

植物中硫代葡萄糖苷生物代谢的分子机制

李娟 朱祝军*

(浙江大学农业与生物技术学院园艺系, 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310029)

摘要 硫代葡萄糖苷是十字花科植物中重要的次生代谢物。它在内源芥子酶作用下水解为具有不同生理功能的活性物质。现从分子水平综述硫代葡萄糖苷生物合成、降解反应及其代谢调控的研究进展, 为提高植物抗病性和改善营养品质等方面研究提供一定的理论依据。

关键词 硫代葡萄糖苷; 生物合成; 降解代谢; 分子机制

硫代葡萄糖苷(glucosinolates, GS)是十字花科植物中重要的次生代谢物。其结构是由硫葡萄糖基、磺酰肼和来源于脂肪族或芳香族氨基酸或色氨酸的侧链R基三部分组成^[1](图1)。根据侧链R基的不同, 可把硫代葡萄糖苷分为脂肪族、芳香族和吲哚三大类。目前已发现的硫代葡萄糖苷有120多种, 存在于十字花科蔬菜中的约有15种^[2]。硫代葡萄糖苷常与内源芥子酶(myrosinase, EC 3.2.3.1)同时存在于植物体内不同部位^[2]。完整的硫代葡萄糖苷并不具有生理活性, 当其被食用(如咀嚼)或机械破碎时, 硫代葡萄糖苷在内源芥子酶的作用下可水解产生异硫氰酸酯(isothiocyanates), 硫氰酸酯(thiocyanates)和腈类(nitriles)等不同化合物, 产物形成受pH值和某些离子的影响^[1,3]。这些水解产物具有不同的生理功能: 烯丙基异硫氰酸酯是产生十字花科蔬菜(芥菜、甘蓝等)特有芳香气味的成分^[3]; 吲哚类硫代葡萄糖苷如3-吲哚甲基硫代葡萄糖苷在酶的水解下会产生吲哚-3-甲醇、吲哚-3-乙酰腈等化合物, 这些化合物具有一定的生物活性, 能够抑制微生物生长并对某些昆虫和草食动物具有威慑作用^[4]。更有意义的是4-甲基硫氧丁基硫代葡萄糖苷(glucoraphanin)的降解产物萝卜硫素(sulforaphane), 是迄今发现的最强烈的II相酶(phase II)诱导剂, 能使癌基因失去活性^[1,3]。然而, 硫代葡萄糖苷的水解产物还会对一些高等动物产生毒害作用, 如致甲状腺

肿大等^[3]。因而目前硫代葡萄糖苷的研究已经与植物育种、营养、医药学、昆虫学等不同领域相关。本文主要探讨植物体硫代葡萄糖苷生物合成、降解及其代谢调控的分子机制的研究进展。

1 硫代葡萄糖苷生物

硫代葡萄糖苷生物合成起始阶段同生氰配糖物合成相似, 首先通过前体氨基酸的N-羟基化作用, 然后去羰基形成乙醛肼^[4,5]。目前一般接受的硫代葡萄糖苷生物合成模式包括3个主要阶段: (1)侧链延长; (2)糖苷核心合成; (3)侧链二次修饰。脂肪族硫代葡萄糖苷侧链延长的早期证据来自约40年前的体内放射性同位素示踪研究^[2]。在山葵、早金莲和豆瓣菜中标记有¹⁴C的氨基酸和¹⁴C的乙酸盐导致了¹⁴C标记的硫代葡萄糖苷形成。接着在拟南芥中检测出有关3个阶段生物合成的相关基因和酶的特性^[2]。

1.1 侧链延长

侧链延长途径首先在19世纪60年代被提出。最近通过芝麻菜和拟南芥试验得到证实。以蛋氨酸侧链延长为例, 首先通过蛋氨酸转氨作用形成相应的2-含氧酸^[6]。接着2-含氧酸侧链由一个亚甲基通过乙酰辅酶A缩合、异构化作用及氧化脱羧三步循环来延长。该侧链延长途径与亮氨酸生物合成途径类似^[2,6]。最后新形成的2-含氧酸可能进一步经过转氨作用产生相应的蛋氨酸衍生物或可能继续进行侧链延长循环。

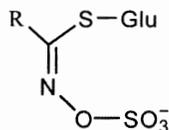


图1 硫代葡萄糖苷结构

收稿日期: 2004-12-06 接受日期: 2005-04-21

中德科学中心项目资助(GZ154,156)

