

# 芥子油苷代谢调控和葡萄糖信号转导研究进展

苗慧莹, 郭容芳, 赵彦婷, 汪俏梅\*

(浙江大学园艺系, 农业部园艺植物生长发育与品质控制重点开放实验室, 杭州 310058)

**摘要:** 芥子油苷是主要存在于十字花科植物中的一类次生代谢物质, 具有重要的生物学功能, 如参与植物自体免疫反应, 与植物对病原微生物侵染或昆虫攻击的防卫反应有关, 并具有抗癌活性。目前芥子油苷生物合成的主要途径已经基本阐明, 关于其代谢调控网络的研究是一个新的研究热点。葡萄糖既可满足植物生命活动所需的物质和能量, 又可以作为信号调控多种物质代谢过程, 且葡萄糖信号转导途径的相关研究已经取得较大进展。本文综述了当前芥子油苷代谢调控和糖信号转导的研究现状, 并对糖信号转导途径调节芥子油苷代谢的分子机制研究进行了展望。

**关键词:** 芥子油苷; 葡萄糖; 信号转导; 代谢调控

## Current progress in the regulation of glucosinolate metabolism and glucose signaling

MIAO Hui-Ying, GUO Rong-Fang, ZHAO Yan-Ting, WANG Qiao-Mei\*

(Key Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Quality Improvement, Ministry of Agriculture, Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310058, China)

**ABSTRACT:** Glucosinolates, mainly existing in cruciferae plants, are a group of secondary metabolites. Glucosinolates and their degradation products are known to play important roles in plant interaction with pathogens and herbivores. In addition, they are also important for human health because of the remarkable anti-carcinogenic activity. Although the core pathway of glucosinolate biosynthesis has been clarified, the regulation network of glucosinolates remains to be further elucidated. Glucose is not only a universal substance and energy source preferred by most organisms, but also a signal molecule modulating many developmental and metabolic processes. Great progress has been made in glucose signaling in recent years. Herein, we review the current progress of studies on glucosinolate metabolism and glucose signaling, and future studies on regulation mechanism of glucose signaling in glucosinolate metabolism are highlighted.

**KEY WORDS:** glucosinolate; glucose; signal transduction; metabolism regulation

## 1 引言

芥子油苷(glucosinolate)是主要存在于十字花科植物中的一类含氮含硫的植物次生代谢物质。芥子油苷及其代谢产物具有重要的生物学功能, 如参与植物自体免疫反应, 与植物对病原微生物侵染或昆虫

攻击的防卫反应有关, 并具有抗癌活性等<sup>[1-5]</sup>。芥子油苷的生物合成与代谢是一个非常复杂的过程, 受到多种信号分子的精细调控, 关于其代谢调控网络的研究已成为该研究领域中的一个新的热点。糖类物质不仅可以为生物体生长发育提供能量, 还作为一种重要的信号分子广泛参与调控生物体生长发育、代

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270343)

\*通讯作者: 汪俏梅, 博士, 教授, 浙江大学园艺系主任, 研究领域: 植物激素与次生代谢物质。E-mail: qmwang@zju.edu.cn

谢和抗性反应等重要的生命活动进程<sup>[6-9]</sup>。关于芥子油苷途径与糖信号途径之间的互作是值得深入研究的领域,本文综述了当前国内外在芥子油苷代谢调控和糖信号转导途径上的研究现状,并对今后的研究方向进行了展望。

