

光呼吸途径中两种转氨酶的研究进展

左照江, 朱晔荣, 白艳玲, 王勇*

南开大学生命科学学院, 天津 300071

摘要: 植物丝氨酸:乙醛酸氨基转移酶(SGAT)与谷氨酸:乙醛酸氨基转移酶(GGAT)主要催化乙醛酸的转氨反应, 是光呼吸途径中的两种关键酶。这两种酶大都为二聚体, 在高等植物体内主要位于过氧化物酶体内, 而在真核藻类植物体内则位于线粒体内, 对植物的生长发育与抗逆性具有重要影响。本文对 SGAT 与 GGAT 在植物光合作用、氨基酸代谢和抗逆性等方面的研究进展进行了综述, 以期对 SGAT 与 GGAT 的研究有所帮助。

关键词: 丝氨酸:乙醛酸氨基转移酶; 谷氨酸:乙醛酸氨基转移酶; 光合作用; 氨基酸代谢; 抗逆性

Research Advances in Two Aminotransferases of Photorespiration

ZUO Zhao-Jiang, ZHU Ye-Rong, BAI Yan-Ling, WANG Yong*

College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: The transamination of glyoxylate in plants is catalyzed by serine:glyoxylate aminotransferase (SGAT) and glutamate:glyoxylate aminotransferase (GGAT), which are key enzymes in photorespiration. SGAT and GGAT are mostly dimer, locate in peroxisome in higher plants and mitochondrion in eukaryotic algae, and play an important role in growth, development, and stress resistance of plants. To aid in helping the study of SGAT and GGAT, the effects on photosynthesis, amino acid metabolism and stress resistance of the both aminotransferases were summarized in this paper.

Key words: serine:glyoxylate aminotransferase; glutamate:glyoxylate aminotransferase; photosynthesis; amino acid metabolism; stress resistance

植物丝氨酸:乙醛酸氨基转移酶(serine:glyoxylate aminotransferase, SGAT)与谷氨酸:乙醛酸氨基转移酶(glutamate:glyoxylate aminotransferase, GGAT)是植物光呼吸途径中的两种转氨酶, 其主要功能是催化乙醛酸经转氨反应生成甘氨酸。目前, 这两种酶不但从多种植物体内分离纯化出来(Paszkowski 和 Niedzielska 1989; Igarashi 等 2003; Truszkiewicz 和 Paszkowski 2004; Kendziorek 和 Paszkowski 2008), 而且多种缺失此酶的突变体植株也已获得, 但是这些突变体多为条件致死型, 在正常空气条件下均不能存活, 同时在植株体内积累大量丝氨酸与甘氨酸(Mc Hale 等 1989; Igarashi 等 2003)。近些年来, 通过对基因的表达分析表明, SGAT与GGAT的表达调控与植物生长发育有着密切关系(Wingler 等 2000; Liepman 和 Olsen 2001; Taler 等 2004; Igarashi 等 2006; Verslues 等 2007), 特别是在植物抗病性、抗逆性和抗衰老等方面都具有重要作用。

1 两种酶在植物细胞内的存在状态

SGAT 与 GGAT 作为植物体内光呼吸途径中

的转氨酶, 在高等植物中主要存在于过氧化物酶体内(Hondred 等 1985; Heupel 等 1991; Liepman 和 Olsen 2003), 而某些真核藻类植物虽然具有过氧化物酶体类似物(Frederick等1973; Huang等1983), 但目前所知, 所有真核藻类植物的SGAT与GGAT却都位于线粒体内(Gross 和 Beevers 1989; Stabenau 等 1989)。我们的研究亦表明, 衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)细胞内没有过氧化物酶体, SGAT存在于线粒体内(待发表)。目前, SGAT 与 GGAT 已从黄瓜(*Cucumis sativus*) (Noguchi 和 Fujiwara 1982; Hondred 等 1985)、黑麦(*Secale cereale*) (Paszkowski 和 Niedzielska 1989, 1990)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*) (Igarashi等2003; Kendziorek 和 Paszkowski 2008)等多种植物体内提取和纯化出来。对提取的两种转氨酶进行研究表明, 两种酶大

