

硫代葡萄糖苷运输的生理生化及分子机理研究进展

江定, 陈国菊, 雷建军, 曹必好, 陈长明*

华南农业大学园艺学院, 广州510642

摘要: 硫代葡萄糖苷(硫苷)是十字花科植物中重要的次生代谢物, 具有活跃的生化特性。本文通过梳理目前植物硫苷的源库位置、运输系统、运输相关基因以及最新研究所得的运输模型, 综述了植物中硫苷运输的生理生化及分子机理, 为今后研究硫苷运输的分子机制提供参考。

关键词: 硫代葡萄糖苷; 运输; GTR; 分子机理; 研究进展

硫代葡萄糖苷(硫苷)是一类含氮、硫的植物次生代谢产物, 主要分布于十字花目植物中, 目前有超过200多种硫苷在十字花目植物中被鉴定出来(Frerigmann等2012)。硫苷在抗癌、植物防御和风味形成等方面具有重要功能, 介导着植物与环境之间的相互作用, 因而引起了人们极大的研究兴趣(Reichelt等2002)。硫苷具有相同的基本结构, 包括含糖基团、硫酸盐基团和可变的非糖侧链(R)各一个。根据R基团的不同, 可将其分成脂肪族(aliphatic)、芳香族(aromatic)和吲哚族(indolyl)硫苷三类(Grubb和Abel 2006; Halkier和Gershenzon 2006; Zukalová和Vasak 2002; Mithen 2001; Marsh和Waser 1970)。硫苷的合成与运输对植物不同组织部位硫苷的分布与积累有重要作用。目前硫苷的生化合成途径及其分子机理已经研究得比较清楚(Sønderby等2010; Gigolashvili等2007a, 2007b, 2008, 2009; Sawada等2009; Textor等2007; Sønderby等2007; Brader等2006; Grubb和Abel 2006; Skirycz等2006; Celenza等2005; Levy等2005; Wittstock和Halkier 2002; Kroymann等2001), 而对硫苷在植物中运输分子机理的研究才刚刚起步, 并逐渐成为新的研究热点(Jørgensen等2015; Madsen等2014; Andersen等2013; Nour-Eldin等2012)。本文主要通过梳理目前植物硫苷的源库位置、运输系统、运输相关基因以及最新研究所得的运输模型等, 综述了植物中硫苷运输的生理生化及分子机理。研究硫苷转运的分子机制不仅能帮助阐述和理解硫苷从合成、转运到积累的完整代谢通路, 还能为通过基因工程调控硫苷在植物不同组织部位的积累水平提供参考。

1 植物硫代葡萄糖苷的合成部位

1.1 植株不同生长发育时期硫苷合成部位

一般来说, 在植物幼嫩的叶片、花序、枝芽、种子和根部中, 硫苷生物合成活性较高, 这些

部位是硫苷的主要合成部位; 随着组织的成熟, 硫苷合成能力逐渐变弱(Doughty等1991)。通常在快速生长期, 硫苷比较容易发生积累, 当处于开花阶段时, 营养组织和花序中的硫苷浓度都显著降低(Clossais-Besnard和Larher 1991)。研究表明, 随着叶片成熟, 与脞合成有关的酶活性减弱会影响硫苷的合成(Bennett等1995)。还有实验表明, 在模式植物拟南芥中, 莲座叶(或花序)和根部都能够合成脂肪族和吲哚族硫苷, 并且莲座叶(或花序)是短链脂肪族硫苷的主要合成部位; 长链脂肪族硫苷合成部位在根部和莲座叶(或花序)(Andersen等2013)。

1.2 外界胁迫诱导硫苷的合成部位

植物是依靠大量的“化学武器”(即防御化合物)来抵御食草动物和病原体的, 硫苷是一种植物的防御化合物, 植物叶表皮作为屏障在适应周围环境中起着非常重要的作用(Ebert等2010)。当植物的芽、叶或根部被局部取食受到伤害后, 整个植株都可能系统性地诱导这些芽、叶或根部产生硫苷从而提高植物对昆虫的防御能力(Soler等2007)。当植物没受损伤时防御化合物也是存在的, 根据最优的防御理论(McKey 1974), 防御化合物在某组织中产生和积累最多, 就说明该组织最有可能被攻击(Züst等2011; Ohnmeiss和Baldwin 2000), 这对于植物适应周围的环境得以生存是至关重要的(McKey 1974)。硫苷等重要的防御化合物分配到各组织是通过原地合成或长距离运输获得的(Matsuda等2010)。

收稿 2016-08-25 修定 2016-11-28

资助 广东省科技计划项目(2015A020209117)和广东省教育厅青年人才项目(2014KQNCX035)。

致谢 华南农业大学园艺学院生物技术研究所和蔬菜系各位老师 and 研究生在文章写作过程中给予的帮助。

* 通讯作者(E-mail: cmchen@scau.edu.cn)。

2 植物硫代葡萄糖苷的储存部位

硫苷既储存在植物的生殖器官(花序、荚果/果实、种子)也存在于营养器官(根、茎、叶)中,但最终植物成熟衰老后主要储存在种子中(Nour-Eldin和Halkier 2009; Halkier和Du 1997)。硫苷的组成和含量因品种、生境而异,同一植株中也随部位和生长阶段而变。

2.1 不同品种植物硫苷储存含量的差异

不同植物中硫苷的含量不一样。硫苷在一些十字花科植物中的含量大约占干重的1%,在一些植物种子中的含量达到10%,并且硫苷在同种植物中的含量变化也很大,不同品种、同一植株的不同生长阶段以及同一植株的不同部位含量都存在差别(Farnham等2000)。同一植物硫苷的含量和成分随着株龄(Chen和Andreasson 2001; Lykkesfeldt和Møller 1993)和组织器官发生变化(Brown等2003; Petersen等2002),例如,花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*)种子总硫苷含量为70~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW),其中吲哚族硫苷的含量小于1%,大部分是脂肪族硫苷(Fahey等1997),但是这种植物在后来的收获繁殖阶段小花序的总硫苷含量仅为1~4 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW),脂肪族和吲哚族硫苷的含量大体相同(Fahey和Stephenson 1999)。

