIEN P, MATSUI T, et al. Molecular biology and application of plant peroxidase genes[J]. Appl Microbiol Biotechnol, 2003, 60(6): 665-670.

[16] FREITAS C D T, COSTA J H, GERMANO TA, et al. Class III plant peroxidases: From classification to physiological functions[J]. Int. J. Biol. Macromol, 2024, 263(Pt 1).

[17] LIU H, DONG S, LI M, et al. The Class III peroxidase gene OsPrx30, transcriptionally modulated by the AT-hook protein OsATH1, mediates rice bacterial blight-induced ROS accumulation[J]. J. Integr Plant Biol., 2021, 63(2): 393-408.

[18] CORDOBA-PEDREGOSA M D, CORDOBA-FILALBA J M, GONZALEZ-REVES J A. Zonal changes in ascorbate and hydrogen peroxide contents, peroxidase. and ascobaterelated enzyme activities in onion roots[J]. Plant Physiol, 2003, 131: 697-706.

[19] COSIO C, KEVERS C, PENELC, et al. An anionic class III peroxi-

dase from Zucchini may regulate hypocotyl elongation through its auxin oxidase activity[J]. Planta, 2009, 229: 823-836.

[20] 王静,刘仑,杨勇,等 . 烟草过氧化物酶基因*NtPOD2*的克隆及表达分析[J] . 生物技术通报,2019,35(12):24-30 .
WANG J, LIU L, YANG Y, et al. Cloning and expression analysis of tobacco peroxidase gene *NtPOD2*[J]. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(12): 24-30. (in Chinese)

[21] GAO C, WANG Y, et al. Cloning of ten peroxidase(POD) genes from *Tamarix hispida* and characterization of their responses to abiotic stress[J]. Plant Molecular Biology Reporter, 2010, 28(1): 77-89.

[22] FRANCOZ E, RANOCHA P, et al. Roles of cell wall peroxidases in plant development[J]. Phytochemistry, 2015, 112: 15-21.

[23] MAGADUM S, BANERJEE U, MURUGAN P, et al. Gene duplication as a major force in evolution[J]. Journal of Genetics, 2013, 92 (1): 155-161.

[24] ADAMS K L, WENDEL J F. Allele-specific, bi-directional silencing of an alcohol dehydrogenase gene in different organs of interspecific diploid cotton hybrids[J]. Genetics, 2025, 171(4): 2139-2142.

[25] FENG X, CHEN Q, WU W, et al. Genomic evidence for rediploidization and adaptive evolution following the whole-genome triplication[J]. Nat. Commun, 2014, 15(1): 1635.

[26] FRIEDMAN W E. The meaning of Darwin's 'abominable mystery' [J]. Am. J. Bot., 2009, 96: 5-21.

[27] 邓茳明,熊格生,袁小玲,等 . 棉花不同耐高温品系的SOD、POD、CAT活性和MDA含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应[J] . 棉花学报, 2010, 22(3): 242-247 .
DENG J M, XIONG G S, YUAN X L, et al. Differences in SOD, POD, CAT activities and MDA content among different high-temperature tolerant cotton strains and their response to high temperature stress during peak flowering period[J]. Cotton Journal, 2010, 22 (3): 242-247. (in Chinese)

[28] LUO N, YU X, NIE G, et al. Specific peroxidases differentiate *Brachypodium distachyon* accessions and are associated with drought tolerance traits[J]. Ann. Bot., 2016, 118(2): 259-270.

[29] XIAO H, WANG C, KHAN N, et al. Genome-wide identification of the class III POD gene family and their expression profiling in grapevine(*Vitis vinifera* L)[J]. BMC Genomics, 2020(21): 444.

[30] WU C, DING X, DING Z, et al. The class III peroxidase(POD) gene family in cassava: identification, phylogeny, duplication, and expression[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20 (11): 65-72.