收稿 2010-04-08 修定 2010-06-11

资助 国家自然科学基金(30870185)。

* 通讯作者(E-mail: wangyong@nankai.edu.cn; Tel: 022-23504382)。

都为二聚体(Hondred 等 1985; Paszkowski 和 Niedzielska 1989, 1990; Truskiewicz 和 Paszkowski 2004; Kendziorek 和 Paszkowski 2008), 并且小麦 SGAT 为同型二聚体, 分子量约为 90 kDa, 当从较高 pH (9.1) 转入较低 pH (6.5) 溶液中时, SGAT 分裂为分子量约为 45 kDa 单体化合物(Truskiewicz 和 Paszkowski 2005)。这就证实了 Chapple 等(1990) 提出的植物体内 SGAT 具有分裂为亚单元结构的假说。而在甲基营养细菌(*Hyphomicrobium methylovorum*) GM2 细胞内提取的 SGAT 却是由分子量约为 40 kDa 的 4 个亚单元构成的四聚体, 其分子量约为 140 kDa (Izumi 等 1990)。虽然 SGAT 在生物体内具有多种存在状态, 但都具有相同的转氨作用。

SGAT 或 GGAT 在植物光呼吸途径中具有相同的转氨作用, 但是在不同植物中的结构可能存在差异。Truskiewicz 和 Paszkowski (2005) 研究表明, 玉米 SGAT 与多克隆抗血清结合的免疫部位不同于小麦 SGAT, 同时推断这两种酶很可能具有相同的三级和四级结构以及高疏水性分子表面, 但从合成位点转运到过氧化物酶体以及某些二级结构方面可能存在差异。通过对拟南芥与水稻(*Oryza sativa*) GGAT 比较发现, 两种蛋白有 80% 的氨基酸序列相同, 同时 C 末端都具有 Ser-Arg-Met 保守序列(Igarashi 等 2006)。

2 对光合作用的影响

叶绿素是植物的主要光合色素, SGAT 与 GGAT 突变后的植株均出现生长缓慢、叶绿素含量降低等现象(Mc Hale 等 1989; Verslues 等 2007)。SGAT 敲减后的烟草(*Nicotiana sylvestris* Speg.) 植株在正常培养条件下, 叶绿素含量低于野生型植株的 1%; 在抑制光呼吸条件下(1% CO₂), 其体内叶绿素含量为野生型植株的 65%, 而转入暗下培养时, 叶绿素含量迅速降低; 当培养基中含有 3% 蔗糖时, 即使在正常空气条件下, 植株仍可存活, 并且叶绿素含量为野生型植株的 75%, 同时具有与野生型植株相似的光促进生长、固定 CO₂ 等特性(Mc Hale 等 1989)。已有研究结果表明 SGAT 参与过剩叶绿素的前体物质 5-氨基酮戊酸(ALA) 的降解过程(Paszkowski 1992), 但这并不能解释缺失 SGAT 的植株叶绿素含量降低的现象, 因为缺失 SGAT 的突变体植株缺少 SGAT 去参与 ALA 的降解过程。缺

失 SGAT 的植株叶绿素含量降低, 很可能是 SGAT 参与叶绿素的合成过程或具有抑制叶绿素降解的作用, 由于 SGAT 缺失而致使叶绿素含量降低, 但是具体的作用机制还不清楚。

光呼吸产生的乙醛酸经 SGAT 催化与丝氨酸进行转氨反应, 其产物羟基丙酮酸经羟基丙酮酸还原酶(hydroxypyruvate reductase, HPR)和甘油酸激酶(glycerate kinase, GK)作用后生成 3-磷酸甘油酸而进入卡尔文循环(图 1)。因此, SGAT 对维持植物光呼吸途径的运转、保障光合作用的顺利进行具有重要作用。当植物缺失 SGAT 时在正常的空气条件下不能存活并且光合速率显著降低(Havir 和 Mchale 1988; Somerville 和 Ogren 1980), 而在 1% CO₂ 浓度下能进行生长, 并且表现出与野生型植株相似的生长特性, Mc Hale 等(1989)将其原因归结为 SGAT 的缺失阻断了光呼吸, 从而使卡尔文循环的底物不能回补所致。当对缺失 SGAT 的突变体(无 SGAT)与野生型植株进行杂交后发现, F₂ 代具有较低的 SGAT 含量, 同时活性也降低为野生型植株的 45%~60%。但是这样的植株光合速率与野生型植株相比无显著性差异(Wingler 等 1999), 这可能是由于缺失 SGAT 的植株为隐性突变, 回交之后引起 F₂ 代 SGAT 含量和活性较突变体植株大大提高(Somerville 和 Ogren 1980)。

