

综述 Reviews

植物GDSL脂肪酶家族研究进展

郝晓云¹, 蔡永智¹, 钱雯婕¹, 袁哈利¹, 李榕¹, 李鸿彬^{1,2,*}石河子大学¹生命科学学院, ²农业生物技术重点实验室, 石河子832003

摘要: GDSL脂肪酶是一种新的脂肪酶家族成员, 由于对其研究起步较晚, 尤其是对植物GDSL脂肪酶的研究较少, 因此对它们的很多功能和特点的研究还不够深入。近年来的研究表明, GDSL脂肪酶催化位点非常灵活, 在与底物结合后其构象会改变, 因此, 该类酶具有多种潜在的功能。目前, 已经克隆和鉴定了部分植物GDSL脂肪酶基因, 分析并鉴定了一些基因的功能。对植物中GDSL脂肪酶的功能方面研究较多的是其参与植物生长发育、油脂代谢和抗逆性反应等。文章介绍了植物中的GDSL脂肪酶在结构和生理功能等方面的研究进展。

关键词: 植物; GDSL-motif; 脂肪酶; 研究进展

Advances in Research of GDSL-Lipase Family in Plants

HAO Xiao-Yun¹, CAI Yong-Zhi¹, QIAN Wen-Jie¹, YUAN Ha-Li¹, LI Rong¹, LI Hong-Bin^{1,2,*}¹College of Life Sciences; ²Key Laboratory of Agrobiotechnology, Shihezi University, Shihezi 832003, China

Abstract: The GDSL-lipase family is a new member of lipases. As these lipases are relatively new, their biological functions are not yet fully characterized, especially for plant GDSL-lipase. Recently studies showed that these hydrolytic enzymes had many potential functions with a flexible active site and variable conformation in the presence of different substrates. So far, some of the plant GDSL lipase genes have been cloned and characterized. About the physiological functions of GDSL lipases in plants, main researches are involved in plant growth, lipase metabolism and resistance. In this study, the structure and functions of GDSL lipase in plants were described.

Key words: plants; GDSL-motif; lipases; research advance

脂肪酶(lipase, EC 3.1.1.3)是一种水解脂质的酶, 它的底物特异性很宽泛, 在动物、植物和微生物中广泛存在。植物脂肪酶一般都含有信号肽, 都是以丝氨酸为活性中心。根据它们保守序列的特点, 一般将脂肪酶分为GxSxG-motif和GDSL-motif的脂肪酶。在含有GxSxG (即Gly-x-Ser-x-Gly)基序的脂肪酶中, Ser(S)是酶的活性中心和催化位点, 它靠近保守序列中心。而GDSL (即Gly-Asp-Ser-Leu)脂肪酶的催化位点在N末端(Upton和Buckley 1995; Lee等2009; Updegraff等2009)。由于对GDSL脂肪酶的研究起步较晚, 因此研究得并不是很深入, 1995年这种新的GDSL-motif的脂肪酶亚家族成员被首次报道后, 人们便开始克隆、鉴定并研究这些酶及其基因的功能, 大多研究主要集中在微生物方面, 对植物和动物中该类脂肪酶的研究较少。

目前, GDSL脂肪酶的相关研究主要集中在揭示它们的结构、功能和生理学的作用(Lindner等2002; Tyukhtenko等2002; Vujaklija等2002; Riedel

等2003; Talker-Huiber等2003; Cheeseman等2004; Pascale等2008)。植物GDSL脂肪酶的功能研究主要涉及到参与生长发育、形态建成、油脂代谢和抗逆性等生理方面(Oh等2005; 凌华2006; Zhang等2006; Kim等2008; Updegraff等2009; Agee等2010)。本文主要介绍了植物中的GDSL脂肪酶的结构及其参与植物生长发育等功能方面的研究进展。

1 GDSL脂肪酶的结构特征

GDSL脂肪酶是脂肪酶家族的一个新的亚家族(Upton和Buckley 1995)。GDSL脂肪酶家族的酶活性位点非常灵活, 活性位点与底物结合后导致构象改变而使其有更加广泛的底物结合性, 因此, 该酶底物特异性广泛且具有多重功能(Huang等2001; Hammes 2002; Tyukhtenko等2002)。GDSL

