

植物谷胱甘肽转移酶的结构与功能及其基因表达

胡廷章*, 周大祥, 罗凯

重庆三峡学院生物系, 重庆 404000

Structure and Biological Function of Glutathione Transferases and Their Genes in Plants

HU Ting-Zhang*, ZHOU Da-Xiang, LUO Kai

Department of Biology, Chongqing Three Gorges College, Chongqing 404000, China

摘要: 植物的谷胱甘肽转移酶是一个多基因家族。文章介绍了谷胱甘肽转移酶的类型、结构、功能和基因表达的研究进展。

关键词: 谷胱甘肽转移酶; 结构; 功能; 基因表达

自20世纪70年代以来,随着玉米中解除除草剂毒性的谷胱甘肽转移酶(glutathione transferases, GSTs; EC 2.5.1.18)的纯化和基因克隆,许多GST和与GST类似的序列从植物中得到克隆(Shimabukuro等1970; Edwards和Dixon 2000)。在植物中, GST是个多基因家族,具有多种多样的功能。一些GST的表达具有组织特异性,还有些GST基因的表达受生物因素和非生物因素的诱导(Dixon等2002b)。研究GST对探讨植物的生长发育以及植物对环境胁迫的反应机制都很重要。本文介绍植物GST蛋白的结构与功能以及GST基因表达的研究进展。

1 GST的存在和分类

在植物中首先从玉米中发现GST,此酶催化氯-S-三嗪阿特拉津与还原型谷胱甘肽(GSH)结合,可保护作物免受氯-S-三嗪阿特拉津除草剂的损害(Shimabukuro等1970),以后在植物中不断有GST的报道。从胚的形成到衰老的各个生长发育阶段,在所检测植物的组织中都存在GST。生物化学和免疫学研究表明,大量的可溶性GST定位于胞质中,有少量的GST在细胞核中或细胞外(Marrs 1996; Edwards等2000)。

谷胱甘肽转移酶为多基因家族,至今已经发现拟南芥有48个GST基因,大豆有25个GST基因,玉米有42个GST基因,水稻有59个GST基因(Dixon等2002b; Moons 2003; Soranzo等2004)。根据蛋白同源性和基因组织结构,植物GST分为 ϕ 、 τ 、 ζ 、 θ 、 λ 和脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductases, DHARs) 6类

(Dixon等2002a; Moons 2005)。 τ 和 ϕ GST是植物特有,种类最多,含量最丰富; ζ 和 θ GST在动物和植物中都存在;而 λ GST和DHAR与它们的亲源关系更远(Dixon等2002b; Moons 2005)。

2 GST蛋白的结构

GST是一个超基因家族的产物,每种异构酶都有其特异的底物。由于GST的底物多种多样,所以其序列的差异可想而知。虽然在其N端存在较高的保守区域,但其氨基酸的同源性很低,通常不超过25%~35% (Droog等1993; Mannervik和Danielson 1998)。研究不同类型的GST的结构表明:尽管不同类型的GST序列差异很大,但GST的二级结构和高级结构是非常相似的(Dixon等2002b)。

植物的 ϕ 、 τ 、 ζ 和 θ GST是蛋白二聚体,每一个GST亚基包含独立的催化位点,此位点由2部分组成,一是GSH特异结合位点(G位点),是由多肽链的氨基端区域的保守氨基酸残基组成,在此位点有一个保守的Ser残基,它的羟基与GSH的巯基形成氢键而使GSH离子化,产生稳定的硫醇盐阴离子,从而驱动GST的结合、过氧化酶和异构化酶的反应(Dixon等2002a)。二是结合疏水底物的位点(H位点),此位点的结构可变化较大,由来自羧基端的残基组成。G位点与H位点是由5~10个氨基酸残基组成的可变连接区连接。