2.2 不同生长发育时期植物硫苷的储存部位

植物的不同生长阶段、不同组织部位中硫苷含量也有差异,如萝卜硫苷(*glucoraphanine*)在西兰花(*B. oleracea* var. *italica*)嫩芽中的含量是成熟植株或花中的10~100倍(Farnham等2000)。Brown等(2003)对拟南芥(*Columbia*生态型)不同发育阶段以及不同组织器官中硫苷的分布进行了系统的测定,种子中的硫苷含量最高,成熟时约为60 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW),萌发时可达80 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (DW) (占干重的2.5%~3.3%),高出绝大多数组织器官(仅初生的莲座叶除外)两倍多;其次是花序和果荚,最高含量为干重的0.6%~1.2%;再次是根、茎、茎生叶和莲座叶(占干重的0.3%~1.0%) (Brown等2003)。在十字花科植物中,营养生长时期,硫苷通过韧皮部与蔗糖共同运输到植株的各个器官部位中;到了生殖生长时期,幼嫩叶片、茎秆和果荚皮中合成的硫苷逐渐被转运到合成硫苷很少的籽粒中,大体的过程是这样的:叶片合成的硫苷直接运输到果荚皮中去,然后转运到果荚皮中的硫苷和果荚皮自

身合成的硫苷都向种胚中转运,最后在籽粒胚中修饰合成完整的硫苷并贮存起来(Nour-Eldin和Halkier 2009; Petersen等2002; Chen等2001; Du和Halkier 1998)。

2.3 硫苷贮存的组织细胞学研究

对于细胞层面来说,硫苷是次生代谢产物,一般在细胞的液泡中积累(Madsen等2014),对于硫苷在细胞中合成及修饰后如何经过各个细胞器,穿过液泡膜转运到液泡中去的过程还是不清楚的,有待进一步研究。

3 硫代葡萄糖苷运输的生理生化机制

最开始研究者们预测,次生代谢产物在植物体内经常转移,作为次生代谢产物的硫苷也同样如此(Chen等2001)。因此,为探究硫苷是否真的转移,依靠什么来转移,很多研究者做了长期的探索。Lykkesfeldt和Møller (1993)用放射性同位素碳14 (^{14}C)研究了旱金莲(*Tropaeolum majus*)发育过程中苜基硫苷在各器官的生物合成,结果发现苜基硫苷主要在叶子中合成,但却在种子等其他组织中积累,这说明苜基硫苷在植物生长过程中进行着转移。Kliebenstein等(2001)测量了39种生态型拟南芥的硫苷数量变化,显示出在叶子和种子中脂肪族硫苷的含量有一个正相关性(即随着叶子中的脂肪族硫苷含量增高,种子中的脂肪族硫苷含量也会增高);同时指出,硫苷是从叶子转移到种子中的。硫苷在植物种子中的含量高于其他组织器官,而种子中硫苷合成的量很少,因此植物体内存在一个运载硫苷的转运系统(Thangstad等2001; Du和Halkier 1998),至于这是一个怎样的转运系统还有待进一步的研究和发现。植物运输系统包括木质部、韧皮部、共质体内的胞间连丝和质外体体系,植物合成与吸收的有机和无机物质需要往各个组织部位分配运输时都是通过它们来实现的。随着科学与生物技术的发展,硫苷的分配运输依靠木质部、韧皮部、共质体内的胞间连丝和质外体体系也会逐渐被揭示。

3.1 硫苷的长距离运输途径

硫苷长距离运输是利用植物中的木质部和韧皮部,木质部运输主要是由蒸腾作用产生的一个向上的拉力和毛细管力来运输离子形式或其他形式的矿物质元素进入导管中,随着蒸腾流一起上升,也可以顺着浓度差而扩散,运输到目的组织部

位, 运输方向是单向的(Sattelmacher 2001)。相比之下, 韧皮部运输是通过渗透作用的液体静水压力差来调控植物源和库对养分的需求, 有机物质主要由上往下整体流, 但运输方向是双向的(Lucas等2013; Thompson 2006)。Brudenell等(1999)发现在韧皮部中具有硫苷长距离转移所必需具备的活性体系。蚜虫对黑芥末(*Brassica nigra*)的取食实验也证明了韧皮部的转移理论, 黑芥末被蚜虫取食后, 其幼嫩叶子顶部韧皮部流出液中的2-丙烯基硫苷(2-propenyl glucosinolate)超过 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 而在成熟的、过早衰老的或已经衰老的叶子中的含量仅有 $1 \sim 2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (Merritt 1996)。Chen等(2001)则进一步用放射性同位素 ^{14}C 标记的对羟基苜基硫苷(*p*-hydroxybenzyl glucosinolate, *p*-OHBG)和酪氨酸研究了硫苷在拟南芥中的运输和分布, 在野生型和转基因的35S::CYP79A1拟南芥中*p*-OHBG从施用部位(叶片表面)转移到整个植株, 说明外源添加

(即人工喷施)和内源生物合成的*p*-OHBG很容易在韧皮部中运输。

Andersen等(2013)通过对拟南芥不同突变体[*GTR1* (glucosinolate transporter 1)和*GTR2*基因的单敲除与双敲除]进行微嫁接(Andersen等2014)试验, 成功证明了*GTR1*和*GTR2*转运蛋白对硫苷在拟南芥根和莲座叶之间的双向运输起作用, 而且*GTR1*和*GTR2*转运蛋白主要涉及到长链脂肪族硫苷在地上部和地下部的双向运输, 并提出了拟南芥中硫苷在根部和莲座叶之间运输的模型(图1), 说明硫苷的长距离运输是通过木质部和韧皮部实现的(Andersen等2013)。

