

## 类萌发素蛋白在植物防卫反应中的作用

李红丽, 刘迪秋\*, 何华, 张南南, 葛锋, 陈朝银

昆明理工大学生命科学与技术学院, 昆明650500

**摘要:** 植物在生长过程中受到各种生物及非生物胁迫, 在长期的适应过程中植物进化出多种抵御这些胁迫的策略, 如病程相关蛋白(PRs)的激活等。类萌发素蛋白(GLPs)是PRs家族中的一类胞外糖蛋白, 在植物中普遍存在。GLPs主要以酶、受体和结构蛋白的形式参与多种生理生化过程, 能清除植物体内过多的活性氧(ROS), GLPs催化反应所产生的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可通过选择性地参与信号级联途径来诱导植物的防卫反应, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>还可以通过纤维素交联作用增强细胞壁的结构, 在植物抵抗氧化胁迫过程中起重要作用。本文综述了植物GLPs的结构特征及其参与的植物对逆境胁迫的防卫反应。

**关键词:** 类萌发素蛋白; 植物; 功能; 逆境胁迫; 防卫反应

## The Role of Germin-Like Protein in Plant Defense Responses

LI Hong-Li, LIU Di-Qiu\*, HE Hua, ZHANG Nan-Nan, GE Feng, CHEN Chao-Yin

Faculty of Life Science and Technology, Kunming University of Science and Technology, Kunming 650500, China

**Abstract:** During growth and development, plants often suffer from a great diversity of stresses. Plants have evolved a variety of strategies to cope with these stresses during the long-time adaptation to adverse environment, such as the activation of pathogenesis-related proteins (PRs). The germin-like proteins (GLPs) are a class of extracellular glycoproteins encoded by the members of PR genes. The GLPs are involved in a variety of plant physiological and biochemical processes, and they mainly function in the form of enzymes, receptors, and structural proteins, thus excessive reactive oxygen species (ROS) could be scavenged. At the same time, the H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> generating in catalytic reaction of GLPs selectively participates in signaling cascades to induce plant defense responses, and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> also functions in buildup of cell wall intensity through crosslinking of cellulose, which plays an important role in resistance to oxidative stress. The structural features and the functions of GLPs related with defense responses under adversity stresses are summarized in this paper.

**Key words:** germin-like proteins; plant; function; adversity stress; defense response

类萌发素蛋白(germin-like protein, GLPs)是在植物中普遍存在的一类与小麦(*Triticum aestivum*)萌发素(germin)序列高度相似、位于胞外基质的可溶性糖蛋白, 绝大多数GLPs为稳定的低聚物。GLPs与germin结构相似, 都含有 $\beta$ -折叠桶状结构域, 因此认为二者均属于cupin超家族。cupin蛋白家族是一个大型的功能多样的超家族, 主要包括环化酶、异构酶、脱羧酶、双加氧酶、糖或生长素结合蛋白、单体或者二聚体球蛋白以及种子贮藏蛋白(Druka等2002)。germin和GLPs都是与细胞壁形成有关的糖蛋白, 只是糖基化位点不同。尽管平均相似度接近50%, GLPs与小麦萌发素的最大相似度可达到90%。GLPs在不同的物种中具有时空表达特性和不同的功能, 主要以酶、受体和结构蛋白的形式参与多种生理生化过程。其中, 酶包括草酸盐氧化酶(oxalate oxidase, OXO)、超

氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、ADP葡萄糖焦磷酸酶/磷酸二酯酶(ADP glucose pyrophosphatase/phosphodiesterase, AGPPase)等, 受体如雄激素结合蛋白(androgen binding protein, ABP19/20)激素受体、Rhcadhesins受体等。作为病程相关蛋白(pathogenesis-related proteins, PRs)家族的一员, GLPs与植物抵御外源物质伤害及多种逆境胁迫密切相关。

### 1 植物GLPs的结构

生物信息学分析发现拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中GLPs家族共有32个成员, 大麦(*Hordeum vulgare*)中有21个成员(Zimmermann等2006)。