## 2 次生代谢物质芥子油苷的特性与生物学功能

芥子油苷是一类含氮和硫的植物次生代谢物质,其种类丰富,目前已经鉴定的有120多种,十字花科植物含丰富的芥子油苷。根据氨基酸来源的不同可把芥子油苷分为脂肪类、芳香类和吲哚类三大类。在完整植物中,芥子油苷定位于细胞的液泡中,相对较为稳定,其降解酶葡萄糖硫苷酶(myrosinase)则定位于特定的蛋白体中,在正常情况下,酶和底物是分离的。但植物组织损伤后,芥子油苷可被降解产生异硫代氰酸盐(isothiocyanates,简称ITC<sub>s</sub>),硫代氰酸盐和乙腈等几种主要产物<sup>[10]</sup>。这些降解产物具有广泛的生物学效应,其中最令人瞩目的是ITC<sub>s</sub>的抗癌作用。脂肪类芥子油苷萝卜硫苷(glucoraphanin)的降解产物萝卜硫素(sulforaphane)是迄今为止发现的抗癌活性最强的一种天然植物化学物质<sup>[11]</sup>,在*Cancer Research*等权威医学期刊上的研究发现,萝卜硫素通过特异性地调节致癌代谢来强烈地阻遏癌症的发生<sup>[1,12-13]</sup>;同时还能诱导人体细胞系中癌症细胞的程序化死亡,预示了其作为化学治疗剂的潜力<sup>[14,15]</sup>。吲哚类芥子油苷水解后的产物,如3-吲哚甲醇、3-吲哚乙腈等,虽然能抑制肿瘤形成,但是在一些特定条件下还具有促进肿瘤形成的作用,并且吲哚类芥子油苷的水解产物对阶段II解毒酶的诱导作用较弱,例如,3-吲哚乙腈对阶段II解毒酶的诱导作用仅为萝卜硫素的0.5%左右;同时,这些物质还可以通过调节前致癌物的代谢活性,促进致癌物质的形成。因此,吲哚类芥子油苷具有促进和抑制肿瘤形成的双重作用。此外,芥子油苷的降解产物在植物抵御食草动物、害虫和病原微生物的防卫反应中也发挥重要作用<sup>[10,16]</sup>,异硫代氰酸盐具有抗细菌、抗真菌和抗微生物的活性,并且很可能在植物抵抗微生物、昆虫和软体动物中发挥重要作用<sup>[17-19]</sup>。吲哚类芥子油苷及其降解产物还与十字花科植物中危害最大的真菌性病害—根肿病的发育有关<sup>[20]</sup>,不同碳链长度的脂肪类芥子油苷以及不同种类的吲哚类芥子油苷其抗虫性也有

差异<sup>[16,21]</sup>。2009年1月*Science*杂志同时发表两篇关于芥子油苷代谢产物的抗真菌活性的研究论文,报道芥子油苷代谢产物是植物防御病原微生物侵害和植物先天性免疫反应重要组成部分<sup>[22]</sup>,同时也发现植物存在一条由活体细胞本身所激活的芥子油苷代谢途径,这条代谢途径产生的产物介导对真菌的广谱抗性<sup>[23]</sup>。

## 3 芥子油苷的生物合成和代谢调控网络

目前关于芥子油苷生物合成的生物化学研究已取得较大进展,通过体内标记技术,已经确定了芥子油苷生物合成的大部分中间产物,而芥子油苷合成途径的关键反应步骤也得到鉴定。所有的芥子油苷都来源于氨基酸,其中脂肪类芥子油苷来源于甲硫氨酸,芳香类来源于苯丙氨酸,吲哚类来源于色氨酸。以脂肪类芥子油苷的生物合成为例,芥子油苷的生物合成包含了3个独立的步骤:(1)侧链的伸长;(2)葡萄糖基的形成;(3)葡萄糖配基侧链的二次修饰<sup>[24]</sup>。侧链的修饰是芥子油苷种类较为丰富的原因,一般来说,脂肪类芥子油苷的侧链修饰发生较多。从2000年在拟南芥中鉴定到芥子油苷生物合成的第一个结构基因以来<sup>[25]</sup>,迄今为止已有多个芥子油苷生物合成的结构基因得到鉴定,拟南芥中芥子油苷生物合成的途径已经基本清楚<sup>[2,26]</sup>。