SGAT 对植物光合作用具有重要作用, 缺失 SGAT 的植株光合作用受到不同程度的抑制。其原因可能有二, 一是 SGAT 通过降低叶绿素含量而降低光合作用, 二是 SGAT 通过阻断卡尔文循环的底物回补而影响光合作用的顺利进行, 同时光合作用的降低也可能是二者共同造成的, 此外, SGAT 的缺失是否影响光合作用中的电子传递尚无相关报道, 这些方面都有待于进一步深入研究。GGAT 对植物光合作用的影响虽然目前尚无相关报道, 但是 GGAT 可以影响植株的叶绿素含量, 作为光呼吸途径中的转氨酶可以影响光呼吸途径的正常运转, 进而可能影响光合作用的正常进行。

3 对氨基酸代谢的影响

植物光呼吸途径有利于氮的再回收利用, 在此过程中再固定的铵[2 分子甘氨酸通过缩合脱下的氨进入叶绿体内与谷氨酸反应生成谷氨酰胺(图 1)]比初步同化固定的铵(植物吸收的无机氮转化为谷

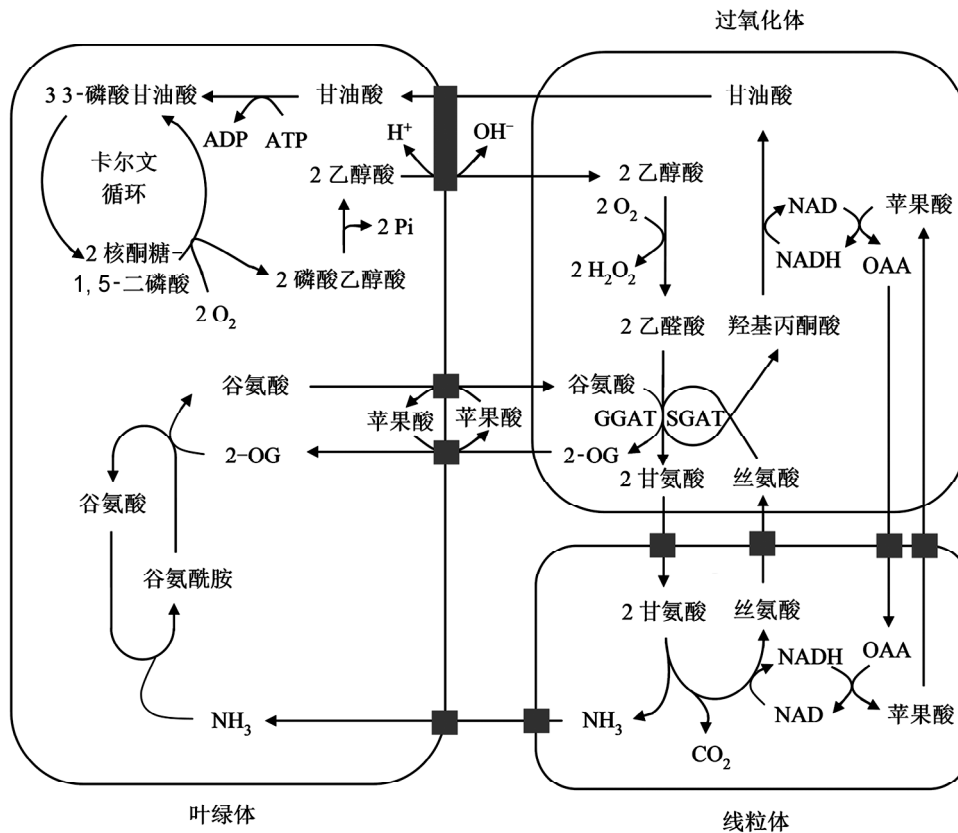


图1 光呼吸代谢途径(仿自Wingler等2000)