收稿 2006-10-11 修定 2007-01-05

资助 重庆市自然科学基金(8621和CSTC, 2006BB1258)和重庆市教育委员会科学技术研究项目(KJ061108)。

*E-mail: tzhu2002@yahoo.com.cn; Tel: 023-58102522

在测定晶体结构时, 酶的G和H位点是可动的, 表明在结合底物时, GST亚基经历重大的构象变化, 这已为 ϕ GST的脱辅基蛋白ZmGSTF3-3与 ϕ GST的三元复合物(包含GST和底物)的结构差异所证实。GSH与GST的结合遵循诱导契合机制(induced-fit mechanism)(Neuefeind等1997a; Sheehan等2001)。每个可溶性GST是由分子量为26 kDa的亚基组成的二聚体, 形成分子量为50 kDa的疏水蛋白, 等电点在pH 4~5的范围内。GST可以是同源二聚体, 也可以是异源二聚体。由于亚基间界面残基的不相容性, 不同类型的GST亚基间不能二聚化。在同类亚基中, 即使氨基酸序列差异很大, 也能形成二聚体(Dixon等1999; Sommer和Böger 1999)。异源二聚体的形成大大增加了GST在植物中的多样性(Edwards和Dixon 2000; Dixon等2002b)。

在植物GST中, λ GST和DHAR与 ϕ 、 τ 、 ζ 和 θ GST的结构不同, 它们是由一条多肽链组成的单体, 并且其催化位点由Cys取代了Ser, 在催化反应过程中能与GSH形成二硫键。因此, 具有新的催化功能, 即具有依赖谷胱甘肽的巯基转移酶活性(Dixon等2002a)。

3 GST蛋白的功能

GST在植物的初级代谢和二级代谢、胁迫耐受和细胞信号转导中行使功能, 从而影响植物的生长发育。 ϕ GST和 τ GST的主要功能是与包括杀虫剂、除草剂在内的异生素结合, 从而解除这些异生素毒性; θ GST主要是作为谷胱甘肽过氧化酶, 还原有机氢过氧化物; ζ GST具有依赖谷胱甘肽的异构酶活性, 催化顺丁烯二酸单酰乙酰乙酸异构化成反丁烯二酸单酰乙酰乙酸; DHAR催化脱氢抗坏血酸还原成抗坏血酸; λ GST作为植物的抗氧化酶起作用(Dixon等2002a; Edwards和Dixon 2005)。

3.1 GST解除外界毒素以及内源有毒代谢物的侵害 植物GST的主要功能在于解除外界毒素以及内源有毒代谢物的侵害, 能催化还原型谷胱甘肽的巯基与多种亲电和亲脂底物的结合, 生成水溶性的产物, 从而降低底物的毒性(Edwards和Dixon 2000; Dixon等2002b; Moons 2003)。

为了生存, 植物在与其他生物竞争过程中产

生各种各样有毒的保护性化合物, 如植保素、阿片剂和黄酮等, 以对付草食动物、昆虫和病原菌。现代化学工业生产许多除草剂、杀虫剂和杀菌剂, 用来控制害虫、杂草和病原菌。许多生长于有毒化学环境的植物, 都能衍生出使这些化合物转化、代谢和排除的脱毒系统。通常, 植物的脱毒是通过3类酶介导的解毒系统而进行的(Ishikawa 1992; Sandermann 1992; Neuefeind等1997b)。第1类酶(如细胞色素P450单氧酶)催化氧化、还原、水解反应, 使功能基团暴露转化, 并将功能基团引到底物上。第2类酶的作用是催化代谢物和糖或GSH结合, 如UDP-葡萄糖基转移酶和GST用功能基团作为结合位点催化代谢物形成较少毒性和较高水溶性结合物。许多植物都有编码这2类酶的多种异构酶, 每种都有其特异的底物。在有GSH的情况下, GST催化这类结合反应。第3类酶起区隔化作用, 植物GST催化GSH与植物自身产生的多种化合物及外源化合物结合, 形成的结合物可被谷胱甘肽泵识别并进行跨膜运输, 将结合物送到液泡中(Rea 1999)。天然底物花色苷的合成需要多种异构体如细胞色素P450、GST和谷胱甘肽泵的协同作用(Sandermann 1992; Marrs等1995)。

