

植物芥子油苷代谢与硫营养

朱凤羽, 陈亚州, 阎秀峰*

东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040

Plant Glucosinolate Metabolism and Sulfur Nutrition

ZHU Feng-Yu, CHEN Ya-Zhou, YAN Xiu-Feng*

College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

摘要: 文章简要介绍芥子油苷积累、代谢及其防御作用受环境供硫水平调控的研究进展。

关键词: 芥子油苷; 代谢; 硫营养

芥子油苷是一类含硫、含氮的植物次生代谢产物, 主要分布于白花菜目十字花科植物(Rodman 1991)。芥子油苷及其降解产物具有多种生化活性, 近年来人们更多地关注芥子油苷代谢与植物生存环境的相互作用以及与其它物质代谢途径的关系(Smolén 和 Bender 2002; Mikkelsen 等 2002)。当植物受动物取食或遭到病原体侵染后, 芥子油苷在其水解酶——黑芥子酶(myrosinase)的作用下, 可生成一系列活性物质。这些活性物质在植物防御昆虫、草食动物的侵袭(Renwick 等 1992)以及植物与微生物(Tierens 等 2001)、植物与植物(Campbell 1959; Bell 和 Muller 1973)的相互作用等诸多过程中都起作用(Bones 和 Rossiter 1996; Verpoorte 2000)。同时, 非生物环境如温度、光照、水分、CO₂ 浓度以及硫营养等通过调控植物的生理生化反应直接或间接影响芥子油苷的积累与代谢过程(Farnham 等 2004)。本文主要从芥子油苷积累、代谢以及其防御作用受环境供硫水平调控这一角度介绍此领域的研究进展。

1 芥子油苷代谢与硫还原同化的关系

硫元素是甲硫氨酸(Met)、半胱氨酸(Cys)、谷胱甘肽(glutathion, GSH)、维生素等物质的组成成分, 在植物的整个生命过程中均有作用。高等植物对硫的摄取主要是通过根系从土壤中吸收无机硫盐(主要是硫酸盐)实现的(Saito 2004)。无机硫酸盐进入植物体后, 先经过硫还原同化形成半胱氨酸, 再经一系列转化生成甲硫氨酸等含硫化合物(Leustek 和 Saito 1999; Saito 2000; Kopriva 和 Rennenberg 2004)。对需硫量较大的十字花科植物来说, 硫除了可用来合成含硫氨基酸和含硫

蛋白质以外(Leustek 和 Saito 1999), 还是次生代谢产物——芥子油苷合成的原料(Hesse 和 Hoefgen 2003)。

芥子油苷是一类含硫量很高的化合物, 常被认为是硫营养物质的库(sink) (Van der Kooij 等 1997), 其合成过程伴随着硫的同化。因此, 芥子油苷的合成也被认为是植物储硫过程。芥子油苷合成途径(图1)可大致分为氨基酸侧链延长(侧链延长反应)、核心结构合成和次级修饰 3 个阶段。氨基酸或氨基酸侧链延长同源物可经由细胞色素 P450 (CYP450)家族的CYP79s (CYP79 subfamily)和 NADPH 催化转变为相应的肟(oxime)。肟形成之后, 被 CYP83s (CYP83 subfamily)和 NADPH 催化产生不稳定的酸式硝基化合物(aci-nitro compound)或氧化腈(nitrile oxide)。二者均可与硫供体——半胱氨酸(Cys)结合, 在谷胱甘肽硫转移酶(glutathione-S-transferase, GST)作用下生成 S-烷基硫代氧肟酸(S-alkylthiohydroximate), 继而在 C-S 裂解酶(C-S lyase)的催化下生成硫代肟基酸(thiohydroximate), 后者再经 S-葡萄糖基转移酶(S-glucosyltransferases, S-GT)催化在 S 端加上葡萄糖基, 形成脱硫芥子油苷(desulphoglucosinolate)。脱硫芥子油苷在磺基转移酶(sulfotransferases, ST)作用下, 与活化硫酸盐——PAPS (3'-phosphoadenosine 5'-phosphosulfate)