这些研究证明了次生代谢产物硫苷的运输同样是借助植物木质部和韧皮部的运输系统, 并且还会依赖一些转运蛋白才得以分配到植物的各个部位中去(Madsen等2014; Andersen等2013; Nour-Eldin等2012)。

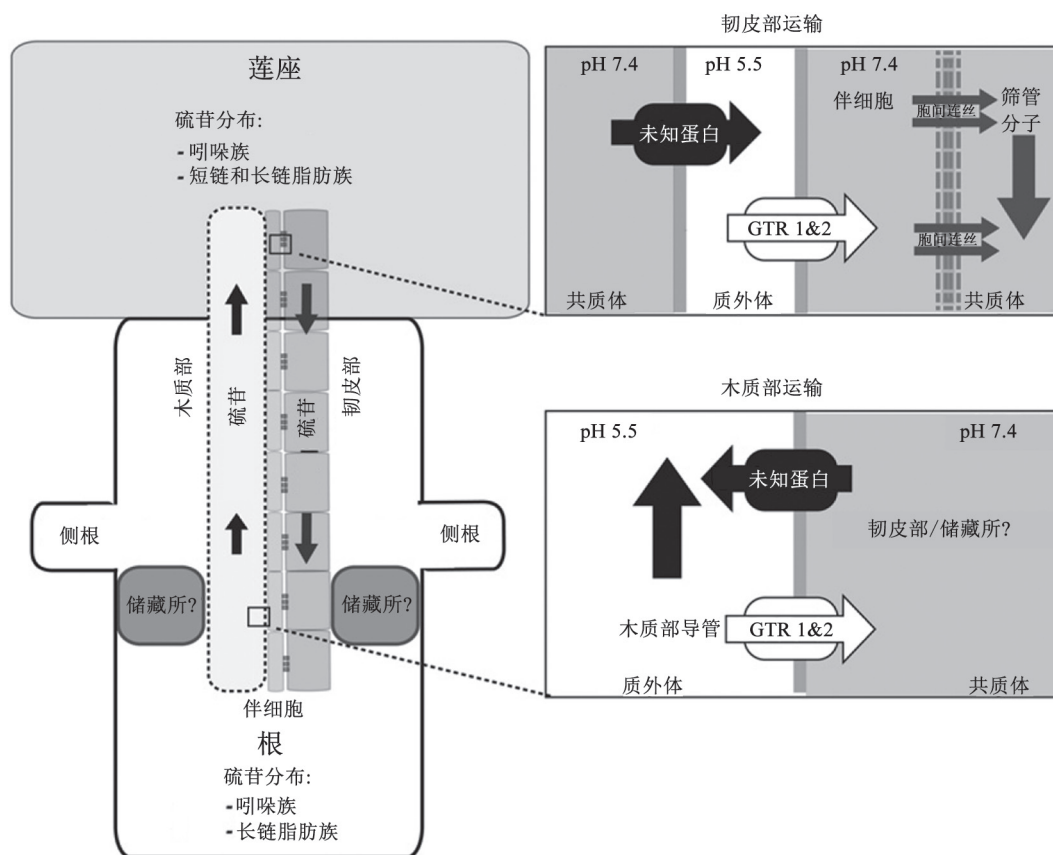


图1 硫苷在拟南芥根和莲座之间的运输模型示意图

Fig.1 Model of glucosinolates transport between the rosette and roots in vegetative *Arabidopsis*

GTR 1&2: 硫苷运输蛋白1和2。引自Andersen等(2013)并略有修改。

3.2 硫苷的短距离运输途径

硫苷的短距离运输包括共质体运输和质外体运输, 共质体运输是植物细胞间进行物质转运的一种主动运输方式, 通过胞间连丝连接共同建立起的共质体系统, 形成细胞间通道(Roberts和Oparka 2003), 可以运输离子和小的有机分子, 而绝大多数植物各细胞间都是通过胞间连丝通道进行物质交换的(Christensen等2009; Roberts和Oparka 2003)。植物质外体是由细胞膜外侧构成细胞壁的纤维和微晶体空间以及充满水和空气的细胞间隙所构成, 分化完成的木质部也属于质外体(Sattelmacher 2001)。整株植物的质外体是连续的, 质外体运输也是养分运输的重要途径, 质外体中液流的阻力小, 物质在其中的运输快。由于质外体没有外围的保护, 所以其中的物质容易流失到体外, 另外运输速率也易受外力的影响。部分硫苷也会通过这一运输途径进入木质部的导管或管胞, 将硫苷运输到各个组织中去。

4 硫代葡萄糖苷运输的分子机制

就在前几年, Nour-Eldin等(2012)通过爪蛙蟾卵母细胞双电极电压钳技术, 从拟南芥239个转运子中筛选出了与硫苷转运有关的转运子基因*ATGTR1*和*ATGTR2*, 这一发现使得人们对植物硫苷转运分子机理的认识有了新的突破, 并且对植物防御化合物的研究有了更深入的了解。GTR转运蛋白在植物硫代葡萄糖苷运输过程中扮演着十分重要的角色。

实验表明, 在拟南芥*GTR1*和*GTR2*基因双突变体中, 在种子中无硫苷积累, 而在合成硫苷的原始组织(如叶子、长角果荚)中, 双突变体硫苷的含量是野生型的10倍以上, 说明失去了转运蛋白之后, 硫苷就不能被运输到种子中去了, 这表明细胞质膜上的转运蛋白(即*GTR1*和*GTR2*)对硫苷的长距离运输是至关重要的(Nour-Eldin等2012), 并且*GTR1*和*GTR2*转运蛋白在花序和根部之间硫苷的分配和双向长距离运输系统中起到了重要的运载作用(Andersen等2013)。在拟南芥叶片基部上, 脂肪族硫苷的积累也是依靠GTR转运蛋白(Watanabe等2013)。在根部中, *GTR1*和*GTR2*基因在皮层细胞中高度表达, 而且*GTR2*转运蛋白还在毗邻根部的管胞细胞中高度表达(Andersen和Halkier 2014; Mustrup 2009), 这表明硫苷被合成后通过韧皮