### 3.1 芥子油苷生物合成的调节基因

与芥子油苷生物合成的结构基因的研究相比,关于芥子油苷生物合成的调节基因的报道相对滞后。筛选芥子油苷突变体和分子遗传学研究是鉴定芥子油苷生物合成相关基因的好方法,但这类研究难度较大因而报道很少,其原因主要是测定芥子油苷含量的方法通常为高压液相色谱法(HPLC),这一方法较为昂贵费时,不适合大范围的突变体筛选。我们和美国加州大学戴维斯分校(UC DAVIS)的Abel实验室合作进行了这一研究,发展了一种快速测定芥子油苷含量和植物组织抗癌活性的醌还原酶法(Quinone reductase,简称QR)<sup>[27]</sup>,利用这一方法筛选拟南芥T-DNA活化标记系,得到多个芥子油苷含量发生显著变化的突变体,并鉴定到芥子油苷生物合成中的第一个调节基因*IQDI*(At3g09710)<sup>[28]</sup>,这一基因编码一种核蛋白,对参与萝卜硫苷生物合成的多个结构基因都有正向调节作用,在拟南芥中能显著提高有

抗癌功效的萝卜硫苷的含量, 并提高对粉纹夜蛾和蚜虫的抗性。迄今为止发现的芥子油苷生物合成的调节因子还包括 ATR1 和 OBP2 等调节吲哚类芥子油苷的转录因子。ATR1 (AtMYB34) 是 Myb 家族的一个转录因子, 其主要功能是促进 *CYP79B2*, *CYP79B3*, *CYP83B1* 等基因的表达增强, 从而使过表达的转基因植株中吲哚类芥子油苷和 IAA 的含量都增加<sup>[29]</sup>。OBP2 是属于 DOF 家族的转录因子, 其功能是促进 *CYP83B2* 的表达增强, 从而使吲哚类芥子油苷和 IAA 的含量增加。OBP2 的表达受到植物激素 (MeJA, IAA), 昆虫攻击和伤害的诱导<sup>[30]</sup>。目前已经发现 Myb 家族的多个转录因子参与芥子油苷的调控, 如 MYB51 和 MYB122 参与对吲哚类芥子油苷的调控, 而 MYB28, MYB29 和 MYB76 则参与对脂肪类芥子油苷的调控<sup>[31,32]</sup>。各类 MYB 调节因子功能上部分冗余但又各有特点。就脂肪族芥子油苷的调节因子 MYB28、MYB29 和 MYB76 而言, MYB28 起主导作用, 可特异性激活脂肪族芥子油苷合成关键基因 *MAM1*, *MAM3*, *CYP79F1*, *CYP79F2*, *CYP83A1*, *AtST5b*, *AtST5c* 的表达; MYB29 与 MYB76 可部分补偿 MYB28 的缺失, MYB76 可与 MYB28、MYB29 相呼应加速调节芥子油苷的生物合成<sup>[33]</sup>, 但不能独立调节 *BCAT4*, *MAM1*, *CYP79F1* 及 *CYP83A1*<sup>[34]</sup>; 双突变体 *myb28myb29* 中脂肪族芥子油苷完全缺失<sup>[35]</sup>。而吲哚族的三种调节因子 MYB34、MYB51 和 MYB122 间也存在功能冗余, 任何一种的缺失都会导致吲哚族芥子油苷积累的减少, 其中 MYB122 只有在 MYB51 存在的前提下才能上调吲哚族芥子油苷的生物合成<sup>[36]</sup>。

### 3.2 芥子油苷生物合成的代谢调控网络

芥子油苷的生物合成及其调节是一个非常复杂的过程。除了遗传因素之外, 芥子油苷的合成还受到一些其它因子的调节, 如在植物不同发育阶段, 不同器官和组织中芥子油苷合成有差异<sup>[37]</sup>。许多外源因子, 如硫和氮的水平、水势、光、机械损伤、动物捕食、病原体侵染等影响芥子油苷的生物合成<sup>[35,38-40]</sup>。对于互相拮抗的 SA 和 JA 途径, 抑制 JA 信号或者增强 SA 信号均会引起芥子油苷积累的减少, 反之亦然; 而 ABA 对芥子油苷的合成表现出增强效应<sup>[41-46]</sup>。钾缺乏引起总芥子油苷的积累增加的同时也会改变芥子油苷的种类<sup>[47]</sup>。由于植物细胞的各种代谢途径之

间存在着不同层次上的相互作用, 2009 年, 陈思学等发现植物的初生代谢 (氨基酸代谢) 与次生代谢 (芥子油苷代谢) 之间也存在相互作用<sup>[48]</sup>, 因此芥子油苷生物合成的代谢调控网络解析成为当今芥子油苷研究领域中的一个新的热点。

