

## 谷胱甘肽在植物抗逆中的作用

麦维军<sup>1,2</sup>, 王颖<sup>1,2</sup>, 梁承邨<sup>1</sup>, 张明永<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 广东广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:** 在简要总结谷胱甘肽(GSH)的结构、分布、代谢和调控的基础上, 概述了 GSH 在植物抗逆性方面的作用, 认为 GSH 通过植物体内螯合肽合成酶催化下聚合形成植物螯合肽来抵抗重金属的胁迫, 作为抗氧化剂参与低温伤害的保护, 以亲核进攻—结合反应方式进行生物解毒等。讨论了 GSH 在植物抗逆性功能中的机制, 并就 GSH 今后在该方面的研究前景进行了展望。

**关键词:** GSH; 植物; 抗逆

**中图分类号:** Q945.7 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)06-0570-06

## Glutathione and its stress tolerance in plants

MAI Wei-jun<sup>1,2</sup>, WANG Ying<sup>1,2</sup>, LIANG Cheng-ye<sup>1</sup>,  
ZHANG Ming-yong<sup>1\*</sup>

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Graduated School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

**Abstract:** The role of GSH in plant resistance to stresses was summarized on the base of a brief depiction of the structure, distribution, metabolism and modulation of GSH. It was considered that the reaction of phytochelatins was synthesized from GSH and catalyzed by the phytochelatins synthetase, which enhance the plant resistance to the heavy metal stress. GSH was also involved in the plant protection process from low temperature damage as antioxidant, and the process of detoxification by the reaction of nucleophilic attack-combine. The mechanisms of GSH in the plant resistance to stresses and the prospects of GSH in this field were also discussed.

**Key words:** glutathione; plants; stress tolerance

### 1 谷胱甘肽概述

谷胱甘肽 (glutathione) 是一种三肽 (L-γ 谷氨酰-L-半胱氨酰-甘氨酸), 其分子式为 C<sub>10</sub>H<sub>17</sub>O<sub>6</sub>SN<sub>3</sub>, 以较高浓度 (0.1~10 mmol/L) 普遍存在于微生物、植物和所有哺乳动物细胞中, 如大鼠肝细胞内浓度可达 10 mmol/L (程时等, 2002), 烟草叶肉细胞胞质浓度达 60 μmol/L, 拟南芥根毛表皮细胞和基细胞胞质的分别是 144.80 μmol/L (Gutierrez-

Alcala 等, 2000)。GSH 的 N 末端肽键由谷氨酸的 γ 羧基和半胱氨酸的氨基构成, 这种特殊结构使得它在细胞内稳定 (徐大勇等, 2001), 只能被某些特定的存在于质膜外侧的 γ-GTP 清除 (Xiang 等, 2001)。GSH 在细胞中分布并不均匀的, 如植物细胞 90% 分布于细胞质 (May 等, 1998)。Bloch 等最早研究了 GSH 的生物合成, 并证实细胞内的 GSH 是由 γ-谷氨酰半胱氨酸合成酶 (γ-ECS) 与 GSH 合成酶 (GS) 在 ATP 存在下催化 L-谷氨酸、L-精氨酸

收稿日期: 2004-04-22 修订日期: 2005-02-14

基金项目: 中国科学院华南植物研究所知识创新工程所所长基金 (20033303); 广东省自然科学基金 (000987) 资助 [Supported by the Knowledge Innovation Program of South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences (20033303); the Natural Science Foundation of Guangdong Province (000987)].

作者简介: 麦维军 (1978-), 男, 广东肇庆人, 硕士生, 主要从事植物分子生物学的研究工作。

\* 通讯作者 (Author for correspondence)

