

玉米全基因组谷胱苷肽-S-转移酶基因家族的分析

李晓玉, 江海波, 江海洋, 朱苏文*

(安徽农业大学生命科学学院, 安徽省作物生物学重点实验室, 合肥 230036)

摘要: 谷胱苷肽转移酶(glutathione-S-transferase, GST)是植物生长发育过程中一类多功能酶, 在植物的初级代谢和次级代谢以及调控植物的逆境胁迫和细胞信号转导等过程中具有重要作用。根据 GST 蛋白序列构建的隐马尔可夫模型(hidden markov model, HMM), 鉴定玉米全基因组 GST 基因, 并对 GST 基因数量、类型、染色体定位和进化关系进行分析。结果表明, 玉米全基因组中共含有 37 个 GST 基因, 在 10 条染色体上呈非随机分布, 具有 U 型、F 型和 Z 型 3 个亚族。与水稻比较, 玉米未发现 T 亚族。该研究结果对深入了解 GST 基因家族的分子进化以及 GST 基因的克隆和功能验证提供了重要参考依据。

关键词: 玉米; 谷胱苷肽转移酶; 染色体定位; 进化

中图分类号: S513

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2013)03-0350-07

Genome-wide analysis of glutathione-S-transferase gene family in maize

LI Xiao-yu, JIANG Hai-bo, JIANG Hai-yang, ZHU Su-wen

(Kay Laboratory of Crop Biology of Anhui Province, School of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036)

Abstract: Glutathione-S-transferase (GST) is multifunctional enzymes in the process of plant growth and development. GSTs have important functions in plant primary metabolism, secondary metabolism, stress response and cell signal transduction. In this study, a HMM (hidden markov model) was built based on GST protein sequence. By HMM Blast analysis, a complete set of GST genes were identified from the maize genome, and characterized for their gene number, type, chromosomal location and evolutionary relationships. The result showed that the maize genome contains 37 GST genes. Chromosomal location of these genes revealed that they are distributed unevenly across all 10 chromosomes. Evolutionary relationship analysis showed that 37 GST genes can be further divided into U, F and Z types. This study helps us to further understanding the molecular evolution of the GST gene family. Moreover, the also provide an important reference for cloning and function verification of maize GST genes.

Key words: maize; glutathione-S-transferase; chromosomal location; evolution

谷胱苷肽转移酶, 又称为谷胱苷肽-S-转移酶 (glutathione-S-transferase, GST), 是催化谷胱苷肽与疏水的和亲电的化合物发生亲代取电反应的一种多基因家族编码的多功能蛋白酶, 广泛存在于动植物和微生物中^[1-2]。植物的 GSTs 根据其基因结构和蛋白同源性的不同, 可以分为典型的 6 类, 包括 Phi、Tau、Lambda、Theta、Zeta 和脱氢抗坏血酸还原酶 (dehydroascorbate reductases, DHARs), 其中 Phi 和 Tau 是植物所特有的, 种类最多, 含量也最为丰富。

可溶性的 GSTs 主要定位于细胞质中, 少数分布在叶绿体、微体, 也有少量存在于细胞核和质外体中^[3-4]。植物 GSTs 最早在玉米中发现^[5], 随后许多 GSTs 基因及类似序列相继从拟南芥、大豆、烟草及水稻等多个物种中分别被鉴定和克隆^[6-8]。

根据对目前已克隆的植物 GST 基因编码的蛋白质结构的分析, 植物 GSTs 基因存在一些共同的保守结构。GSTs 是一种球状二聚体蛋白一般以 25~57 kDa 的 2 条亚基以同源或异源的方式聚合而成,

收稿日期: 2013-03-16

基金项目: 国家自然科学基金(31201217) 和安徽省教育厅基金重点项目(KJ2012A105) 共同资助。

作者简介: 李晓玉, 女, 博士, 讲师。E-mail: xiaoyuli512@hotmail.com

* 通信作者: 朱苏文, 女, 教授。E-mail: zhusuwen@126.com

每个亚基都含有 2 个空间结构不同的基本结构域: 一个是位于 N 端结构域, 由 80 个氨基酸排列形成 β -折叠和 3 个 α 螺旋, 是谷胱苷肽作用残基结合的活性位点(G 位点), 保守性较高; 二是由 4~7 个 α 螺旋构成的 C 端结构域, 是亲电子物质的结合位点(H 位点)。而不同的 GSTs 在结构和功能上的差异主要体现在结构域上, 不同种类的 GSTs 的 G 位点功能是不同的, H 位点结构的不同主要影响 GST 底物的特性。可溶性植物谷胱苷肽转移酶家族在进化树上呈显著分枝, 每个亚族以希腊字母表示, 如 2 类植物特有谷胱苷肽转移酶 Phi(F) 和 Tau(U)在进化树上构成大的分枝, 而 Zeta(Z) 和 Theta(T)转移酶构成很小的分枝^[9-11]。