部、木质部进行长距离分配到其他部位和根内部的运输中时, *GTR1*和*GTR2*转运蛋白起到了不可或缺的运载作用。

Madsen等(2014)通过实验证明, 外源硫苷可以通过共质体的胞间连丝路线传递到叶缘的质外体空间中。叶缘细胞通过创建一个未知的液泡与细胞质浓度梯度, 在连续的共质体系统中, 保持浓度差, 确保了硫苷流向叶边缘细胞中, 使得硫苷在叶缘细胞中有着高浓度的积累(Madsen等2014)。在植物的叶子中, *GTR1*和*GTR2*转运蛋白在硫苷跨质膜运输进入到韧皮部的伴细胞, 然后通过韧皮部运输到顶芽的叶肉细胞扮演重要的运载体角色(Nour-Eldin等2012)。

虽然已经确定拟南芥的硫苷运载依靠*GTR1*和*GTR2*这两个转运蛋白, 但是植物的有些部位硫苷运输却没有用到GTR转运蛋白。Madsen等(2014)在拟南芥中做的实验就证明了这点。硫苷主要在叶片中的脉管系统中合成(Grubb和Abel 2006), 研究者推测*GTR1*和*GTR2*基因双敲除的突变体将导致叶边缘的硫苷含量减少, 相反, 实验结果却检测到*GTR1*和*GTR2*基因双敲除的突变体比野生型在拟南芥叶边缘硫苷含量上有更高浓度的积累, 这表明硫苷在合成后运输到叶边缘并不依赖*GTR1*或*GTR2*转运蛋白(Madsen等2014), 这促使研究者进一步调查在一个成熟的拟南芥叶片中硫苷分配运输到叶的各个部位中时GTR转运蛋白参与了哪些过程。此外, 有报道认为*GTR1*转运蛋白对于运载结构上独特的化合物硫苷、茉莉酮酸-异亮氨酸(jasmonoyl-isoleucine)复合体和赤霉素(gibberellin)运输是有功能的, *GTR1*转运蛋白可运载这些化合物, 并且可能通过控制赤霉素的供给来调节雄蕊的发育(Saito等2015), 这一结果也会引起更多的研究者去探索GTR转运蛋白的功能到底是专一性地针对硫苷转运还是多功能的运载多种化合物。

5 硫代葡萄糖苷在植物体中大体的运输模型

最近Jørgensen等(2015)对拟南芥的整个硫苷运输过程进行了概述(图2)。目前, 对于硫苷在植物叶片中的运输分配大致过程相对还是比较清晰的(图3), 在叶片中, 硫苷被合成后通过韧皮部和木质部长距离运输到其他器官中或通过共质体的胞间连丝通道、质外体途经运向叶边缘细胞(Madsen