在植物中, 许多次生代谢产物对细胞是有毒的, 甚至对产生这些物质的细胞也是有毒的。GST催化GSH与这些物质结合, 再运到适当的部位(常常是液泡中), 这对细胞正常生命活动至关重要。如花色素苷, 在细胞中的不适宜停留, 不仅影响花色苷的产生, 而且对细胞也是有毒的, 因此, 需要与GSH结合并转运到液泡中(Marrs等1995)。

3.2 GST作为结合蛋白或配体 一些GST是非催化载体。早在20世纪70年代, 就有人提出GST作为载体或配体的观点。这是由于发现一种与GST类似的蛋白可作为类固醇、药和哺乳动物代谢产物的细胞结合因子(Marrs 1996; Lederer和Boger 2005)。直到20多年后, 用光亲和标记的方法, 才确定了GST是生长素和细胞分裂素的结合蛋白, 从而证实了上述观点(Zettl等1994; Gonneau等1998)。这类化合物显然是与GST催化位点以外的其他位点结合, 玉米GSTI的配体蛋白结合位

点主要在疏水结合位点(Axarli等2004)。生长素和细胞分裂素与GST结合,可能是这2种激素的暂时储存形式,也可能是一种调节活性或是一种转运的形式——从膜上吸收后再转运到受体。也有人认为GST作为配体可防止这些分子在膜上或细胞内过多积累而导致的毒害作用(Listowsky等1988)。玉米 τ GST基因突变体(An9)不能在液泡中储藏类黄酮衍生色素,有研究表明,GST涉及类黄酮的细胞内结合和稳定,而不是催化它们的谷胱甘肽化(Edwards等2000; Mueller等2000; Moons 2003)。

3.3 保护组织免受伤害 植物在受到紫外线照射、伤害和重金属毒害等逆境时,产生 H_2O_2 和 O_2^- ,在有微量元素金属存在时,会产生高度有毒的羟基自由基(Danielson等1987; Bartling等1993; Berhane等1994)。膜脂的过氧化物和DNA氧化降解产物也是对细胞高度有毒的(Danielson等1987)。植物GST可使GSH与这些内源亲电子化合物结合而脱毒(Tan等1986; Berhane等1994)。有些GST也可以作为谷胱甘肽过氧化物酶作用而直接使这些化合物脱毒(Cummins等1999)。已知 ϕ 、 τ 、 θ GST具有谷胱甘肽过氧化物酶活性,GST利用谷胱甘肽还原脂肪酸和核酸生成相应的单羟基醇。此种还原作用在阻止有机氢过氧化物降解成细胞毒素的醛衍生物中起关键作用(Roxas等1997; Cummins等1999; Dixon等2002b)。

3.4 细胞的氧化还原稳态和调节细胞程序衰老 还有些GST在细胞的氧化还原稳态和调节细胞程序衰老中起作用(Moons 2005)。酵母表达的结果证明,GST与氧化胁迫耐受性的联系是由番茄(*Solanum lycopersicum*)的 τ GST能抑制Bax蛋白诱导的细胞程序死亡,很明显,这是通过阻止氧化伤害的结果(Kampranis等2000)。大麦中 τ GST基因的表达受衰老的诱导,作为抗氧化剂参与次级代谢(Kunieda等2005)。

3.5 GST作为胁迫信号蛋白 西芹(*Petroselinum crispum*)中受紫外光诱导的编码类黄酮生物合成酶的基因需要GSH和特异的PcGST1的表达。在光诱导类黄酮生物合成酶基因表达的信号级联反应中,GSH和PcGST1将光刺激的信号传递给类黄酮生物合成酶基因的启动子,表明GST也作为细

