

## GSTs 在植物非生物逆境胁迫中的作用

王光勇<sup>1</sup>, 刘迪秋<sup>1\*</sup>, 葛锋<sup>1</sup>, 方松刚<sup>1</sup>, 田荣欢<sup>1</sup>, 丁元明<sup>2</sup>

<sup>1</sup>昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明 650224; <sup>2</sup>云南出入境检验检疫局, 昆明 650228

**摘要:** 植物在生长过程中会面临各种各样的胁迫, 为了自我保护, 植物进化出了多种抵御胁迫的策略。植物谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-transferases, GSTs, EC 2.5.1.18)可以催化亲核性的谷胱甘肽(glutathione, GSH)与各种亲电子外源化学物的结合反应, 降低细胞体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)水平, 从而减轻非生物胁迫对植物的损伤。本文主要概述了GSTs在植物抗非生物胁迫的作用。

**关键词:** 谷胱甘肽-S-转移酶; 非生物胁迫; 转基因植物

## The Role of GSTs in Abiotic Stress Resistance in Plants

WANG Guang-Yong<sup>1</sup>, LIU Di-Qiu<sup>1\*</sup>, GE Feng<sup>1</sup>, FANG Song-Gang<sup>1</sup>, TIAN Rong-Huan<sup>1</sup>, DING Yuan-Ming<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650224, China; <sup>2</sup>Yunnan Entry-Exit Inspection and Quarantine, Kunming 650228, China

**Abstract:** Plant growth and development is affected by various stress factors. For self-protection, they have evolved a number of strategies to resist stresses. Glutathione-S-transferases (GSTs, EC 2.5.1.18) can catalyze the conjugation of various electrophiles with GSH and decreased cell reactive oxygen species (ROS) level, which protect plant against the abiotic stress. This paper summarized the role of GSTs in abiotic stress resistance in plants.

**Key words:** glutathione-S-transferases; abiotic stress; transgenic plant

谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-transferases, GSTs, EC 2.5.1.18)是一类多功能蛋白家族, 广泛存在于动植物中。植物GSTs研究起步比较晚, 最早发现其对除草剂具有抗性。此后, 在高粱、甘蔗、大豆、豌豆、烟草等作物体内相继发现GSTs活性。起初对GSTs的认识仅仅局限于其催化谷胱甘肽与亲电子底物的反应, 现已证明GSTs能催化多种反应。GSTs能催化GSH与羟基自由基、膜脂的氧化产物和其他代谢产物结合, 从而减少这些有毒物质对植物的损伤。它的表达不仅受生物胁迫的影响, 还受干旱、冷、热、重金属离子、盐和激素等非生物胁迫的诱导。在高等植物中, GSTs与植物抵御外源物质伤害及对多种逆境的抗性密切相关, 并且这些作用在农业上的价值正日益受到人们的重视。

### 1 GSTs概述

植物的GSTs是一个大家族, 具有多种同工酶类型。植物GSTs分为 $\phi$ GST、 $\tau$ GST、 $\theta$ GST、 $\zeta$ GST、 $\lambda$ GST、脱氢抗坏血酸还原酶等6大类(Edwards和Dixon 2005; Frova 2003)。其中 $\phi$ GST

和 $\tau$ GST具有连接酶活性,  $\theta$ GST在植物和动物体内都存在, 具有谷胱甘肽还原酶活性,  $\zeta$ GST具有GST异构酶活性,  $\lambda$ GST具有氧化还原酶活性。GSTs是GSH结合反应的关键酶, 它可以催化亲核性的GSH与各种亲电子外源化学物的结合反应。许多外源化学物在生物转化第一相反应中极易形成某些生物活性中间产物, 它们可与生物大分子的重要成分发生共价结合, 对机体造成损害。GSH与这类外源化合物结合后, 可防止发生此种共价结合, 起到解毒作用。所以GSTs通过催化GSH跟异源物质的结合反应而达到解除异源物质对植物体的毒害。