和甘氨酸的反应合成的(Meister 等,1983)。对烟草细胞的研究表明,植物中 GSH 的降解分为不完全降解( $\gamma$ -谷氨酰半胱氨酸和乙酸)与完全降解(谷氨酸盐,半胱氨酸和氨基乙酸)(Meister 等,1983),其降解途径为:在羧肽酶的催化下,GSH 降解为  $\gamma$ -EC 和氨基乙酸;在谷氨酰环化转移酶和脂肽酶的催化下, $\gamma$ -EC 降解为谷氨酸盐和半胱氨酸,谷氨酰转肽酶可能也参与该过程。大量的研究已初步揭示了 GSH 的合成和降解受到动态平衡的多级调控(Ullmann 等,1996; May 等,1993,1995; Foyer 等,1994a,b)。到现在为止,至少发现在 5 个水平存在对 GSH 浓度平衡的调控(Foyer 等,1994a,b,1995,1997; Arisi 等,1997; Noctor 等,1996,1997)。GSH 的运输和储存对它发挥各种生理功能特别是在氧化循环和结合状态时十分重要。尽管 GSH 如何以结合状态运输并储存在液泡的生化和分子机理已经清楚(Pinhero 等,1997),但是对 GSH 如何通过质膜、质体膜、线粒体膜和内质网膜运输的了解仍然很少。Jamai 等(1996)的研究结果显示 GSH、GSSG 和 GS 结合物都有同一个转运系统吸收,而这一系统有别于运输氨基酸或二肽、三肽的系统。从酵母中成功分离出的首个 GSH 转运蛋白(Bourbouloux 等,2000)以及植物的 GSH 转运蛋白基因的成功克隆和鉴定(Bogs 等,2003),都证明植物细胞内存在一个特异的 GSH 跨膜转运系统。作为生物体内主要的还原态硫之一(Noctor 等,2002),GSH 在生物体抵抗各种胁迫,如冷害(Esterbhuu 等,1978)、干旱(Schupp 等,1988)、重金属(Salt 等,1995)、真菌(宋凤鸣等,2001)等中起着重要调节作用,同时也可能是生物体内发挥这种调节作用的信号分子之一(Lappartient 等,1999)。有关 GSH 在生物体中的合成、降解和调节机理已取得了巨大的进展,并有文献进行了详细综述,同时,GSH 对植物体抗逆作用及其机理仍是当前植物抗逆研究的热点之一。本文主要对近年 GSH 在植物抗逆方面所取得的研究结果和进展进行综述,并指出了存在的问题。

## 2 GSH 在植物抗逆中的功能及其机制

GSH 作为生物体内最主要的非蛋白巯基和含量最丰富的低分子量多肽,在植物抗逆中直接和间接参与许多功能活动,例如:(1)参与细胞内许多化合物、药物及激素的代谢;(2)通过“ $\gamma$  谷氨酰循环”

储存和运输半胱氨酸,是半胱氨酸的储存库;(3)参与 DNA、RNA 和蛋白质等大分子的生物合成;(4)氧化还原的缓冲池;(5)是硫还原和硫的运输形式之一,维持细胞内硫醇和二氧化硫的平衡;(6)对内、外源性毒物的解毒作用;(7)与其相关酶共同保护细胞内的蛋白质、脂质等结构成分使之不被氧化,清除自由基,在抗氧化胁迫中起重要作用;(8)可能是逆境条件下的信号传递物之一(May 等,1993,1995; Foyer 等,1994a,b; Ullmann 等,1996)。