GSTs 在植物植物的生长和发育过程中具有重要的作用。目前的研究认为 GSTs 的主要生物学功能主要为以下几方面: (1) 去除外界毒素以及内源有毒代谢物的侵害。GSTs 在植物体内能够催化某些内源或外来有害物质的亲电子集团与还原型谷胱甘肽的巯基结合, 从而降低有害物质的毒性, 例如: Tau 类和 Phi 类 GSTs 的主要功能是与诸如除草剂、杀虫剂等在内的异生素结合, 从而解除这些异素毒性^[5,12]。(2) 作为结合蛋白起作用。早在 1994 年, Zettl 等利用光亲和标记的方法, 证明了 GST 是细胞分裂素和生长素的结合蛋白^[13]。(3) 提高植物的抗胁迫能力。胁迫因子可以使植物体内活性氧积聚, 研究发现 GSTs 活性在胁迫条件下显著增加, 加速清楚活性氧对植物的危害, 说明 GST 在植物的抗氧化过程中具有十分重要的作用^[14-17]。(4) 与生长发育有密切关系。Tau 类型的 GST 基因的表达会受到细胞分裂素、生长素等激素的调控, 在调控植物的生长和发育过程中具有重要作用^[18]。(5) 参与信号传导。研究认为 GSTs 通过蛋白-蛋白的相互作用参与信号传导, 在信号传导中发挥作用, 也是细胞程序性死亡的调节者^[19]。

玉米是我国重要的谷类作物, 已成为研究进化生物学、遗传学和分子生物的模式植物。玉米基因组测序的完成使研究者能够在全基因组水平上对基因进行系统鉴定和比较基因组学的研究^[20]。尽管 GSTs 在植物的初级代谢、次级代谢、逆境胁迫和细胞信号转导等过程中具有重要作用, 在玉米中仍没有系统的报道。因此, 本研究通过生物信息学的方法对玉米全基因组 GSTs 基因进行鉴定和分析, 研究结果将为玉米 GSTs 基因的克隆和功能验证奠定基础。

1 材料与方法

1.1 玉米基因组数据库序列来源

玉米 B73 基因组数据库来源于(<http://www.maizesequence.org/index.html>), 使用的是最新版精细基因组数据。

1.2 玉米 GST 基因的确

为了鉴定玉米全基因组中的 GST 基因, 在一些可应用的公共数据库中进行了一系列的搜索与查询。首先, 在 NCBI 网站(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)、maize sequence 网站(<http://www.maizesequence.org/index.html>)和 Gramene 网站(<http://www.gramene.org/>)上, 以 “GST”, “maize GST” 或者 “maize and GST” 为关键词进行搜索来查询可能的玉米 GST 基因; 第 2 步, 将在网站上查询到的蛋白序列递交到 PFAM(<http://pfam.wustl.edu/hmmsearch.shtml>)^[21]蛋白家族数据库中进行一系列分析, 获得了 GST_N 结构域和 GST_C 结构域的 HMM, 由于 GST_N 结构域存在于迄今为止研究过的所有 GST 基因中, 并且它是高度保守的, 所以以 GST_N 结构域的 HMM 序列为标准序列, 与玉米 B73 进行 Blast 同源搜索; 第 3 步, 使用 MEGA 4.0^[22]软件上来 ClustalW 工具^[23](多序列比对程序)进行多序列比对, 去除冗余序列; 第 4 步, 将得到的非重复候选基因序列分别通过 Pfam 和 SMART (<http://smart.embl-heidelberg.de/>)^[24]数据库服务系统进行分析, 去除其中不含有 GST_N 结构域的序列。

1.3 玉米 GST 基因的命名和分类

根据 Soranzo 等^[25]提出的方法和原理对玉米 GST 基因进行命名和分类。对已命名的玉米 GST 基因, 使用已命名的名字。对于没有研究过的玉米 GST 基因的命名和分类, 采用与其它已研究的植物 GST 家族构建进化树, 并根据进化关系进行确定。第 1 部分表示植物名, 用相应植物拉丁名的属名和种加词的前几位字母缩写来表示; 第 2 部分表示 GST 家族、亚族及成员编号。例如: 水稻 GST 家族 F 亚族第 1 个基因表示为 *OsGSTF1*。按照这种命名方法, 玉米 GST 家族 T 亚族第 1 组的 1 个基因表示为 *ZmGSTT1*, 其他 GST 家族的命名依次进行类推。

1.4 玉米 GST 基因的序列特征分析

为分析玉米 GST 基因的氨基酸序列属性, 使用 EXPASY (http://web.expasy.org/compute_pi/)在线工具对获得的玉米 GST 基因编码的氨基酸序列进行等电点(pI)和蛋白分子量(MW)属性的计算。