由于GSTs是一个超基因家族产物, 不同异构酶的底物不同, 所以不同种类GSTs的氨基酸序列具有很大的差异性。对不同类型GSTs三维结构的研究表明, 尽管不同类型的GSTs具有不同的一

收稿 2010-06-11 修定 2010-07-05

资助 云南省应用基础研究面上项目(2008ZC036M)和云南省教育厅科学研究基金(08Y0088)。

\* 通讯作者(E-mail: diqiulu@gmail.com; Tel: 0871-3801956)。

级结构,但是已知的所有可溶性 GSTs 都有相似的三维结构(Dixon 等 2002)。拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)  $\zeta$ GST (AtGSTZ1)的三维结构如图 1 所示, AtGSTZ1 为同型二聚体结构,每个亚基含有 221 个氨基酸残基和 2 个不同的结构域。N-末端结构域(I 域)含有 84 个氨基酸残基,其中心含有 4 股  $\beta$ -折叠( $\beta 1$ 、 $\beta 2$ 、 $\beta 3$ 、 $\beta 4$ ),在旁边是 2 股  $\alpha$ -螺旋( $\alpha 1$ 和  $\alpha 3$ ),另外一边含有无规卷曲(含有 2 个  $3_{10}$ -螺旋, H1、H2); C-末端结构域(II 域)则是由 127 个氨基酸残基组成的完全螺旋区域(Thom 等 2001)。GSTs 是一个球状分子,每个亚基有一个酶催化中心,位于 I 域和 II 域中间的裂缝中(Reinemer 等 1996)。处于 N-末端的结构域 2 是 GSH 结合位点(G 位点); C-末端结构域是亲电子物质结合位点(H 位点)。不同种类 GSTs G 位点的功能是不同的,各种 GSTs 形成的 H 位点亦不相同。H 位点的结构影响 GSTs 底物的特性,由于 H 位点的这种特殊性使 GSTs 超家族具有催化许多不同结构化合物反应的能力(聂立红等 2000)。

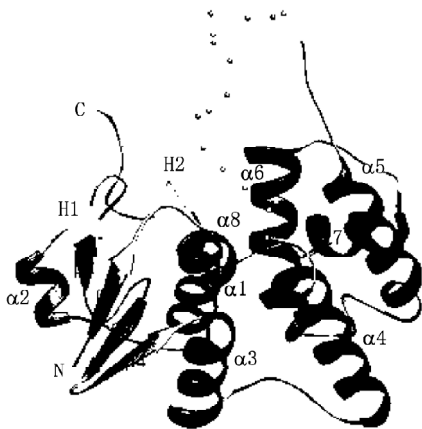


图 1 AtGSTZ1 单体的立体条带模型

Fig.1 A stereo ribbon diagram of the AtGSTZ1 monomer

## 2 GSTs 在植物抗非生物胁迫中的作用

### 2.1 抗盐胁迫

随着人类农业开发活动的加剧,土壤盐渍化日趋严重,全世界约 20% 的耕地和近半数以上的灌溉地受到盐渍化影响。过高的盐分造成土壤渗透压的增高,使得植物失水,同时伴随着一系列的二级胁迫,导致农作物减产。

高盐导致植物损伤的本质还不是很清楚,多数

学者认为高盐导致植物产生的活性氧是植物损伤的一个重要原因,而 GSTs 具有清除活性氧的功能。孙国荣等(2005)通过测定星星草(*Herba eragrostidis*)幼苗在不同浓度  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫下基质和叶片渗透势、叶片相对电导率、叶绿体 GST 活性和  $\text{O}_2^-$  产生速率,发现星星草幼苗叶绿体内的 GST 起到了防御 ROS 的作用,通过阻止 ROS 对幼苗叶片细胞膜系统、组织以及细胞的伤害,从而减轻  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  对组织的损害。以  $400 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  的 NaCl 及清水处理的草原龙胆(*Eustoma ressellianum*)叶片为材料构建的抑制差减杂交 cDNA 文库,获得一系列与活性氧清除系统相关的基因:脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)基因、GST、硫氧还蛋白(thioredoxin, TRX)基因、过氧化氢酶(catalase, CAT)基因,转录因子 SMT3, 丝氨酸/苏氨酸激酶基因等,说明 GSTs 参与降低盐胁迫造成危害的相关反应(王继刚等 2008)。