收稿 2013-01-18 修定 2013-02-28

资助 国家自然科学基金项目(31160401)。

\* 通讯作者(E-mail: diqiuliu@126.com; Tel: 0871-5920621)。

目前将不同植物的GLPs分为3个亚类(Khuri等2001): 真萌发素(true germin)为第1亚类, 包括小麦、大麦的萌发素及一些其他谷类植物的GLPs, 它们具有SOD和OXO的双重活性; 第2亚类的GLPs来自于除小麦和大麦之外的其他禾谷类、裸子植物和茄科植物等, 这一亚类与植物耐氧化胁迫有直接关系; 第3亚类的GLPs包括与生长素代谢相关的一些调节蛋白, 它们与植物的生理节律和花期诱导功能有关。

GLPs通常由2个外显子编码, 在C端包含cupin蛋白结构域, cupin蛋白结构域包含2个由保守氨基酸残基组成的基序, 命名为“萌发素框”(Breen和Bellgard 2010)。基序1的保守序列为: G(x)5HxH(x)3, 4E(x)6G; 基序2的保守序列为: 2-G(x)5PxG(x)-2H(x)3N。GLPs家族成员的氨基酸序列同源性不高, 对比不同GLPs的氨基酸序列, 不难发现大部分GLPs的cupin基序都含有3个高度保守的组氨酸和1个谷氨酸残基作为活性位点来参与结合金属离子(Banerjee和Maiti 2010)。如水稻(*Oryza sativa*)类萌发素蛋白OsGLP1的活性位点包含3个组氨酸(His104、His106、His151)和1个谷氨酸残基(Glu111), 能够结合金属离子, 且具有SOD活性。大多数GLPs的前体蛋白都含有一个信号肽, 可以帮助它们从细胞中运输出来, 因此, GLPs能在细胞壁或细胞质基质中发挥作用。成熟的GLPs具有至少1个或2个预测的N-糖基化位点(NXS/T)(Romero-Puertas等2008)。如图1所示, GLPs每个单体由一个不规则的N-端延伸形成的 $\beta$ -折叠桶状结构以及含有3个 $\alpha$ -螺旋的C-末端组成(Banerjee和Maiti 2010)。

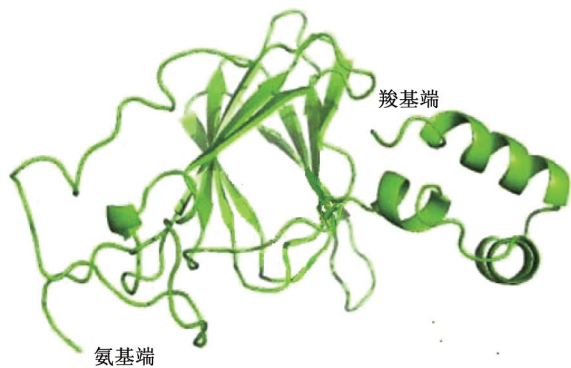


图1 OsGLP1的结构预测模型

Fig.1 The predicted structure model of OsGLP1  
根据Banerjee和Maiti (2010)改画。

## 2 GLPs参与植物对逆境胁迫的响应

植物在生长过程中受到各种环境信号调控, 并遭遇多种逆境胁迫, 在逆境胁迫下植物中的胁迫响应基因会大量表达, 其中GLPs是参与多种胁迫响应的一类重要基因。GLPs作为植物中广泛存在的一类糖蛋白, 它们通过离子键结合存在于细胞外基质中, 在植物生长发育过程中保护植物免受生物及非生物胁迫带来的氧化损伤。在植物遭受病原真菌、细菌和病毒等的入侵时, GLPs的基因表达明显上升, 在盐、重金属和干旱胁迫下GLPs或OXO的表达也显著上调。 $H_2O_2$ 参与质外体中的细胞信号转导, 多方面的证据表明GLPs可能通过 $H_2O_2$ 信号途径来调节植物对外界胁迫的防御。 $H_2O_2$ 可以诱导植物防卫反应相关酶类的基因表达, 如谷胱甘肽S-转移酶。此外, GLPs具有SOD活性, 它们将有害的活性氧(reactive oxygen species, ROS)转变成 $H_2O_2$ , 从而在抗氧化胁迫中起作用。

