

스트레스 관련 화합물 처리 및 병원균 감염에 의한 고구마 산성 퍼옥시다제 *swpa2*의 발현 유도

김윤희^{1,2}, 류선화¹, 김기연¹, 권석윤¹, 방재욱², 곽상수^{1*}
¹한국생명공학연구원 환경생명공학연구소, ²충남대학교 생물학과

Induction of a Sweetpotato Anion Peroxidase *swpa2* Gene Expression by Stress-related Chemicals and *Pectobacterium chrysanthemi*

Yun-Hee Kim^{1,2}, Sun-Hwa Ryu¹, Kee-Yeun Kim¹, Suk-Yoon Kwon¹, Jae-Wook Bang² and Sang-Soo Kwak^{1*}

¹Laboratory of Environmental Biotechnology, Korea Research Institute of Bioscience and
Biotechnology (KRIBB), 52 Eoeun-dong, Yuseong, Daejeon 305-806, Korea

²Department of Biology, Chungnam National University, Daejeon 305-763, Korea

ABSTRACT Expression of an anionic peroxidase *swpa2* gene isolated from cultured cells of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) was investigated under various stress conditions by RT-PCR. The *swpa2* gene was not expressed in any tissues of intact sweetpotato plant grown at the normal condition. The expression of this gene was strongly induced in leaf tissue by treatment of H₂O₂ (440 mM). Treatment of NaCl (100 mM), ABA (0.1 mM) and methyl jasmonate (MeJA, 0.1 mM) also induced the expression of *swpa2* gene. Interestingly, salicylic acid (SA, 0.1 mM) did not induce the expression of *swpa2* gene, indicating that anionic *swpa2* POD is differently involved in SA and MeJA signaling pathways. In addition, *swpa2* gene was strongly induced in sweetpotato leaf tissues infected with *Pectobacterium chrysanthemi*, indicating that *swpa2* is involved in defense related to the pathogenesis of *P. chrysanthemi* in sweetpotato plants. These results strongly suggest that *swpa2* gene is involved in overcoming oxidative stresses caused by both abiotic and biotic stress.

Key words: Peroxidase, sweetpotato, stress-related chemicals, oxidative stress, *Pectobacterium chrysanthemi*

서 론

Peroxidase (POD, E.C. 1.11.1.7)는 식물을 포함한 생물계 전체에 존재하며, 효소반응에는 과산화수소(hydrogen peroxide)와 다양한 종류의 생체물질을 전자공여체로 사용한다 (Hiraga et al. 2001). 고등식물의 POD는 기관발생, 세포의 다당류 cross-linking, 세포벽의 lignification, suberization에 의한 상처 치유, 병원균과 곤충에 대한 방어 및 auxin 대사와 같은 다양

한 생리작용에 관여하는 식물생장에 중요한 효소이다 (Mader and Fussl 1982; Roberts et al. 1988; Felton et al. 1989; Ye et al. 1990; Zimmerlin 1994; Gazaryan et al. 1996). 또한 POD의 발현은 조직 특이적이며, 외부 환경스트레스와 식물의 생장단계에 따라 조절되는 것으로 밝혀지고 있다 (Omann et al. 1993; Baga et al. 1995; Klotz et al. 1998).

POD는 일반적으로 외부의 다양한 조건에 의해 그 활성이 증가되기 때문에 환경스트레스의 내성인자로 간주된다. 또한 POD는 기질로서 식물체 내의 여러가지 이차대사산물을 이용할 수 있을 뿐 아니라 많은 종류의 동위효소 (isoenzyme)가 존재하는 것으로 알려져 있다 (Welinder 1992; Lagrimini.