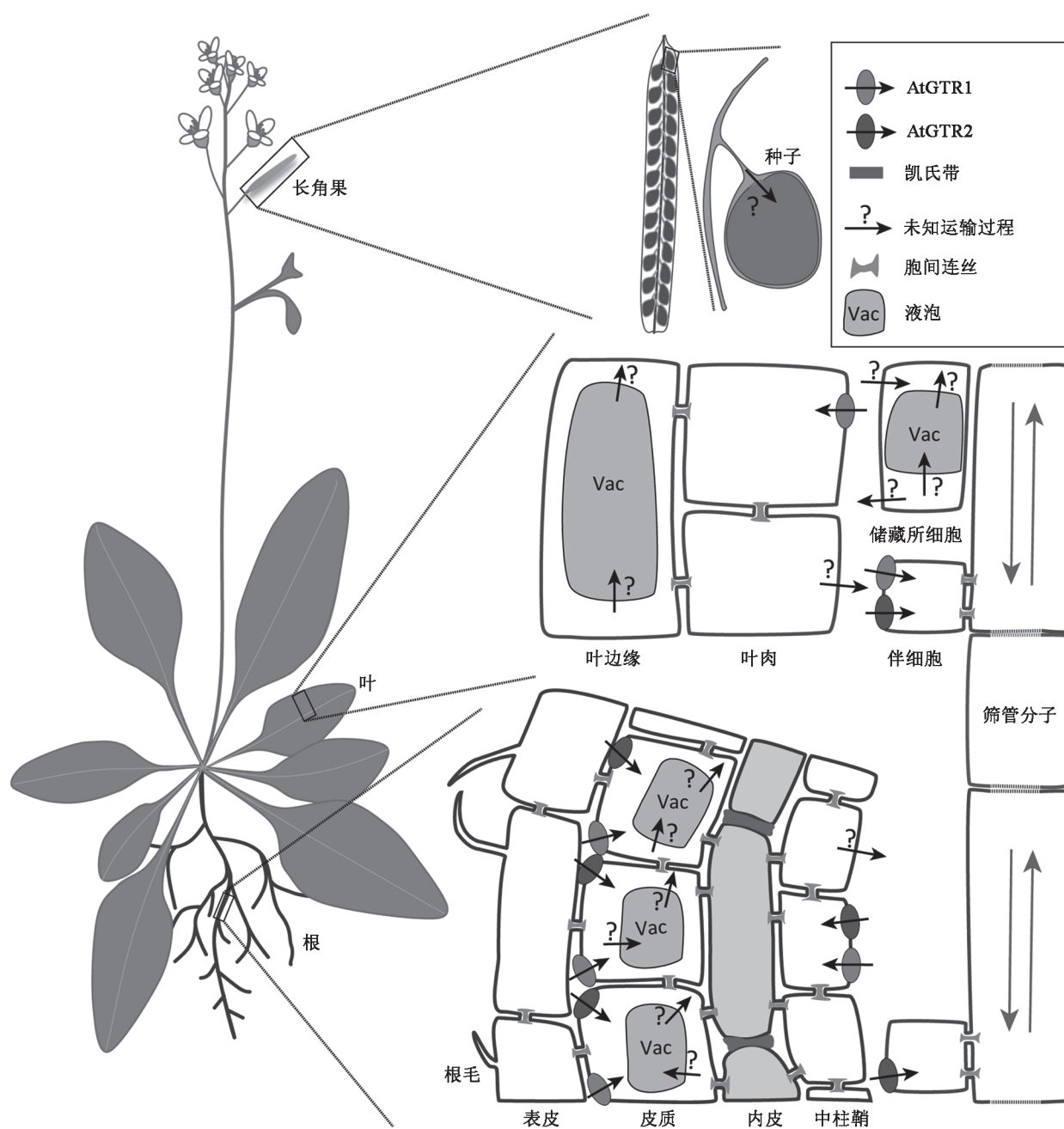


图2 拟南芥硫代葡萄糖苷运输过程的概述

Fig.2 Overview of *Arabidopsis* glucosinolate transport processes

AtGTR: 拟南芥硫苷运输蛋白。引自Jørgensen等(2015)并略有修改。

等2014)。GTR1和GTR2集中在毗邻着韧皮部的伴细胞中并且在运输装载硫苷中扮演着重要的分子运输工具的角色。此外, GTR1还集中在叶肉细胞中, 这表明对于硫苷进入叶肉细胞, GTR1也是重要的转运蛋白。在细胞间的硫苷运输是通过胞间连丝沿着硫苷浓度梯度从液泡中流出, 细胞间隙则

是通过质外体途经运输, 最终向叶边缘的细胞中运输。但是从硫苷合成在液泡中积累的输入与输出是通过什么方式运载硫苷的, 目前还是一个未知过程, 有待研究。例如, 可能通过胞吞胞吐方式或载体转运蛋白调节硫苷的输入或输出等还有待进一步的探索(图2中黑色箭头)。

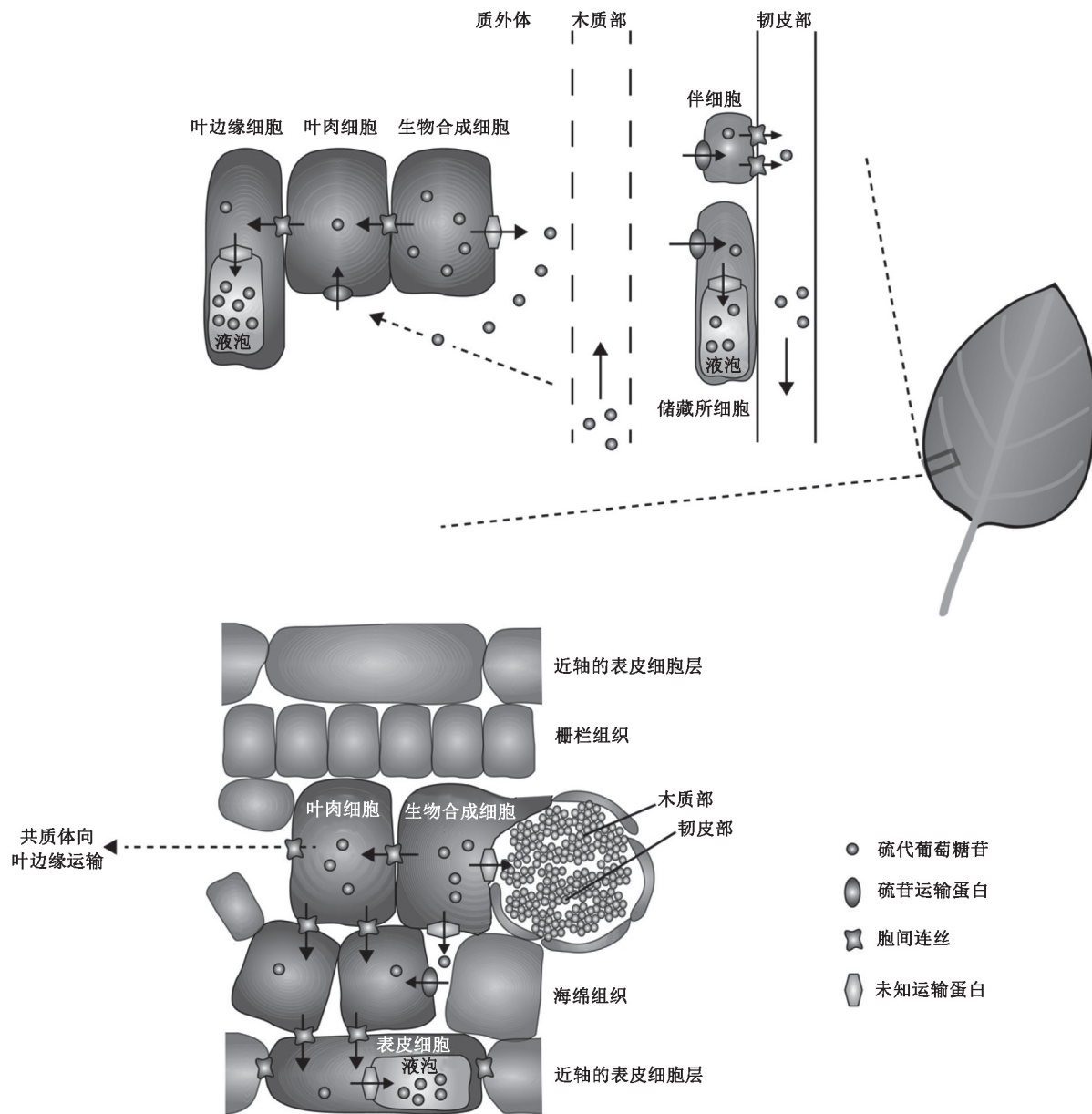


图3 成熟的拟南芥叶中硫代葡萄糖苷分布模型

Fig.3 Model for glucosinolate distribution within a mature *Arabidopsis* leaf

引自Madsen等(2014)并略有修改。

在根部, 硫苷在皮层细胞中高浓度积累, 并且储存在液泡中。GTR1和GTR2基因在皮层细胞中高度表达, 而且GTR2转运蛋白还在毗邻着根部的管胞细胞中高度表达(Andersen和Halkier 2014; Mustroph 2009), 这表明硫苷合成后通过韧皮部、木质部进行长距离分配到其他部位和根内部的运输时, GTR1和GTR2转运蛋白起到了不可或缺的运载作用。GTR1和GTR2基因在中柱鞘表达, 表明硫苷