* 通讯作者。Tel/Fax: 0571-86971354, E-mail: zhjzhu@zju.edu.cn

在芸薹属栽培种和拟南芥中已鉴定出控制蛋氨酸侧链延长的 Gsl-elong 位点^[2,3,7]。在拟南芥 *Landsberg erecta* 生态型/*Columbia* 生态型重组自交系中,从 Gsl-elong 位点的 QTL 图谱鉴别出编码具类似异丙基苹果酸合成酶家族蛋白质的两个基因。其中一个基因为 MAM1, 编码甲硫烷基化苹果酸合成酶(methylthioalkylmalate), 该酶主要控制蛋氨酸侧链的 1~2 个亚甲基延伸产生带有 3~4 个碳侧链的脂肪族硫代葡萄糖苷。来自于拟南芥 *Columbia* 生态型的 MAM1 基因, 其功能是使侧链由单同源蛋氨酸延长为双同源蛋氨酸, 而来自于拟南芥 *Landsberg erecta* 生态型的 MAM1 基因并没有表现此活性。由此解释了不同生态型间硫代葡萄糖苷结构的差异性。另一个基因 MAM-L(类似于 MAM)其功能目前尚不清楚^[4,8]。

MAM1 基因作为控制硫代葡萄糖苷侧链延长的一个主要基因, 其鉴定已引出了许多新的问题^[8]。拟南芥中有 4 个异丙基苹果酸合成酶(isopropylmalate synthase)同族体, 包括与亮氨酸生物合成有关的一个酶。但是这些合成酶对底物特异性要求如何目前还不清楚。蛋氨酸侧链延长为同源蛋氨酸(该过程出现在 *Landsberg erecta* 和 *Columbia* 生态型中)是否由 MAM1 基因起作用, 还是有另外一个甲硫烷基化苹果酸合成酶(methylthioalkylmalate synthase)在起作用仍有待进一步研究。植物体含有的反义突变体 MAM1 很大程度地改变短链脂肪族硫代葡萄糖苷水平, 而对含有 7~8 个亚甲基长链的脂肪族硫代葡萄糖苷水平没有很大的影响。这意外发现说明了带有 7~8 个亚甲基长链的脂肪族硫代葡萄糖苷合成途径至

少部分相异于短链脂肪族硫代葡萄糖苷合成。对于是否有另外一条长链蛋氨酸衍生物合成途径存在, 其合成途径和短链蛋氨酸衍生物合成途径的区别, 还有待于人们进一步研究。

1.2 硫代葡萄糖苷核心结构的合成

目前已经发现了硫代葡萄糖苷核心结构的生物合成途径中的大多数中间化合物。在体内生物合成研究表明, N-羟基氨基酸(N-hydroxy amino acids)、乙醛肟(aldoximes)、硫代肟基酸(thiohydroxamic acids)和脱硫硫代葡萄糖苷(desulfoglucosinolates)都是形成硫代葡萄糖苷的前体物^[1,9,10,11](图 2)。在模式植物拟南芥中鉴定出催化氨基酸形成乙醛肟的酶^[11,12]。通过研究发现, 在硫代葡萄糖苷生物合成过程中, 依赖于单加氧酶的细胞色素 P450 催化氨基酸转化成乙醛肟^[6,10]。利用功能基因组学的研究方法, 在拟南芥基因组中已鉴定出细胞色素 P450 同族物 CYP79, 并且确定了各自底物的特异性。

目前为止, 在拟南芥基因组中发现了 7 个具有功能的 CYP79 同族体(CYP79A2、CYP79B2、CYP79B3、CYP79C1、CYP79C2、CYP79F1 和 CYP79F2)^[13], 其中有 5 个参与硫代葡萄糖苷的生物合成^[10]。CYP79A2 催化的底物是苯基丙氨酸^[12], CYP79B2 和 CYP79B3 转化色氨酸为 3-吲哚-乙醛肟^[6], CYP79F1 和 CYP79F2 对蛋氨酸衍生物侧链的延长有一定催化作用^[10,11,13]。CYP79F1 和 CYP79F2 具有不同底物专一性。CYP79F1 剔除突变体对短链蛋氨酸衍生物的硫代葡萄糖苷形成没有催化活性。这些突变体特性表明只有 CYP79F1 能催化短链蛋氨