*Corresponding author Tel 042-860-4432 Fax 042-860-4608
E-mail: sskwak@kribb.re.kr

1996). 각 POD 동위효소의 기능을 구명하기 위해서는 각 동위효소를 암호화하는 cDNA를 분리하여 유전자 특성을 분석하는 것은 매우 중요한 일로 간주된다. 최근 유전체학의 급속한 발전으로 애기장대 (*Arabidopsis thaliana*)에는 3개의 guaiacol-type POD 유전자가 존재하는 것으로 밝혀졌으나 아직 개별 POD 유전자의 생리적인 역할에 대해서는 대부분 모르는 실정이다 (Welinder et al. 2002; Tognolli et al. 2002). 한편 벼에서는 21개 퍼옥시다제 유전자의 발현이 조사된 바 있다 (Hiraga et al. 2000).

저자들은 배양세포가 높은 산화스트레스에서 배양되고 있음에 착안하여, 100여종의 식물세포주를 대상으로 POD 활성을 조사한 결과, 식물 배양세포의 평균 POD 활성은 식물체에 비해 월등히 높았으며, 특히 고구마 배양세포는 지금까지 보고된 어떤 식물체 및 배양세포보다 높은 POD 활성을 가지는 세포주로 선발할 수 있었다 (Kim et al. 1994; Kwak et al. 1995). POD 고흡성 고구마 배양세포에서 10종의 POD cDNA를 분리하여 식물체 조직별, 배양세포 성장단계별 및 각종 스트레스 조건에 대해 각 유전자의 발현특성을 조사한 바 있다 (Huh et al. 1997; Kim et al. 1999; Park et al. 2003a).

저자들에 의해 분리된 POD cDNA 가운데 산성의 *swpa2* 유전자는 배양세포에서 강하게 발현되었으나, 정상적인 조건에서 자란 식물체에서는 전혀 발현되지 않는 특징이 있다. 그러나 *swpa2* 유전자는 상처 (wounding), 저온 (4°C) 및 오존 (ozone)에 의해 발현이 강하게 유도되었다 (Kim et al. 1999). 최근 *swpa2* 유전자를 코드하는 genomic clone (SWPA2)를 분리하여 형질전환 담배식물체 및 배양세포에서 promoter의 특성을 규명한 결과, SWPA2 promoter는 산화스트레스에 발현이 조절되는 산업적 가치가 높은 promoter임이 확인되었다 (Kim et al. 2003; Choi et al. 2003, Kwon et al. 2003). 본 연구에서는 *swpa2* 유전자의 발현특성을 보다 다양한 스트레스 관점에 조사하기 위하여 스트레스 관련 화합물 및 병원균에 의한 발현 유도를 RT-PCR로 조사하였다.

재료 및 방법

식물재료

고구마 (*Ipomoea batatas* L. Lam. cv. White star) 식물체는 온실에서 건강하게 1개월 동안 자란 것을 사용하였으며, 스트레스 처리를 위해 위에서 3번째 위치의 어린잎을 사용하였다. 고구마 배양세포는 POD 고흡성 세포주로 선발된 세포주(SP-47)를 사용하여 보고된 방법으로 배양하였다 (Kim et al. 1994; Kwak et al. 1995). 1 mg/L 2,4-D와 30 g/L sucrose를 포함한 LS (Linsmaier and Skoog 1965) 액체배지 50 mL를 함유한 250 mL Erlenmeyer flask에 세포 생장량 1 g을 접종하여 25°C 암상태에서 현탁배양 (100 rpm)하였으며, 배양세포는 14일 간격

으로 계대배양 하였다. 실험에 사용한 현탁배양세포는 세포성장 정지기에 해당하는 계대배양 후 14일째 되는 것을 사용하였다.

스트레스 관련 화합물의 처리

스트레스 관련 화합물의 처리는 엽병이 붙은 잎을 각각의 처리 용액 30 mL가 포함된 50 mL Falcon tube에 25°C에서 48시간 담가 두는 것으로 하였다. H₂O₂ (440 mM)와 NaCl (100 mM)의 처리는 대조군으로써 멸균수를 이용하였고, abscisic acid (ABA), salicylic acid (SA), methyl jasmonate (MeJA)는 각각 100 µM 농도로 처리하였으며 대조군으로는 0.1% DMSO 용액을 사용하였다. 처리한 시료는 수확 후 즉시 액체질소탱크에 보관하여 사용하였다. MeJA (Wako Chemicals, Japan)를 제외한 화합물은 Sigma사 (USA) 제품을 사용하였다.