收稿 2007-08-16 修定 2007-11-01

资助 国家自然科学基金海外青年学者合作研究基金(30528013)、国家自然科学基金(30670325)和新世纪优秀人才支持计划(NCET-05-0328)。

* 通讯作者(E-mail: xfyang@mail.hl.cn; Tel: 0451-82190052)。

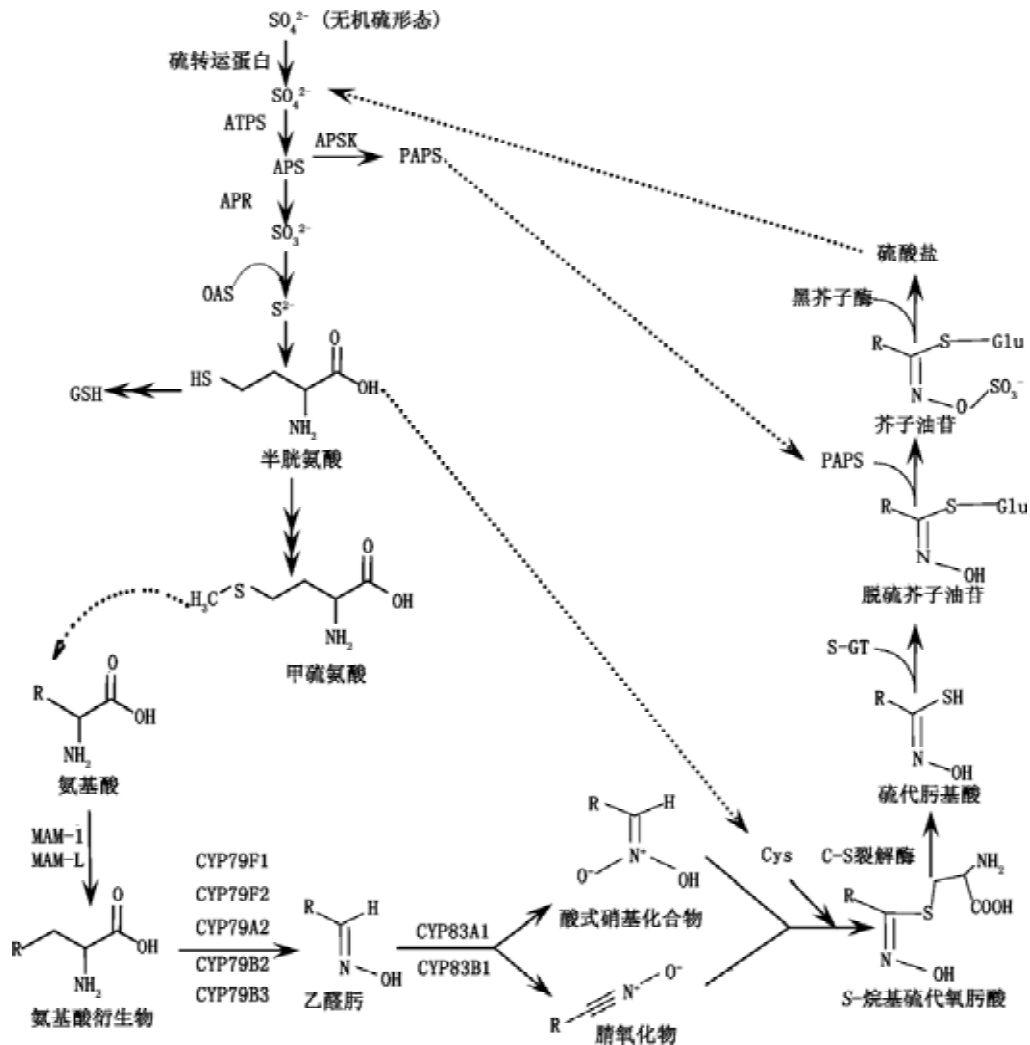


图1 芥子油苷代谢与硫代谢的关系(Hirai 等 2005)