可以通过GTR转运蛋白进入共质体体系中(Andersen和Halkier 2014), 而根际中硫苷的分泌机制还是未知的。在种子中, 硫苷在胚中积累, 通过数个质外体的栅栏来分隔来自周围母性遗传的组织(Halkier和Gershenzon 2006)。

硫苷运输对于整个植株来说, 地上部分与地下部分之间的运输主要是依靠韧皮部和木质部(图1), 然后借助GTR转运蛋白或胞间连丝甚至是浓度

差分配到各个组织或细胞中,但是硫苷从共质体运输到质外体需要借助什么转运蛋白或方式还不清楚,有待进一步研究。

综合近年来的研究进展,硫苷在整个植物体中的运输过程有了一个初步的认识,然而到目前为止,关于硫苷运输代谢更详细的调控机理仍不清楚,需要进一步深入研究。从硫苷在合成部位被合成到运输到储存部位,莲座叶(或花序)和根部硫苷之间的长距离运输借助韧皮部、木质部及转运蛋白GTR进行,然后分配到各部位的细胞之间。硫苷在某一细胞合成,然后通过脉管运输系统木质部和韧皮部运输到毗邻的细胞或者其他的组织器官细胞中,再借助GTR转运蛋白穿过胞间连丝通道或质外体途径运输到各个部位的各个细胞中,进入细胞后借助未知的转运蛋白穿过液泡膜储存在液泡中。目前硫苷进出液泡的运输过程还不清楚,并且亚细胞水平上的运输机制也很不清楚,这些方面都有待更进一步地去研究。

6 小结与展望

硫苷作为植物中一种非常重要的化合物一直受到很多研究者的重视,至今在生物合成、运输、降解及其代谢调控等各个方面都做了很多研究。近几年,随着硫苷的运载GTR基因在拟南芥中被发现(Nour-Eldin等2012),硫苷的运输机制被慢慢揭示,硫苷可以借助转运蛋白GTR通过韧皮部、木质部、共质体内的胞间连丝与质外体途径进行源与库、细胞与细胞间的运输。虽然人们对它的研究越来越具体深入,但硫苷合成后的转运、积累及转录因子的相互作用机制等方面的研究尚处于起步阶段。就硫苷转运来说,到目前为止,仍不可能总结出硫苷转运的整个机制。目前我们对硫苷转运的了解只是关于硫苷借助转运蛋白GTR被转运至液泡中积累的过程,对硫苷以什么形式,如何进入或流出液泡被转运至其他亚细胞区室却了解较少,但这些转运过程可能对植物生长、发育、繁殖及抗逆都有重要的作用。只有我们了解更多介导次生代谢物流出液泡的转运体,才能知道细胞调控硫苷进出液泡的机制。

虽然关于硫苷转运还存在比较多的疑问,但新的生物信息学手段加快了转运体的功能预测,相信随着生物化学、细胞生物学、分子生物学、

蛋白质组学的发展,转录因子的进一步分离、鉴定,突变体资源以及基因工程技术的应用,将进一步阐明硫苷合成、转运、沉积的调控网络,有效地调控植物中硫苷合成与分配工作的开展,实现改良植物遗传性状的目标。研究硫苷的转运机制不仅能帮助阐述和理解硫苷从合成、转运到积累的完整代谢通路,还能对次生代谢产物转运机制的理论研究有一定积极意义。

参考文献

- Andersen TG, Halkier BA (2014). Upon bolting the *GTR1* and *GTR2* transporters mediate transport of glucosinolates to the inflorescence rather than roots. *Plant Signal Behav*, 9: e27740
- Andersen TG, Liang DC, Halkier BA, White R (2014). Grafting *Arabidopsis*. *Bio-protocol*, 4 (13): 1–7
- Andersen TG, Nour-Eldin HH, Fuller VL, Olsen CE, Burow M, Halkier BA (2013). Integration of biosynthesis and long-distance transport establish organ-specific glucosinolate profiles in vegetative *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 25 (8): 3133–3145
- Bennett R, Ludwig-Muller J, Kiddie G, Hilgenberg W, Wallsgrove R (1995). Developmental regulation of aldoxime formation in seedlings and mature plants of Chinese cabbage (*Brassica campestris* ssp. *pekinensis*) and oilseed rape (*Brassica napus*): glucosinolate and IAA biosynthetic enzymes. *Planta*, 196 (2): 239–244
- Brader G, Mikkelsen MD, Halkier BA, Palva ET (2006). Altering glucosinolate profiles modulates disease resistance in plants. *Plant J*, 46 (5): 758–767
- Brown PD, Tokuhisa JG, Reichelt M, Gershenzon J (2003). Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 62 (3): 471–481
- Brudenell AJP, Griffiths H, Rossiter JT, Baker DA (1999). The phloem mobility of glucosinolates. *J Exp Bot*, 50 (335): 745–756
- Celenza JL, Quiel JA, Smolen GA, Merrikh H, Silvestro AR, Normanly J, Bender J (2005). The *Arabidopsis* ATR1 Myb transcription factor controls indolic glucosinolate homeostasis. *Plant Physiol*, 137 (1): 253–262
- Chen S, Andreasson E (2001). Update on glucosinolate metabolism and transport. *Plant Physiol Biochem*, 39 (9): 743–758
- Chen SX, Petersen BL, Olsen CE, Schulz A, Halkier BA (2001). Long-distance phloem transport of glucosinolates in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 127 (1): 194–201
- Christensen NM, Faulkner C, Oparika K (2009). Evidence for unidirectional flow through plasmodesmata. *Plant Physiol*, 150 (1): 96–104
- Clossais-Besnard N, Larher F (1991). Physiological role of glucosinolates in *Brassica napus*. concentration and distribution pattern of glucosinolates among plant organs during a complete life cycle. *J Sci Food Agric*, 56 (1): 25–38
- Doughty KJ, Porter AJR, Morton AM, Kiddie G, Bock CH, Wallsgrove R (1991). Variation in the glucosinolate content of oil-