### 2.1 GLPs参与植物对生物胁迫的防御

**2.1.1 病原真菌** 多数对GLPs防御机制的研究集中于GLPs在质外体中的表达, 并通过细胞壁的作用对病原体做出早期反应。在受到真菌感染后, 植物细胞内GLPs的表达上调, 并且通过 $H_2O_2$ 信号途径来调节植物对真菌的防御。数量遗传学研究表明GLPs家族成员具有广谱的病害抗性。在水稻的8号染色体上发现有12个紧密连锁在一起的GLPs, 通过RNA干涉使编码OsGLP8-6、OsGLP8-7、OsGLP8-11的基因沉默后, 水稻对稻瘟病菌(*Magnaporthe oryzae*)及纹枯病菌(*Rhizoctania solani*)的侵染都变得更敏感(Manosalva等2009)。大麦中的GLPs基因HvGER4d或HvGER5a的瞬时超表达, 或者通过RNA干涉使HvGER3a或HvGER5a基因的瞬时沉默, 可以保护大麦表皮细胞免受病原真菌*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*的侵袭, HvGER4d的基因沉默引起超敏反应, 且HvGER4d和HvGER5a均是新的细胞外SOD (Zimmermann等2006)。葡萄(*Vitis vinifera*) GLPs基因VvGLP3能被病原真菌*Erysiphe necator*在感染部位特异性诱导表达; 同时, 亚细胞定位分析表明, VvGLP3与绿色荧光蛋白(green fluorescent protein, GFP)的重组蛋白VvGLP3:GFP定位在细胞壁上, 将带有组氨酸标签的VvGLP3转入拟南芥过量表达, 从中分离的VvGLP3重组蛋白具有SOD活性(Godfrey等2007)。

超表达甜菜(*Beta vulgaris*) GLPs基因*BvGLP-1*的拟南芥, 植株产生的 $H_2O_2$ 增加, 且对两种病原真菌*Verticillium longisporum*和*R. solani*的抗性显著增强, 但是并不影响幼苗与有益内生真菌*Piriformospora indica*的相互作用; 同时, *BvGLP-1*的超表达激活一系列防卫相关蛋白如PR-1、PR-2、PR-3、PR-4及PDF1.2的转录水平(Knecht等2010)。当小麦受到*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*感染时, 从中克隆得到一个GLPs基因片段*TaGLP5* (FJ594470), 该基因位于小麦的5A染色体上, 荧光定量PCR分析结果显示该基因的表达受白粉菌诱导, 并且接菌后24 h之前在抗病植株中的表达量高于在感病植株中的表达量, 暗示该基因参与小麦对白粉菌的防御反应(王俊美等2009)。此外, 水稻*OsGLP1*的下调表达引起植株明显矮化以及细胞形态的改变, 同时导致纹枯病及稻瘟病等真菌病害的发生大幅增加; 而将*OsGLP1*转入烟草中表达, 以不同浓度的*Fusarium solani*菌液处理转基因烟草, 结果显示转基因烟草叶片没有出现或仅出现较小的可见损伤, 并且*OsGLP1*相关的SOD活性所介导的抗氧化防卫反应与 $H_2O_2$ 的大量积累以及木质素等细胞壁成分之间的交联作用有关(Banerjee等2010; Banerjee和Maiti 2010)。

**2.1.2 细菌** GLPs在植物与共生细菌的交互反应中起作用。豆类植物中根瘤菌不会被杀死, 并且植物也不会产生针对根瘤菌的防卫反应, 只是将根瘤菌包裹成一个坚硬的小瘤。采用原位杂交分析, 从发育中的豌豆(*Pisum sativum*)根瘤分生组织近端的增殖细胞中检测到*PsGER1*转录本, 而在表皮中*PsGER1*的表达水平却很低(Gucciardo等2007)。苹果(*Malus pumila*)火疫病是一种由革兰氏阴性菌*Erwinia amylovora*所引起的细菌病害, 在开花期间很容易受感染。以*E. amylovora*浓缩液接种苹果叶片并采样构建cDNA文库, 得到的66个克隆片段中包括一个GLP, 表明GLP参与植物对病原细菌的防卫反应(Bonasera和Beer 2002)。