ATPS: ATP 硫酸化酶; APS: 腺苷酰硫酸; APSK: APS 激酶; PAPS: 3'-磷酸腺苷 5'-磷酰硫酸; APR: APS 还原酶; GSH: 谷胱甘肽; OAS: 乙酰丝氨酸; MAM: 甲硫烷基化苹果酸合成酶; S-GT: S-葡萄糖基转移酶; CYP: 细胞色素 P450 酶。

的磺基结合形成芥子油苷核心结构。核心结构再经羟基化、甲基化、去饱和化、磺化、葡萄糖基化等各种次级修饰形成不同的芥子油苷(Mithen 2001; Halkier 和 Gershenzon 2006; Grubb 和 Abel 2006)。

硫还原同化产物(如 Met、Cys、PAPS)可直接作为芥子油苷合成的原料。因此,在缺硫条件下植物体内 Met、Cys 和 PAPS 不能有效地合成(Nikiforova 等 2003),导致芥子油苷合成的原料——甲硫氨酸同系物(methionine homologs)、S-烷基硫代氧肟酸的硫供体和磺基转移酶的底物不足,以致芥子油苷合成受阻。

芥子油苷的降解代谢也被认为是硫的释放途径。芥子油苷在黑芥子酶作用下,降解产生异硫代氰酸盐(isothiocyanates)、腈类物质(nitriles)、硫代氰酸盐(thiocyanates)、唑烷-硫酮(oxazolidinethiones)和环硫腈(epithionitriles)等活性物质(Bones 和 Rossiter 1996; Wittstock 和 Halkier 2002; Bridges 等 2002) (图 2)。此外,在芥子油苷水解过程中还生成一些含硫类物质,这些物质亦可作为硫资源,进入植物硫代谢途径(Visvalingam 和 Torunn 1998; Hirai 等 2004)。因此,当环境中缺乏硫时,植物一方面增加对硫酸盐的摄取,另一方面则增强体内芥子油苷的分解代谢,调控硫

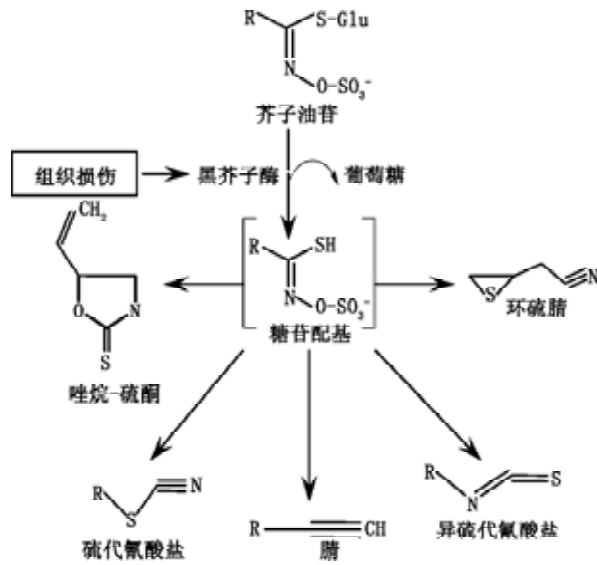


图2 芥子油苷降解途径(Wittstock 和 Halkier 2002)