### 2.1 GSH 在重金属胁迫中的作用及其机制

GSH 在植物螯合肽合成酶催化下在细胞质中聚合形成植物螯合肽(phytochelatin PC)(Ha 等,1999)。植物螯合肽具有很强的重金属亲和力,与金属离子如镉和铜等螯合后形成无毒的化合物 Cd-S4-complex,降低了细胞内游离的重金属离子浓度,防止金属离子敏感酶变性失活。这些复合物随之转运到液泡,并且在其它酶的作用下被排出细胞外,从而能够减轻重金属对植物的毒害作用(Rausser,1990)。这一系统使植物对重金属有一定的抵抗力。某些拟南芥的突变株(例如缺乏制造 GSH 能力的 *cad2* 和 *RML1* 或者植物螯合肽合成酶基因突变)细胞质内制造的植物螯合肽低于正常值所以对镉或铜等重金属离子敏感。在镉不断增加的环境下,野生型和  $\gamma$ -EC 合成酶敏感植物(大豆、马铃薯、玉米、番茄)体内的  $\gamma$ -EC 也会随之增加(Vernoux 等,2000)。数据显示在镉敏感的拟南芥突变株中过量表达  $\gamma$ -EC 合成酶能够维持突变株的镉金属抵抗力(Cobbett 等,1998)。当植物暴露在镉和铜的环境中能够诱导  $\gamma$ -EC 合成酶基因和 GSH 合成酶的转录(Xiang 等,1998),且细胞里  $\gamma$ -EC 合成酶 mRNA 的翻译又受到 GSH/GSSG 比率的调控,而半胱氨酸的浓度能限制 GSH 的合成(Xiang 等,2001; Noctor 等,2002)。总而言之,镉处理能够诱导植株体内  $\gamma$ -ECS 及 GS 的转录,并且通过诱导氧化胁迫从而增加  $\gamma$ -ECS 的 mRNA 的翻译。另外,镉处理能够降低 GSH 的水平,减少  $\gamma$ -ECS 的反馈抑制,还能诱导半胱氨酸的合成。人类  $\gamma$ -ECS 大亚基基因启动子的金属和氧化剂的响应元件已经被分离鉴定(Mulcahy 等,1995)。Sekhar 等(1997)的研究显示 AP-1 转录因子参与 GSH 的代谢调控。与哺乳动物相似,酵母中编码  $\gamma$ -ECS 的 GSH1 基因同样受到酵母与 AP-1 转录因子功能对应的转录因子  $\gamma$ AP1p 的调控(Wu 等,1994)。不断提高的 Cu、Zn

或其它金属离子浓度水平能够激活金属硫蛋白基因(CUP1)表达(Fogel等,1982)。CUP1在一个铜离子激活转录元件(ACE1)的诱导下开始转录(Thielr,1988)。当铜离子结合到特定DNA富含半胱氨酸的金属离子结合位点,ACE1表现出活性,并激活CUP1表达(Furst等,1988)。至于高等植物是否存在类似的调控机制尚待进一步研究。

## 2.2 GSH的抗冷作用及其机制

各方面的证据显示GSH参与了植物的低温胁迫保护。对白杨(Anderson等,1992)、阿尔卑斯高山植物(Wildi等,1996)的研究显示在冬天植株体内的总GSH含量都大量增加,这表明GSH可能作为抗氧化剂参与了低温伤害的保护。低温处理能引起不同植物GSH总含量增加的证据支持这一假说(Kingston-Smith等,1999)。在低温下番茄和小麦的GSH含量与GSH/GSSG比率增高,这表明维持高的GSH/GSSG比率可增强植物的低温抵抗力。Kocsy等(2000)的研究表明,GSH水平的变化是诱导低温处理的玉米茎中抗冷基因表达的信号。GSH/GSSG比率的迅速变化能诱导玉米根茎GR表达活性的迅速提高。改变GSH前体的氧化还原状态影响GSH的合成同样会影响这一信号传递途径(Foyer等,1997)。冬天欧洲云杉体内的GR活性增强,低温处理的耐冷型番茄和玉米相对其低温敏感型积聚更多的GSH同时GR活性增高(Kocsy等,1997),Kocsy等(2000)对低温处理的小麦的遗传分析也得出以上的结论。提高GR活性能增强植物抗寒能力的可能原因是(1)抗坏血酸-GSH途径中产生的GSSG的还原作用(Foyer等,1994),(2)GR在合成半胱氨酸(合成GSH的前体分子)过程中起着重要作用,同时因为抗坏血酸过氧化物酶(APX)的还原也会形成GSSG(Suter等,2000)。当植物细胞的总GSH浓度和GR活性维持在较低水平时,抗坏血酸-谷胱甘肽循环是植物抗冷的主要防御系统;而当植物细胞的总GSH浓度和GR活性维持在较高水平时,这一系统不再起作用。 $\gamma$ -ECS在白杨的细胞质或叶绿体中过量表达能提高其体内的GSH水平,但并不提高其对低温的抵抗能力(Arisi等,1997;Noctor等,1998)。这表明只提高GSH水平并不能增强植物的抗寒能力。增加白杨的总GSH含量同时过量表达GR活性增强了白杨的抗寒能力(Foyer等,1995)。尽管Noctor等(1998)和Zhu等(1999)发现增强GSH的积累没有副作用,

Creissen等(2000)发现 $\gamma$ -EC合成酶在烟草中过量表达和增加GSH水平会导致黄萎病和坏死。引起这些伤害的可能原因是 $\gamma$ -EC积累引起的氧化态环境。