1.5 玉米 GST 基因进化树的构建

使用MAGA 4.0软件提供的Clustal W工具对玉米所有的 GST 基因的蛋白序列进行多序列比对, 然后进行邻接法(Neighbor-Joining method) (bootstrap=1000)进行系统进化树的构建, 从而分析玉米 GSTs 基因家族的进化关系。同时使用玉米和水稻 GSTs 蛋白序列构建了复合进化树, 根据进化树分枝远近程度的不同, 对玉米 GST 基因进行分类。

1.6 GST 基因的染色体物理定位

玉米 GST 基因通过玉米基因组数据库提供的染色体 BLAST 工具进行玉米染色体物理定位。首先将每个 GST 基因与网站公布的玉米基因组进行 BLAST, 获得每个 GST 基因在染色体上的起始位置, 所有 GST 基因使用这种方法确认位置后, 使用染色体定位绘图软件 Genome Pixelizer (http://www.niblrrs.ucdavis.edu/GenomePixelizer/GenomePixelizer_Welcome.html), 将玉米 GST 基因族在玉米染色体上的分布与位置以图形的形式直观地表示出来。

2 结果与分析

2.1 玉米 GST 基因的确定、分类及命名

通过查询, 将所得玉米蛋白序列提交到 Pfam 蛋白家族数据库进行数据分析, 获得 GST 结构域 HMM 序列, 并作为标准序列与玉米数据库进行 Blast 同源比对, 初步筛选出 42 个玉米 GST 基因。运用 MEGA 4.0 软件上进行多序列比对程序, 删除冗余序列以及 Pfam 和 SMART 的验证, 最终确定了 37 个玉米谷胱苷肽转移酶基因。同时, 通过对玉米 GST 基因的核苷酸数目、分子量, 以及氨基酸等电点进行了分析, 发现玉米 GST 家族蛋白质分子量介于 12.1 kDa(ZmGSTU13)和 47.3 kDa(ZmGSTU19)之间(表 4-1)。通过对 37 个玉米和 56 个水稻 GST 蛋白序列构建的复合进化树, 将玉米 GST 基因分成了 3 个亚族, 包括 27 个 U 型、7 个 F 型和 3 个 Z 型。

2.2 玉米 GST 基因的染色体定位

图 1 展示了 37 个 GST 基因在玉米 10 条染色体上的分布, 可以明显地看出这些基因在染色体上分布不均匀。在 3 号染色体上, GSTU 基因分布数量最多, 一共有 8 个 GSTU 基因, 3 个基因定位在 4 号染色体, 2 个基因定位在 5 号染色体, 2 个基因定位在 8 号染色体, 2 个基因定位在 9 号染色体, 4 个基因定位在 10 号染色体, 而 2 号和 7 号染色体上则没有 GST 基因。

在玉米中, U 亚族的 GST 基因分布在 6 个染色体上, 数目都在 2 个以上。但是有趣的是, 所有 Z 亚族 GST 基因均定位在 10 号染色体上, 且它们中的 3 个序列高度重叠相似, 并且构成了一个基因簇。根据 Holub 的定义^[26]——基因簇是在 200 kb 的核苷酸单位中含有 2 个以上基因的基因群——可以得出在玉米 GST 基因中共 5 个基因簇不均衡的分布在玉米的 10 条染色体上, 除了 1 号染色体含有 2 个基因簇分别包括 3 个基因外, 其余 3 条染色体(chr3, 6, 10)各含有 1 个基因簇, 分别包括 7 个、5 个和 3 个基因。

2.3 玉米 GST 基因的进化分析

为了进一步研究玉米 GST 基因家族内部基因间的进化关系, 根据玉米 GST 蛋白序列构建进化树。如图 2 所示, 37 个玉米 GST 基因被分为 3 个亚族, 进化关系零散, U 亚族分布在 3 个分支中, 被 F、Z 亚族隔断; 同时 F 亚族分布在 2 个分支中, 被 U、Z 亚族所隔断; Z 亚族与 GSTU25 分布在 1 个分支。F、Z 亚族均与 U 亚族中的一部分基因排列紧凑, 进化关系亲近, 但 F、U 内部某些基因之间进化关系较远。所有的 U 和 F 亚族都含有 GST_N 和 GST_C 结构域, 77.8%的 U 亚族, 33.3%的 Z 亚族和 85.7%的 F 亚族含有 GST_N 和 GST_C 结构域。