资源在植物体中的分配和利用。

2 植物芥子油苷积累与硫营养供应

芥子油苷是芸苔属(*Brassica*)植物中主要含硫类化合物之一,其含硫量高达6% (Blake-Kalff 等1998)。因而,环境供硫水平直接影响植物体中芥子油苷含量的高低。Booth 等(1991)对油菜(*Brassica napus*)施加硫肥,发现油菜营养器官和花中总芥子油苷含量均显著升高。Zhao 等(1994)报道提高供硫水平后,油菜种子中脂肪族芥子油苷含量明显增加。Rangkadilok 等(2004)也发现增加硫水平能诱导甘蓝(*Brassica oleracea*)体中4-甲基亚磺酰丁基(4-methylsulphinylbutyl)芥子油苷含量明显升高。Li 等(2005)的实验结果表明,芜菁(*Brassic rapa*)根中吲哚芥子油苷含量随着供硫水平的升高而增加。Nikiforova 报道(2005)缺硫培养的拟南芥,其幼苗在持续缺硫10 d后,芥子油苷含量明显下降。

不同种类芥子油苷对硫营养的响应不同。Marazzi 等(2004a)研究缺硫培养中硫营养对油菜中芥子油苷含量影响的结果表明,在正常硫营养培养下的油菜体内2-羟基-3-丁烯基(2-hydroxy-3-butenyl)、2-羟基-4-环戊基(2-hydroxy-4-pentenyl)、3-丁烯基(3-butenyl)芥子油苷含量分别是缺硫培养植株的60、50、650倍,源自甲硫氨酸的脂肪族的芥子油苷对硫缺乏比吲哚族芥子油

苷更为敏感。Chen 等(2006)报道白菜中4-戊烯基(4-pentenyl)和3-丁烯基芥子油苷(占总脂肪族芥子油苷的95%)的含量受供硫水平的影响很大,而由色氨酸衍生而来的吲哚族芥子油苷的含量随供硫水平变化并不明显。

Mithen 等(2000)认为,由于脂肪族、吲哚族、芳香族芥子油苷合成所需含硫化合物量的不同,导致不同种类的芥子油苷对环境硫营养的响应各异。吲哚族芥子油苷、芳香族芥子油苷分别是由色氨酸、酪氨酸衍生而来,合成过程需要半胱氨酸、PAPS 2种含硫类物质,而脂肪族芥子油苷合成过程中需要甲硫氨酸、半胱氨酸和PAPS 3种含硫化合物。因此,脂肪族芥子油苷对环境供硫水平的反应更为灵敏,而由色氨酸衍生的吲哚族芥子油苷(每个吲哚族芥子油苷分子含有2个N原子和2个S原子)的含量主要受环境供氮水平的影响(Shattuck 和 Wang 1993; Kim 等2002)。

3 植物芥子油苷代谢与硫营养供应

在过去的数十年中,随着模式植物拟南芥全基因组的序列测定和部分基因的功能解析,人们对硫营养与芥子油苷代谢的关系已经有了较为深入的认识。通过鉴定硫反应基因,人们发现一些参与芥子油苷代谢的基因受硫缺乏的影响。Hirai 等(2005)通过BL-SOM (batch-learning-selforganizing mapping)分析发现,在缺硫胁迫下,拟南芥MAM-1、CYP79F1、CYP83A1、SUR1、葡萄糖基转移酶基因以及磺基转移酶(sulfotransferase genes)基因的表达均下降。因此,在硫资源不足条件下,芥子油苷的从头合成(*de novo* synthesis)受到限制。此外,硫缺乏也促使芥子油苷水解生成一系列水解产物,其中 SO_4^{2-} 和 SCN^- 可被植株作为硫资源重新利用(Wittstock 和 Halkier 2002),能暂时缓解缺硫胁迫。

Hirai 等(2003, 2004)报道,经缺硫处理的拟南芥根中黑芥子酶编码基因——*At1g52000*和*At5g25980*的表达上调;2005年,他们又发现这2个基因和OAS基因簇一起,其转录水平受硫营养状态(SO_4^{2-})影响。Maruyama-Nakashita 等(2003)也在拟南芥中发现编码黑芥子酶的2个基因(thioglucosidase genes, *At2g44460*、*At3g60140*)