## 2.3 GSH的解毒作用及其机制

由于GSH分子特性,决定了该分子对于外源性化学毒物的代谢中间产物,以亲核进攻-结合反应方式进行解毒(亲核指易与带正电荷基团结合)。Dixon(1998)指出GSH分子中的半胱氨酸残基上的巯基具有强的亲核性质,可通过亲核取代和加成作用使有毒亲电物质极性降低、毒性减弱。GSH分子中的谷氨酸与含有亲核性硫原子的半胱氨酸均属于极性氨基酸,并带负电荷,因此可以提高与之结合的亲电子物质分子中的亲脂部分的水溶性(亲电子物质指易与带负电荷基团结合的物质),使其易于清除。GSH中 $\gamma$ 谷氨酰基的N末端能决定GSH与有关酶相互作用的专一性,有利于酶促结合反应。除此重要特性外,在细胞中高含量的GSH有利于结合有毒的亲电子物质。GSH对亲电子物质的亲核进攻所导致的结合反应可以是非酶促的自然结合,也可以是酶促结合反应。参与酶促结合反应的酶为谷胱甘肽硫转移酶(glutathiones transferase, GST)。GST是一组多功能的解毒酶,广泛分布于哺乳类、鸟类、植物和微生物体内,存在于各组织细胞的细胞质内。Marrs(1996)指出GST是启动GSH结合反应的关键酶,因为该酶分子上具有一个能与GSH(第一底物)中谷氨酰基结合的部位,使与之结合的GSH分子中的巯基攻击亲电子物质(第二底物)的亲电子中心,产生硫醚连接的谷胱甘肽结合物。GST是由23~28 kD两个亚单位构成的同二聚体或异二聚体。已有大量实验证实,当组织GSH含量和GST活性明显下降时,某些外源性化学毒物如苯乙烯、对乙酰氨基苯乙醚、松香、溴苯、醋氨酚和黄曲霉素B1等,均可引起靶器官细胞严重损害,甚至引起细胞死亡。反之,如果预先给予含巯基的物质,如半胱氨酸或丙硫氧嘧啶等以维持或提高胞内GSH水平,则可大大减轻对某些化学毒物引起的细胞损伤。从GSH解毒机制分析,GSH作为强亲核物质,可为亲电子代谢物或其它氧化代谢物提供巯基,亲电子代谢物往往是外源性毒物经微粒体NADPH细胞色素P450活化代谢后产生的烷化、芳化或酰化中间产物。若GSH浓度正常,这种亲电子中间物可成为GSH的亲核进攻对象,发生结合反应,形成无毒结合物。但当GSH浓度低于临界值时,这些亲电子中间物可与生物大分

子结合,改变细胞内的生化环境和细胞结构,对细胞造成严重的应激损伤,甚至导致细胞死亡。植物的解毒系统可以分为 3 个阶段:第一阶段,外源毒素和细胞毒素在酶如细胞色素 P450 单加氧酶的催化下氧化、还原或水解;第二阶段,在酶的催化下与糖或者 GSH 结合形成偶联物,例如在 GST 的催化下与 GSH 偶联。第三阶段,这些偶联物被液泡膜或质膜的 ATP 偶联转运蛋白(MRP)识别,并被转运到液泡或排出体外(Neuefeind 等,1997;Rea 等,1998)。对转入了玉米 GST 基因的转基因烟草的研究充分显示了 GST 在植物解毒过程中的重要作用。野生型烟草对除草剂敏感,但转基因植株却表现出很高的抗性。现在已有至少 5 个 ATP 偶联转运蛋白基因被分离与鉴定,它们在植物对不同毒物的排除中起不同的作用(Lubknowitz 等,1998;Rea 等,1998)。