Fig.1 The metabolic pathway of photorespiration (modified from wingler et al 2000)

氨酰胺、谷氨酸等氨基酸)高一个数量级(Keys等1978),同时此过程还促进了谷氨酸、谷氨酰胺、丝氨酸和甘氨酸等氨基酸的代谢。这些氨基酸的代谢与铵再固定的顺利进行,SGAT与GGAT发挥着重要作用(Igarashi等2006)。

SGAT缺失的突变体植株,体内都会积累大量的丝氨酸和甘氨酸(Somerville和Ogren 1980; McHale等1989),丝氨酸含量可达野生型植株的9倍(McHale等1989),从而阻断丝氨酸与甘氨酸的正常代谢运转,同时丝氨酸的大量积累会诱导植株衰老(Veierskov等1985; Zhu等2004)。丝氨酸积累是由于SGAT缺失,丝氨酸不能与乙醛酸进行正常的转氨代谢引起的;而甘氨酸积累可能是由于SGAT缺失使丝氨酸代谢受阻,丝氨酸大量积累而反馈抑制丝氨酸羟甲基转移酶(serine hydroxymethyltransferase, SHMT)和甘氨酸脱羧酶(glycine decarboxylase, GDC)所致(图1)。

GGAT敲减后的拟南芥植株在 $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下,天冬氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺与丙氨酸大量积累,而丝氨酸与甘氨酸含量降低;即使在低光照、高CO₂浓度(0.3%)和高糖(3%)条件下,仍然具有谷氨酸含量升高、丝氨酸含量降低的现象(Igarashi等2003)。而过表达GGAT的拟南芥与敲减后的结果相反,丝氨酸、甘氨酸与瓜氨酸含量明显升高,谷氨酸与丙氨酸含量降低,同时过表达GGAT水稻中也有丝氨酸含量升高的现象(Igarashi等2006)。由此可见,双子叶与单子叶植物中GGAT对光呼吸途径中氨基酸代谢的调控作用相似。GGAT敲减与过表达植株的氨基酸含量变化相反,主要是由于谷氨酸与丙氨酸是GGAT转氨反应的底物,而甘氨酸是GGAT转氨反应的产物、丝氨酸是甘氨酸缩合的产物,所以GGAT在植株体内的含量增减致使4种氨基酸出现相反的含量变化。GGAT敲减后的植株谷氨酰胺和天冬氨酸含量升

高,其原因可能是由于甘氨酸在转化为丝氨酸时脱下的氨与谷氨酸结合形成谷氨酰胺,由于缺少GGAT,所以谷氨酰胺不能与GGAT转氨反应的底物2-酮戊二酸结合形成谷氨酸再用于转氨反应,致使谷氨酰胺积累(图1);而天冬氨酸积累可能是由于过量的谷氨酰胺与草酰乙酸转氨反应所形成的。

通过对SGAT与GGAT缺失的突变体植株和此两种转氨酶重组的研究发现,丙氨酸是SGAT和GGAT的底物(Murray等1987; Liepman和Olsen 2001, 2003; Igarashi等2003)。SGAT可催化丙氨酸与乙醛酸进行转氨反应(Hondred等1985),但是SGAT对丙氨酸的高 K_m 值($101.2 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)表明丙氨酸不可能是SGAT的生理底物(Liepman和Olsen 2001)。此外,SGAT还可催化丝氨酸与丙酮酸转氨生成丙氨酸与羟基丙酮酸(Liepman和Olsen 2001)。GGAT催化丙氨酸与乙醛酸进行转氨反应后,其产物为甘氨酸和丙酮酸(Noguchi和Hayashi 1981; Nakamura和Tolbert 1983; Yu等1984; Igarashi等2003; Liepman和Olsen 2003),但是丙氨酸与谷氨酸作为GGAT的反应底物对甘氨酸形成的贡献作用尚不明确。Betsche(1983)研究表明,丙氨酸对光呼吸途径中甘氨酸形成的贡献是谷氨酸的3倍;而Yu等(1984)的研究则表明谷氨酸对甘氨酸形成的贡献比丙氨酸大;而通过对GGAT进行敲减和过表达后发现,谷氨酸和丙氨酸对甘氨酸的形成均有贡献(Igarashi等2006)。SGAT与GGAT是植物光呼吸途径中处于同一位置上的两种转氨酶,都具有催化乙醛酸转化为甘氨酸的作用,但是在此催化反应过程中哪种酶的作用更大尚需深入研究。