**2.1.3 病毒** 植物GLPs也参与应对病毒胁迫。以致病性烟草花叶病毒(TMV-P0)接种辣椒(*Capsicum annuum* L. cv. Bugang)叶片所构建的cDNA文库中克隆得到一个GLPs基因*CaGLP1*, *CaGLP1*在TMV-P0接种的辣椒叶片中大量积累且植株产生了超敏

反应, 分别以两种防卫相关信号转导途径中的信号分子水杨酸和乙烯来处理辣椒植株叶片, 也显示*CaGLP1*在处理迅速大量积累, 暗示*CaGLP1*与抵抗病毒以及其他生物胁迫防卫反应相关(Park等2004)。以枸橘(*Poncirus trifoliata*)叶片组织构建cDNA文库, 对比没有接种柑橘衰退病毒(citrus tristeza virus, CTV)的植株, 接种病毒90 d后文库中一个GLP基因表达上调(Cristofani-Yaly等2007)。感染黄瓜花叶病毒(cucumber mosaic virus, CMV)和卫星核糖核酸(D satellite RNA, satRNA)的番茄植株会快速死亡, 对比分析分别感染CMV、CMV/D satRNA和CMV/Dm satRNA (3个核苷酸突变的D satRNA突变体)植株的转录组, 在感染CMV/Dm satRNA的番茄中1个GLP基因表达下调, 暗示GLP与CMV侵染诱导的防卫反应相关(Irian等2007)。

**2.1.4 昆虫** GLPs不止对病原微生物起作用, 还能够参与抵御食草动物的捕食, 如在玉米(*Zea mays*)中异源表达小麦OXO基因, 能增强玉米对玉米螟的抗性(Ramputh等2002)。将天蛾科食草动物烟草天蛾(*Manduca sexta*)的幼虫接种烟草(*Nicotiana attenuata*), *NaGLP*的mRNA表达上调, 通过病毒诱导基因沉默(virus-induced gene silencing, VIGS)的方法使烟草中的*NaGLP*基因沉默,  $H_2O_2$ 的产生减少, 同时提高了烟草天蛾的取食偏好性(Lou和Baldwin 2006)。这表明*NaGLP*不仅参与 $H_2O_2$ 的生物合成, 可能还与乙烯的产生或感应有关, 因而使得烟草通过 $H_2O_2$ 和乙烯信号通路参与对烟草天蛾的防卫反应。

## 2.2 GLPs参与植物对非生物胁迫的抗性

除了参与应对多种生物胁迫, 植物GLPs对十二烷基硫酸钠(sodium dodecyl sulphate, SDS)、过硫酸铵(ammonium persulfate, AP)、甲基紫精(methyl viologen, MV)、NaCl、水分、冷冻、高温、重金属等非生物胁迫也有不同程度的抗性。

**2.2.1 SDS、AP、MV及NaCl处理** cupin家族成员具有OXO、SOD、AGPPase等酶活, 广泛参与对多种环境胁迫的防卫反应。大麦叶片中焦磷酸酶/磷酸二酯酶是HvGLP1的寡聚体, 且两种酶活对去污剂SDS都有很强的抗性, 含有SDS的明胶酶谱中显示HvGLP1与AGPPase是同质的(Rodríguez-López等2001)。超表达水稻GLPs基因*OsGLP1*的烟

草, 在AP处理下显示H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>大量积累及细胞壁纤维素交联作用增强(Banerjee等2010)。