2.4 玉米和水稻 GST 基因的比较进化分析

为研究玉米和水稻 GST 基因的进化关系, 构建了 1 个包含 93 个 GST 蛋白序列的进化树, 包括 37 个玉米 GST 序列和 56 个水稻 GST 蛋白序列。在进化树中, 玉米和水稻 GST 基因团簇成 9 组, 包括 U、F、Z 和 T 亚族。在玉米和水稻 GST 家族中, 除了 T 亚族之外, 其他亚族为共同所有, 水稻中含有 T 亚族, 而玉米中没有发现这个亚族。在第 1 分支中, 玉米 GSTU9, GSTU10, GSTU11, GSTU12 和 GSTU13 与水稻中的一些 GST 基因紧密团簇一起; 在第 2 分支中, 水稻 F 亚族, U 亚族, 与玉米 F 亚族, U 亚族混合团簇在一起; 在第 3、第 4 分支中, 水稻 GSTU 亚族和玉米 GSTU 亚族又紧密排列在一起; 在第 5 分支中水稻 GSTF 亚族与玉米 GSTF 亚族团簇在一起。有趣的是, 玉米水稻 GSTU 亚族与 GSTF 亚族在进化树中交替团簇排列, 表明水稻与玉米 GSTU 亚族和 GSTF 亚族在长期进化机制比较复杂(图 3)。

从图 3 可以看出, 玉米和水稻中的进化关系比较零散, 分支较多, 出现了多级分枝现象, 并且同一亚族集中分布各级分枝中, 出现被其他亚族隔断的现象。例如, U 亚族被 F 亚族隔断。值得注意的是, 在第 2 分支中, 玉米 F 亚族与 U 亚族分布在 1

个分支中, 说明在这些基因中, F 亚族与 U 亚族进化关系紧密。

通过比对发现, 在 2 个物种的比较进化树中出现了 16 对水稻-水稻之间亲源关系相近的基因对, 例如: *OsGST19* 和 *OsGST22*; 9 对玉米-玉米之间的

亲源关系相近对, 例如: *ZmGST16* 和 *ZmOsGST17*; 而水稻-玉米配对的亲源关系基因对仅有 8 对, 例如: *ZmGSTF7* 和 *OsGSTF3*, 可见这 2 个物种的 *GST* 基因在结构上有较大的差异性, 其进化亲缘关系也相差较大。

表 1 玉米 37 个谷胱苷肽转移酶基因的序列特征
Table 1 Sequence characters of 37 *GST* genes identified in maize

基因命名 Gene Name	编号 Sequenced ID	染色体 Chr.	染色体位置 Position	氨基酸长度 Length (AA)	分子量 MW	等电点 pI
<i>ZmGSTU1</i>	GRMZM2G363540_P01	4	37.1	382	25.8	5.38
<i>ZmGSTU2</i>	GRMZM2G097989_P01	6	147.2	442	29.0	4.85
<i>ZmGSTU3</i>	GRMZM2G097989_P03	6	147.2	228	17.5	6.29
<i>ZmGSTU4</i>	GRMZM2G064255_P01	5	173.7	305	13.3	5.44
<i>ZmGSTU5</i>	GRMZM2G335618_P01	6	104	424	25.7	6.36
<i>ZmGSTU6</i>	GRMZM2G146887_P02	3	205	360	26.1	5.71
<i>ZmGSTU7</i>	GRMZM2G146887_P01	3	205	270	34.8	10.97
<i>ZmGSTU8</i>	GRMZM2G146887_P03	3	205	325	20.0	9.20
<i>ZmGSTU9</i>	GRMZM2G025190_P01	1	80.2	345	25.7	5.11