胞信号在胁迫耐受中起作用(Loyall等2000)。

3.6 催化异构化反应 GST也在酪氨酸(Tyr)代谢中催化异构化作用。在拟南芥中,Tyr降解中的倒数第二步, ζ GST催化依赖GSH的顺丁烯二酸单酰乙酰乙酸异构化形成反丁烯二酸单酰乙酰乙酸(Dixon等2000)。

4 GST基因的表达

4.1 GST基因表达的组织特异性 在植物中,许多GST基因的表达是组成型的,但一些GST基因的表达具有组织特异性。在近交玉米系的研究中,GST同工酶在不同的组织中表达(Sari-Gorla等1993)。例如,玉米(*Zea mays*)的花粉中只有1个GST同工酶,而角质绒片中有5个GST同工酶。一些植物GST表达的组织特异性可能受到一些化学试剂处理影响。例如,玉米的ZmGSTF2在正常情况下只在根中表达,用除草剂安全剂二氯丙烯胺处理后,在叶中也能表达(Dixon等1997);在转基因烟草中,大豆(*Glycine max*)的 τ GST启动子启动GUS基因的表达模式也有类似情况(Ulmasov等1995);BjGSTF2在芥子(*Brassica juncea*)根中表达最丰富,但其表达受 H_2O_2 、 $HgCl_2$ 、氨基环丙烷羧酸、水杨酸、百草枯的诱导和亚精胺的抑制(Gong等2005)。

4.2 GST基因表达的可诱导性 在众多的植物中,有许多GST基因是诱导表达的,尤其是以逆境诱导表达能产生氧自由基的为最多。在生物和非生物胁迫下,会诱导一些GST的表达。受炭疽病(*Colletotrichum orbiculare*)感染的烟草,其中NbGSTU1和NbGSTU3的表达得到增强(Dean等2005)。冷、热、重金属离子、盐、PEG、ABA、SA、JA、NAA、 H_2O_2 和甲基紫精均可引起一些GST的响应,除草剂和除草剂安全剂的作用可引起一类GST的响应,细胞分裂或有生长素或细胞分裂素时也会诱导一些 τ GST表达(Marrs 1996; Gonneau等1998)。在一些情况下,GST因对一般的细胞损伤或除草剂和化学毒素引起的氧化胁迫反应而受到诱导(Marrs 1996; Ezaki等2004; Nepovim等2004; Urbanek等2005)。Shimabukuro等(1970)最早报道玉米中的GST可促使除草剂阿特津脱毒,就是因为除草剂形成的氧胁迫能诱导GST大量表达,其他如磺酰脲类、异丙甲草胺、

硫胺甲酸亚砷、氯乙酰苯胺和联苯醚类等除草剂可诱导 *GST* 表达也陆续有所报道(Shimabukuro 等 1971; Brown 和 Neighbors 1987; Cottingham 和 Hatzios 1992; Wittenbach 等 1994; Cottingham 等 1998; McGonigle 等 2000); 其他各种逆境可诱导 *GST* 的表达也有报道(Levine 等 1994; Ulmasov 等 1994; Tenhaken 等 1995; Ulmasov 等 1995; 胡玉欣等 1998)。而在另一些情况下, *GST* 的诱导则是其对特异胁迫作用的响应, 诱导 ϕ *GST* 和 τ *GST* 表达, 激发起植物的防御反应, 如经除草剂安全剂处理的禾谷类植物是通过增加包括 *GST* 在内的解毒酶表达而增强其对除草剂的耐受性的(Mauch 和 Dudler 1993; Davies 和 Caseley 1999)。