王丽萍等(2002)从盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)的 cDNA 文库中克隆得到 GST 基因,并通过 Northern 杂交证明 GST 的表达受盐胁迫的诱导。随着基因工程技术的广泛应用,越来越多的学者采用转基因技术研究 GSTs 在抗逆境胁迫中的作用。转入盐地碱蓬 GST 和 CAT 的水稻,在盐胁迫和百草枯胁迫下,超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)和 CAT 的活性相对于非转基因水稻得到很大的提高,而  $\text{H}_2\text{O}_2$ 、丙二醛(malondialdehyde, MDA)和细胞膜相对电解质渗漏率(plasma membrane relative electrolyte leakage)降低了(Zhao 和 Zhang 2006)。200  $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$  NaCl 胁迫处理下,上述转基因水稻较非转基因水稻抗盐胁迫的能力显著提高,由此可见 GSTs 参与了活性氧的清除,并能增强水稻对盐胁迫的抗性。盐地碱蓬 GST 基因在拟南芥中的过量表达可以减少 ROS 的含量,从而减轻生长过程中盐胁迫的危害(戚元成等 2006)。

### 2.2 抗干旱胁迫

干旱是重要的非生物胁迫因子之一。在水资源日益匮乏、旱灾危害日益严重的今天,发掘利用抗旱节水的物种资源,研究干旱胁迫的分子机理,对于保障农业生产具有重要意义。

干旱对植物造成伤害的机理比较复杂,最直接的伤害是使植物细胞脱水、破坏细胞结构、造成机械伤害,从而导致细胞死亡(Mahajan 和 Tuteja

2005)。干旱胁迫除了造成直接伤害,还能引起一系列间接伤害,如抑制光系统II的活性,光系统II活性的下降使电子的产生和利用失衡,产生的活性氧会破坏细胞的膜脂结构、DNA和其他生物大分子,这也是干旱对植物造成间接破坏的主要原因(Pehzer等2002)。GSTs受干旱胁迫的诱导,其过量表达能增强植物对干旱胁迫的抵抗力。携带盐地碱蓬GST和CAT的转基因水稻和非转基因水稻经过聚乙二醇6000(polyethylene glycol, PEG)、38℃、PEG6000+38℃复合胁迫处理,发现在单一PEG胁迫、PEG+38℃复合胁迫下,转基因水稻的植株生长抑制程度、光合参数的下降率、相对含水量的降低幅度以及H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和MDA的积累量比非转基因水稻要小,同时,转基因水稻CAT和过氧化物酶(peroxidase, POD)的活性与非转基因水稻相比显著提高(赵风云和徐忠俊2009)。然而GST的过表达并没有提高其在转基因植株中的活性,这可能是由于转基因植株受到较小的氧化胁迫(低H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>和MDA含量)或者是由于植株对不同胁迫的调控机制不同。总的来说,GST和CAT的表达减轻了转基因水稻在单一干旱及干旱+高温复合胁迫下的伤害。盐地碱蓬GST在拟南芥中过量表达,在干旱胁迫下转基因拟南芥的干重比野生型植株高,其总GSH含量和GSH的氧化水平都比野生型植株的高,而丙二醛含量则比野生型的低。这些结果显示转基因拟南芥的抗干旱胁迫能力有所增强(戚元成等2008)。毛新国等(2007)从小麦(*Triticum aestivum*)TaGSTF6基因多态性入手,研究其与抗旱性的关系。以86份抗旱性不同的普通小麦品种为材料,检测TaGSTF6的核苷酸序列长度及碱基组成多态性,并预测氨基酸序列多态性。Northern分析结果显示小麦幼苗受干旱胁迫后TaGSTF6表达明显上调。序列多态性分析发现在TaGSTF6核苷酸序列中有47个单核苷酸变异位点,其中23个为SNP、24个为Indel、二者的频率分别为1 SNP/4 940 bp和1 Indel/4 734 bp。由于植物的抗旱性为多基因控制的复杂性状,且普通小麦为异源六倍体,基因组庞大复杂,加之TaGSTs为多基因家族,成员间相互作用非常复杂,单从TaGSTF6入手还不足以揭示其序列多态性与抗旱性的关系。