병원균 처리

병원균은 고구마의 줄기 및 뿌리에 무름병을 유발시키는 *Pectobacterium chrysanthemi* (KCTC 2569)를 사용하였다 (Clark and Moyer 1988). 병원균의 접종은 9개의 잎절편 (leaf disc, 직경 18 mm)을 페트리디쉬 (직경 15 mm)에 넣고, 1.3 X 10⁴ cell/mL이 되도록 멸균 증류수로 희석한 박테리아 배양액을 사용하였으며 대조군으로 멸균 증류수를 사용하였다. 접종 후 8 시간과 20 시간째의 total RNA를 분리하여 RT-PCR 분석을 통해 발현패턴을 조사하였다.

RT-PCR 분석

사용한 *swpa2* 유전자의 발현을 조사하기 위해 식물체재료로부터 LiCl법 (Naqvi et al. 1998)으로 total RNA를 추출하였으며, RT-PCR 분석은 RT-PCR kit (Gibco BRL, Eggenstein, Germany)로 하였다. 2 µg의 RNA를 역전사시켜 cDNA를 합성한 후, *swpa2*에 특이적인 primer (5'-TTAATATTGAA AACCCCTT-3' 및 5'-CATTTCGACCAACGTTATTAC-3', 유전자의 3-UTR 부위에 위치하며 180 nt 길이의 산물이 생성됨)를 사용하여 유전자의 3-UTR 부분을 공급자 매뉴얼에 따라 증폭하였다. 시료 mRNA 양을 보정하기 위한 내부 대조군으로는 β-actin (sense primer, 5'-TGGACTCTGGTGATGGT GTC-3; antisense primer, 5'-CCTCCAATCCAAACACTGTA-3')을 사용하였다. PCR 반응액 (총 20 µL)에는 역전사된 cDNA 일정량과 5 mM MgCl₂ (1.5 µL), 10X PCR buffer (5 µL), 10 mM dNTP mix (1 µL), 10 pmole의 sense 및 antisense primer (1 µL), 1 U/µL의 Taq DNA polymerase (1 µL), 그리고 증류수를 포함시켰다. PCR 증폭은 94°C 5분을 개시로 94°C 30초, 50°C 30초, 72°C 30초의 조건으로 30 cycle 반복하였고, 최종산물은 1~1.5% agarose 상에서 전기영동으로 확인하였다.

결과 및 고찰

식물체 조직 및 배양세포에서 *swpa2* 유전자의 발현

다양한 스트레스 관련 화합물질의 처리 및 병원균 감염이 고구마 식물체에서 *swpa2* 유전자의 발현유도 여부를 RT-PCR로 확인하기에 앞서 식물체 조직별 및 배양세포에서의 발현을 조사하였다. *Swpa2* 유전자는 건전한 잎 (leaf, L), 줄기 (stem, St), 뿌리 (non-storage root, R), 저장뿌리 (storage root, SR)에서는 RT-PCR 산물을 확인할 수 없어 *swpa2* 유전자가 발현되지 않음이 확인되었다 (Figure 1). 세포생장 정지기에 해당하는 현탁배양세포 (suspension cells, Su)에서는 많은 양의 RT-PCR 산물을 확인할 수 있어 *swpa2*의 발현이 현탁배양 세포에서 강하게 일어나고 있음을 알 수 있었다 (Figure 1).

이러한 RT-PCR 결과는 northern 분석에 의한 선행 연구결과와 잘 일치되었다 (Kim et al. 1999). 즉 고구마 배양세포에서 분리한 산성 POD *swpa2* 유전자는 배양세포에서 강하게 발현하고, 건강하게 자란 식물체 조직에서는 발현되지 않으나, 다양한 스트레스 처리 (상처, 저온, 오존 등)에 의해 발현이 유도되었다. 또한 현탁배양 단계별 *swpa2* 유전자의 RT-PCR 결과도 northern 분석과 잘 일치하므로 (결과 미제시), 본 연구에 도입한 RT-PCR 방법은 매우 유용함을 확인할 수 있었다.