4.3 *GST* 基因表达对逆境的反应 *GST* 的表达调节是在转录水平进行的(Marrs 1996; Davies 和 Caseley 1999)。在一些情况下, 逆境胁迫过程中会出现新的 *GST* 变体, 这是有人通过可变剪切方法得到的, 其意义还不清楚(Marrs 和 Walbot 1997)。亚基的转录调节最终影响一系列 *GST* 同源二聚体和异源二聚体的形成。例如, 玉米和小麦(*Triticum aestivum*) 中组成型表达的分别是 ϕ 类 ZmGSTFI-1 和 τ 类 TaGSTU1-I 同源二聚体, 玉米和小麦在经除草剂安全剂处理后, 特异亚基的合成增加, 出现了新的异源二聚体(Cummins 等 1997; Dixon 等 1997)。在玉米中, 除草剂安全剂二氯丙烯胺可诱导 ZmGSTF2 亚基的合成, 它与组成型表达的 ZmGSTF1 结合形成 ZmGSTF1-2 异源二聚体, 这是除草剂安全剂二氯丙烯胺处理的组织中存在的主要 *GST* 同功酶之一(Dixon 等 1997)。在小麦中, 3 个 τ *GST* 亚基, 即 TaGSTU2、TaGSTU3 和 TaGSTU4 可受除草剂安全剂解草啞的诱导, 它们与组成型亚基 TaGSTU1 结合分别形成异源二聚体 TaGSTU1-2、TaGSTU1-3 和 TaGSTU1-4 (Cummins 等 1997)。除草剂安全剂诱导的异源二聚体的相对丰度是由新合成的亚基的相对丰度决定的(Dixon 等 2002b)。

5 结语

虽然植物 *GST* 是一个超基因大家族, 但采用基因组和 EST 库可以对 *GST* 进行分类和研究它们的进化和序列多样化, 结晶体的研究则是了解 *GST* 的生物学结构的强有力手段。植物 *GST* 家族

给功能基因组学提出了一系列有待解决的难题, 例如, 这些蛋白在植物的哪些组织中? 何时表达? 它们的功能是什么? 为什么它们的数量有如此之多? 为什么它们的表达具有这样复杂的调节? 要解决这些问题, 还需要做大量系统的研究工作。我们研究水稻中的 2 个谷胱甘肽转移酶基因 *OsGSTL1* 和 *OsGSTL2* 的结果表明: *OsGSTL1* 和 *OsGSTL2* 是水稻的 3 号染色体上 2 个串联排列的高度同源的基因(同源率为 76.87%); *OsGSTL1* 是组成型表达, 而 *OsGSTL2* 在水稻根中的表达受绿磺隆的诱导, 但 *OsGSTL2* 在水稻叶中的表达不受绿磺隆的影响(未发表资料)。很显然, *OsGSTL1* 和 *OsGSTL2* 是来自同一祖先基因, 但它们在进化过程中是怎样分化成 2 个基因以致其表达受到不同调控的? 它们在水稻中的表达模式如何? 在水稻生长发育过程中, 它们各自又行使怎样的生理功能? 要弄清楚这些问题, 需要进一步研究。

现有的研究表明, 在植物的初级代谢和二级代谢、耐受胁迫和细胞信号转导过程中, *GST* 行使许多不同的功能, 从而影响植物的生长发育。相信, 随着研究的不断深入, 其功能的多样化将会进一步得到揭示。植物抗逆性研究是一个热点课题, 植物 *GST* 家族中的许多成员都与植物抗逆性有关, 如对除草剂、高盐、低温和紫外辐射等的抗性。因此, 深入研究 *GST* 不仅能确定 *GST* 的生理功能, 了解 *GST* 作用的分子机制, 而且还可以分离和克隆到有应用价值的 *GST* 基因, 从而进一步为作物的品种改良、提高作物的抗逆性提供有用的基因资源。

参考文献

- 胡玉欣, 韩畅, 牟中林, 李家洋(1998). 用阵列鉴定基因表达. 科学通报, 43: 2635~2638
- Axarli IA, Rigden DJ, Labrou NE (2004). Characterization of the ligandin site of maize glutathione *S*-transferase I. *Biochem J*, 382 (3): 885~893
- Bartling D, Steiner U, Weiler EW (1993). A glutathione *S*-transferase with glutathione peroxidase activity from *Arabidopsis thaliana*: molecular cloning and functional characterization. *Eur J Biochem*, 216: 579~586
- Berhane K, Widersten M, Engstrom A, Kozarich JW, Mannervik B (1994). Detoxication of base propanals and other alpha, beta-unsaturated aldehyde products of radical reactions and lipid peroxidation by human glutathione transferases. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 1480~1484