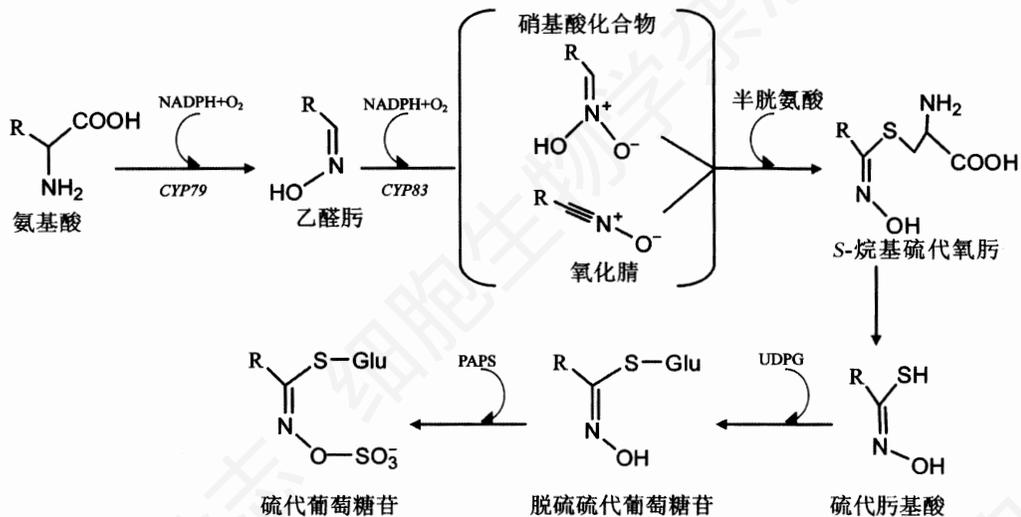


图 2 硫代葡萄糖苷核心结构的生物合成途径^[10]

酸衍生物成为相应的乙醛肟。然而, 近来研究表明 CYP79F1 实际上不仅能催化短链蛋氨酸衍生物而且也能催化带有 5~6 个同源蛋氨酸衍生物, 而 CYP79F2 的催化活性仅受 5~6 个同源蛋氨酸衍生物的限制。如何由 CYP79F1 和 CYP79F2 控制链延长途径来形成蛋氨酸衍生物是一个很有意义的问题。总之, 在所有 3 类硫代葡萄糖苷生物合成中, 已经证实了 CYP79 同族体与乙醛肟形成有关。

CYP79 同族体的鉴定为硫代葡萄糖苷结构的代谢提供了重要的工具。生氰植物体内内生 CYP79 同族体的过表达、下调和剔除突变体, 以及外生 CYP79 同族体的过强表达突变体导致了相应硫代葡萄糖苷水平发生很大变化并出现了人为控制硫代葡萄糖苷结构的可能性。例如, 来自于生氰植物 *Sorghum bicolor* 中的 CYP79A1, 在拟南芥中的过表达导致了羟苯甲基硫代葡萄糖苷大量积累, 但在野生型中没有出现此现象^[13]。

通过对 CYP79B2 和 CYP79B3 的研究表明, 对同一底物产生代谢作用的 CYP79 同族体可能由不同方式调控^[10,14]。CYP79B2 是由受伤或假单胞菌有毒菌株的感染来诱导。CYP79B3 通过筛选非特异性病原物 *E. carotovora* 菌株来诱导, 经处理后植株中吲哚硫代葡萄糖苷合成水平提高, 并且其分解产物抑制 *E. carotovora* 生长, 由此说明了吲哚硫代葡萄糖苷对防御某些病原物侵害起了一定的作用。另外细胞色素 P450 家族中 CYP83A1 和 CYP83B1 已鉴定与乙醛肟代谢酶有关。这些酶将参与下一步硫代葡萄糖苷生物合成(乙醛肟的氧化和与硫原子供体的结合)。CYP83A1 和 CYP83B1 它们的氨基酸序列之间有很高的同一性(63%), 并都同参与乙醛肟代谢的 CYP71E1 紧密联系。CYP83B1 氧化乙醛肟成为活性化合物, 可能为硝酸化合物或氧化脒。它们与亲核硫原子供体(半胱氨酸)发生反应形成路径中下一步识别中间体 S-烷基硫代氧肟酸(S-alkylthiohydroximates)。CYP83A1 和 CYP83B1 的生化特性说明了这两个酶对所有乙醛肟都产生催化作用。然而, CYP83A1 仅对脂肪族乙醛肟具有高亲合性, 而 CYP83B1 对 3-吲哚乙醛肟和芳香族乙醛肟具有高亲合性^[14]。