스트레스 관련 화합물질 처리에 의한 *swpa2* 유전자의 발현

다양한 외부 스트레스와 관련된 신호전달기구 연구에 많이 사용되는 화합물을 식물체 잎에 처리하여 *swpa2* 유전자의 발현변화를 조사하였다. 먼저 식물방어기구에 중요하게 관여하는 과산화수소 (H_2O_2 , 440 mM)를 처리하였을 경우, *swpa2* 유전자는 매우 높게 발현이 유도되었다 (Figure 2A). NaCl (100 mM) 처리에서도 *swpa2* 유전자의 발현이 유도되었다. H_2O_2 는 POD 반응의 기질일 뿐 아니라 식물체에서 생물학적 스트레스 및 비생물학적 스트레스 전반에 걸쳐 관여하는 신호전달

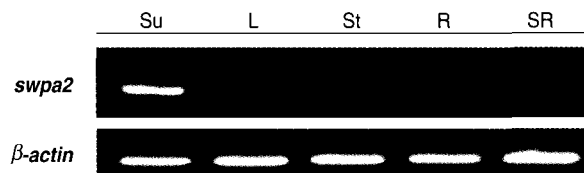


Figure 1. Analysis of expression patterns of *swpa2* gene in various intact tissues and cultured cells of sweetpotato by RT-PCR. Transcription levels of *swpa2* were measured in suspension cultured cells (Su), leaves (L), stem (St), non-storage roots (R), and storage roots (SR). Reverse transcription of 1-2 μ g total RNA was carried out and conventional PCR reactions were followed using *swpa2* gene-specific primers. β -Actin was used as a control for equal amount usage. 20 μ L of reaction products were analyzed by agarose gel electrophoresis.

물질 (signalling molecule)로 인식되고 있으므로, 예상한 바와 같이 H_2O_2 는 *swpa2* 유전자의 발현을 강하게 유도함을 알 수 있었다 (Neill et al, 2002). *Swpa2* 유전자의 promoter에는 산화 스트레스 관련 cis-acting element가 여러종류 존재하는 것이 확인되어 (Kim et al. 2003), H_2O_2 가 *swpa2* 유전자의 발현조절에 관여하고 있음을 추론할 수 있다. 높은 농도의 NaCl은 세포내에 활성산소종 (reactive oxygen species, ROS)의 생성을 유도하는 것으로 알려져 있다. 따라서, NaCl처리에 의해 생성되는 세포내 ROS에 의한 산화스트레스를 극복하기 위하여 *swpa2* 유전자의 발현이 유도되었다고 생각할 수 있다.

스트레스 관련 식물호르몬으로 알려진 ABA (0.1 mM)와 생체방어물질로 알려진 MeJA (0.1 mM), SA (0.1 mM)를 식물체에 처리한 후 48시간에 *swpa2* 유전자의 발현을 조사하였다. ABA와 MeJA는 기대한 것처럼 *swpa2* 유전자의 발현을 유도하였으나, SA는 발현에 영향을 미치지 않았다 (Figure 2B). ABA 처리에 의한 *swpa2*의 발현증가는 northern 분석에 의해서도 확인된 바 있다 (Kim et al. 2000).

흥미롭게도 *swpa2* 유전자는 병원균에 대한 식물방어에서 중요하게 관여하는 물질로 알려져 있는 JA와 SA에 의해 발현의 차이를 나타내었다. *Swpa2* 유전자처럼 상처와 JA에 의해 유도되지만 SA에 의해 유도되지 않은 thionin 유전자가 보고된 바는 있지만 일반적이지는 않다 (Vignutelli et al. 1998). JA와 SA의 신호전달의 상호관계는 매우 복잡하여 두 화합물은 서로 길항적 또는 상승적 작용을 하는 상반된 보고도 있다 (Kunkel and Brooks 2002). 토마토에서 JA의 신호전달과정에서 대해서는 SA가 억제적으로 관여하며 (Doares et al. 1995), 담배에서 JA는 SA에 의해 유도되는 유전자의 발현을 길항적