MV是生物学上的一种指示剂, 也可用作非选择性接触性除草剂, MV处理能使植物产生过氧化物, 并引起氧化损伤(曾庆平等1996)。拟南芥中GLP13的敲减突变体 $glp13$  (SAIL-433-H06)对MV胁迫敏感, 而超表达GLP13的拟南芥对MV胁迫表现较强的抗性, 与野生型相比, 转基因拟南芥子叶变绿比率提高, 且主根生长受抑制程度减轻, 表明GLP13基因参与调控拟南芥应对氧化胁迫, 是MV氧化胁迫响应途径的正调控因子(唐源江等2011)。在藓类植物*Barbula unguiculata*中GLPs基因BuGLP的mRNA水平在细胞生长对数期达到最大, 随后减少, 而SOD活性在对数期始终维持同样的水平; *B. unguiculata*受MV处理后, BuGLP的转录物减少, 而结合于细胞壁与BuGLP相关的SOD活性并不受影响; 在细胞对数期加入NaCl后, BuGLP的mRNA水平及总的SOD活性都有所增加, 并且由于BuGLP释放到培养基中, 因而结合于细胞壁的SOD活性降低(Nakata等2002)。在*B. unguiculata*细胞停滞期加入NaCl, 几乎不影响BuGLP的mRNA水平及结合于细胞壁的SOD活性水平。由此可见, 盐胁迫能诱导对数生长期细胞中BuGLP的表达, 并促进BuGLP从细胞壁上释放至培养基, 同时, BuGLP可能通过产生H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>在细胞对数期促进细胞外基质中CuZn-SOD的合成。

**2.2.2 水分胁迫** 植物遭受水分胁迫时生理生化过程会发生变化, 细胞由于失水会导致渗透压降低, 从而影响植物的体内代谢(Mahajan和Tuteja 2005)。为了减少水分胁迫带来的损伤, 植物体内的某些基因会对胁迫做出响应。淹水胁迫时, 大豆(*Glycine max*)根和下胚轴的生长受到抑制, 且细胞中结构蛋白产生变化, 如4个大豆GLPs前体表达下调, 与此同时ROS及茉莉酮酸酯的生物合成减少, 暗示GLPs与细胞壁的形成及木质素的生物合成相关(Komatsu等2010)。

白羽扇豆(*Lupinus albus*)可以忍受严重的干旱, 且在重度干旱13 d后再重新浇水24 h可以恢复, 采用双向凝胶电泳来分析干旱胁迫对白羽扇豆茎中蛋白质组成的影响, 实验分别在胁迫初期、严重干旱、恢复早期3个阶段进行, 在连续干旱13 d

后一个GLP (gi1171937)开始积累(Pinheiro等2005)。采用蛋白组学技术研究干旱对玉米根部细胞壁蛋白成分的影响, 结果显示玉米根中有152个水分胁迫相关蛋白, 根据它们在细胞壁中的潜在作用可以分为5类: 活性氧代谢、防卫和解毒、水解酶类、碳水化合物代谢及其他, 其中包括2个可能的OXOs以及2个GLP4s (Zhu等2007)。

**2.2.3 重金属胁迫** 重金属可以对植物造成多种损伤, 不但导致核苷酸错配, 影响植物DNA的甲基化水平, 还与植物体内自由基和ROS的产生相关, 而自由基和ROS能引起氧化胁迫, 导致膜渗透性改变(唐咏等2006)。植物在受到重金属污染时通常会表现出生长迟缓、根系伸长受抑制直至停止等症状, 严重时导致作物产量降低甚至植株死亡。GLPs可以清除植物体内过多的ROS, 从而减轻重金属带来的氧化损伤。

拟南芥是对镉(Cd)敏感但不富集锌(Zn)的植物, 而遏蓝菜(*Thlaspi caerulescens*)可以耐受Cd却富集Zn, 以Cd和Zn处理拟南芥和遏蓝菜, 并检测不同基因的表达水平, 结果显示拟南芥中有48个基因对Zn缺乏、Zn过量及Cd处理等有响应, 其中有2个GLPs基因在所有处理中均大量诱导表达, 暗示GLPs参与应对Zn、Cd胁迫(van de Mortel等2008)。此外, 遗传分析表明拟南芥中2个基因座 $ars4$ 及 $ars5$ 的双突变增强了植株对砷(As)的抗性, 距离 $ars4$ 标记约5 kb的GLP5 (At1g09560)基因在 $ars4/ars5$ 双突变体中的mRNA表达提高了1.32倍, 表明GLPs可能参与对As的抗性(Sung等2007)。

**2.2.4 冷冻和高温胁迫** 3个拟南芥GLPs基因(*AtGER1*、*AtGER2*、*AtGER3*)分别在烟草中的异源表达都增强了转基因烟草对高温胁迫的抗性(Membré等2000)。采用基因表达系列分析(serial analysis of gene expression, SAGE)技术研究低温胁迫下拟南芥花粉的转录组表达谱变化, 结果显示花粉中高表达的一种基因是花蜜相关蛋白(At.30848), 而包括GLP (At.23312)在内的28个基因的转录水平被低温抑制(Lee和Lee 2003)。