收稿 2013-05-17 修定 2013-10-28

资助 兵团“十二五”种质资源创新专项(2012BB050)和国家自然科学基金(30860031和31260339)。

* 通讯作者(E-mail: lihb@shzu.edu.cn; Tel: 13579760761)。

脂肪酶蛋白质的一级结构包括5个保守区域(I~V)和4个在酶催化作用中起到重要的作用的氨基酸残基Ser(S)、Gly(G)、Asn(N)和His(H), 这4个保守的残基分别位于4个保守域I、II、III和V中(图1)。GDSL基序位于保守域I中, 其中Ser(S)是酶的催化中心, 并且可作为保守域I的亲核体把质子供给氧阴离子穴。保守域II中的Gly(G)和保守域III中的Asn(N)为氧阴离子穴提供2个其它的质子供体。保守域V中的His(H)残基能使活性位点Ser(S)的羟基去质子化更加亲核。因此, 根据这些保守域以及氧阴离子的结构特征, GDSL家族脂肪酶又属于SGNH水解酶超级家族成员(Upton和Buckley 1995; Brick等1995; Akoh等2004)。GDSL脂肪酶活性位点在与不同底物结合后构象会发生变化, 因此, GDSL脂肪酶的活性和功能也呈现出多样性(Hammes 2002; Tyukhtenko等2002)。



图1 GDSL脂肪酶的4个保守域

Fig.1 Four conserved domains of GDSL lipase

方框表示: 4个保守域(从左至右分别为保守域I、II、III和V); 三角表示保守域中的催化残基; x表示其它氨基酸序列。

GDSL脂肪酶属于 α/β 水解酶折叠蛋白超家族, 其二级结构一般由多个 α 螺旋、 β 折叠组成(Lo等2003; 凌华2006)。 α/β 水解酶折叠蛋白是已知的最大的蛋白家族之一, 存在3个保守的催化残基, 这些催化残基形成一个His(H)-Asp(D)-Ser(S)催化三联体并且有助于酶的催化反应(Qian等2007; Procópio等2013)。目前对GDSL脂肪酶的三级结构了解较少。已有研究报道了一些微生物中的GDSL脂肪酶蛋白的晶体结构(Li等2000; Sinchaikul等2001; Cheeseman等2004), 植物GDSL脂肪酶蛋白晶体结构研究的报道较少。

2 GDSL脂肪酶的底物特异性和催化机制

GDSL脂肪酶存在水解酶活性位点和底物结合位点, 酶在与底物结合后使其环状结构构象发生改变, 这对酶的水解作用是非常重要的。GDSL脂肪酶的活性位点Ser位于 α 螺旋和 β 折叠之间的环状结构中, 它的活性位点被包埋在蛋白结构的内部, 使其不能与底物结合, 而当脂肪酶的活性被激

活时, 其活性区域暴露在反应体系中, 使其易于与底物结合从而发生催化反应(Huang等2001; Tyukhtenko等2002; Gunasekaran等2003; 凌华2006)。

3 GDSL脂肪酶的功能

GDSL脂肪酶在调节植物生长发育、抗逆性和组织器官的形态建成等众多方面发挥着关键的作用。只有少数植物GDSL脂肪酶被分离、克隆和鉴定, 目前已经对12种植物中的超过1 100个GDSL脂肪酶基因进行了基因组测序, 根据测序结果推测出包括拟南芥的GDSL家族脂肪酶108个成员(Ling 2008; Chepyshko等2012), 水稻(*Oryza sativa*) 114个成员, 玉米(*Zea mays*) 53个成员, 江南卷柏(*Selaginella moellendorffii*) 90个成员, 蕨藜苜蓿(*Medicago truncatula*) 88个成员, 葡萄(*Vitis vinifera*) 96个成员、高粱(*Sorghum bicolor*) 130个成员、杨树(*Populus trichocarpa*) 126个成员、小立碗藓(*Physcomitrella patens*) 57个成员和几种藻类植物的200多个成员(Chepyshko等2012)。