<i>ZmGSTU10</i>	GRMZM2G056388_P01	3	205.1	391	25.7	5.87
<i>ZmGSTU11</i>	GRMZM2G434541_P01	3	205	1 003	13.2	5.63
<i>ZmGSTU12</i>	GRMZM2G028821_P01	1	80.4	349	22.1	7.55
<i>ZmGSTU13</i>	GRMZM2G028821_P02	1	80.4	349	12.1	5.64
<i>ZmGSTU14</i>	GRMZM2G052625_P01	3	145.5	274	25.6	5.31
<i>ZmGSTU15</i>	GRMZM2G122871_P02	6	104.2	474	33.3	4.92
<i>ZmGSTU16</i>	GRMZM2G134582_P01	4	235.7	382	46.9	6.37
<i>ZmGSTU17</i>	GRMZM2G320497_P01	4	235.7	351	47.0	6.37
<i>ZmGSTU18</i>	GRMZM2G029559_P02	5	154.6	601	47.0	6.31
<i>ZmGSTU19</i>	GRMZM2G059580_P02	9	76.2	423	47.3	6.08
<i>ZmGSTU20</i>	GRMZM2G122871_P01	6	104.2	449	47.2	6.00
<i>ZmGSTU21</i>	GRMZM2G122871_P03	6	104.2	433	34.4	8.84
<i>ZmGSTU22</i>	GRMZM2G059580_P01	9	76.2	354	43.6	5.99
<i>ZmGSTU23</i>	GRMZM2G122871_P04	6	104.2	158	43.4	5.91
<i>ZmGSTU24</i>	GRMZM2G447632_P01	3	205	424	23.5	6.14
<i>ZmGSTU25</i>	GRMZM2G146913_P01	3	205	424	27.3	6.12
<i>ZmGSTU26</i>	GRMZM2G475059_P01	1	8.1	431	30.9	7.06
<i>ZmGSTU27</i>	GRMZM2G475059_P02	1	8.1	307	18.4	9.17
<i>ZmGSTF1</i>	GRMZM2G150474_P01	8	126.4	372	25.6	5.32
<i>ZmGSTF2</i>	GRMZM2G132093_P01	10	90.1	404	24.6	5.77
<i>ZmGSTF3</i>	GRMZM2G156877_P03	3	192.4	357	25.2	5.98
<i>ZmGSTF4</i>	GRMZM2G116273_P01	8	171.9	485	23.8	5.44
<i>ZmGSTF5</i>	GRMZM2G146246_P01	3	151.1	489	23.9	5.96
<i>ZmGSTF6</i>	GRMZM2G122488_P01	1	19.6	446	14.9	9.51
<i>ZmGSTF7</i>	GRMZM2G096153_P01	1	7.8	479	24.8	5.46
<i>ZmGSTZ1</i>	GRMZM2G124974_P04	10	31.7	361	23.0	5.86
<i>ZmGSTZ2</i>	GRMZM2G124974_P01	10	31.7	356	23.8	5.49
<i>ZmGSTZ3</i>	GRMZM2G124974_P03	10	31.7	291	18.9	7.52