GLPs还参与植物应对其他的逆境胁迫。NO<sub>2</sub>是环境中的一种氧化剂, 将白花杜鹃(*Rhododendron mucronatum*)的叶片用NO<sub>2</sub>处理后, 2个编码GLPs的基因*RmGLP1*及*RmGLP2*被诱导表达, 并且

*RmGLP2*在烟草中异源表达后, 重组的*RmGLP2*被分泌到质外体中, 染色实验(in-gel staining)显示*RmGLP2*具有SOD活性, *RmGLP2*通过发挥SOD活性减少活性氮和ROS的相互作用, 从而在细胞外防御机制中起作用(Kondo等2008)。

### 3 GLPs在植物逆境胁迫中的应答机制

在植物中叶绿体、线粒体和过氧化物酶体等不同亚细胞器以及类似质膜的电子传递系统中, 小部分电子的逃离结合氧分子会产生ROS (Xiong等2002)。在正常生长条件下, ROS的生成和清除处于一定的平衡状态, 因此不会对细胞造成损伤。过多的ROS对细胞有很强的毒害作用, 并且与正常的代谢不兼容, 因而必须通过抗氧化防御系统予以清除。植物在整个生长发育过程中会受到多种不良环境(如生物和非生物胁迫)的影响, 细胞中ROS产生与清除之间的平衡被干扰, 从而导致ROS大量积累, 植物细胞遭受氧化胁迫。然而, 植物在长期的进化过程中形成了有效的ROS清除机制。

GLPs主要通过OXO、SOD、AGPPase起作用(Breen和Bellgard 2010; Banerjee和Maiti 2010)。SOD和OXO是植物体内重要的ROS清除酶类, 在植物抵抗氧化胁迫过程中起作用。SOD把超氧化物转变为过氧化氢和氧分子, 它介导的反应是植物中主要的抗氧化防御系统之一。过氧化物酶随后把过氧化氢转变为水, 在植物细胞的质外体空间存在多种过氧化物酶类, 它们以离子或共价的形式结合在细胞壁上。OXO通过催化草酸产生CO<sub>2</sub>和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (Woo等2000)。SOD以及OXO催化产生的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可以通过纤维素交联作用增强细胞壁的结构, 并催化细胞壁的氧化交联形成乳突(papilla), 延缓和阻止病原菌的侵入和扩散, 以保护细胞免受再次感染。此外, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>可以选择性地参与信号级联反应来引起植物的防卫反应或者直接形成一种抗菌的效应。在激活防卫基因表达过程中, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>还可以作为一种第二信使来引发超敏反应, 而受感染部位通过超敏反应产生程序性细胞凋亡来减少外界微生物入侵带来的损失(Low和Merida 2006)。AGPPase活性可以控制核糖形成糖蛋白和糖脂的水平, 所以有助于在植物中控制代谢流向淀粉、细胞壁多糖(Rodríguez-López等2001)。

### 4 结语

本文综述了GLPs参与植物对不同逆境胁迫的防卫反应, 表明这类PRs蛋白在植物应对逆境胁迫中具有重要作用。随着分子生物学和功能基因组学的发展, 已从多种植物中发掘大量GLPs基因。然而目前大多数关于GLPs的研究以基因克隆、mRNA及蛋白质表达水平和酶的活性鉴定为主, 对其在分子水平上的作用机制知之甚少。因此, GLPs参与逆境胁迫防卫反应以及在植物生长发育的准确功能和作用机制有待进一步深入研究。