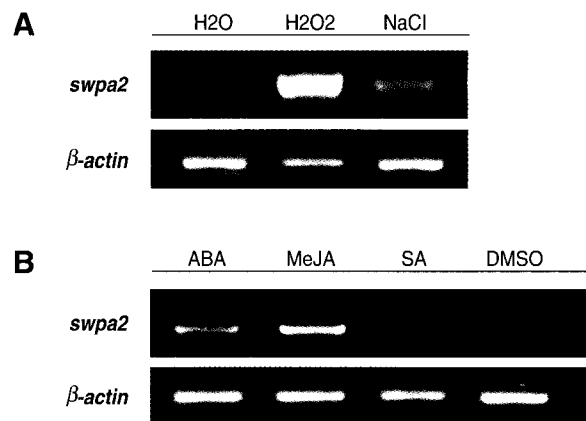


Figure 2. Expression of *swpa2* gene in detached leaves with petioles of sweetpotato plants were exposed to various stress-related chemicals. Excised leaves with petioles were incubated in the presence of H_2O_2 (440 mM), NaCl (100 mM), ABA (100 μ M), MeJA (100 μ M) or SA (100 μ M) for 48 h. (A) Distilled water (H_2O) for H_2O_2 and NaCl treatment, (B) 0.1% DMSO for ABA, MeJA and SA treatment were treated as a control. Reverse transcription of 1-2 μ g total RNA was carried out and conventional PCR was followed using *swpa2* gene specific primers. β -Actin was used as a control for equal amount usage.

으로 억제하였다 (Niki et al. 1998). 또한 SA와 JA는 *PR1b* 발현에 상승효과를 나타내었으며 (Xu et al. 1994), 최근 *Arabidopsis*의 microarray 분석에서 병원균이 처리된 식물체에서 50개 이상의 유전자가 SA와 JA에 의해 동시에 유도됨이 보고되었다 (Schenk et al. 2000). 이처럼 병원균에 대한 식물의 방어기작은 SA와 JA 등에 의한 신호전달경로를 통하여 복잡하게 관여함이 밝혀지고 있는 가운데, 본 연구에서 *swpa2* 유전자가 JA와 SA에 대해 상이한 발현패턴을 나타낸 것은 매우 흥미로운 결과이며 향후 이에 대한 자세한 연구가 요구된다.

병원균 처리에 의한 *swpa2* 유전자의 발현

고착성의 식물은 비생물학적 환경요인 뿐만 아니라 생물학적 스트레스에 영향을 받으면서 생활하고 있다. 곰팡이, 박테리아, 바이러스 및 곤충에 의해 유발되는 생물학적 스트레스에 대해서 많은 POD 및 각종 항산화효소가 방어기작에 관여하는 것으로 알려져 있다. 특히 POD는 식물-미생물 상호작용의 초기 과정에 발현이 유도되는 것으로 알려져 있으며 (Cook et al. 1995), *Stylosanthes humilis*의 POD 유전자 promoter는 병원균 및 MeJA에 의해 발현이 유도된다고 보고된 바 있다 (Curtis et al. 1997). 본 연구에서는 고구마에 무름병을 유발하는 *P. chrysanthemi*를 감염한 후 *swpa2* 유전자의 발현 양상을 조사하였다. 고구마 잎절편에 세균 배양액을 접종한 후 *swpa2* 유전자의 발현정도를 RT-PCR로 분석한 결과, 병원균 처리와 같이 상처만을 처리한 mock처리 (MT)에서는 20 시간 후 *swpa2* 유전자의 발현이 약하게 유도되었으나, 병원균처리 (T)에서는 8시간 후부터 발현이 약하게 유도되었다가 20시간 후 발현이 강하게 유도되었다 (Figure 3). 이상의 결과는 *swpa2* 유전자의 발현이 비생물학적 스트레스뿐만 아니라 병원균 침입 등에 의한 생물학적 스트레스에 의해서도 유도되었음을 나타낸다. *P. chrysanthemi* 감염에 대해 같은 고구마 시료에서 분리한 ascorbate peroxidase 유전자 (*swAPX1*)의 발현은 유도되었으나, peroxiredoxin 유전자 (*swprx1*)는 발

현되지 않았다 (Park et al. 2003b, 2004). 따라서 다양한 생물학적 스트레스에 대한 POD 유전자의 발현을 조사하는 것은 개별 POD 유전자가 생물학적 스트레스 내성에 관여하는 기작을 구명하는데 중요하다고 생각된다.