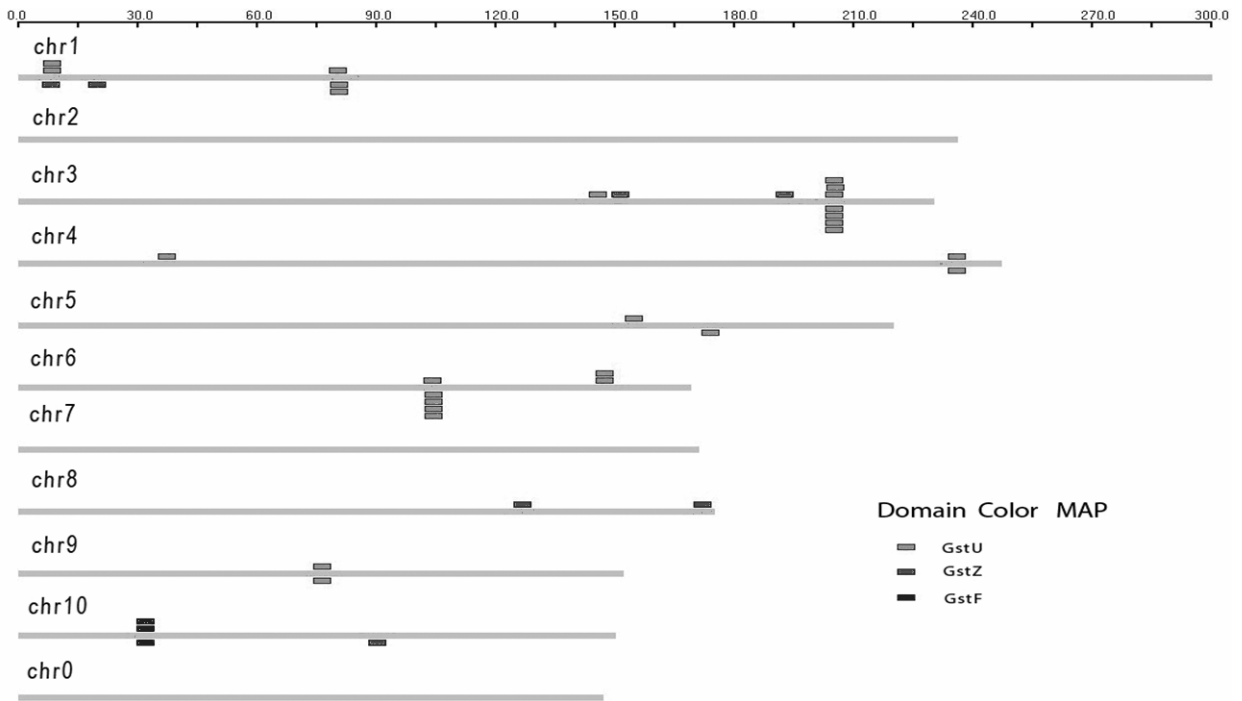


图 1 玉米谷胱苷肽转移酶的染色体定位
Figure 1 Physical location of maize GST genes

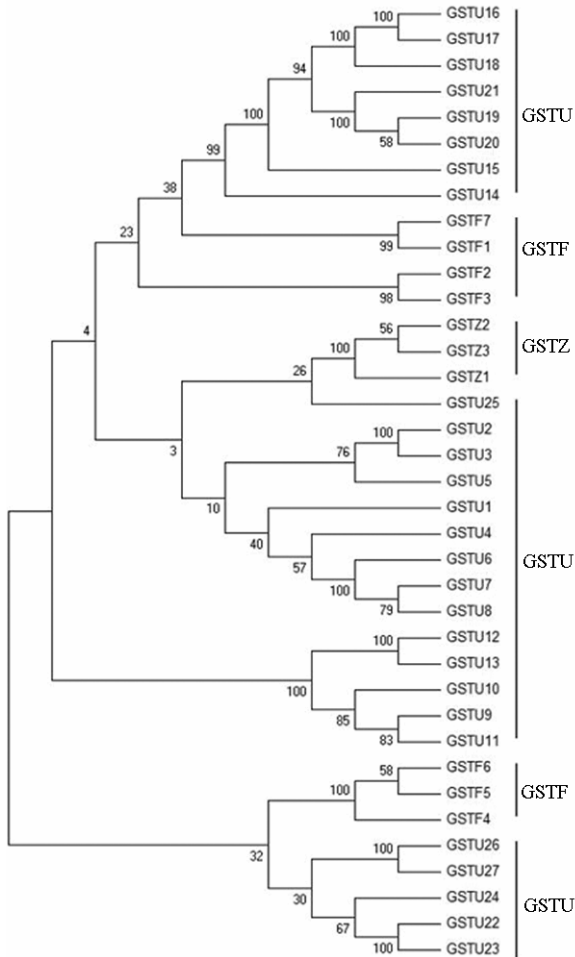


图 2 玉米 GST 进化关系分析
Figure 2 Phylogenetic relationships of maize GST genes

3 讨论

Dixon 等人在拟南芥基因组组中发现了 54 个谷胱苷肽转移酶，这些基因被分为 F、U、L、Z、T、DHAR 和 TCHQD 亚族^[12]，Soranzo 等人在水稻中发现 59 个谷胱苷肽转移酶，这些基因被分为 F、U、Z 和 T 亚族。本研究将 GST_N 结构域 HMM 序列作为标准序列，与玉米 B73 基因组本地库进行 BLASTP 本地比对，经过删除重复序列，最终在玉米中确定了 37 个谷胱苷肽转移酶基因。通过与水稻谷胱苷肽转移酶建立进化树进行进化关系比较的方法，玉米 GST 家族被分为 3 个亚族，分别为 U、F 和 Z 亚族。与动物相比，植物谷胱苷肽转移酶中含有 2 个特有的亚族，Phi(F)和 Tau(U)亚族，而这些基因在动物中是没有的。可能的解释为，高等植物细胞谷胱苷肽转移酶与动物相比具有独特的功能，除了在除草剂解毒作用之外，通过改变表达量，植物胱苷肽转移酶也对生物、非生物胁迫，激素和发育改变的反应有关^[27-29]。

对于植物特有的 GST 亚族，Phi (F)和 Tau(U)亚族，经历了集中的复制在 2 000 万年前^[30]。在这 2 个亚族中发生大量复制的原因尚不可知，可能的解释是不同的谷胱苷肽转移酶亚族有不同的特定功能，在至今发现的人类和线虫谷胱苷肽转移酶中 Zeta 亚族蛋白同源性为 49%，人类和康乃馨谷胱苷