### 参考文献

- 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
- 唐源江, 闵伶俐, 高桂兰, 杜金菊, 杨浪, 阳成伟(2011). 拟南芥*GLP13*基因在植物抗氧化胁迫响应中的作用. 植物学报, 46 (2): 147~154
- 王俊美, 孙燕飞, 刘红彦, 康振生, 徐红明(2009). 白粉菌诱导的小麦类萌发素蛋白的克隆、定位及表达分析. 中国农业科学, 42 (9): 3104~3111
- 曾庆平, 刘叔文, 郭勇(1996). 甲基紫精对植物细胞若干生理生化指标的影响. 应用与环境生物学报, 2 (4): 405~407
- Banerjee J, Das N, Dey P, Maiti MK (2010). Transgenically expressed rice germin-like protein1 in tobacco causes hyper-accumulation of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and reinforcement of the cell wall components. Biochem Bioph Res Commun, 402 (4): 637~643
- Banerjee J, Maiti MK (2010). Functional role of rice germin-like protein1 in regulation of plant height and disease resistance. Biochem Bioph Res Commun, 394 (1): 178~183
- Bonasera JM, Beer SV (2002). Gene expression in apple in response to inoculation with *Erwinia amylovora*. Acta Hort, 590: 469~475
- Breen J, Bellgard M (2010). Germin-like proteins (GLPs) in cereal genomes: gene clustering and dynamic roles in plant defence. Funct Integr Genomics, 10 (4): 463~476
- Cristofani-Yaly M, Berger IJ, Targon MLPN, Takita MA, de O Dorta S, Freitas-Astúa J, de Souza AA, Boscaroli-Camargo RL, Reis MS, Machado MA (2007). Differential expression of genes identified from *Poncirus trifoliata* tissue inoculated with CTV through EST analysis and *in silico* hybridization. Genet Mol Biol, 30 (3): 972~979
- Druka A, Kudrna D, Kannangara CG, von Wettstein D, Kleinhofs A (2002). Physical and genetic mapping of barley (*Hordeum vulgare*) germin-like cDNAs. Proc Natl Acad Sci USA, 99 (2): 850~855
- Godfrey D, Able AJ, Dry IB (2007). Induction of a grapevine germin-like protein (*VvGLP3*) gene is closely linked to the site of *Erysiphe necator* infection: a possible role in defense? Mol Plant Microbe Interact, 20 (9): 1112~1125
- Gucciardo S, Wisniewski JP, Brewin NJ, Bornemann S (2007). A germin-like protein with superoxide dismutase activity in pea nodules with high protein sequence identity to a putative rhicad-