3.1 调控植物生长发育

3.1.1 参与植物细胞伸长、分化和胞外沉积 Riemann等(2007)从水稻中克隆了包含GDSL-motif的*GER1*基因, 其编码的蛋白具有水解脂质活性。*GER1*基因是一种早期的光-茉莉酸(jasmonic acid, JA)诱导基因, 它能响应红光, 作为一种负调控调节水稻胚芽鞘的伸长。水稻胚芽鞘暴露在光照下时, 细胞伸长会受到抑制, 但细胞分裂不会受到影响, 这是由于从胚芽鞘的感知点到基部的极性运输过程中, 生长素发生中断所造成的。在红光的照射下以及JA处理后, 吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)会降低, 从而对胚芽鞘的生长具有负调控的作用(Riemann等2003)。Riemann等(2007)选择了水稻的一种以独特的途径来响应红光的突变体*hebiba*, 分离了一些可能涉及JA途径中的依靠光照激活的基因, 它们能通过光-JA共同调控而影响胚芽鞘的生长。Park等(2010)研究了水稻中的*wilted dwarf and lethal 1 (WDL1)*基因, 该基因属于GDSL脂肪酶家族, 编码的蛋白是内质网蛋白, 可能在蜡质和表皮的生物合成中发挥作用。其突变体*wdl1*与野生型的水稻对比分析发现, 突变体的生长情况和抵抗外界环境的能力远不如野生型的; *WDL1*基因能够影响水稻表皮的细胞分化, 突变体表现出异常

和不规则蜡质结构。Girard等(2012)从脱蜡质的番茄皮中得到了番茄GDSL脂肪酶GDSL1,它是果皮角质的沉积所必须的蛋白,能够参与番茄果实角质层角质聚酯的胞外沉积,其编码基因的缺失会导致果实表皮厚度变薄,角质密度也减少,因此对外界环境的抵御也会减弱。

3.1.2 参与植物生长发育 Kondou等(2008)研究了拟南芥的*RGE1*基因,该GDSL脂肪酶基因的表达对植物的生长发育起着一定的作用,可能在胚乳中表达并且调节胚胎的发育。当*RGE1*基因缺失时,种子会变小并且干瘪;突变体虽然没有观察到不正常的形态,但是在心形阶段胚胎生长迟缓。*RGE1*基因在种子萌发阶段的胚乳中特异表达,在心形阶段控制胚胎的发育中起着重要的作用。

EXL4是GDSL脂肪酶家族的一员,编码一种细胞外的脂肪酶,它是一种花粉壁蛋白,在柱头的水化作用中发挥着功能,能够促进水化作用的开始。拟南芥突变体*exl4-1*植株的花粉水化作用延迟,并且与野生型植株的花粉竞争中处于劣势,推测EXL4可能在花粉-柱头表面促进水化作用,使水合花粉粒快速形成花粉管,将精子输送到雌蕊胚珠内,从而调节植物的生长发育(Updegraff等2009)。

3.2 参与油脂代谢

Brick等(1995)克隆的*Arab-1*基因在萌发的种子及萌发种子的黄化苗中发挥作用,可能在植物生长发育过程中调节脂质代谢。分离纯化萌发后的向日葵(*Helianthus annuus*)种子GDSL脂肪酶,结果发现该酶表现出脂肪酸酯水解酶活性,说明该酶可能参与油脂的代谢(Beisson等1997)。油菜GDSL脂肪酶基因*BnLIP1*的表达随着种子的萌发而发生变化,推测该基因可能参与种子萌发过程中的油脂代谢活动;*BnLIP1*在成熟植株的根、茎、叶、花、果荚、花蕾等组织器官中都有明显的表达,并呈现出显著的差异,表明该基因可能不仅仅与种子萌发有关,还可能与开花、果荚发育等其他生理过程有关(凌华2006)。

3.3 参与抗逆反应

植物GDSL脂肪酶能够参与生物和非生物胁迫下的抗逆反应。Kram等(2008)研究了蓝花楹(*Jacaranda mimosifolia*)花蜜中的GDSL脂肪酶JNP1,将蓝花楹JNP1蛋白在大肠杆菌中表达后,具有脂