研究抗旱植物的抗旱分子机理,观察其基因表

达特性,对增强其他植物抗干旱胁迫的能力有很重要的意义。George等(2009)通过对抗旱植物牧豆树(*Prosopis juliflora*)进行干旱胁迫处理,分离出3种受生长素诱导的GSTs,并克隆得到其中一种GST(PjGSTU1)的全长cDNA。在15%PEG处理下,转PjGSTU1的烟草植株相对野生型表现出较好的生长态势,而GST和谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase, GPX)活性检测证明PjGSTU1具有GST和GPX的双重活性,正是双重活性使得PjGSTU1能够增加转基因烟草对干旱胁迫的抗性。同时GFP-PjGSTU1融合表达实验表明PjGSTU1在叶绿体中表达。

缺水干旱产生的活性氧造成植物提前衰老,特别是灌浆期的谷类植物,干旱不仅缩短灌浆期,还会造成减产(Plaut等2004)。几种不同的小麦品种('MV Emese'、'Plainsman'、'GK Élet'和'Cappelle Desprez')在灌浆期经干旱胁迫处理,其旗叶谷胱甘肽转移酶的活性和表达模式都有所改变,TaGSTU1B和TaGSTF6基因的表达量随着干旱胁迫处理时间的增长而增加,可以初步证明这些基因在抵抗衰老过程中起重要作用。4个小麦品种的小麦TaGSTU1B和TaGSTF6基因均受干旱胁迫诱导,并且这2个基因在干旱胁迫下的表达模式和小麦的高产稳定性一致(Gallé等2009)。

**2.3 抗重金属胁迫** 随着工农业的迅速发展,环境污染日益严重,特别是重金属在环境中的释放不仅污染土壤、水体和大气,还通过食物链进入生物体,危害人类健康。因此,重金属污染已成为世界性的重大环境问题。通常植物在受到重金属污染时都会出现生长迟缓、植株矮小、根系伸长受抑制直至停止、叶片褪绿、出现褐斑等症状,严重时导致产量降低甚至植株死亡。

重金属对植物造成损伤的分子机理总的来说有以下几点:重金属与生物大分子的活性位点结合、导致核苷酸错配、引起DNA损伤及解聚、影响植物DNA的甲基化水平。重金属对植物的伤害还与体内自由基和ROS的产生相关,自由基和活性氧能引起氧化胁迫,导致膜渗透性改变。同时,植物也会对重金属胁迫产生生理响应,表现为ROS清除酶活性的改变,以减轻氧化胁迫(唐咏等2006)。GSTs能降低ROS和自由基水平,因而与植物抗重