[31] 龙国辉,武鹏雨,付嘉智,等 . 过氧化物酶调控木质素合成研究进展[J] . 现代农业科技,2021(23):47-49 .
LONG G H, WU P Y, FU J Z, et al. Research progress on peroxidase regulation of lignin synthesis[J]. Modern Agricultural Technology, 2021(23): 47-49. (in Chinese)

[32] JOSE A G, TERESA S, HERNAN C, et al. Non-destructive sampling procedure forbiochemical or gene expression studies on postharvest physiological deterioration of cassava roots[J]. Postharvest Biology & Technology, 2013, 86(Complete): 529-535.

(责任编辑:李万良)

(上接第55页)

[70] WANG C, LU G, HAO Y, et al. *ABP9*, a maize bZIP transcription factor, enhances tolerance to salt and drought in transgenic cotton [J]. Planta, 2017, 246(3): 453-469.

[71] YAN J, LIU Y, YAN J, et al. The salt-activated *CBF1/CBF2/CBF3-GALS1* module fine-tunes galactan-induced salt hypersensitivity in *arabidopsis*[J]. J. Integr. Plant Biol., 2023, 65(8): 1904-1917.

[72] JIANG H, SHI Y, LIU J, et al. Natural polymorphism of *ZmICE1* contributes to amino acid metabolism that impacts cold tolerance in maize[J]. Nat. Plants, 2022, 8(10): 1176-1190.

[73] IZADI-DARBANDI A, ALAMELDIN H, NAMJOO N, et al. Introducing sorghum *DREB2* gene in maize(*Zea mays* L.) to improve drought and salinity tolerance[J]. Biotechnol. Appl. Biochem., 2023, 70(4): 1480-1488.

[74] LI S, ZHAO Q, ZHU D, et al. A DREB-Like transcription factor from maize(*Zea mays*), *ZmDREB4.1*, plays a negative role in plant growth and development[J]. Front. Plant Sci., 2018(9): 395.

[75] XIAO S, ZANG J, PEI Y, et al. Activation of mitochondrial *orf355* gene expression by a nuclear-encoded DREB transcription factor causes cytoplasmic male sterility in maize[J]. Mol. Plant, 2020, 13 (9): 1270-1283.

[76] MA Y, DAI X, XU Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice [J]. Cell, 2015, 160(6): 1209-1921.

[77] SAADO I, CHIA KS, BETZ R, et al. Effector-mediated relocalization of a maize lipoxygenase protein triggers susceptibility to ustilago maydis[J]. Plant Cell, 2022, 34(7): 2785-2805.

[78] GAO H, CUI J, LIU S, et al. Natural variations of *ZmSRO1d* modulate the trade-off between drought resistance and yield by affecting ZmRBOHC-mediated stomatal ROS production in maize[J]. Mol. Plant, 2022, 15(10): 1558-1574.

[79] ZHU D, CHANG Y, PEI T, et al. MAPK-like protein 1 positively regulates maize seedling drought sensitivity by suppressing ABA biosynthesis[J]. Plant J., 2020, 102(4): 747-760.

[80] GUO Q, LI X, NIU L, et al. Transcription-associated metabolomic adjustments in maize occur during combined drought and cold stress[J]. Plant Physiol., 2021, 186(1): 677-695.

[81] MA C, LI R, SUN Y, et al. *ZmMYC2s* play important roles in maize responses to simulated herbivory and jasmonate[J]. J. Integr. Plant Biol., 2023, 65(4): 1041-1058.

[82] QI H, LIANG K, KE Y, et al. Advances of *Apetala2/Ethylene* response factors in regulating development and stress response in maize[J]. Int. J. Mol. Sci., 2023, 24(6): 5416.

[83] YACTAYO-CHANG J P, BLOCK A K. The impact of climate change on maize chemical defenses[J]. Biochem. J., 2023, 480(16): 1285-1298.

(责任编辑:李万良)