- Brown HM, Neighbors SM (1987). Soybean metabolism of chlorimuronethyl: physiological basis for soybean selectivity. *Pestic Biochem Physiol*, 29: 112~120
- Cottingham CK, Hatzios KK (1992). Basis of differential tolerance of two corn hybrids (*Zea mays*) to metolachlor. *Weed Sci*, 40: 359~363
- Cottingham CK, Hatzios KK, Meredith S (1998). Influence of chemical treatment on glutathione *S*-transferases of maize with activity towards metolachlor and cinnamic acid. *Z Naturforsch C*, 53: 973~979
- Cummins I, Cole DJ, Edwards R (1997). Purification of multiple glutathione transferases involved in herbicide detoxification from wheat (*Triticum aestivum* L.) treated with the safener fenchlorazole-ethyl. *Pestic Biochem Physiol*, 59: 35~49
- Cummins I, Cole DJ, Edwards R (1999). A role for glutathione transferases functioning as glutathione peroxidases in resistance to multiple herbicides in black-grass. *Plant J*, 18: 285~292
- Danielson UH, Esterbauer H, Mannervik B (1987). Structure-activity relationships of 4-hydroxyalkenals in the conjugation catalysed by mammalian glutathione transferases. *Biochem J*, 247: 707~713
- Davies J, Caseley JC (1999). Herbicide safeners: a review. *Pestic Sci*, 55: 1043~1058
- Dean JD, Goodwin PH, Hsiang T (2005). Induction of glutathione *S*-transferase genes of *Nicotiana benthamiana* following infection by *Colletotrichum destructivum* and *C. orbiculare* and involvement of one in resistance. *J Exp Bot*, 56: 1525~1533
- Dixon D, Cole DJ, Edwards R (1997). Characterisation of multiple glutathione transferases containing the GST I subunit with activities toward herbicide substrates in maize (*Zea mays*). *Pestic Sci*, 50: 72~82
- Dixon DP, Cole DJ, Edwards R (1999). Dimerisation of maize glutathione transferases in recombinant bacteria. *Plant Mol Biol*, 40: 997~1008
- Dixon DP, Cole DJ, Edwards R (2000). Characterisation of a zeta class glutathione transferase from *Arabidopsis thaliana* with a putative role in tyrosine catabolism. *Arch Biochem Biophys*, 384: 407~412
- Dixon DP, Davis BG, Edwards R (2002a). Functional divergence in the glutathione transferase superfamily in plants. *J Biol Chem*, 277 (34): 30859~30869
- Dixon DP, Laphorn A, Edwards R (2002b). Plant glutathione transferases. *Genome Biol*, 3 (3): 3004.1~3004.10
- Dröog FN, Hooykaas PJ, Libbenga KR, van der Zaal EJ (1993). Proteins encoded by an auxin-regulated gene family of tobacco share limited but significant homology with glutathione *S*-transferases and one member indeed shows *in vitro* GST activity. *Plant Mol Biol*, 21 (6): 965~972
- Edwards R, Dixon DP (2000). The role of glutathione transferases in herbicide metabolism. In: Cobb AH, Kirkwood RC (eds). *Herbicides and Their Mechanisms of Action*. Sheffield: Sheffield Academic Press, 33~71