肪酶活性。进一步的研究发现JNP1在蓝花楹花蜜中发挥着两种功能,一是水解脂肪酸和脂质微粒中的其他功能基团之间形成的酯键;二是直接破坏微生物的细胞膜而抑制微生物活性,从而参与植物的抗逆反应。有一种从橡胶树乳胶中克隆分离得到早期的小瘤特异性蛋白(Hev b 13),它是一个可诱致过敏症的GDS型脂肪酶,蛋白的分子量为42.98 kDa,推测有3个N-糖基化位点,它也能参与植物的抗逆反应机制(Arif等2004)。

植物GDSL脂肪酶响应胁迫发挥其功能时,有时需要激素的诱导和调控。Naranjo等(2006)的研究发现拟南芥的一种编码GDSL-motif的脂肪酶基因(*AtLTL1*)在盐诱导下过表达能增强植物的耐盐性,并且该基因可能也会在水杨酸(salicylic acid, SA)调节下激活对植物病原的抗性。在高浓度的盐($100 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ LiCl或 $250 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaCl)诱导下,该基因的表达能够迅速被转录,且在诱导2 h后表达量仍然很高,但是诱导时间过长会导致植物死亡;在低浓度的盐($20 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ LiCl)诱导下,*AtLTL1*转录水平较高并且持续时间长,能持续至少8 h。Oh等(2005)发现拟南芥中的一种分泌蛋白GLIP1在植物的免疫中起到非常关键的作用,能够激发植物局部和系统的抗性;增强GLIP1基因在植物体内的表达能够增强植物抵抗十字花科黑斑病菌(*Alternaria brassicicola*)、胡萝卜软腐欧文氏菌(*Erwinia carotovora*)和丁香假单胞菌(*Pseudomonas Syringae*)等真菌造成的损害。Kwon等(2009)进一步研究证明该蛋白能够响应乙烯(ethylene, ET)信号而激发系统抗性。Lee等(2009)从拟南芥中获得的GLIP2蛋白能在SA、JA和ET的信号诱导下表达,并在生长素的负调控下抵抗胡萝卜软腐欧文氏菌(*Erwinia carotovora*)的生长。Hong等(2008)克隆了辣椒中的GDSL脂肪酶基因*CaGLIP1*,该基因在野油菜黄单胞辣椒斑点病变种菌(*Xanthomonas campestris* pv. *Vesicatoria*, Xcv)诱导下优先表达,在SA、JA、ET、甲基紫(methyl viologen, MV)、高盐和甘露醇等处理的情况下也能被诱发在叶组织中的早期和瞬时表达。转*CaGLIP1*基因拟南芥植株的GDSL酶活力获得显著提高,并且对生物和非生物胁迫的耐受性增强。Kim等(2008)从辣椒中克隆得到了另外一个GDSL脂肪酶基因*CaGL1*,它在

茉莉酸酯的诱导下表达, 植株在受到损伤时, 抑制 *CaGL1* 的表达会使辣椒病原相关蛋白4 (*CaPR-4*) 的表达量降低。 *CaGL1* 可能参与茉莉酸酯的信号转导途径或者通过 *CaPR-4* 的表达调控响应受到的伤害。 Kikuta等(2012)从艾菊属继代培养得到的芽中获得了—个GDSL脂肪酶基因 *TcGLIP*, 该基因在成熟植株和萌发期的叶片、芽和花中表达量较高, 在受到损害时基因的表达增强。

3.4 其他的一些GDSL脂肪酶及其作用

植物中有的GDSL脂肪酶参与次生代谢物的合成(凌华2006)。 Ruppert等(2005)报道了一种药用植物萝芙木(*Rauvolfia verticillata*)的GDSL脂肪酶, 即乙酰酯酶(acetylajmalan esterase, AAE), 能催化乙酰阿吗碱(acetylajmaline)生成阿吗碱(ajmaline), 在后期的阿吗碱的生物合成中起着重要作用。 该酶是GDSL脂肪酶家族的一个新成员, 将其编码的基因在烟草中表达后, 表现出了非常高的酶活力, 超过在萝芙木中的20倍。