以及编码黑芥子酶相关蛋白(myrosinase-associated protein)的基因(*At3g14210*)均受缺硫的诱导。因此,在硫缺乏条件下,植物一方面通过减少芥子油苷的合成以降低次生代谢对硫的利用,另一方面增加其降解以提高硫从次生代谢向初生同化的转化,满足自身对硫的需求。

硫缺乏诱导腈水解酶(nitrilase)活性增加(Kutz等2002),于是吲哚族芥子油苷的降解产物吲哚-3-乙腈(indole-3-acetonitrile, IAN)转化为吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)(图3)。因此,缺硫胁迫在降低植物体内芥子油苷含量的同时,还会诱导积累IAA,促进植物根的伸长和侧根的形成,从而有利于植物获取更多硫营养,以适应缺硫环境(Ploshchinskaya等2002)。



图3 吲哚族芥子油苷代谢与硫代谢(Hirai和Saito 2004)

SUR1: C-S裂解酶; S-GT: S-葡萄糖基转移酶; ST: 磺基转移酶; Cys: 半胱氨酸; PAPS: 3'-磷酸腺苷5'-磷酸硫酸。

4 芥子油苷的防御作用与硫营养供应

芥子油苷在植物防御体系中起作用(Bones和Rossiter 1996; Raybould和Moyes 2001),但完整的芥子油苷并不具有生物活性。只有当细胞组织受到损伤时芥子油苷与黑芥子酶接触,芥子油苷-黑芥子酶系统得到激活后,才能产生一系列毒性降解产物(图2)。已经证明芥子油苷降解产物能直接毒杀昆虫和病原菌(Pieterse等1998; Mithen等2000),植物从而可有效抵御昆虫的采食以及细菌、真菌的侵染(Kliebenstein等2005)。

植株的营养状况也会影响自身防御能力。当硫营养供应不足时,参与芥子油苷合成的基因低量表达,导致芥子油苷含量降低,从而改变植物的防御能力。Dubuis等(2005)报道,在缺硫条件下生长的油菜对黑胫病菌(*Leptosphaeria maculans*)、灰霉病菌(*Botrytis cinerea*)以及芸苔根肿菌(*Phytophthora brassicae*)等病原菌的抵抗能力均明

显下降。此外,缺硫可导致油菜体内链烯基(alkene)、吲哚族、硫代烷基(thioalkyl)以及芳香族芥子油苷含量均下降,致使植株抵御病原菌的能力下降(Rodman 1991)。

芥子油苷及其降解产物具有双重作用,既能作为杂食性动物(generalist herbivores)的威慑剂,又能作为专食十字花科动物(crucifer specialists)的引诱剂(Rask等2000)。因此,芥子油苷-黑芥子酶系统又称为二元性化学防御(binary chemical defence)。另外,芥子油苷降解产物——异硫代氰酸盐能诱导菜粉蝶(*Pieris rapae*)、菜蛆(*Delia radicum*)和萝卜地种蝇(*Delia floralis*)的产卵场所选择行为,并且能刺激某些昆虫产卵(Sandrine和Städle 2006; Renwick等1992; Müller等2003)。硫营养供应不足降低植株体中芥子油苷含量,同时也影响专食性昆虫的寄主选择和产卵行为。Marazzi等(2004a, b)以及Marazzi和Städle(2005)在研究硫营养对油菜菜蛆产卵量的影响时发现,无硫培养植株体内有11种芥子油苷含量显著下降,以致总芥子油苷总含量也明显下降。因而,菜蛆和小菜蛾(*Plutella xylostella*)往往是优先选择正常或高硫培养的植物作为产卵场所(Rosa等1997; Gouingnené和Städle 2006; Müller等2003),并且正常硫营养条件下生长的植物能刺激菜蛆产卵,共产卵量明显比缺硫植株高些。