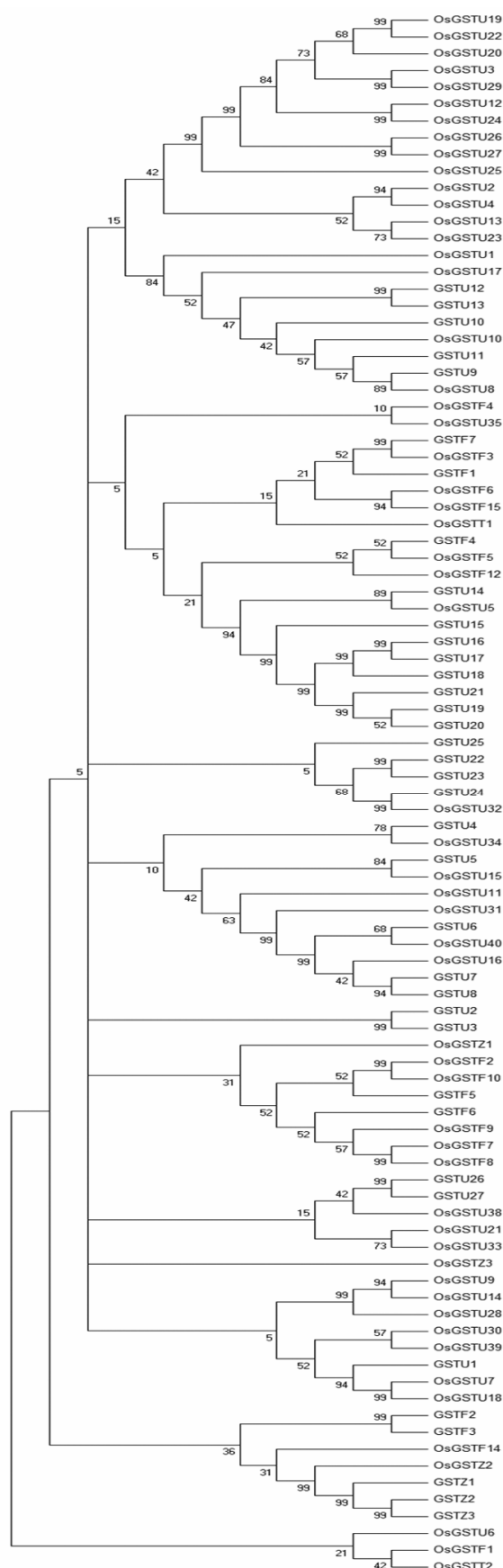


图 3 玉米和水稻谷胱苷肽转移酶基因进化关系分析

Figure 3 Phylogenetic relationships of maize and rice GST genes

胱转移酶中蛋白同源率为 38%，表明一个共同的生物功能也许要经历长期的进化历程^[31]。但是在玉米胱苷肽转移酶中并没有发现 Theta(T)亚族，可能的原因是在玉米 Phi 和 Theta(T)亚族长期复制过程中，Theta(T)亚族渐渐缺失，并且玉米 Phi 亚族除了与水稻中 Phi 亚族中相同的功能之外，还具有水稻中 Tau 亚族相对应的功能。与水稻 GST 进化树亚族独立成支相比，通过比邻法构建的玉米胱苷肽转移酶进化树中，形成 4 个比较独立的分支，GSTU14-21 与 GSTF1、GSTF2、GSTF3、GSTF7 团簇成一个分支；GSTF4-F6 与 GSTU22-24、GSTU26、GSTU27 组成一个较小的分支，剩下的 F 亚族与 Z 亚族构成最大的一个分支。这些现象表明在玉米 U 亚族中有些成员功能可能与 Z 亚族或者 F 亚族成员类似。

对玉米谷胱苷肽转移酶的染色体定位研究显示 GST 基因在玉米染色体上的分布极不均匀，一共有 10 个 GST 基因定位在 3 号染色体上，为 GST 基因分布数量最多的染色体，但是在 2 号和 7 号染色体上没有发现任何 GST 基因。与玉米中其他 GST 亚族基因贯穿分布在许多条染色体上不同，所有的 F 亚族成员集中分布在 10 号染色体上。因此，推测玉米中 GSTF 亚族比其他 GST 亚族的产生时期要晚。值得注意的是，GSTU 亚族作为玉米谷胱苷肽转移酶成员最多的一类，其在染色体上形成基因簇的现象也是最多的，共有 7 组基因簇，而 GSTF 亚族却没有发生基因簇现象，其原因和规律有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] Dixon D P, Cummins L, Cole D J, et al. Glutathione-mediated detoxification systems in plants[J]. Curr Opin Plant Biol, 1998, 1(3): 258-266.
- [2] Nutricati E, Miceli A, Blando F, et al. Characterization of two *Arabidopsis thaliana* glutathione-S-transferases [J]. Plant Cell Rep, 2006, 25(9): 997-1005.
- [3] Dixon D P, Davis B G, Edwards R. Functional divergence in the glutathione transferase superfamily in plants. Identification of two classes with putative functions in redox homeostasis in *Arabidopsis thaliana*[J]. J Biol Chem, 2002, 277(34): 30859-30869.
- [4] Cottingham C K, Hatzios K K, Meredith S. Influence of chemical treatments on glutathione-S-transferases of maize with activity towards metolachlor and cinnamic acid [J]. Z Naturforsch C, 1998, 53(11/12): 973-979.
- [5] Shimabukuro R H, Swanson H R, Walsh W C. Glutathione conjugation: atrazine detoxication mechanism in corn [J]. Plant Physiol, 1970, 46(1): 103-107.
- [6] Soranzo N, Sari Gorla M, Mizzi L, et al. Organisation and structural evolution of the rice glutathione-S-transferase gene family[J]. Mol Genet Genomics, 2004, 271(5):