还有一些植物GDSL脂肪酶基因在发育中或者成熟的根瘤中表达量较高。 早期的结瘤素(Enods)在固氮之前表达。 *Enod8*是在紫花苜蓿(*Medicago sativa*)和蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)中发现的GDSL脂肪酶家族苜蓿根瘤特异性基因。 RNA分析和RT-PCR分析表明, 这两个 *Enod8* 基因具有反转录活性。 纯化 *Enod8* 蛋白后, 发现他们有乙酰基和丁酰基酯酶活性, 并可能是N-糖基化的蛋白(Pringle和Dickstein 2004)。

4 结束语

GDSL脂肪酶是一种多功能的水解酶家族。 微生物和植物中的GDSL脂肪酶都有着非常重要的作用和潜在应用价值。 植物GDSL脂肪酶具有抵抗真菌病原和逆境胁迫的作用, 并参与植物的生长发育和油脂代谢, 在农业上有很大的应用潜力, 可通过一些分子生物学的技术手段进行育种, 培育出品质优良、抗逆性强的作物。 GDSL脂肪酶具有广泛的底物特异性和多重的水解功能, 并且植物脂肪酶还具有比微生物来源的脂肪酶更加廉价易得等特点, 可能在今后食品、化妆品、制药等方面具有很大的应用价值。

GDSL脂肪酶的研究起步较晚, 该家族基因的特点和功能也研究的不够充分, 尤其是植物GDSL脂肪酶的研究仍然有很多问题亟待发现和研究。

虽然已经从很多植物中克隆得到了GDSL脂肪酶基因, 但是对其研究并不深入, 如对GDSL脂肪酶的三级结构和晶体结构仍然需要进一步的探索, 因此, 有必要对底物结合机制和催化机制及活性位点的灵活性等方面开展详细研究。

参考文献

- 凌华(2006). 油菜脂肪酶基因的克隆及表达研究[学位论文]. 上海: 上海交通大学
- Agee AE, Surpin M, Sohn EJ, Girke T, Rosado A, Kram BW, Carter C, Wentzell AM, Kliebenstein DJ, Jin HC et al (2010). MODIFIED VACUOLE PHENOTYPE1 is an *Arabidopsis* myrosinase-associated protein involved in endomembrane protein trafficking. *Plant Physiol*, 152: 120~132
- Akoh CC, Lee GC, Liaw YC, Huang TH, Shaw JF (2004). GDSL family of serine esterases/lipases. *Progr Lipid Res*, 43: 534~552
- Arif SA, Hamilton RG, Yusof F, Chew NP, Loke YH, Nimkar S, Beintema JJ, Yeang HY (2004). Isolation and characterization of the early nodule-specific protein homologue (Hev b 13), an allergenic lipolytic esterase from *Hevea brasiliensis* latex. *J Biol Chem*, 279 (23): 23933~23941
- Beisson F, Gardies AM, Teissere M, Ferte N, Noat G (1997). An esterase neosynthesized in post-germinated sunflower seeds is related to a new family of lipolytic enzymes. *Plant Physiol Biochem*, 35 (10): 761~765
- Brick DJ, Brumlik MJ, Buckley JT, Cao JX, Davies PC, Misra S, Tranbarger TJ, Upton C (1995). A new family of lipolytic plant enzymes with members in rice, arabidopsis and maize. *FEBS Lett*, 377: 475~480
- Cheeseman JD, Tocilj A, Park S, Schrag JD, Kazlauskas RJ (2004). Structure of an aryl esterase from *Pseudomonas fluorescens*. *Acta Crystallogr D: Biol Crystallogr*, 60: 1237~1243
- Chepyshko H, Lai CP, Huang LM, Liu JH, Shaw JF (2012). Multifunctionality and diversity of GDSL esterase/lipase gene family in rice (*Oryza sativa* L. *japonica*) genome: new insights from bioinformatics analysis. *BMC Genomics*, 13: 309
- Girard AL, Mounet F, Lemaire-Chamley M, Gaillard C, Elmorjani K, Vivancos J, Runavot JL, Quemener B, Petit J, Germain V et al (2012). Tomato GDSL1 is required for cutin deposition in the fruit cuticle. *Plant Cell*, 24: 3119~3134
- Gunasekaran K, Ma B, Nussinov R (2003). Triggering loops and enzyme function: identification of loops that trigger and modulate movements. *J Mol Biol*, 332: 143~159
- Hammes GG (2002). Multiple conformational changes in enzyme catalysis. *Biochemistry*, 41: 8221~8228
- Hong JK, Choi HW, Hwang IS, Kim DS, Kim NH, Choi DS, Kim YJ, Hwang BK (2008). Function of a novel GDSL-type pepper lipase gene, *CaGLIP1*, in disease susceptibility and abiotic stress tolerance. *Planta*, 227: 539~558
- Huang YT, Liaw YC, Gorbatyuk VY, Huang TH (2001). Backbone dynamics of *Escherichia coli* thioesterase/protease I: evidence of a flexible active-site environment for a serine protease. *J Mol Biol*, 307 (4): 1075~1090