- seed rape (*Brassic napus* L.) leaves. II. response to infection by *Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc. *Ann Appl Biol*, 118 (2): 469–477
- Du L, Halkier BA (1998). Biosynthesis of glucosinolates in the developing silique walls and seeds of *Sinapis alba*. *Phytochemistry*, 48 (7): 1145–1150
- Ebert B, Zöllner D, Erban A, Fehrle I, Hartmann J, Niehl A, Kopka J, Fisahn J (2010). Metabolic profiling of *Arabidopsis thaliana* epidermal cells. *J Exp Bot*, 61 (5): 1321–1335
- Fahey JW, Stephenson KK (1999). Cancer chemoprotective effects of cruciferous vegetables. *Hortscience*, 34 (7): 1159–1163
- Fahey JW, Zhang Y, Talalay P (1997). Broccoli sprouts: an exceptionally rich source of inducers of enzymes that protect against chemical carcinogens. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94 (19): 10367–10372
- Farnham MW, Stephenson KK, Fahey JW (2000). Capacity of broccoli to induce a mammalian chemoprotective enzyme varies among inbred lines. *J Amer Soc Hort Sci*, 125 (4): 482–488
- Frerigmann H, Böttcher C, Baatout D, Gigolashvili T (2012). Glucosinolates are produced in trichomes of *Arabidopsis thaliana*. *Front Plant Sci*, 3: 242
- Gigolashvili T, Berger B, Mock H, Müller C, Weisshaar B, Flügge U (2007a). The transcription factor HIG1/MYB51 regulates indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 50 (5): 886–901
- Gigolashvili T, Engqvist M, Yatusевич R, Müller C, Flügge U (2008). HAG2/MYB76 and HAG3/MYB29 exert a specific and coordinated control on the regulation of aliphatic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol*, 177 (3): 627–642
- Gigolashvili T, Yatusевич R, Berger B, Müller C, Flügge UI (2007b). The R2R3-MYB transcription factor HAG1/MYB28 is a regulator of methionine-derived glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J*, 51 (2): 247–261
- Gigolashvili T, Yatusевич R, Rollwitz I, Humphry M, Gershenzon J, Flügge U (2009). The plastidic bile acid transporter 5 is required for the biosynthesis of methionine-derived glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 21 (6): 1813–1829
- Grubb CD, Abel S (2006). Glucosinolate metabolism and its control. *Trends Plant Sci*, 11 (2): 89–100
- Halkier BA, Du L (1997). The biosynthesis of glucosinolates. *Trends Plant Sci*, 2 (11): 425–431
- Halkier BA, Gershenzon J (2006). Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annu Rev Plant Biol*, 57 (6): 303–333
- Jørgensen ME, Nour-Eldin HH, Halkier BA (2015). Transport of defense compounds from source to sink: lessons learned from glucosinolates. *Trends Plant Sci*, 20 (8): 508–514
- Kliebenstein DJ, Kroymann J, Brown P, Figuth A, Pedersen D, Gershenzon J, Mitchell-Olds T (2001). Genetic control of natural variation in *Arabidopsis* glucosinolate accumulation. *Plant Physiol*, 126 (2): 811–825
- Kroymann J, Textor S, Tokuhisa JG, Falk KL, Bartram S, Gershenzon J, Mitchell-Olds T (2001). A gene controlling variation in *Arabidopsis* glucosinolate composition is part of the methionine chain elongation pathway. *Plant Physiol*, 127 (3): 1077–1088
- Levy M, Wang QM, Kaspi R, Parrella MP, Abel S (2005). *Arabidopsis* IQD1, a novel calmodulin-binding nuclear protein, stimulates glucosinolate accumulation and plant defense. *Plant J*, 43 (1): 79–96
- Lucas WJ, Groover A, Lichtenberger R, Furuta K, Yadav SR, Helariutta Y, He XQ, Fukuda H, Kang JL, Brady SM, et al. (2013). The plant vascular system: evolution, development and functions. *J Integr Plant Biol*, 55 (4): 294–388
- Lykkesfeldt J, Møller BL (1993). Synthesis of benzylglucosinolate in *Tropaeolum majus* L. Isothiocyanates as potent enzyme inhibitors. *Plant Physiol*, 102 (2): 609–613
- Madsen SR, Olsen CE, Nour-Eldin HH, Halkier BA (2014). Elucidating the role of transport processes in leaf glucosinolate distribution. *Plant Physiol*, 166 (3): 1450–1462
- Marsh RE, Waser J (1970). Refinement of the crystal structure of sinigrin. *Acta Cryst*, B26 (7): 1030–1037
- Matsuda F, Hirai MY, Sasaki E, Akiyama K, Yonekura-Sakakibara K, Provart NJ, Sakurai T, Shimada Y, Saito K (2010). *AtMetExpress* development: a phytochemical atlas of *Arabidopsis* development. *Plant Physiol*, 152 (2): 566–578
- McKey D (1974). Adaptive patterns in alkaloid physiology. *Am Nat*, 108 (961): 305–320
- Merritt SZ (1996). Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar, and sinigrin in phloem sap of black mustard, *Brassica nigra* (L.) Koch (Cruciferae). *J Chem Ecol*, 22 (6): 1133–1145
- Mithen R (2001). Glucosinolates – biochemistry, genetics and biological activity. *Plant Growth Regul*, 34 (1): 91–103
- Mustroph A, Zanetti ME, Jang CJ, Holtan HE, Repetti PP, Galbraith DW, Girke T, Bailey-Serres J (2009). Profiling transcriptomes of discrete cell populations resolves altered cellular priorities during hypoxia in *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 106 (44): 18843–18848
- Nour-Eldin HH, Andersen TG, Burow M, Madsen SR, Jørgensen ME, Olsen CE, Dreyer I, Hedrich R, Geiger D, Halkier BA (2012). NRT/PTR transporters are essential for translocation of glucosinolate defence compounds to seeds. *Nature*, 488 (7412): 531–534
- Nour-Eldin HH, Halkier BA (2009). Piecing together the transport pathway of aliphatic glucosinolates. *Phytochem Rev*, 8 (1): 53–67
- Ohnmeiss TE, Baldwin IT (2000). Optimal defense theory predicts the ontogeny of an induced nicotine defense. *Ecology*, 81 (7): 1765–1783
- Petersen BL, Chen SX, Hansen CH, Olsen CE, Halkier BA (2002). Composition and content of glucosinolates in developing *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 214 (4): 562–571
- Reichelt M, Brown PD, Schneider B, Oldham NJ, Stauber E, Tokuhisa J, Kliebenstein DJ, Mitchell-Olds T, Gershenzon J (2002). Benzoic acid glucosinolate esters and other glucosinolates from *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 59 (6): 663–671
- Roberts AG, Oparka KJ (2003). Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant Cell Environ*, 26 (1): 103–124