#### 2.4 GSH 的抗氧化作用及其机制

Tommasini 等(1998)的结果表明在对菠菜进行臭氧处理后,GSH 还原酶的活性因响应氧化胁迫而被诱导,参与 GSH 代谢的酶的活性都提高了。Pinhero 等(1997)研究表明除草剂百草枯和  $H_2O_2$  氧化胁迫能促进玉米中的 GSH 还原酶的重新合成,此调控可能是在先前存在的 mRNA 翻译的水平上进行。一般情况下,细胞能耐受轻度的氧化作用,但严重的氧化可引起脂质、蛋白质及 DNA 等生物大分子损伤,使胞内游离  $Ca^{2+}$  和游离  $Fe^{2+}$  增高,最终导致细胞死亡。GSH 依赖 GSH 过氧化物酶和 GSH 还原酶系统抑制脂质的过氧化作用从而保护细胞膜(Giblin, 2000)。GSH 是 $\cdot OH$ 的清除剂。GSH 对自由基的间接清除作用,是通过与 SH 过氧化物酶和 GSH 还原酶系共同抑制脂质过氧化的启动或终止脂质过氧化的发展,从而阻断新自由基产生。GSH 对自由基亦有直接清除作用,GSH 可在 GSHGSH 过氧化物酶的作用下从  $H^2O^2$  处接受电子,发生自身氧化,从而阻断 $\cdot OH$ 生成。GSH 还可将一些脂类自由基、脂过氧自由基直接还原,阻断脂质过氧化的链式反应。

GSSG 可氧化巯基,促使靶蛋白在相邻的蛋白巯基间形成分子间二硫键,或蛋白质和 GSH 间形成复杂的二硫化物,使蛋白质的结构和功能发生改变。巯基的氧化,巯基和二硫键之间的平衡可能是调节细胞内酶活性的一种机制,同时也可能是调节胞膜离子通道的一种机制。离子通道蛋白的活性通过巯基和二硫键转换活性发生改变,进而调节膜通道的离子通透性,影响 ROS 细胞信号传导。

GSH 还通过巯基和二硫键转换作用于膜受体、转录因子和细胞内的调控蛋白,直接起到细胞信号传导的作用(Fenandez 等,1997)。

### 3 问题和展望

综上所述,GSH 在植物抗性中起着举足轻重的作用,但是对其作用机制的认识仍然不是很清楚,关于 GSH 及其相关酶系基因代谢、运输、功能及其调控的认识尚嫌不足。最近,本实验室成功分离到水稻谷胱甘肽合成酶基因(OsGS1)和水稻谷胱甘肽转运蛋白(OsGT1)基因(GeneBank accession no. AY53405 and AY338469)通过研究它们在植物体内的表达与调控规律,从合成和转运两个层次研究谷胱甘肽在植物处于逆境胁迫下的作用。进一步阐明植物体内谷胱甘肽的作用,弄清 GSH 合成、运输同植物抗逆性关系的分子机理。研究发现谷胱甘肽合成酶基因和水稻谷胱甘肽转运蛋白基因的表达具有时空特异性,而且可环境胁迫诱导。这些实验结果引起了更多的思考:GSH 合成酶基因和转运蛋白基因在植物体处于各种逆境下有何表达规律,分别起着什么作用两者的相互关系是怎么样的,生物和非生物胁迫对他们的影响有何区别。目前仍需解决的问题是弄清 GSH 合成、降解、运输的调控机制及其信号传导途径;植物在不同发育或胁迫条件下,GSH 具体表现为哪一种功能,GSH 及其相关酶系基因及表达产物的代谢与信号传导途径以及在哪一阶段 GSH 是必需的。解决这一任务需要寻求新的策略,如:①将多个 GSH 及其相关酶系基因转化到模式生物如酵母菌、拟南芥、烟草和水稻中,测定基因的表达及表达产物的代谢情况;②重点进行代谢调控分析。

#### 参考文献:

- Anderson JV, Chevone BI, Hess JL. 1992. Reactive oxygen species and antioxidants: relationships in green cells[J]. *Physiol Plant*, **100**:224-233.
- Arisi ACM, Noctor G, Foyer CH, et al. 1997. Modulation of the thiol contents in poplars (*Populus tremula* XP. alba) over-expressing enzymes involved in glutathione synthesis [J]. *Planta*, **202**:357-369.
- Bogs J, Bourbouloux A, Cagnac O, et al. Delrot S. 2003. Functional characterization and expression analysis of a glutathione transporter, BjGT1, from *Brassica juncea*; evidence for regulation by heavy metal exposure[J]. *Plant Cell Environ*, **51**:256-263.
- Bourbouloux A, Shahi P, Chakladar A, et al. 2000. Hgt1,