5 结束语

现已鉴定、克隆一些受硫营养调控的基因,其中包括参与芥子油苷代谢的基因。这对深刻认识芥子油苷代谢途径及其与环境间的关系具有积极意义。然而,人们对硫营养调控芥子油苷生物代谢机制的了解还有限,仍有许多问题有待解决。如缺硫胁迫诱导芥子油苷含量的降低,究竟是由于芥子油苷的生物合成过程受阻所引起,还是因为黑芥子酶过量表达后所导致的芥子油苷过量降解的结果,或者是二者协同作用的结果,尚需深入探究。再如,甲硫氨酸衍生而来的脂肪族芥子油苷对硫缺乏比较敏感,其原因可能是其合成原料甲硫氨酸含量降低的结果,其中机制也处于推论阶段,仍需进一步探究。另外,硫营养是如何调控吲哚族芥子油苷降解与IAA合成交叉途径中

的关键酶以降低吲哚族芥子油苷含量和保持 IAA 的动态平衡,也是人们所关注的问题,也有可能成为近期的研究热点。

参考文献

- Bell DT, Muller CH (1973). Dominance of California annual grasslands by *Brassica nigra*. *Am Midl Nat*, 90: 277~299
- Blake-Kalff MMA, Harrison KR, Hawkesford MJ, Zhao FJ, McGrath SP (1998). Distribution of sulfur within oilseed rape leaves in response to sulfur deficiency during vegetative growth. *Plant Physiol*, 118: 1337~1344
- Bones AM, Rossiter JT (1996). The myrosinase-glucosinolate system, its organisation and biochemistry. *Physiol Plant*, 97: 194~208
- Booth EJ, Walker KC, Griffiths DW (1991). A time-course study of the effect of sulphur on gluconsinolates in oilseed rape (*Brassica napus*) from the vegetative stage to maturity. *J Sci Food Agricul*, 56: 479~493
- Bridges M, Jones AME, Bones AM Hodgson C, Cole R, Bartlet E, Wallsgrove R, Karapapa VK, Watts N, Rossiter JT (2002). Spatial organization of the glucosinolate-myrosinase system in brassica specialist aphids is similar to that of the host plant. *Proc Roy Soc London Series B Biol Sci*, 269: 187~191
- Campbell AG (1959). A germination inhibitor and root-growth retarder in Chou Moellier (*Brassica oleracea* var). *Nature*, 183: 1263~1264
- Chen XJ, Zhu ZJ, Ni XL, Qian QQ (2006). Effect of nitrogen and sulfur supply on glucosinolates in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*. *Agricul Sci China*, 5: 603~608
- Dubuis PH, Marazzi C, Städler E, Mauch F (2005). Sulphur deficiency causes a reduction in antimicrobial potential and leads to increased disease susceptibility of oilseed rape. *J Phytopathol*, 153: 27~36
- Farnham MW, Wilson PE, Stephenson KK, Fahey JW (2004). Genetic and environmental effects on glucosinolate content and chemoprotective potency of broccoli. *Plant Breed*, 123: 60~65
- Gouinguéné SPD, Städler R (2006). Comparison of the egg-laying behaviour and electrophysiological responses of *Delia radicum* and *Delia floralis* to cabbage leaf compounds. *Physiol Entomol*, 31: 382~389
- Grubb CD, Abel S (2006). Glucosinolates metabolism and its control. *Trends Plant Sci*, 11: 89~100
- Halkier BA, Gershenzon J (2006). Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annu Rev Plant Biol*, 57: 303~333
- Hesse H, Hoefgen R (2003). Molecular aspects of methionine biosynthesis. *Trends Plant Sci*, 8: 259~262
- Hirai MY, Fujiwara T, Awazuhara M, Kimura T, Noji M, Saito K (2003). Global expression profiling of sulfur-starved *Arabidopsis* by DNA macroarray reveals the role of *O*-acetyl-L-serine as a general regulatory gene expression in response to sulfur nutrition. *Plant J*, 33: 651~663