4 对植物抗逆性的影响

植物光呼吸途径的正常运转可以提高植物的抗逆性,这主要是由于光呼吸途径可以消除植物光氧化胁迫,并且中间产物是合成谷胱甘肽和脯氨酸的底物(Noctor等1997; Graham等1999; Viegas和Silverira 1999),大量谷胱甘肽和脯氨酸积累有利于抵御过量活性氧伤害和减少细胞失水。最近研究表明,光呼吸途径中的两种转氨酶SGAT与GGAT与植物的抗逆性更是密切相关。甜瓜(*Cucumis melo*)光呼吸途径上的SGAT基因是抗真菌霜霉病基因,在抗病甜瓜品种中SGAT活性为感性品种的2.6倍,当在感性品种中过表达SGAT后,转基因甜

瓜的抗病性得到提高(Taler等2004)。GGAT敲减后拟南芥突变体中 H_2O_2 、ABA与脯氨酸含量增加,提高了抵抗轻度干旱和低盐胁迫的能力(Verslues等2007)。此两项研究均表明,抗性品种 H_2O_2 含量均增加,而 H_2O_2 早已被证明是植物抗逆性的信号分子(Cessna等2000; Corpas等2001; Wang和Song 2008)。SGAT过表达后,含量升高,使光呼吸途径运转加快,从而使乙醇酸在经乙醇酸氧化酶(GO)氧化为乙醛酸时产生的 H_2O_2 在过氧化物酶体中积累。 H_2O_2 一方面可以通过信号作用提高植物抗病性,另一方面也可通过氧化作用直接杀死病原菌。而GGAT敲减后的 H_2O_2 积累可能是由于GGAT含量降低使SGAT的活性提高进行补偿,从而使光呼吸途径运转加快, H_2O_2 积累,再通过 H_2O_2 刺激ABA合成,进而诱导脯氨酸积累,从而提高抵御低水分胁迫的能力(Verslues等2007)。此外,高活性的SGAT有利于维持光呼吸途径的顺利运转,从而使植物消除光氧化胁迫的能力提高、保护物质(谷胱甘肽和脯氨酸等)积累(Noctor等1997; Graham等1999; Viegas和Silverira 1999),这些都有利于植株抵御逆境胁迫的伤害。Zhu等(2004)研究发现,SGAT还可能与植物的衰老相关,当紫萍(*Spirodela polyrrhiza*)生长在长日照条件下,SGAT含量降低而丝氨酸含量升高,并且高浓度的丝氨酸诱导了植株衰老。因此,SGAT的含量与活性在植物抗衰老过程中具有重要作用。

5 结束语

虽然SGAT与GGAT作为植物光呼吸途径中的转氨酶早已为我们所知,但是对此两种转氨酶在植物生长发育过程所起作用的研究却很少。SGAT和GGAT如何影响植物光合作用的顺利进行,是通过降低叶绿素含量还是影响卡尔文循环底物的回补还不清楚;在物质与能量代谢过程中,SGAT和GGAT可以影响氨基酸代谢,但是由氨基酸代谢改变所引起的连锁性物质代谢变化还不明确;植物光呼吸途径中产生的 H_2O_2 可作为植物抵抗逆境的信号物质,SGAT与GGAT的变化可调控 H_2O_2 产生,但是具体的调控机制还需深入研究;SGAT通过降低丝氨酸含量而拮抗衰老,此种现象与机制在植物中是否存在普遍性还有待于继续研究发现。这些问题的深入研究,对系统揭示SGAT与