현재 연구팀에서는 *SWPA2* 프로모터의 산화스트레스에 관여하는 cis-element의 탐색 및 형질전환 식물체와 배양세포에서 발현특성을 보다 상세하게 조사하고 있다. 또한 *SWPA2* promoter를 이용하여 복합재해내성 형질전환 식물체 개발에 관한 연구를 수행하고 있어 향후의 연구결과가 기대된다.

적 요

스트레스 관련 화합물 및 병원균을 고구마 (*Ipomoea batatas*) 잎에 처리하여 고구마 배양세포에서 분리한 산성 피옥시다제 *swpa2* 유전자의 발현을 RT-PCR로 분석하였다. *Swpa2* 유전자는 건강한 식물체 조직에서는 발현되지 않았으나 각종 스트레스에 의해 발현이 유도되었다. *Swpa2*는 과산화수소 (440 mM) 처리에 의하여 강하게 발현이 유도되었고, NaCl (100 mM), ABA (0.1 mM), methyl jasmonate (MeJA, 0.1 mM) 처리에 의하여도 발현이 유도되었다. 그러나 salicylic acid (SA) 처리에 의해서는 발현이 유도되지 않아, 이 유전자는 SA와 MeJA의 신호전달에는 서로 다르게 관여함이 시사되었다. 또한 *swpa2* 유전자는 무름병을 유발하는 박테리아 (*Pectobacterium chrysanthemii*)의 감염에 의하여 강하게 발현되므로, 이 POD는 병저항성에 관여함을 알 수 있었다. 따라서 *swpa2* 유전자는 각종 비생물학적 스트레스 뿐 아니라 생물학적 스트레스에 수반되는 산화 스트레스를 극복하는데 관여함이 강하게 제시되었다.

사사 - 본 연구는 과학기술부 작물유전체기능연구사업의 연구비 지원을 받아 수행되었다.

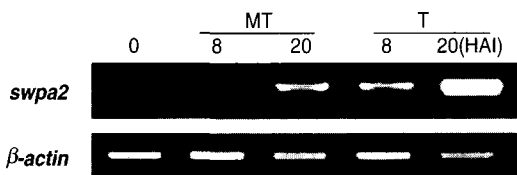


Figure 3. Expression of *swpa2* gene in sweetpotato leaf tissues after infection with *Pectobacterium chrysanthemi* by RT-PCR analysis. MT and T represent mock treatment with distilled water and pathogen treatment, respectively. HAI means hours after bacterial infection. Reverse transcription of 1-2 µg total RNA was carried out and conventional PCR was followed using *swpa2* gene-specific primers. β-Actin was used as a control for equal amount usage. 20 µL of reaction products were analyzed by agarose gel electrophoresis.

인용문헌

Baga M, Chibbar RN, Kartha KK (1995) Molecular cloning and expression analysis of peroxidase genes from wheat. *Plant Mol Biol* 29: 647-662

Choi SM, Lee OS, Kwon SY, Kwak SS, Yu DY, Lee HS (2003) High expression of a human lactoferrin in transgenic tobacco cell cultures. *Biotech Lett* 25: 213-218

Clark CA, Moyer JW (1988) Compendium of sweetpotato disease. APS Press, St Paul. pp 74

Cook D, Dreyer D, Bonnet D, Howell M, Nony E, Vanden-Bosch K (1995) Transient induction of a peroxidase gene in *Medicago*