- ahigh affinity glutathione transporter from the yeast *Saccharomyces cerevisiae*[J]. *J Biol Chem*, **275**:13 259—13 265.
- Cheng S(程 时), Ding XQ(丁海勤). 2002. The study progress of GSH and its oxidation prevention(谷胱甘肽及其抗氧化作用今日谈)[J]. *The Study Progress of Physiology* (生理科学进展), **33**:85—90.
- Cobbett CS, May MJ, Howden R, *et al.* 1998. The glutathione-deficient, cadmium-sensitive mutant, *cad2-1*, of *Arabidopsis thaliana* is deficient in  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase [J]. *Plant J*, **16**:73—78.
- Creissen G, Firmin J, Fryer M, *et al.* 2000. Elevated glutathione biosynthesis cause increased oxidative stress[J]. *Plant Cell*, **11**:1 277—1 291.
- Dixon DP. 1998. Glutathione-mediated detoxification systems in plants[J]. *Curr Opin Plant Biol*, (1):258—266.
- Esterbauer H, Grill D. 1978. Seasonal variation in glutathione and glutathione reductase in needles of *Pinus abies*[J]. *Plant Physiology*, **61**:119—121.
- Fenandez JC, Kaplowitz N, Garcia C, *et al.* 1997. GSH transport in mitochondria: defense against TNF induced oxidative stress and alcohol induced defect [J]. *AM J Physiol*, **273**: G7—G17.
- Foyer CH, Halliwell B. 1994a. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. *Plants*, **133**:21—25.
- Foyer CH, Descourvieres P, Kunert KJ. 1994b. Protection against oxygen radicals: An important defense mechanism studied in transgenic plants[J]. *Plant Cell Env*, **17**:507—523.
- Foyer CH, Souriau N, Perret S, *et al.* 1995. Overexpression of the glutathione reductase but not glutathione synthetase leads to increases in antioxidant capacity and resistance to photoinhibition in poplar trees[J]. *Plant Physiol*, **109**:1 047—1 057.
- Foyer CH, Lopez-Delgado H, Dat J F, *et al.* 1997. Hydrogen peroxide and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling. *Physiol*[J]. *Plant*, **100**:241—254.
- Fogel S, Welch JW. 1982. Tandem gene amplification mediates copper resistance in yeast [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **79**:5 342—5 346.
- Furst P, Hu S, Hackett R, *et al.* 1988. Copper activates metallothionein gene transcription by altering the conformation of a specific DNA-binding protein[J]. *Cell*, **55**:705—717
- Giblin FJ. 2000. Glutathione, a vital lens antioxidant[J]. *Ocul Pharmacol Ther*, **16**:121—135.
- Gutierrez-Alcala G, Gotor C, Mayer A, *et al.* 2000. Glutathione biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* cells[J]. *PNAS*, **97**:11 108—11 113.
- Ha SB, Smith AP, Howden R, *et al.* 1999. Phytochelatin synthetase genes from *Arabidopsis* and the yeast *Schizosaccharomyces pombe*[J]. *Plant Cell*, **11**:1 153—1 164.
- Jamai A, Tommasini R, Martinoia E, *et al.* 1996. Characterization of glutathione uptake in broad bean leaf protoplasts[J]. *Plant Physiol*, **111**:1 145—1 152.
- Kingston-Smith AH, Harbinson J, Foyer CH. 1999. Acclimation of glutathione synthetase by buthionine sulfoximine(S-n-butyl homocysteine sulfoximine)[J]. *J Biol Chem*, **102**:42—51.
- Koscy G, Owttrim G, Brander K, *et al.* 1997. Effect of chilling on the diurnal rhythm of enzymes involved in protection against oxidative stress in a chilling tolerant and a chilling sensitive maize genotype[J]. *Physiol Plant*, **99**:249—254.
- Kocsy G, Von Ballmoos P, Suter M, *et al.* 2000. Inhibition of glutathione synthesis reduces chilling tolerance in maize [J]. *Planta*, **211**:528—536.
- Lappartient A, Vidmar JJ, Leustek T, *et al.* 1999. Inter-organ signaling in plants: regulation of ATP sulfurylase and sulphate transporter genes expression in roots mediated by phloem-translocated compound[J]. *Plant J*, **18**:89—95.
- Lubknowitz MA, Barnes D, Breslav M, *et al.* 1998. *Schizosaccharomyces pombe* *isp4* encode a transporter representing a novel family of oligopeptide transporters [J]. *Mol Microbiol*, **28**:729—741.
- Marrs KA. 1996. The function and regulation of glutathione-S-transferase in plant [J]. *Annu Rev Plant Mol Biol*, **47**:127—16—58.
- May MJ, Leaver CJ. 1993. Oxidative stimulation of glutathione synthesis in *Arabidopsis thaliana* suspension cultures [J]. *Plant Physiol*, **103**:621—627.
- May MJ, Leaver CJ. 1995. *Arabidopsis thaliana*  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase is structurally unrelated to mammalian, yeast, and *Escherichia coli* homologues Proc[J]. *Natl Acad Sci USA*, **91**:10 059—10 063.
- May MJ, Vernoux T, Leaver CJ, *et al.* 1998. Glutathione homeostasis in plants: Implications for environmental sensing and plant development [J]. *J Exp Bot*, **49**:649—667.
- Meister A, Anderson ME, Ann R. 1983. Manipulation of glutathione and amino acid biosynthesis in the chloroplast[J]. *Biochem*, **52**:711—718.
- Mulcahy RT, Gipp JJ. 1995. Identification of a putative antioxidant responsive element in the 5'-flanking region of the human  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase heavy subunit gene [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, **209**:227—233.
- Noctor G, Strohm M, Jouanin L, *et al.* 1996. Synthesis of glutathione in leaves of transgenic poplar overexpressing  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase[J]. *Plant Physiol*, **112**:1 071—1 078.
- Noctor G, Aris ACM, Jouanin L, *et al.* 1997. The role of glycine in determining the rate of glutathione synthesis in poplar. Possible implications for glutathione production during stress [J]. *Physiol. Plant*, **100**:255—263.
- Noctor G, Aris ACM, Jouanin L, *et al.* 1998. Glutathione: Biosynthesis, metabolism and relationship to stress tolerance explored in transformed plants[J]. *J Exp Bot*, **49**:623—647.
- Noctor G, Gomez L, Vanacker H, *et al.* 2002. Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling [J]. *J EXP BOT*, **53**:1 283—1 304.
- Pinheiro RG, Rao MV, Paliyath G, *et al.* 1997. Change in activities of antioxidant enzyme and their relationship to genetic and paclobutrazol-induced chilling tolerance of maize