GGAT 如何影响植物生长发育过程具有重要作用, 同时对我们深入理解光呼吸途径在植物生命周期中的作用具有重要意义。

参考文献

- Betsche T (1983). Aminotransfer from alanine and glutamate to glycine and serine during photorespiration in oat leaves. *Plant Physiol*, 71 (4): 961~965
- Cessna SG, Sears VE, Dickman MB, Low PS (2000). Oxalic acid, a pathogenicity factor for *Sclerotinia sclerotiorum*, suppresses the oxidative burst of the host plant. *Plant Cell*, 12 (11): 2191~2200
- Chapple CCS, Glove JR, Ellis BE (1990). Purification and characterization of methionine:glyoxylate aminotransferase from *Brassica carinata* and *Brassica napus*. *Plant Physiol*, 94 (4): 1887~1896
- Corpas FJ, Barroso JB, del Rio LA (2001). Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells. *Trends Plant Sci*, 6 (4): 145~150
- Frederick SE, Gruber PJ, Tolbert NE (1973). The occurrence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants: an evolutionary survey. *Plant Physiol*, 52 (4): 318~323
- Graham N, Ana CM, Arisi LJ, Christine HF (1999). Photorespiratory glycine enhances glutathione accumulation in both the chloroplastic and cytosolic compartments. *J Exp Bot*, 50 (336): 1157~1167
- Gross W, Beevers H (1989). Subcellular distribution of enzymes of glycolate metabolism in the alga cyanidium caldarium. *Plant Physiol*, 90 (3): 799~805
- Havir EA, Mchale NA (1988). A mutant of *Nicotiana sylvestris* lacking serine:glyoxylate aminotransferase. *Plant Physiol*, 87 (4): 806~808
- Heupel R, Markgraf T, Robinson DG, Heldt HW (1991). Compartmentation studies on spinach leaf peroxisomes: evidence for channeling of photorespiratory metabolites in peroxisomes devoid of intact boundary membrane. *Plant Physiol*, 96 (3): 971~979
- Hondred D, Hunter JM, Keith R, Titus DE, Becker WM (1985). Isolation of serine:glyoxylate aminotransferase from cucumber cotyledons. *Plant Physiol*, 79 (1): 95~102
- Huang AHC, Trelease RN, Moore TS (1983). *Plant Peroxisomes*. New York: Academic Press
- Igarashi D, Miwa T, Seki M, Kobayashi M, Kato T, Tabata S, Shinozaki K, Ohsumi C (2003). Identification of photorespiratory glutamate:glyoxylate aminotransferase (GGAT) gene in *Arabidopsis*. *Plant J*, 33 (6): 975~987
- Igarashi D, Tsuchida H, Miyao M, Ohsumi C (2006). Glutamate:glyoxylate aminotransferase modulates amino acid content during photorespiration. *Plant Physiol*, 142 (3): 901~910
- Izumi Y, Yoshida T, Yamada H (1990). Purification and characterization of serine-glyoxylate aminotransferase from a serine-producing methylotroph, *Hyphomicrobium methylovorum* GM2. *Eur J Biochem*, 190 (2): 285~290
- Kendziorek M, Paszkowski A (2008). Properties of serine:glyoxylate aminotransferase purified from *Arabidopsis thaliana* leaves. *Acta Biochim Biophys Sin*, 40 (2): 102~110
- Keys AJ, Bird IF, Cornelius MJ, Lea PJ, Wallsgrove RM, Milfin BJ (1978). Photorespiratory nitrogen cycle. *Nature*, 275: 741~743
- Liepman AH, Olsen LJ (2001). Peroxisomal alanine:glyoxylate aminotransferase (AGT1) is a photorespiratory enzyme with multiple substrates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 25 (5): 487~498
- Liepman AH, Olsen LJ (2003). Alanine aminotransferase homologs catalyze the glutamate:glyoxylate aminotransferase reaction in peroxisomes of *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 131 (1): 215~227
- Mc Hale NA, Havir EA, Zelitch I (1989). Photorespiratory toxicity in autotrophic cell cultures of a mutant of *Nicotiana sylvestris* lacking serine:glyoxylate aminotransferase activity. *Planta*, 179: 67~72
- Murray AJS, Blackwell RD, Joy KW, Lea PJ (1987). Photorespiratory N donors, aminotransferase specificity and photosynthesis in a mutant of barley deficient in serine:glyoxylate aminotransferase activity. *Planta*, 172: 106~113
- Nakamura Y, Tolbert NE (1983). Serine:glyoxylate, alanine:glyoxylate, and glutamate:glyoxylate aminotransferase reactions in peroxisomes from spinach leaves. *J Biol Chem*, 258: 7631~7638
- Noctor G, Arisi ACM, Jouanin L, Valadier MH, Roux Y, Foyer CH (1997). The role of glycine in determining the rate of glutathione synthesis in poplar. Possible implications for glutathione production during stress. *Physiol Plant*, 100 (2): 255~263
- Noguchi T, Fujiwara S (1982). Development of glutamate:glyoxylate aminotransferase in the cotyledons of cucumber (*Cucumis sativus*) seedlings. *Biochem J*, 201: 209~214
- Noguchi T, Hayashi S (1981). Plant leaf alanine: 2-oxoglutarate aminotransferase. Peroxisomal localization and identity with glutamate:glyoxylate aminotransferase. *Biochem J*, 195: 235~239
- Paszkowski A (1992). On the possibility of involvement of glutamate:glyoxylate and serine:glyoxylate aminotransferases from rye (*Secale cereale* L.) seedlings in the metabolism of tetrapyrrole compounds. *Acta Biochim Pol*, 39 (4): 345~353
- Paszkowski A, Niedzielska A (1989). Glutamate:glyoxylate aminotransferase from the seedlings of rye (*Secale cereale* L.). *Acta Biochim Pol*, 36 (1): 17~29
- Paszkowski A, Niedzielska A (1990). Serine:glyoxylate aminotransferase from the seedlings of rye (*Secale cereale* L.). *Acta Biochim Pol*, 37 (2): 277~282
- Somerville CR, Ogren WL (1980). Photorespiration mutants of *Arabidopsis thaliana* deficient in serine-glyoxylate aminotransferase activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 77 (5): 2684~2687
- Stabenau H, Winkler U, Saftel W (1989). Compartmentation of