- Kikuta Y, Ueda H, Takahashi M, Mitsumori T, Yamada G, Sakamori K, Takeda K, Furutani S, Nakayama K, Katsuda Y et al (2012). Identification and characterization of a GDSL lipase-like protein that catalyzes the ester-forming reaction for pyrethrin biosynthesis in *Tanacetum cinerariifolium*-a new target for plant protection. *Plant J*, 71: 183~193
- Kim KJ, Lim JH, Kim MJ, Kim T, Chung HM, Paek KH (2008). *GDSL-lipase1 (CaGL1)* contributes to wound stress resistance by modulation of *CaPR-4* expression in hot pepper. *Biochem Biophys Res Commun*, 374: 693~698
- Kondou Y, Nakazawa M, Kawashima M, Ichikawa T, Yoshizumi T, Suzuki K, Ishikawa A, Koshi T, Matsui R, Muto S et al (2008). RETARDED GROWTH OF EMBR YO1, a new basic helix-loop-helix protein, expresses in endosperm to control embryo growth. *Plant Physiol*, 147: 1924~1935
- Kram BW, Bainbridge EA, Perera MA, Carter C (2008). Identification, cloning and characterization of a GDSL lipase secreted into the nectar of *Jacaranda mimosifolia*. *Plant Mol Biol*, 68: 173~183
- Kwon SJ, Jin HC, Lee S, Nam MH, Chung JH, Kwon SI, Ryu CM, Park OK (2009). GDSL lipase-like 1 regulates systemic resistance associated with ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Plant J*, 58: 235~245
- Lee DS, Kim BK, Kwon SJ, Jin HC, Park OK (2009). *Arabidopsis* GDSL lipase 2 plays a role in pathogen defense via negative regulation of auxin signaling. *Biochem Biophys Res Commun*, 379: 1038~1042
- Li J, Derewenda U, Dauter Z, Smith S, Derewenda ZS (2000). Crystal structure of the *Escherichia coli* thioesterase II, a homolog of the human Nef binding enzyme. *Nat Struct Biol*, 7 (7): 555~559
- Lindner AB, Kim SH, Schindler DG, Eshhar Z, Tawfik DS (2002). Esterolytic antibodies as mechanistic and structural models of hydrolases—a quantitative analysis. *J Mol Biol*, 320: 559~572
- Ling H (2008). Sequence analysis of GDSL lipase gene family in *Arabidopsis thaliana*. *Pak J Biol Sci*, 11 (5): 763~767
- Lo YC, Lin SC, Shaw JF, Liaw YC (2003). Crystal structure of *Escherichia coli* thioesterase I/protease I/lysophospholipase L1: consensus sequence blocks constitute the catalytic center of SGNH-hydrolases through a conserved hydrogen bond network. *J Mol Biol*, 330: 539~551
- Naranjo MA, Forment J, Roldán M, Serrano R, Vicente O (2006). Overexpression of *Arabidopsis thaliana LTL1*, a salt-induced gene encoding a GDSL-motif lipase, increases salt tolerance in yeast and transgenic plants. *Plant Cell Environ*, 29: 1890~1900
- Oh IS, Park AR, Bae MS, Kwon SJ, Kim YS, Lee JE, Kang NY, Lee S, Cheong H, Park OK (2005). Secretome analysis reveals an *Arabidopsis* lipase involved in defense against *Alternaria brassicicola*. *Plant Cell*, 17: 2832~2847
- Park JJ, Jin P, Yoon J, Yang JI, Jeong HJ, Ranathunge K, Schreiber L, Franke R, Lee IJ, An G (2010). Mutation in *Wilted Dwarf and Lethal 1 (WDL1)* causes abnormal cuticle formation and rapid water loss in rice. *Plant Mol Biol*, 74: 91~103