S-烷基硫代氧肟酸转化为硫代肟基酸的过程, 认为是通过 C-S 裂合酶催化完成的。硫代肟基酸的 S-糖基化是在可溶性 UDPG 存在条件下硫代肟基糖基转移酶催化形成的^[10]。该酶已经在油菜、芥菜、

甘蓝类和拟南芥中得到纯化^[13]。甘蓝和油菜中得到的酶具有较高的底物专一性, 但对侧链结构要求较低。硫代葡萄糖苷核心结构形成的最后阶段是脱硫硫代葡萄糖苷的硫化作用, 此过程需要可溶的 3'-磷酸腺苷-5'-磷酸硫酸(PAPS)和脱硫硫代葡萄糖苷磷酸基转移酶参与作用。这个酶已经被纯化和定性, 但其很不稳定, 同时对底物要求较高。

1.3 二次修饰

硫代葡萄糖苷的侧链修饰具有相当重要的作用。因为硫代葡萄糖苷降解物的物理化学特性以及生物活性很大程度上取决于硫代葡萄糖苷侧链结构^[1,10,11,13]。来源于蛋氨酸的硫代葡萄糖苷最易被修饰。在芸薹属栽培种和拟南芥中已克隆出控制侧链修饰的基因位点, 并鉴定出与侧链修饰有关的第一个酶。

在基因研究的基础上, 提出了脂肪族硫代葡萄糖苷侧链修饰模型^[10]。根据这个模型, Gsl-oxid 位点控制甲硫基硫代葡萄糖苷氧化为甲基亚磺酰基硫代葡萄糖苷; Gsl-alk 位点控制甲基亚磺酰基残留物的去除, 并引入一双键; Gsl-ohp 位点负责丁烯基硫代葡萄糖苷的羟基化作用。在拟南芥中, 另一位点 Gsl-ohp 控制甲基亚磺酰丙基硫代葡萄糖苷转化为羟基丙烷硫代葡萄糖苷。利用拟南芥 *Columbia-Landsberg erecta* 生态型和 *Landsberg erecta-Cape Verde Island* 生态型的重组自交系, 对紧密连接的 Gsl-alk 和 Gsl-ohp 位点图谱鉴定出 3 个候选基因 AOP1、AOP2 和 AOP3。它们都编码依赖于 2-含氧戊二酸加双氧酶。AOP2 仅在富含烯基硫代葡萄糖苷 *Cape Verde Island* 生态型中表达, AOP3 仅在富含羟基丙烷硫代葡萄糖苷的 *Landsberg erecta* 生态型中表达。在 *E. coli* 中基因的异源表达表明了 AOP2 催化 3-甲基亚磺酰丙基(3-methylsulfinylpropyl)和 4-甲基亚磺酰丁基(4-methylsulfinylbutyl)硫代葡萄糖苷转化为相应的烯基硫代葡萄糖苷, AOP3 能够转化 3-甲基亚磺酰丙基成为 3-羟基丙烷硫代葡萄糖苷。AOP1 被认为是 AOP2 和 AOP3 起源的祖先基因, 其功能还有待进一步鉴定。