- Edwards R, Dixon DP (2005). Plant glutathione transferases. *Methods Enzymol*, 401: 169~186
- Edwards R, Dixon DP, Walbot V (2000). Plant glutathione *S*-transferases: enzymes with multiple functions in sickness and in health. *Trends Plant Sci*, 5: 193~198
- Ezaki B, Suzuki M, Motoda H, Kawamura M, Nakashima S, Matsumoto H (2004). Mechanism of gene expression of *Arabidopsis* glutathione *S*-transferase, *AtGSTI*, and *AtGSTII* in response to aluminum stress. *Plant Physiol*, 134: 1672~1682
- Gong H, Jiao Y, Hu WW, Pua EC (2005). Expression of glutathione *S*-transferase and its role in plant growth and development *in vivo* and shoot morphogenesis *in vitro*. *Plant Mol Biol*, 57: 53~66
- Gonneau M, Mornet R, Laloue M (1998). A *Nicotiana plumbaginifolia* protein labeled with an azido cytokinin agonist is a glutathione *S*-transferase. *Physiol Plant*, 103: 114~124
- Ishikawa T (1992). The ATP-dependent glutathione *S*-conjugate export pump. *Trends Biochem Sci*, 17: 463~468
- Kampranis SC, Damianova R, Atallah M, Toby G, Kondi G, Tschlis PN, Makris AM (2000). A novel plant glutathione *S*-transferase/oxidase suppresses Bax lethality in yeast. *J Biol Chem*, 275: 29207~29216
- Kunieda T, Fujiwara T, Amano T, Shioi Y (2005). Molecular cloning and characterization of a senescence-induced tau-class glutathione *S*-transferase from barley leaves. *Plant Cell Physiol*, 46: 1540~1548
- Lederer B, Boger P (2005). A ligand function of glutathione *S*-transferase. *Z Naturforsch C*, 60: 166~171
- Levine A, Tenhaken R, Dixon R, Lamb C (1994). H₂O₂ from the oxidative burst orchestrates the plant hypersensitive disease resistance response. *Cell*, 79: 583~593
- Listowsky I, Abramovitz M, Homma H, Niitsu Y (1988). Intracellular binding and transport of hormones and xenobiotics by glutathione-*S*-transferases. *Drug Metab Rev*, 19: 305~318
- Loyall L, Uchida K, Braun S, Furuya M, Frohnmeyer H (2000). Glutathione and a UV light-induced glutathione *S*-transferase are involved in signaling to chalcone synthase in cell cultures. *Plant Cell*, 12: 1939~1950
- Mannervik B, Danielson UH (1988). Glutathione transferases—structure and catalytic activity. *CRC Crit Rev Biochem*, 23 (3): 283~337
- Marrs KA (1996). The functions and regulation of glutathione *S*-transferases in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 127~158
- Marrs KA, Alfenito MR, Lloyd AM, Walbot V (1995). A glutathione *S*-transferase involved in vacuolar transfer encoded by the maize gene *Bronze-2*. *Nature*, 375: 397~400
- Marrs KA, Walbot V (1997). Expression and RNA splicing of the maize glutathione *S*-transferase *bronze2* gene is regulated by cadmium and other stresses. *Plant Physiol*, 113: 93~102
- Mauch F, Dudler R (1993). Differential induction of distinct glutathione *S*-transferases of wheat by xenobiotics and by