金属胁迫密切相关。

转盐地碱蓬 *GST+CAT* 基因的‘中花 11’水稻幼苗用镉(Cd)或 Cd+ 高温(38 °C)处理 0~3 d, 随着胁迫时间的延长, Cd+ 高温对水稻幼苗的毒害作用较单一 Cd 胁迫加重(宋新华 2008)。*GST+CAT* 转基因水稻的株高、根长、根数量、相对含水量、叶绿素含量、可溶性糖含量、净光合速率、根系活力、气孔开关比率都明显高于非转基因水稻, 而丙二醛的含量和 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 的产生则低于非转基因水稻。通过测定 As 胁迫下 GSTs 的活性和低分子量硫醇(low molecular weight thiols)的生成量研究牧豆树对 As 毒性的反应, 发现叶和根的 GSTs 活性与 As 的剂量相关。经过 20 和 50 mg·L<sup>-1</sup> 砷处理, 叶的 GSTs 活性高于根的 GSTs 活性; 10 mg·L<sup>-1</sup> As 处理时根 GSTs 活性最高, 但是随着 As 浓度的增加其活性逐渐降低, 在 50 mg·L<sup>-1</sup> 时降至最低, 而叶的 GSTs 活性在 20 mg·L<sup>-1</sup> As 处理时仍然上升, 暗示灌木抗 As 胁迫的主要部位是叶而不是根(Mokgalaka-Matlala 等 2009)。分别用 5 和 25 μmol·L<sup>-1</sup> Cd<sup>2+</sup> 胁迫处理旱柳(*Salix matsudana*), Cd 主要积累在根部[最高达 1 297.71 μg·g<sup>-1</sup> (干重)], 其次是枝条[最高为 163.13 μg·g<sup>-1</sup> (干重)]。旱柳叶相对电导率、根 K<sup>+</sup> 渗透率以及根和叶丙二醛含量均未发生显著变化, 但是其根系的 SOD、抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和 GSTs 活性, 叶片的 SOD、愈创木酚过氧化物酶(guaiacol peroxidase, POD)、GPX、GSTs 活性均比对照显著增强, 且高剂量镉胁迫下旱柳根系的 SOD 和 GSTs 活性及其叶片的 POD、GPX、GSTs 活性均显著高于中剂量胁迫, 这说明 GSTs 和其他氧化酶类协同作用, 使旱柳对 Cd 胁迫表现出一定的耐受性。经 Cd 处理的旱柳根和叶的抗氧化酶活性发生不同程度变化, 相同器官的各种抗氧化酶活性变化也不相同, 并以叶的抗氧化酶对 Cd 响应较强烈, 由此可以推测叶可能是旱柳解除镉胁迫的主要器官, 这与 Mokgalaka-Matlala 等(2009)的研究结果一致(杨卫东和陈益泰 2008)。

**2.4 抗除草剂** 利用化学药剂除草是近些年来发展起来的一项高效有力的农业技术措施。植物 GSTs 不仅受非生物胁迫的诱导, 还受除草剂等异质质的诱导。GSTs 通过催化 GSH 与除草剂等异源物质

的结合反应达到解除异源物质对植物体的毒害(戚元成等 2002)。

GSTs 与植物对除草剂的抗性相关, 并在多种植物中被证实。转玉米 *gstI-6His* 的烟草和野生型烟草培养在含除草剂草不绿的 MS 培养基上, 转基因烟草相对于野生型烟草不论是叶还是根都表现出较好的生长态势, 显然转基因烟草具有对除草剂更高的耐受性(Karavangeli 等 2005)。耐冷性水稻‘圣稻 13’和‘R50’幼苗经百草枯处理后产生氧化胁迫效应, 50 nmol·L<sup>-1</sup> 的百草枯显著抑制‘R50’幼苗生长, 而对‘圣稻 13’的生长没有显著影响(朱其松等 2009)。百草枯处理后‘圣稻 13’的 GSH 和抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)都有较大幅度的上升, 而‘R50’的 GSH 含量虽有小幅的上升, AsA 却小幅下降。‘圣稻 13’的 GST 活力上升幅度也远大于‘R50’, 可见耐冷性水稻品种中具有谷胱甘肽过氧化物酶活性的 GST 同工酶表达量较高, 由此增强了对活性氧的抵抗能力。同时也表明‘圣稻 13’对百草枯的抗性与 GST 活性相关。

除草剂对植物 GSTs 的诱导作用具有组织差异性。研究发现除草剂已草胺和阿特拉津对不同组织的诱导作用各不相同, 阿特拉津可以诱导玉米根中 GSTs 活性增加, 抑制叶中 GSTs 的活性; 乙草胺诱导玉米叶中 GSTs 活性小幅增加, 但抑制玉米根中 GSTs 的活性(郭玉莲等 2008)。因为玉米根和叶中的 GSTs 可能是不同类型的同工酶, 而乙草胺和阿特拉津又分别诱导不同类型的 GSTs 同工酶活性。GSTs 家族不同类型的同工酶对底物也具有特异性, 将水稻的  $\phi$ GST (*OsGST*) 和人的  $\tau$ GST (*hGSTP1-1*) 分别转入大肠杆菌中表达, 蛋白经过 GSH 琼脂糖凝胶亲和层析纯化后, 通过催化不同除草剂与 GSH 反应检测 GSTs 对除草剂的特异性。实验结果显示, *OsGST* 对氯乙酰苯胺、乙草胺、草不绿、甲氧毒草安有高度的特异性, 而 *hGSTP1-1* 只对二苯醚、消草醚有很高的活性(Cho 和 Kong 2007)。显然,  $\phi$ GST 和  $\tau$ GST 对除草剂有高度特异性, 同时植物对除草剂的解毒可能由多种同工酶协同完成。