2 硫代葡萄糖苷的降解

2.1 内源芥子酶和硫代葡萄糖苷分布

植物体内的大多数器官中, 内源芥子酶主要分布在异细胞黑芥子硫苷酸细胞中^[15]。Chen 等^[11]通过应用内源芥子酶抗体 3D7, 已在油菜叶片的韧皮部

和叶肉中分别鉴别出含有黑芥子硫苷酸细胞。黑芥子硫苷酸细胞中富含如液泡结构类型的蛋白质称为黑芥子硫苷酸颗粒，内源芥子酶就寄住于此^[16]。据报道硫代葡萄糖苷与抗坏血酸共同存在于液泡中，抗坏血酸依靠自身浓度变化来调控内源芥子酶活性，如在高浓度条件下抑制酶活性；低浓度条件下则激发酶活性^[17]。抗坏血酸表现出来的双重功能说明了硫代葡萄糖苷和内源芥子酶共同存在的可能性。目前仅仅在荆棘(*Koelerlinia spinosa*)中报道了不含有硫代葡萄糖苷的黑芥子硫苷酸细胞存在^[17]。近来免疫组织化学分析表明，种子中硫代葡萄糖苷分布在非黑芥子硫苷酸细胞的蛋白质体中，这说明了酶与底物没有分布在同一细胞中。酶与底物的自然分离暗示了生物体有抑制有毒物质形成的作用，但是却提出了一个问题：除组织破坏外，硫代葡萄糖苷和内源芥子酶之间如何接触并发生作用呢？现已在拟南芥花柄部发现了一组分布于微管束韧皮部与内皮层之间的含S细胞，这些细胞含有极高的硫代葡萄糖苷浓度(> 100 mmol/L)^[11]。同时发现了黑芥子硫苷酸细胞与含S细胞非常接近，说明了内源芥子酶可能通过胞间连丝传递并与硫代葡萄糖苷发生作用。拟南芥中仅在微管系统中发现了内源芥子酶，同时发现拟南芥和油菜种子中的内源芥子酶有不同表达体系，说明不同种间内源芥子酶-硫代葡萄糖苷系统具有不同功能的可能性。

2.2 内源芥子酶同工酶和结合蛋白

一般内源芥子酶是可溶性蛋白质，其特征为：高度糖基化；pH 适宜范围为4~7；底物为硫代葡

萄糖苷。但在油菜中发现了与其他蛋白质相结合的特殊内源芥子酶类型，并具有不溶性，称为内源芥子酶同工酶。油菜中编码内源芥子酶的基因分为3个亚族：MA、MB和MC，它们分别含有5、10~15和5个基因片段。所有亚族仅在胚芽中得以表达。由于糖基化程度不同，不同亚族含有的亚组大小各异。已经发现MB(65 kDa)和MC(70 kDa)蛋白与内源芥子酶结合蛋白(MBP)和内源芥子酶关联蛋白(MyAP)相结合。尽管MBP具有外源凝集素活性，MyAP具有酯酶/脂肪酶的特性，但是它们在生物体内的功能还不清楚。来自于油菜的MB亚组的MYR1基因在酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)中的异源表达^[16]，表明了MBP和MyAP并不是内源芥子酶活性的必需物质，在体外它们没有影响硫代葡萄糖苷的降解。然而，MBP和MyAP的转录明显受到创伤诱导影响，说明两种蛋白质可能与昆虫防御系统有关^[17]。

2.3 硫代葡萄糖苷降解反应

硫代葡萄糖苷在组织伤害(如切碎或咀嚼等)情况下引发“芥子气爆炸(mustard bomb)”，它通过内源芥子酶水解产生一系列产物^[11,18](图3)。其包括一分子葡萄糖和一不稳定的糖苷配基分子，随后这个不稳定分子依赖其结构、pH值、Fe²⁺浓度和表皮特异硫蛋白(epithiospecifier proteins, ESP)重排形成不同的产物^[11]。通常，在中性pH条件下，糖苷配基重排形成异硫氰酸酯；而在酸性pH条件下，腈衍生物是其主要产物。含有末端双键的硫代葡萄糖苷在ESP和Fe²⁺离子存在下，降解产生异硫腈。

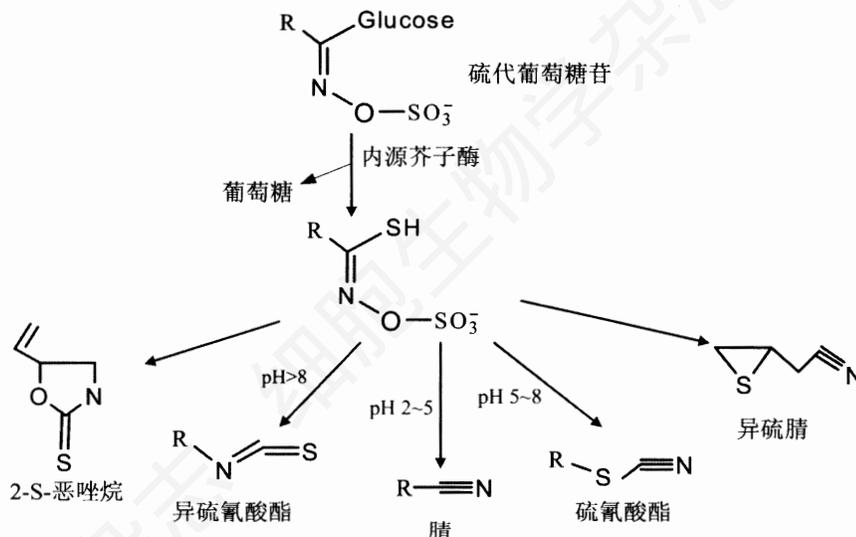


图3 硫代葡萄糖苷降解反应^[11]