- Hirai MY, Klein M, Fujikawa Y, Yano M, Goodenowe DB, Yamazaki Y, Kanaya S, Nakamura Y, Kitayama M, Suzuki H et al (2005). Elucidation of gene-to-gene and metabolite-to-gene networks in *Arabidopsis* by intergration of metabolomics and transcriptomics. *J Biol Chem*, 27: 25590~25595
- Hirai MY, Saito K (2004). Post-genomics approaches for the elucidation of plant adaptive mechanisms to sulphur deficiency. *J Exp Bot*, 55: 1871~1879
- Hirai MY, Yano M, Goodenowe DB, Kanaya S, Kimura T, Awazuhara M, Arita M, Fujiwara T, Saito K (2004). Integration of transcriptomics and metabolomics for understanding of global responses to nutritional stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 101: 10205~10210
- Kim SJ, Matsuo T, Watanabe M, Watanabe Y (2002). Effect of nitrogen and sulphur application on the glucosinolate content in vegetable turnip rape (*Brassica rapa* L.). *Soil Sci Plant Nutr*, 48: 43~49
- Kliebenstein DJ, Kroymann J, Mitchell-Olds T (2005). The glucosinolate-myrosinase system in an ecological and evolutionary context. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 264~271.
- Kopriva S, Rennenberg H (2004). Control of sulphate assimilation and glutathione synthesis: interaction with N and C metabolism. *J Exp Bot*, 55: 1831~1842
- Kutz A, Müller A, Hennig P, Kaiser WM, Piotrowski M, Weiler EW (2002). A role for nitrilase 3 in the regulation of root morphology in sulphur-starving *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 30: 95~106
- Leustek T, Saito K (1999). Sulfate transport and assimilation in plants. *Plant Physiol*, 120: 637~644
- Li SM, Schreiner M, Schonhof I, Krumbein A, Li L, Stüttzel H (2005). Effect of nitrogen and sulphur supply on yield and glucosinolates content of turnip root (*Brassica rapa* L.). In: Li CJ, Zhang FS, Doberman A (eds). *Plant Nutrition for Food Security, Human Health and Environmental Protection*. Beijing: Tisinghua University Press, 358~359
- Marazzi C, Patrian B, Städler E (2004a). Secondary metabolites of the surface affected by sulphur fertilization and perceived by the diamond back moth. *Chemoeology*, 14: 81~86
- Marazzi C, Patrian B, Städler E (2004b). Secondary metabolites of the leaf surface affected by sulphur fertilization and perceived by the cabbage root fly. *Chemoeology*, 14: 87~94
- Marazzi C, Städler E (2005). Influence of sulphur plant nutrition on oviposition and larval performance of the cabbage root fly. *Agricul Forest Entomol*, 7: 277~282
- Maruyama-Nakashita A, Inoue E, Watanabe-Takahashi A, Yamaya T, Takahashi H (2003). Transcriptome profiling of sulfur-responsive genes in *Arabidopsis* reveals global effects of sulfur nutrition on multiple metabolic pathways. *Plant Physiol*, 132: 597~605
- Mikkelsen MD, Petersen BL, Olsen CE, Halkier BA (2002). Biosynthesis and metabolic engineering of glucosinolates. *Amino Acids*, 22: 279~295
- Mithen R (2001). Glucosinolates-biochemistry, genetics and biological activity. *Plant Growth Regul*, 34: 91~103
- Mithen R, Dekker M, Verkerk R, Rabot S, Johnson IT (2000). The