- hesin receptor. *J Exp Bot*, 58 (5): 1161~1171
- Irian S, Xu P, Dai X, Zhao PX, Roossinck MJ (2007). Regulation of a virus-induced lethal disease in tomato revealed by LongSAGE analysis. *Mol Plant Microbe Interact*, 20 (12): 1477~1488
- Khuri S, Bakker FT, Dunwell JM (2001). Phylogeny, function, and evolution of the cupins, a structurally conserved, functionally diverse superfamily of proteins. *Mol Biol Evol*, 18 (4): 593~605
- Knecht K, Seyffarth M, Desel C, Thureau T, Sherameti I, Lou B, Oelmüller R, Cai D (2010). Expression of *BvGLP-1* encoding a germin-like protein from sugar beet in *Arabidopsis thaliana* leads to resistance against phytopathogenic fungi. *Mol Plant Microbe Interact*, 23 (4): 446~457
- Komatsu S, Kobayashi Y, Nishizawa K, Nanjo Y, Furukawa K (2010). Comparative proteomics analysis of differentially expressed proteins in soybean cell wall during flooding stress. *Amino Acids*, 39 (5): 1435~1449
- Kondo K, Yamada K, Nakagawa A, Takahashi M, Morikawa H, Sakamoto A (2008). Molecular characterization of atmospheric NO<sub>2</sub>-responsive germin-like proteins in azalea leaves. *Biochem Biophys Res Commun*, 377 (3): 857~861
- Lee JY, Lee DH (2003). Use of serial analysis of gene expression technology to reveal changes in gene expression in *Arabidopsis* pollen undergoing cold stress. *Plant Physiol*, 132 (2): 517~529
- Lou Y, Baldwin IT (2006). Silencing of a germin-like gene in *Nicotiana attenuata* improves performance of native herbivores. *Plant Physiol*, 140 (3): 1126~1136
- Low PS, Merida JR (2006). The oxidative burst in plant defense: function and signal transduction. *Physiol Plantarum*, 96 (3): 533~542
- Mahajan S, Tuteja N (2005). Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Arch Biochem Biophys*, 444 (2): 139~158
- Manosalva PM, Davidson RM, Liu B, Zhu X, Hulbert SH, Leung H, Leach JE (2009). A germin-like protein gene family functions as a complex quantitative trait locus conferring broad-spectrum disease resistance in rice. *Plant Physiol*, 149 (1): 286~296
- Membré N, Bernier F, Staiger D, Berna A (2000). *Arabidopsis thaliana* germin-like protein: common and specific features point to a variety of functions. *Planta*, 211 (3): 345~354
- Nakata M, Shiono T, Watanabe Y, Satoh T (2002). Salt stress-induced dissociation from cells of a germin-like protein with Mn-SOD activity and an increase in its mRNA in a moss, *Barbula unguiculata*. *Plant Cell Physiol*, 43 (12): 1568~1574
- Park CJ, An JM, Shin YC, Kim KJ, Lee BJ, Paek KH (2004). Molecular characterization of pepper germin-like protein as the novel PR-16 family of pathogenesis-related proteins isolated during the resistance response to viral and bacterial infection. *Planta*, 219 (5): 797~806
- Pinheiro C, Kehr J, Ricardo CP (2005). Effect of water stress on lupin stem protein analysed by two-dimensional gel electrophoresis. *Planta*, 221 (5): 716~728
- Ramputh AI, Arnason JT, Cass L, Simmonds JA (2002). Reduced herbivory of the European corn borer (*Ostrinia nubilalis*) on corn transformed with germin, a wheat oxalate oxidase gene. *Plant Sci*, 162 (3): 431~440
- Rodríguez-López M, Baroja-Fernández E, Zanduetta-Criado A, Moreno-Bruna B, Muñoz FJ, Akazawa T, Pozueta-Romero J (2001). Two isoforms of a nucleotide-sugar pyrophosphatase/phosphodiesterase from barley leaves (*Hordeum vulgare* L.) are distinct oligomers of HvGLP1, a germin-like protein. *FEBS Lett*, 490 (1~2): 44~48
- Romero-Puertas MC, Campostrini N, Mattè A, Righetti PG, Perazzolli M, Zolla L, Roepstorff P, Delledonne M (2008). Proteomic analysis of S-nitrosylated proteins in *Arabidopsis thaliana* undergoing hypersensitive response. *Proteomics*, 8 (7): 1459~1469
- Sung DY, Lee D, Harris H, Raab A, Feldmann J, Meharg A, Kumabe B, Komives EA, Schroeder JI (2007). Identification of an arsenic tolerant double mutant with a thiol-mediated component and increased arsenic tolerance in *phyA* mutants. *Plant J*, 49 (6): 1064~1075
- van de Mortel JE, Schat H, Moerland PD, Van Themaat EVL, Van Der Ent S, Blankestijn H, Ghandilyan A, Tsiatsiani S, Aarts MGM (2008). Expression differences for genes involved in lignin, glutathione and sulphate metabolism in response to cadmium in *Arabidopsis thaliana* and the related Zn/Cd-hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant Cell Environ*, 31 (3): 301~324
- Woo EJ, Dunwell JM, Goodenough PW, Marvier AC, Pickersgill RW (2000). Germin is a manganese containing homohexamer with oxalate oxidase and superoxide dismutase activities. *Nat Struct Biol*, 7 (11): 1036~1040
- Xiong L, Schumaker KS, Zhu JK (2002). Cell signaling during cold, drought, and salt stress. *Plant Cell*, 14 (Suppl): S165~S183
- Zimmermann G, Bäumlein H, Mock HP, Himmelbach A, Schweizer P (2006). The multigene family encoding germin-like proteins of barley. Regulation and function in basal host resistance. *Plant Physiol*, 142 (1): 181~192
- Zhu J, Alvarez S, Marsh EL, LeNoble ME, Cho IJ, Sivaguru M, Chen S, Nguyen HT, Wu Y, Schachtman DP et al (2007). Cell wall proteome in the maize primary root elongation zone. II. Region-specific changes in water soluble and lightly ionically bound proteins under water deficit. *Plant Physiol*, 145 (4): 1533~1548