目前两类 ESP 已经被纯化和定性。来源于吲哚和苯甲基硫代葡萄糖苷的糖苷配基分子很不稳定, 易重排形成相应的乙醇和硫氰酸酯(thiocyanate)。在自发降解反应中, 含有羟基化侧链的硫代葡萄糖苷降解产生 2-S- 恶唑烷。这些降解产物具有不同的生物活性, 如杀菌、抗癌和致甲状腺肿大等, 同时也是十字花科蔬菜具有特有香味的主要原因^[9,11,13,18]。在不同类型的生物反应中为了理想的生化目的, 往往通过对内源芥子酶的固定和限制来控制不同类型硫代葡萄糖苷降解物的产生。

3 硫代葡萄糖苷代谢的调控

不同种间硫代葡萄糖苷结构有很大的变化, 在同一种间硫代葡萄糖苷的结构明显依赖于株龄变化^[11,18,19]。另外, 硫代葡萄糖苷水平也受环境因素影响如光照^[20]、真菌感染^[2]、昆虫伤害^[5]和各种形式胁迫等^[21]。在某一组织中, 硫代葡萄糖苷水平的动力学变化依赖于硫代葡萄糖苷的生物合成、降解和转运的调节。

3.1 生物合成的调节

一般来讲, 在幼嫩的叶片、枝芽和种子中, 硫代葡萄糖苷生物合成活性较高, 随着组织的成熟合成能力逐渐变弱^[22]。例如, 油菜种子发育的前 7 天中以脂肪族类为主的硫代葡萄糖苷浓度剧烈下降。同时, 吲哚类和 2- 苯烯基乙烷基硫代葡萄糖苷(gluconasturtin)开始合成。通常在快速生长期, 硫代葡萄糖苷易发生积累。然而, 在有些情况下硫代葡萄糖苷浓度仅稍稍增加或甚至降低。这种现象可解释为由于随着组织的扩张硫代葡萄糖苷浓度得到稀释的缘故。当处于开花阶段时, 营养组织和花序中的硫代葡萄糖苷浓度都很低^[18]。已经表明, 随着叶片成熟, 与脲合成有关的酶活性随之减弱^[23]。同时硫代葡萄糖苷浓度降低也可能归因于其降解和转移^[18]。

一些生物活性分子与硫代葡萄糖苷生物合成有关。用茉莉酮酸酯处理植株后引起吲哚类硫代葡萄糖苷积累, 茉莉酮酸酯是与受伤反应有关的信号分子^[3,5]。同样, 用水杨酸处理植株后 2- 苯烯基乙烷基硫代葡萄糖苷浓度明显增加, 水杨酸是一种与病原物反应有关的酚类化合物^[24]。相反, 用脱落酸(ABA)处理体外生长的胚芽导致了吲哚类硫代葡萄糖苷水平的降低^[7,11]。有趣的是, 植株的营养状况也会影响硫代葡萄糖苷的变化。如氮饥饿后会诱导植

物体内硫代葡萄糖苷发生反应, 该反应可能与植物体内营养的贮藏或平衡调节有关^[21]。

3.2 降解物的调控

对油菜不同发育阶段的各器官中提取蛋白质进行 Western 印迹分析, 结果表明, 内源芥子酶基因是通过特定组织的动态调节来进行表达^[17]。已经有人提出内源芥子酶对某些发育阶段中(如发芽期)整个组织的硫代葡萄糖苷自然调控起了很大的作用^[18]。在油菜发育早期, 硫代葡萄糖苷含量剧烈下降是同内源芥子酶表达相一致的^[17]; 成熟叶片中硫代葡萄糖苷水平的降低可能与内源芥子酶水解有关。据报道, 内源芥子酶会受到营养^[21]、蓝光^[20]、水杨酸^[24]等影响。虽然目前对植物体内源芥子酶表达和硫代葡萄糖苷降解的调控机制还不太清楚, 但在非生物和生物胁迫条件下, 增强硫代葡萄糖苷的降解能使植物体内 S/N 比率重新得到调整并对胁迫产生有效反应^[11]。