- nutritional significance, biosynthesis and bioavailability of glucosinolates in human foods. *J Sci Food Agric*, 80: 967~984
- Müller C, Agerbirk N, Olsen CE (2003). Lack of sequestration of host plant glucosinolates in *Pieris rapae* and *P. garricae*. *Chemoecology*, 13: 47~54
- Nikiforova V, Freitag J, Kempa S, Adamik M, Hesse H, Hoefgen R (2003). Transcriptome analysis of sulfur depletion in *Arabidopsis thaliana*: interlacing of biosynthetic pathways provides response specificity. *Plant J*, 33: 633~650
- Nikiforova V, Kopka J, Tolstikov V, Fiehn O, Hopkins L, Hawkesford MJ, Hesse H, Hoefgen R (2005). Systems rebalancing of metabolism in response to sulfur deprivation, as revealed by metabolome analysis of *Arabidopsis* plants. *Plant Physiol*, 38: 304~318
- Pieterse CMJ, Van Wees SCM, Van Pelt JA, Knoester M, Laan R, Gerrits H, Weisbeek PJ, van Loon LC (1998). A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 1571~1580.
- Ploshchinskaya ME, Ivanov VB, Salmin SA, Bystrova EI (2002). Analysis of possible mechanisms of regulation of root branching. *Zh Obshch Biol*, 63: 68~74
- Rangkadilok N, Nicolas ME, Bennett RN, Eagling DR, Premier RR, Taylor PWJ (2004). The effect of sulfur fertilizer on glucoraphanin levels in Broccoli (*B. oleracea* L. var. *italica*) at different growth stages. *J Agric Food Chem*, 52: 2632~2639
- Rask L, Andréasson E, Ekbom B, Eriksson S, Pontoppidan B, Meijer J (2000). Myrosinase: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. *Plant Mol Biol*, 42: 93~113
- Raybould AF, Moyes CL (2001). The ecological genetics of aliphatic glucosinolates. *Heredity*, 87: 383~391
- Renwick JAA, Radke CD, Sachdev-Gupta K, Städler E (1992). Leaf surface chemicals stimulating oviposition by *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) on cabbage. *Chemoecology*, 3: 33~38
- Rodman JE (1991). A taxonomic analysis of glucosinolate-producing plants, Part 1. Phenetics. *Systemic Bot*, 16: 598~618
- Rosa EAS, Heaney RK, Fenwick GR, Portas CAM (1997). Glucosinolates in crop plants. *Horticult Rev*, 19: 99~215
- Saito K (2000). Regulation of sulfate transport and synthesis of sulfur-containing amino acids. *Curr Opin Plant Biol*, 3: 188~195
- Saito K (2004). Sulfur assimilatory metabolism. The long and smelling road. *Plant Physiol*, 136: 2443~2450
- Shattuck VI, Wang W (1993). Nitrogen dioxide fumigation alters the glucosinolate and nitrate levels in pak choy (*Brassica campestris* ssp. *chinensis*). *Sci Hortic*, 56: 87~100
- Smolen G, Bender J (2002). *Arabidopsis* cytochrome P450 *cyp83B1* mutations activate the tryptophan biosynthetic pathway. *Genetics*, 160: 323~332
- Tierens KFMJ, Thomma BPH, Brouwer M, Schmidt J, Kistner K, Porzel A, Mauch-Mani B, Cammue BPA, Broekaert WF (2001). Study of the role of antimicrobial glucosinolate-derived isothiocyanates in resistance of *Arabidopsis* to microbial pathogens. *Plant Physiol*, 125: 1688~1699
- Van der Kooij TAW, De Kok LJ, Haneklaus S, Schnug E (1997). Uptake and metabolism of sulphur dioxide by *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 135: 101~107
- Verpoorte R (2000). Secondary metabolism. In: Verpoorte R, Alfermann AW (eds). *Metabolic Engineering of Plant Secondary Metabolism*. London: Kluwer Acad Pub, 128~131
- Visvalingam S, Hønsi TG, Bones AM (1998). Sulphate and micronutrients can modulate the expression levels of myrosinases in *Sinapis alba* plants. *Physiol Plant*, 104: 30~37
- Wittstock U, Halkier BA (2002). Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era. *Trends Plant Sci*, 7: 263~270
- Zhao F, Evans EJ, Bilsborrow PE, Syers JK (1994). Influence of nitrogen and sulphur on the glucosinolate profile of rapeseed (*Brassica napus* L.). *J Sci Food Agric*, 64: 295~304