### 3 展望

植物 GSTs 是一类多功能酶, 除了在以上介绍的几种逆境胁迫中起作用外, 还直接或间接地参与对低温(赵风云等 2006)和紫外线(刘新仿和李家洋

2002)等胁迫的抗性反应。此外, GSTs 在真菌侵染 (Mukherjee 等 2010) 等生物胁迫中起作用。同时 GSTs 还参与植物的正常生理活动, 如 GSTs 对棉花花粉育性有明显的促进作用 (朱云国等 2003)。但是由于 GSTs 具有多种同工酶类型, 对单一一种 GST 的研究不能完全揭示其功能, GSTs 同工酶之间以及 GSTs 与其他抗氧化酶之间的协同关系有待深入研究。

### 参考文献

- 郭玉莲, 陶波高, 高希武(2008). 玉米谷胱甘肽转移酶(GSTs)特性及除草剂的诱导作用. 玉米科学, 16 (1): 122~125
- 聂立红, 王声勇, 胡毅玲(2000). 谷胱甘肽硫转移酶研究进展. 中国病理生理杂志, 16 (11): 1240~1243
- 刘新仿, 李家洋(2002). 紫外线强烈诱导的谷胱甘肽转移酶基因的功能鉴定. 遗传学报, 29 (5): 458~460
- 毛新国, 王爱萍, 景蕊莲, 吕小平, 贾继增(2007). 小麦抗旱相关基因 *TaGSTF6* 的多态性. 中国农业科学, 40 (2): 225~233
- 戚元成, 张慧, 赵彦修(2002). 植物谷胱甘肽转移酶和盐胁迫. 山东师范大学学报(自然科学版), 17 (2): 71~75
- 戚元成, 高玉千, 张世敏, 张慧, 邱立友(2006). 过量表达 GST 基因对盐胁迫下转基因拟南芥氧化损伤的影响. 西北植物学报, 26 (8): 1621~1626
- 戚元成, 张小强, 刘卫群, 邱立友(2008). 过量表达谷胱甘肽转移酶基因对转基因拟南芥抗旱能力的影响. 植物生理学通讯, 44 (2): 268~270
- 孙国荣, 王建波, 曹文钟, 杜坤, 张彪(2005).  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  胁迫下星星草幼苗叶绿体 GST 活性变化及其与相关指标的关系. 西北植物学报, 25 (12): 2495~2501
- 宋新华(2008). 镉和镉 + 高温对双抗氧化酶转基因水稻生长生理和抗氧化系统的影响[硕士学位论文]. 济南: 山东师范大学
- 唐咏, 王萍萍, 张宁(2006). 植物重金属毒害作用机理研究现状. 沈阳农业大学学报, 37 (4): 551~555
- 王继刚, 张坤, 徐启江, 李玉花(2008). 草原龙胆盐胁迫差减文库的构建及分析. 园艺学报, 35 (7): 1075~1080
- 王丽萍, 戚元成, 赵彦修, 张慧(2002). 盐地碱蓬 GST 基因的克隆、序列分析及其表达特征. 植物生理与分子生物学报, 28 (2): 133~136
- 杨卫东, 陈益泰(2008). 镉胁迫对旱柳细胞膜透性和抗氧化酶活性的影响. 西北植物学报, 28 (11): 2263~2269
- 朱其松, 黄建中, 周焯(2009). 除草剂对不同耐寒性水稻幼苗的氧化胁迫效应. 核农学报, 23 (1): 145~149
- 朱云国, 王学德, 赵佩欧, 倪西源(2003). 棉花恢复系的恢复力与花药谷胱甘肽 S 转移酶活性的关系. 作物学报, 29 (5): 693~696
- 赵风云, 王晓云, 赵彦修, 张慧(2006). 转入盐地碱蓬谷胱甘肽转移酶和过氧化氢酶基因增强水稻幼苗对低温胁迫的抗性. 植物生理与分子生物学报, 32 (2): 231~238
- 赵风云, 徐忠俊(2009). 干旱高温胁迫下转基因水稻的生理变化. 西北植物学报, 29 (2): 0240~0248
- Cho HY, Kong KH (2007). Study on the biochemical characterization of herbicide detoxification enzyme, glutathione S-transferase. BioFactors, 30 (4): 281~287
- Dixon DP, Laphorn A, Edwards R (2002). Plant glutathione transferases. Genome Biol, 3 (3): 3001~3004
- Edwards R, Dixon DP (2005). Plant glutathione transferases. Methods Enzymol, 401: 169~186
- Frova C (2003). The plant glutathione transferase gene family: genomic structure, functions, expression and evolution. Physiol Plant, 119: 469~479
- Gallé A, Csiszár J, Secenji M, Guóth A, Cseuz L, Tari I, Györgyey J, Erdei L (2009). Glutathione transferase activity and expression patterns during grain filling in flag leaves of wheat genotypes differing in drought tolerance: response to water deficit. J Plant Physiol, 166: 1878~1891