4 小结与展望

过去几年中, 有关植物体硫代葡萄糖苷生物代谢的研究取得了很大进步, 利用拟南芥基因组序列结合功能基因组学研究和 QTL 图谱鉴定出与硫代葡萄糖苷生物合成相关的基因。另外, 反遗传学和突变体的筛选也促进了此领域的发展。目前, 在含有硫代葡萄糖苷植物中, 可以利用基因工程这一有力工具来人为修饰硫代葡萄糖苷结构。已经表明, 内源 CYP79 表达水平的调节对硫代葡萄糖苷结构有很大的影响。而且, 外源 CYP79 的引入亦在拟南芥中产生特定硫代葡萄糖苷类型。例如产生带有芥菜香味的拟南芥等。随着科学研究的进一步深入, 通过克隆与侧链延长有关的基因、乙醛脱氢酶相关的 CYP79 以及次级修饰酶类基因, 将设计出更符合人们意愿的硫代葡萄糖苷类型。最终将开发出抗病性强和营养价值高(如改善风味和增加抗癌效应)的植物新品种。

参考文献 (References)

- [1] Bones AM *et al. Physiol Plant*, 1996, **97**: 194
- [2] Li Y *et al. Ann Appl Biol*, 1999, **134**: 45
- [3] Doughty KJ *et al. Phytochemistry*, 1995, **38**: 347
- [4] Mithen R *et al. Entomol Exp Appl*, 1996, **80**: 202
- [5] Bartlett E *et al. Entomol Exp Appl*, 1999, **91**: 163
- [6] Graser G *et al. Arch Biochem Biophys*, 2000, **378**: 411
- [7] Möllers C *et al. Physiol Plant*, 1999, **107**: 441
- [8] Kroymann J *et al. Plant Physiol*, 2001, **127**: 1077

- [9] Mithen RF *et al.* *J Sci Food Agric*, 2000, **80**: 967
[10] Wittstock U *et al.* *Trends Plant Sci*, 2002, **7**: 263
[11] Chen S *et al.* *Plant Physiol Biochem*, 2001, **39**: 743
[12] Wittstock U *et al.* *J Biol Chem*, 2000, **275**: 14659
[13] Mikkelsen MD *et al.* *Amino Acids*, 2002, **22**: 279
[14] Bak S *et al.* *Plant Physiol*, 2001, **127**: 108
[15] Höglund AS *et al.* *Plant Physiol*, 1991, **95**: 213
[16] Chen S *et al.* *Protein Expr Purif*, 1999, **17**: 414
[17] Rask L *et al.* *Plant Mol Biol*, 2000, **42**: 93
[18] Clossais-Besnard N *et al.* *J Sci Food Agric*, 1991, **56**: 25
[19] Lykkesfeldt J *et al.* *Plant Physiol*, 1993, **102**: 609
[20] Hasegawa T *et al.* *Phytochemistry*, 2000, **54**: 275
[21] Blake-Kalff MM *et al.* *Plant Physiol*, 1998, **118**: 1337
[22] Porter AJR *et al.* *Ann Appl Biol*, 1991, **118**: 461
[23] Bennett R *et al.* *Planta*, 1995, **196**: 239
[24] Kiddle GA *et al.* *J Exp Biol*, 1994, **45**: 1343

Molecular Mechanisms of Biological Metabolism of Glucosinolates in Plant

Juan Li, Zhu-Jun Zhu*

(Key Laboratory of Horticultural Plant Development and Biotechnology, Ministry of Agriculture; Department of Horticulture, the College of Agriculture and Biotechnology, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China)

Abstract Glucosinolates are important secondary metabolites found mainly in cruciferae plants. Their biological activities are due to hydrolysis products released by the action of myrosinase. In order to regulate and optimize the level of glucosinolates in the quest to improve plant nutritional qualities and to boost plant protection, the progresses on the molecular level of glucosinolates biosynthesis, degradation reaction and metabolism regulation and control were reviewed in this paper.

Key words glucosinolates; biosynthesis; degradation metabolism; molecular mechanism

Received: December 6, 2004 Accepted: April 21, 2005

This work was supported by the Sino-German Center for the Promotion of Science (GZ154, 156)

*Corresponding author. Tel/Fax: 86-571-86971354, E-mail: zhjzhu@zju.edu.cn