- seedling[J]. *Plant Physiol*, **114**:695—704.
- Rausser WE. 1990. Phytochelatin[J]. *Annu Rev Biochem*, **59**:61—86.
- Rea PA, Li ZS, La YP, et al. 1998. From vacuolar GS-X pumps to multispecific ABC transporters [J]. *Annu Rev Plant Physiology Plant Mol Biol*, **49**:727—760.
- Salt DE, Rausser WE. 1995. MgATP-dependent phytochelatin across the tonoplast of oat roots[J]. *Plant Physiol*, **107**:1 293—1 301.
- Schupp R, Rennenberg H. 1988. Diurnal changes in the glutathione concentration of spruce needles(*Plcea abtes* L)[J]. *Plant Sci*, **57**:113—117.
- Sekhar K, meredith MJ, Kerr LD, et al. 1997. Expression of glutathione and  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase mRNA in Jun dependent[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, **234**:588—593.
- Song FM(宋凤鸣), Ge XC(葛秀春), Zheng Z(郑重). 2001. Changes of glutathione contents in cotton seedlings infected by *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum* and its relationship to disease resistance(枯萎病菌侵染后棉苗体内谷胱甘肽含量的变化及其与抗病性关系)[J]. *J Zhejiang Univ (Agric & Life Sci)*(浙江大学学报自然科学版), **27**(6): 615—618.
- Suter M, Ballmoons P, Kopriva S, et al. 2000. Adenosine 5' phosphosulfate sulfotransferase and adenosine 5'- phosphosulfate reductase are identical enzymes[J]. *J Biol Chem*, **275**:930—936.
- Thiel DJ. 1988. ACE1 regulates expression of the *Saccharomyces cerevisiae* metathionein gene [J]. *Mol Cell Biol*, **8**:2 745—2 752.
- Tommasini R, Vogt E, Fromenteau M, et al. 1998. An ABC-transporter of *Arabidopsis thaliana* has both glutathione-conjugate and chlorophyll catabolite transport activity[J]. *Plant J*, **13**:773—780.
- Ullmann P, Gondet L, Potier S, et al. 1996. Cloning of the *Arabidopsis thaliana* glutathione synthetase (GSH<sub>2</sub>) by functional complementation of a yeast gsh2 mutant [J]. *European Journal of Biochemistry*, **236**:662—669.
- Vernoux T, Wilson RC, Seeley KA, et al. 2000. The root meristemless1/cadmium sensitive 2 gene defines a glutathione dependent pathway involved in initiation and maintenance of cell division during postembryonic root development [J]. *Plant Cell*, **12**:97—110.
- Wildi B, Lutz C. 1996. Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes[J]. *Plant Cell Environ*, **19**:138—146.
- Wu AL, Moye-Rowley S. 1994. GSH1 which encodes  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase, is a target gene for yAP1 transcriptional regulation[J]. *Mol Cell Biol*, **14**:5 832—5 839.
- Xiang CB, Oliver DJ. 1998. Glutathione metabolic Genes coordinately respond to heavy metals and jasmonic acid in *Arabidopsis*[J]. *The Plant Cell*, **10**:1 539—1 550.
- Xiang CB, Werner BL, Chritensen EM, et al. 2001. The biological functions of glutathione revisited in *Arabidopsis* transgenic plants with altered glutathione levels[J]. *Plant Physiol*, **126**:564—574.
- Xu DY(徐大勇), Song YG(宋玉果). 2001. Glutathione regulate the signal transduction by the ROS(谷胱甘肽对氧自由基介导的细胞信号传导的调节)[J]. *Heath Toxicology*(细胞毒理学杂志), **15**:52—54.
- Zhu YL, Pilon-Smits EAH, Jouanin L, et al. 1999. Overexpression of glutathione synthetase in indian mustard enhance cadmium accumulation and tolerance[J]. *Plant Physiol*, **119**:73—79.