- pathogen attack. *Plant Physiol*, 102: 1193~1201
- McGonigle B, Keeler SJ, Lau SM, Koeppe MK, O'Keefe DP (2000). A genomics approach to the comprehensive analysis of the glutathione *S*-transferase gene family in soybean and maize. *Plant Physiol*, 124: 1105~1120
- Moons A (2003). *Osgtu3* and *osgtu4*, encoding tau class glutathione *S*-transferases, are heavy metal- and hypoxic stress-induced and differentially salt stress-responsive in rice roots. *FEBS Lett*, 553: 427~432
- Moons A (2005). Regulatory and functional interactions of plant growth regulators and plant glutathione *S*-transferases (GSTs). *Vitam Horm*, 72: 155~202
- Mueller LA, Goodman CD, Silady RA, Walbot V (2000). AN9, a petunia glutathione *S*-transferase required for anthocyanin sequestration, is a flavonoid-binding protein. *Plant Physiol*, 123: 1561~1570
- Neopovim A, Podlipna R, Soudek P, Schroder P, Vanek T (2004). Effects of heavy metals and nitroaromatic compounds on horseradish glutathione *S*-transferase and peroxidase. *Chemosphere*, 57 (8): 1007~1015
- Neuefeind T, Huber R, Dasenbrock H, Prade L, Bieseler B (1997a). Crystal structure of herbicide-detoxifying maize glutathione transferase-I in complex with lactoylglutathione: evidence for an induced-fit mechanism. *J Mol Biol*, 274: 446~453
- Neuefeind T, Reinemer P, Bieseler B (1997b). Plant glutathione *S*-transferases and herbicide detoxification. *Biol Chem*, 378: 199~205
- Rea PA (1999). MRP subfamily ABC transporters from plants and yeast. *J Exp Bot*, 50: 895~913
- Roxas VP, Smith RK, Allen ER, Allen RD (1997). Overexpression of glutathione *S*-transferase/glutathione peroxidase enhances the growth of transgenic tobacco seedlings during stress. *Nat Biotechnol*, 15: 988~991
- Sandermann H Jr (1992). Plant metabolism of xenobiotics. *Trends Biochem Sci*, 17 (2): 82~84
- Sari-Gorla M, Ferrario S, Rossini L, Fropa C, Villa M (1993). Developmental expression of glutathione *S*-transferase in maize and its possible connection with herbicide tolerance. *Euphytica*, 67: 221~230
- Sheehan D, Meade G, Foley VM, Dowd CA (2001). Enzymatic mechanism structure, function and evolution of glutathione transferases: implications for classification of non-mammalian members of an ancient enzyme superfamily. *Biochem J*, 360: 1~16
- Shimabukuro RH, Frear DS, Swanson HR, Walsh WC (1971). Glutathione conjugation. An enzymatic basis for atrazine resistance in corn. *Plant Physiol*, 47: 10~14
- Shimabukuro RH, Swanson HR, Walsh WC (1970). Glutathione conjugation: atrazine detoxification mechanism in corn. *Plant Physiol*, 46: 103~107
- Sommer A, Böger P (1999). Characterization of recombinant corn glutathione *S*-transferases isoforms I, II, III, and IV. *Pestic Biochem Physiol*, 63: 127~138
- Soranzo N, Sari-Gorla M, Mizzi L, de Toma G, Fropa C (2004). Organisation and structural evolution of the rice glutathione *S*-transferase gene family. *Mol Genet Genomics*, 271 (5): 511~521
- Tan KH, Meyer DJ, Coles B, Ketterer B (1986). Thymine hydroperoxide, a substrate for rat Se-dependent glutathione peroxidase and glutathione transferase isoenzymes. *FEBS Lett*, 207: 231~233
- Tenhaken R, Levine A, Brisson LF (1995). Function of the oxidative burst in hypersensitive disease resistance. *Proc Natl Acad Sci USA*, 92: 4158~4163
- Ulmasov T, Hagen G, Guilfoyle T (1994). The *ocs* element in the soybean *GH2/4* promoter is activated by both active and inactive auxin and salicylic acid analogues. *Plant Mol Biol*, 26: 1055~1064
- Ulmasov T, Ohmiya A, Hagen G, Guilfoyle T (1995). The soybean *GH2/4* gene that encodes a glutathione *S*-transferase has a promoter that is activated by a wide range of chemical agents. *Plant Physiol*, 108: 919~927
- Urbanek H, Majorowicz H, Zalewski M, Saniewski M (2005). Induction of glutathione *S*-transferase and glutathione by toxic compounds and elicitors in reed canary grass. *Biotechnol Lett*, 27: 911~914
- Wittenbach VA, Koeppe MK, Lichtner FT, Zimmerman WT, Reiser RW (1994). Basis of selectivity of triflusaluron methyl in sugar beets (*Beta vulgaris*). *Pestic Biochem Physiol*, 49: 72~81
- Zettl R, Schell J, Palme K (1994). Photoaffinity labeling of *Arabidopsis thaliana* plasma membrane vesicles by 5-azido-[7-³H] indole-3-acetic acid: identification of a glutathione *S*-transferase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 689~693