- George S, Venkataraman G, Parida A (2009). A chloroplast-localized and auxin-induced glutathione S-transferase from phreatophyte *Prosopis juliflora* confer drought tolerance on tobacco. J Plant Physiol, 167 (4): 311~318
- Karavangeli M, Labrou NE, Clonis YD, Tsaftaris A (2005). Development of transgenic tobacco plants overexpressing maize glutathione S-transferase I for chloroacetanilide herbicides phytoremediation. Biomed Eng, 22: 121~128
- Mahajan S, Tuteja N (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. Arch Biochem Biophys, 444: 139~158
- Mokgalaka-Matlala NS, Flores-Tavizón E, Castillo-Michel H, Peralta-Videa JR, Gardea-Torresdey JL (2009). Arsenic tolerance in mesquite (*Prosopis* sp.): low molecular weight thiols synthesis and glutathione activity in response to arsenic. Plant Physiol Biochem, 47: 822~826
- Mukherjee AK, Carp MJ, Zuchman R, Ziv T, Horwitz BA, Gepstein S (2010). Proteomics of the response of *Arabidopsis thaliana* to infection with *Alternaria brassicicola*. J Prot, 73 (4): 709~720
- Pehzer D, Dreyer E, Polle A (2002). Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei*. Plant Physiol Biochem, 40: 141~150
- Plaut Z, Butow BJ, Blumenthal CS, Wrigley CW (2004). Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. Field Crop Res, 86: 185~198
- Reinemer P, Prade L, Hof P, Neufeind T, Huber R, Palme K, Zettl R, Palme K, Schell J, Koelln I et al (1996). Three-dimensional structure of glutathione S-transferase from *Arabidopsis thaliana* at 2.2 Å resolution: structural characterization of herbicide-conjugating plant glutathione S-transferases and a novel active site architecture. J Mol Biol, 255: 289~309
- Thom R, David DP, Edwards R, Cole DJ, Laphorn AJ (2001). The structure of a zeta class glutathione S-transferase from *Arabidopsis thaliana*: characterisation of a GST with novel active-site architecture and a putative role in tyrosine catabolism. J Mol Biol, 308 (5): 949~962
- Zhao FY, Zhang H (2006). Salt and paraquat stress tolerance results from co-expression of the *Suaeda salsa* glutathione S-transferase and catalase in transgenic rice. Plant Cell Tiss Org Cult, 86 (3): 349~358