(上接第 565 页 Continue from page 565)

- 花子叶圆片膜保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响)[J]. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **13**(3):228—234.
- Wang JH(王建华), Xu T(徐同). 1990. Effect of simulated acid rain on leaf membrane permeability in cotton cotyledon disc(模拟酸雨对棉花子叶圆片细胞膜透性的影响)[J]. *J Fujian Agric Univ*(华中农业大学学报), **9**(2):148—154.
- Xie M(谢娟). 2002. The basic feature research of acid Rain pollution in Guangzhou area between 1996 and 2000(“九五”广州地区酸雨污染基本特征研究)[J]. *Res Env Sci*(环境科学研究), **15**(1):31—33.
- Xiao Y(肖艳), Huang JC(黄建昌). 1995. Protective effect of free radical scavenger in strawberry plants under drought stress(自由基清除剂对草莓水份胁迫的保护作用)[J]. *J Zhongkai Agrotech Coll*(仲恺农业技术学院学报), **2**:63—67.
- Yang MX(杨妙贤), Zheng HM(郑慧明). 2001. Effect of simulated acid rain on growth and physiological indexes of flowering Chinese cabbage(模拟酸雨对菜心生长与部分生理指标的影响)[J]. *J Zhongkai Agrotech Coll*(仲恺农业技术学院学报), **14**(5):38—41.
- Zheng SX(曾韶西), Wang YR(王以柔). 1987. Low temperature injury and peroxidation of membrans lipids in leaves of rice seedlings(水稻幼苗的低温伤害与膜脂过氧化)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **29**(5):506—512.
- Zhang YM(张耀民), Wu LY(吴丽英), Wang XX(王小霞), et al. 1996. Effect of simulated acid rain on crop leaf injury and physiological indexes(酸雨对农作物的叶片伤害及生理影响)[J]. *Agric Env Protect*(农业环境保护), **15**(5):197—208.