- peroxisomal enzymes in algae of the group of Prasinophyceae. *Plant Physiol*, 90 (2): 754~759
- Taler D, Galperin M, Benjamin I, Cohen Y, Kenigsbuch D (2004). Plant *eR* genes that encode photorespiratory enzymes confer resistance against disease. *Plant Cell*, 16 (1): 172~184
- Truskiewicz W, Paszkowski A (2004). Serine:glyoxylate aminotransferases from maize and wheat leaves: purification and properties. *Photosynth Res*, 82 (1): 35~47
- Truskiewicz W, Paszkowski A (2005). Some structural properties of plant serine:glyoxylate aminotransferase. *Acta Biochim Pol*, 52 (2): 527~534
- Veierskov B, Satler SO, Thimann KV (1985). Metabolism of oat leaves during senescence. *Plant Physiol*, 78 (2): 315~319
- Verslues PE, Kim YS, Zhu JK (2007). Altered ABA, proline and hydrogen peroxide in an *Arabidopsis* glutamate:glyoxylate aminotransferase mutant. *Plant Mol Biol*, 64: 205~217
- Viegas RA, Silverira JAG (1999). Ammonia assimilation and proline accumulation in young cashew plants during long term exposure to NaCl-salinity. *Rev Bras Fisiol Veg*, 11 (3): 153~159
- Wang P, Song CP (2008). Guard-cell signalling for hydrogen peroxide and abscisic acid. *New Phytol*, 178 (4): 703~718
- Wingler A, Ann VJ, Lea PJ, Leegood RC (1999). Serine:glyoxylate aminotransferase exerts no control on photosynthesis. *J Exp Bot*, 50 (334): 719~722
- Wingler A, Lea PJ, Quick WP, Leegood RC (2000). Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 355 (1402): 1517~1529
- Yu C, Liang Z, Huang AHC (1984). Glyoxylate transamination in intact leaf peroxisomes. *Plant Physiol*, 75 (1): 7~12
- Zhu YR, Tao HL, Lv XY, Wang SF, Wang NN, Wang Y (2004). High level of endogenous *L*-serine initiates senescence in *Spirodela polyrriza*. *Plant Sci*, 166 (5): 1159~1166