- Saito H, Oikawa T, Hamamoto S, Ishimaru Y, Kanamori-Sato M, Sasaki-Sekimoto Y, Utsumi T, Chen J, Kanno Y, Masuda S, et al. (2015). The jasmonate-responsive GTR1 transporter is required for gibberellin-mediated stamen development in *Arabidopsis*. *Nat Commun*, 6: 6095
- Sattelmacher B (2001). The apoplast and its significance for plant mineral nutrition. *New Phytol*, 149 (2): 167–192
- Sawada Y, Toyooka K, Kuwahara A, Sakata A, Nagano M, Saito K, Hirai MY (2009). *Arabidopsis* bile acid:sodium symporter family protein 5 is involved in methionine-derived glucosinolate biosynthesis. *Plant Cell Physiol*, 50 (9): 1579–1586
- Skirycz A, Reichelt M, Burow M, Birkemeyer C, Rolcik J, Kopka J, Zanor ML, Gershenzon J, Strnad M, Szopa J, et al. (2006). DOF transcription factor AtDof1.1 (OBP2) is part of a regulatory network controlling glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 47 (1): 10–24
- Soler R, Bezemer TM, Cortesero AM, Van der Putten WH, Louise EMV, Harvey JA (2007). Impact of foliar herbivory on the development of a root-feeding insect and its parasitoid. *Oecologia*, 152 (2): 257–264
- Sønderby I, Hansen B, Bjarnholt N, Ticconi C, Halkier BA, Kliebenstein DJ (2007). A systems biology approach identifies a R2R3 MYB gene subfamily with distinct and overlapping functions in regulation of aliphatic glucosinolates. *PLoS ONE*, 12: e1322
- Sønderby IE, Geu-Flores F, Halkier BA (2010). Biosynthesis of glucosinolate – gene discovery and beyond. *Trends Plant Sci*, 15 (5): 283–296
- Textor S, de Kraker JW, Hause B, Gershenzon J, Tokuhsa JG (2007). MAM3 catalyzes the formation of all aliphatic glucosinolate chain lengths in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 144 (1): 60–71
- Thangstad OP, Bones AM, Holtan S, Moen L, Rossiter JT (2001). Microautoradiographic localisation of a glucosinolate precursor to specific cells in *Brassica napus* L. embryos indicates a separate transport pathway into myrosin cells. *Planta*, 213 (2): 207–213
- Thompson MV (2006). Phloem: the long and the short of it. *Trends Plant Sci*, 11 (1): 26–33
- Watanabe M, Balazadeh S, Tohge T, Erban A, Giavalisco P, Kopka J, Mueller-Roeber B, Fernie AR, Hoefgen R (2013). Comprehensive dissection of spatiotemporal metabolic shifts in primary, secondary, and lipid metabolism during developmental senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 162 (3): 1290–1310
- Wittstock U, Halkier BA (2002). Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era. *Trends Plant Sci*, 7 (6): 263–270
- Zukalová H, Vašák J (2002). The role and effects of glucosinolates of *Brassica* species – a review. *Rostlinná výroba*, 48 (4): 175–180
- Züst T, Joseph B, Shimizu KK, Kliebenstein DJ, Turnbull LA (2011). Using knockout mutants to reveal the growth costs of defensive traits. *Proc Roy Soc B-Biol Sci*, 278 (1718): 2598–2603

Advances in the physiological, biochemical and molecular mechanisms of glucosinolate transport

JIANG Ding, CHEN Guo-Ju, LEI Jian-Jun, CAO Bi-Hao, CHEN Chang-Ming*

Horticulture College, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China

Abstract: Glucosinolates (GS) are a group of secondary metabolites with important roles in various biology processes, found throughout the Cruciferae family. In this paper, the physiological and biochemical mechanisms of GS transport in plants was reviewed by combing the source-sink location, transportation system, transportation-related genes and the transport models of the latest research. The review provides information for the future study in molecular mechanism of GS transport.

Key words: glucosinolate; transport; *GTR*; molecular mechanism; research progress

Received 2016-08-25 Accepted 2016-11-28

This work was supported by the Science and Technology Planning Project of Guangdong Province, China (Grant No. 2015A020209117), and the Foundation of the Department of Education of Guangdong (Grant No. 2014KQNCX035).

*Corresponding author (E-mail: cmchen@scau.edu.cn).