- 511-521.
- [7] McGonigle B, Keeler S J, Lau S M, et al. A genomics approach to the comprehensive analysis of the glutathione-S-transferase gene family in soybean and maize [J]. *Plant Physiol*, 2000, 124(3): 1105-1120.
- [8] Wagner U, Edwards R, Dixon D P, et al. Probing the diversity of the *Arabidopsis* glutathione-S-transferase gene family [J]. *Plant Mol Biol*, 2002, 49(5): 515-532.
- [9] 冯雪, 王彬, 孙艳香. 谷胱甘肽硫转移酶的研究进展[J]. *生物学教学*, 2012, 37(6): 5-6.
- [10] 聂立红, 王声湧, 胡毅玲. 谷胱甘肽硫-转移酶研究进展[J]. *中国病理生理杂志*, 2000, 16(11): 1240-1243.
- [11] 杨海灵, 聂力嘉, 朱圣庚, 等. 谷胱甘肽硫转移酶结构与功能研究进展[J]. *成都大学学报*, 2006, 25(1): 19-23.
- [12] Dixon D P, Laphorn A, Edwards R. Plant glutathione transferases [J]. *Genome Bio*, 2002, 3(3): Review3004.1-3004.10.
- [13] Zettl R, Schell J, Palme K. Photoaffinity labeling of *Arabidopsis thaliana* plasma membrane vesicles by 5-azido-[7-3H]indole-3-acetic acid: identification of a glutathione S-transferase [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1994, 91(2): 689-693.
- [14] Moons A. Osgtu3 and osgtu4, encoding tau class glutathione-S-transferases, are heavy metal- and hypoxic stress-induced and differentially salt stress-responsive in rice roots [J]. *FEBS Lett*, 2003, 553(3): 427-432.
- [15] Itzhaki H, Maxson J M, Woodson W R. An ethylene-responsive enhancer element is involved in the senescence-related expression of the carnation glutathione-S-transferase (GST1) gene [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1994, 91(19): 8925-8929.
- [16] 刘新仿, 李家洋. 紫外线强烈诱导的谷胱甘肽转移酶基因的功能鉴定[J]. *遗传学报*, 2002, 29(5): 458-460.
- [17] Kiyosue T, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. Characterization of two cDNAs (ERD11 and ERD13) for dehydration-inducible genes that encode putative glutathione-S-transferases in *Arabidopsis thaliana* [J]. *FEBS Lett*. 1993, 335(2): 189-192.
- [18] Jepson I, Lay V J, Holt D C, et al. Cloning and characterization of maize herbicide safener-induced cDNAs encoding subunits of glutathione-S-transferase isoforms I, II and IV [J]. *Plant Mol Biol*, 1994, 26(6): 1855-1866.
- [19] Loyall L, Uchida K, Braun S, et al. Glutathione and a UV light-induced glutathione-S-transferase are involved in signaling to chalcone synthase in cell cultures [J]. *Plant Cell*, 2000, 12(10): 1939-1950.
- [20] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: complexity, diversity, and dynamics [J]. *Science*, 2009, 326(5956): 1112-1115.
- [21] Finn R D, Mistry J, Schuster-Bockler B, et al. Pfam: clans, web tools and services [J]. *Nucleic Acids Res*, 2006, 34(S1): D247-251.
- [22] Tamura K, Dudley J, Nei M, et al. MEGA4: Molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0 [J]. *Mol Biol Evol*, 2007, 24(8): 1596-1599.
- [23] Thompson J D, Higgins D G, Gibson T J, et al. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice [J]. *Nucleic Acids Res*, 1994, 22(22): 4673-4680.
- [24] Letunic I, Doerks T, Bork P. SMART 6: recent updates and new developments [J]. *Nucleic Acids Res*, 2009, 37(S1): D229-232.
- [25] Soranzo N, Gorla M S, Mizzi L, et al. Organisation and structural evolution of the rice glutathione-S-transferase gene family [J]. *Mol Genet Genomics*, 2004, 271(5): 511-521.
- [26] Holub E B. The arms race is ancient history in *Arabidopsis*, the wildflower [J]. *Nat Rev Genet*, 2001, 2: 516-527.
- [27] Moons A. Regulatory and functional interactions of plant growth regulators and plant glutathione-S-transferases (GSTs) [J]. *Vitamins & Hormones*, 2005, 72: 155-202.
- [28] Frova C. Glutathione transferases in the genomics era: new insights and perspectives [J]. *Biomol Eng*, 2006, 23(4): 149-169.
- [29] Marrs K A. The functions and regulation of glutathione-S-transferases in plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 1996, 47: 127-158.
- [30] Wolf A E, Dietz K J, Schröder P. Degradation of glutathione-S-conjugates by a carboxypeptidase in the plant vacuole [J]. *FEBS Lett*, 1996, 384(1): 31-34.
- [31] Board P G, Baker R T, Chelvanayagam G, et al. Zeta, a novel class of glutathione transferases in a range of species from plants to humans [J]. *Biochem J*, 1997, 328(Pt 3): 929-935.