- Pascale DD, Cusano AM, Autore F, Parrilli E, Prisco GD, Marino G, Tutino ML (2008). The cold-active Lip1 lipase from the Antarctic bacterium *Pseudoalteromonas haloplanktis* TAC125 is a member of a new bacterial lipolytic enzyme family. *Extremophiles*, 12: 311~323
- Pringle D, Dickstein R (2004). Purification of ENOD8 proteins from *Medicago sativa* root nodules and their characterization as esterases. *Plant Physiol Biochem*, 42: 73~79
- Procópio L, Macrae A, van Elsas JD, Seldin L (2013). The putative α/β -hydrolases of *Dietzia cinnamea* P4 strain as potential enzymes for biocatalytic applications. *Antonie van Leeuwenhoek*, 103: 635~646
- Qian Z, Fields CJ, Yu Y, Lutz S (2007). Recent progress in engineering α/β hydrolase-fold family members. *Biotechnol J*, 2: 192~200
- Riedel K, Talker-Huiber D, Givskov M, Schwab H, Eberl L (2003). Identification and characterization of a GDSL esterase gene located proximal to the *swr* quorum-sensing system of *Serratia liquefaciens* MG1. *Appl Environ Microbiol*, 69 (7): 3901~3910
- Riemann M, Gutjahr C, Korte A, Danger B, Muramatsu T, Bayer U, Waller F, Furuya M, Nick P (2007). *GER1*, a GDSL motif-encoding gene from rice is a novel early light- and jasmonate-induced gene. *Plant Biol*, 9: 32~40
- Riemann M, Müller A, Korte A, Furuya M, Weiler EW, Nick P (2003). Impaired induction of the jasmonate pathway in the rice mutant *hebiba*. *Plant Physiol*, 133: 1820~1830
- Ruppert M, Woll J, Giritch A, Genady E, Ma X, Stöckigt J (2005). Functional expression of an ajmaline pathway-specific esterase from *Rauvolfia* in a novel plant-virus expression system. *Planta*, 222: 888~898
- Sinchaikul S, Sookkheo B, Phutrakul S, Wu YT, Pan FM, Chen ST (2001). Structural modeling and characterization of a thermostable lipase from *Bacillus stearothermophilus* P1. *Biochem Biophys Res Commun*, 283 (4): 868~875
- Talker-Huiber D, Jose J, Glieder A, Pressnig M, Stubenrauch G, Schwab H (2003). Esterase EstE from *Xanthomonas vesicatoria* (Xv_EstE) is an outer membrane protein capable of hydrolyzing long-chain polar esters. *Appl Microbiol Biotechnol*, 61: 479~487
- Tyukhtenko SI, Litvinchuk AV, Chang CF, Leu RJ, Shaw JF, Huang TH (2002). NMR studies of the hydrogen bonds involving the catalytic triad of *Escherichia coli* thioesterase/protease I. *FEBS Lett*, 528 (1-3): 203~206
- Updegraff EP, Zhao F, Preuss D (2009). The extracellular lipase *EXL4* is required for efficient hydration of *Arabidopsis* pollen. *Sex Plant Reprod*, 22: 197~204
- Upton C, Buckley JT (1995). A new family of lipolytic enzymes? *Trends Biochem Sci*, 20 (5): 178~179
- Vujaklija D, Schröder W, Abramić M, Zou P, Lešćić I, Franke P, Pigac J (2002). A novel streptomycete lipase: cloning, sequencing and high-level expression of the *Streptomyces rimosus* GDS(L)-lipase gene. *Arch Microbiol*, 178: 124~130
- Zhang ZY, Ober JA, Kliebenstein DJ (2006). The gene controlling the quantitative trait locus *EPITHIOSPECIFIER MODIFIER1* alters glucosinolate hydrolysis and insect resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 18: 1524~1536