- truncatula* precedes infection by *Rhizobium meliloti*. *Plant Cell* 7: 43-55
- Curtis MD, Rae AL, Rusu AG, Harrison SJ, Manners JM (1997) A peroxidase gene promoter induced by phytopathogens and methyl jasmonate in transgenic plants. *Mol Plant Microb Interact* 3: 326-338
- Doares SH, Narvaez-Vasquez J, Conconin A, Ryan CA (1995) Salicylic acid inhibits synthesis of proteinase inhibitors in tomato leaves induced by systemin and jasmonic acid. *Plant Physiol* 108: 1741-1746
- Felton GW, Donato K, Delvecchio RJ, Duffey SS (1989) Activation of plant foliar oxidase by insect feeding reduces nutritive quality of foliage for noctuid herbivores. *J Chem Ecol* 15: 2667-2694
- Gazarian IG, Lagrimini LM, Gillian AA, Thorneley NF (1996) Mechanism of indole-3-acetic acid oxidation by plant peroxidase: anaerobic stopped-flow spectrophotometric studies on horseradish and tobacco peroxidases. *Biochem J* 313: 841-847
- Hiraga S, Yamamoto K, Ito H, Sasaki K, Matsui H, Honma M, Nagamura Y, Sasaki T, Ohashi Y (2000) Diverse expression profiles of 21 rice peroxidase genes. *FEBS Lett* 471: 245-250
- Hiraga S, Sasaki K, Ito H, Ohashi Y, Matsui H (2001) A large family of class III plant peroxidases. *Plant Cell Physiol* 42: 462-468
- Huh GH, Lee SJ, Bae YS, Liu JR, Kwak SS (1997) Molecular cloning and characterization of cDNAs for anionic and neutral peroxidase from suspension cultured cells of sweetpotato and their differential expression in response to stress. *Mol Gen Genet* 255: 382-391
- Kim KY, Huh GH, Lee HS, Kwon SY, Hur Y, Kwak SS (1999) Molecular characterization of cDNAs for two anionic peroxidases from suspension cultures of sweetpotato. *Mol Gen Genet* 261: 941-947
- Kim KY, Kwon HK, Kwon SY, Lee HS, Hur Y, Bang JW, Choi KS, Kwak SS (2000) Differential expression of four sweet potato peroxidase genes in response to abscisic acid and ethephon. *Phytochemistry* 54: 19-22
- Kim KY, Kwon SY, Lee HS, Hur Y, Bang JW, Kwak SS (2003) A novel oxidative stress-inducible peroxidase promoter from sweetpotato: molecular cloning and characterization in transgenic tobacco plants and cultured cells. *Plant Mol Biol* 51: 831-838
- Kim SK, Kwak SS, Jung KH, Min SR, Park IH, Liu JR (1994) Selection of plant cell lines for high yields of peroxidase. *J Biochem Mol Biol* 27: 132-137
- Klotz KL, Liu TT, Liu L, Lagrimini LM (1998) Expression of the tobacco anionic peroxidase gene is tissue-specific and developmentally regulated. *Plant Mol Biol* 36: 509-520
- Kunkel BN, Brooks DM (2002) Cross talk between signalling pathways in pathogen defense. *Curr Opin Plant Biol* 5: 325-331
- Kwak SS, Kim SK, Lee MS, Jung KH, Park IH, Liu JR (1995) Acidic peroxidases from suspension-cultures of sweetpotato. *Phytochemistry* 39: 981-984
- Kwon SY, Choi SM, Lee OS, Kwak SS, Lee HS (2003) Transgenic ginseng cell lines that produce high levels of a human lactoferrin. *Planta Med* 69: 1005-1008
- Lagrimini LM (1996) The role of the tobacco anionic peroxidase in growth and development. In: Obinger C, Bumer U, Ebermann R, Penel C, Greppin H, (eds), *Plant Peroxidase: Biochemistry and Physiology*. University of Agriculture, Vienna and University of Geneva, pp 235-242
- Linsmaier EM, Skoog F (1965) Organic growth factor requirements of tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* 18: 100-127
- Mader M, Fussl DF (1982) Role of peroxidase in lignification of tobacco cells. *Plant Physiol* 70: 1132-1134
- Naqvi SM, Park KS, Yi SY, Lee HW, Bok SH, Choi DI (1998) A glycine-rich RNA-binding protein gene is differentially expressed during acute hypersensitive response following tobacco mosaic virus infection in tobacco. *Plant Mol Biol* 37: 571-576
- Neil S, Desikan R, Hancock J (2002) Hydrogen peroxide signalling. *Curr Opin Plant Biol* 5: 388-395
- Niki T, Mitsuhashi I, Seo S, Ohtsubu N, Ohashi Y (1998) Antagonistic effect of salicylic acid and jasmonic acid on the expression of pathogenesis-related (PR) protein genes in wounded mature tobacco leaves. *Plant Cell Physiol* 39: 500-507
- Omann F, Beaulieu N, Tyson H (1993) cDNA sequence and tissue specific expression of an anionic peroxidase. *Genome* 37: 137-147
- Park SY, Ryu SH, Kwon SY, Lee HS, Kim JG, Kwak SS (2003a) Molecular cloning and characterization of six peroxidase cDNAs from cell cultures of sweetpotato and their differential expressions in response to stress. *Mol Genet Genomics* 269: 542-552
- Park SY, Ryu SH, Kwon SY, Kim JG, Kwak SS (2003b) Molecular cloning and characterization of a peroxidase cDNA from cell cultures of sweetpotato. *Korean J Plant Biotechnol* 30: 135-141
- Park SY, Ryu SH, Kwon SY, Kim JG, Kwak SS (2004) Molecular cloning of a cytosolic ascorbate oxidase from cell cultures of sweetpotato and its expression in response to stress. *Mol Genet Genomics* (in press)
- Roberts E, Kutchan T, Kolattukudy PE (1988) Cloning and sequencing of cDNA for a highly anionic peroxidase from potato and the induction of its mRNA in tuberizing potato tubers and tomato fruits. *Plant Mol Biol* 11: 15-26
- Schenk PM, Kazan K, Wilson I, Anderson JP, Richmond T, Somerville SC, Manners JM (2000) Coordinated plant defense responses in *Arabidopsis* revealed by microarray analysis. *Proc Natl Acad Sci USA* 97: 11655-11660
- Tognolli M, Penel C, Greppin H, Simon P (2002) Analysis and

- expression of the class III peroxidase large gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Gene* 288: 129-138
- Vignutelli A, Wastemack C, Apel K, Bohlmann H (1998) Systemic and local induction of an *Arabidopsis* thionin gene by wounding and pathogens. *Plant J* 14: 285-295
- Welinder KG (1992) Superfamily of plant, fungal, and bacterial peroxidases. *Curr Opin Struct Biol* 2: 388-393
- Welinder KG, Justesen AF, Kjærsgard IVH, Jensen RB, Rasmussen SK, Jespersen HM, Duroux L (2002) Structural diversity and transcription of class III peroxidases from *Arabidopsis thaliana*. *Eur J Biochem* 269: 6063-6081
- Xu Y, Chang PLC, Liu D, Narashimhan ML, Kashchandra GR, Hasegawa PM, Bressan RA (1994) Plant defense genes are synergistically induced by ethylene and methyl jasmonate. *Plant Cell* 6: 1077-1085
- Ye XS, Pan SQ, Kuc J (1990) Activity, isozyme pattern, and cellular localization of peroxidase as related to systemic resistance of tobacco to blue mold (*Peronospora tabacina*) and to tobacco mosaic virus. *Physiol Biochem* 80: 1295-1299
- Zimmerlin A, Wojtaszek P, Bolwell GP (1994) Synthesis of dehydrogenation polymers of ferulic with highly specificity by a purified cell wall peroxidase from French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Biochem J* 299: 747-75
- Xu Y, Chang PLC, Liu D, Narashimhan ML, Kashchandra GR,

(접수일자 2004년 2월 4일, 수리일자 2004년 2월 17일)