## 4 葡萄糖信号转导与次生代谢物质

糖类物质不仅可以为生物体生长发育提供能量, 还可作为一种重要的信号分子广泛参与调控生物体生长发育、代谢和抗性反应等重要的生命活动进程<sup>[49]</sup>。近年来在模式植物拟南芥中, 葡萄糖信号网络中的几个关键因子也相继被克隆。其中包括葡萄糖胞内受体 HXK1 (己糖激酶 1)<sup>[50]</sup>, 依赖于 HXK1 的葡萄糖信号可以影响植物的生长, 并且此过程依赖于外源葡萄糖的浓度及植物对葡萄糖的敏感性<sup>[7]</sup>。当然也存在不依赖于 HXK1 的葡萄糖信号感知和转导途径, 比如糖诱导的花青素的积累过程及果糖的信号转导<sup>[51-53]</sup>。在拟南芥中, 位于细胞膜上的调控植物细胞增殖的 G 蛋白信号蛋白 1 (AtRGS1) 参与了对葡萄糖信号的感知, 并且不依赖于 HXK1<sup>[54]</sup>。过去的研究表明, 葡萄糖信号调控是个相当复杂的网络, 并且葡萄糖信号转导与植物激素之间的互作也有相关报道进行了阐述<sup>[55,56]</sup>。值得一提的是, 葡萄糖信号转导途径中的多个作用元件都与 ABA 生物合成以及信号转导组分是等位基因, 如 ABA2、ABI4 和 ABI5 等<sup>[7,8]</sup>。糖类物质对植物次生代谢物质的调控也有一些报道, 其中以糖诱导花青素生物合成机制的研究比较透彻<sup>[53]</sup>, 而且 Loreti 等<sup>[57]</sup>的研究表明在这个过程中植物激素以与葡萄糖互作的形式参与其中。本实验室前期的研究发现, 糖可以显著增加多种芸薹属蔬菜中的有益健康的化合物的积累, 如花青素、芥子油苷等<sup>[58,59]</sup>。Gigolashvili 等<sup>[34]</sup>的研究发现葡萄糖可以激活脂肪族重要调节因子 MYB28 的表达, Li 等<sup>[60]</sup>的基因芯片数据也显示葡萄糖处理可快速上调 *MYB28* 基因的表达。

## 5 结 论

葡萄糖信号转导途径是目前植物中研究的较为透彻的植物细胞信号转导途径之一, 关于这一信号转导途径在植物的环境适应性和能量中的作用, 以及和植物激素等信号之间的互作等已研究较为深入, 但糖信号转导途径对次生代谢物质代谢的调节作用

还鲜有报道。与之类似,关于芥子油苷的代谢途径也已经较为清楚,因此,关于芥子油苷途径与其他途径之间的互作是值得深入研究的领域,糖信号转导途径对次生代谢物质芥子油苷代谢的调节作用这一科学问题有待阐明,进一步从分子遗传学角度阐明糖信号途径调控芥子油苷代谢的途径与分子机理,不仅可以为植物细胞信号之间的互作和芥子油苷的代谢调控网络研究提供实验体系和理论依据,而且可以为通过化学调控和遗传工程的方法进行芸薹属作物的品质改良和抗性提高提供技术支撑,因而具有重要的理论意义和实践价值。

### 参考文献

- [1] Fahey JW, Zhang Y, Talalay P. Broccoli sprouts: an exceptionally rich source of inducers of enzymes that protect against chemical carcinogens[J]. PNAS, 1997, 94(19): 10367–10372.
- [2] Grubb CD, Abel S. Glucosinolate metabolism and its control[J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(2): 89–100.
- [3] Kos M, Houshyani B, Wietsma R, et al. Effects of glucosinolates on a generalist and specialist leaf-chewing herbivore and an associated parasitoid[J]. Phytochemistry, 2012, 77: 162–170.
- [4] Saavedra MJ, Dias C, Martinez-Murcia A, et al. Antibacterial effects of glucosinolate-derived hydrolysis products against enterobacteriaceae and enterococci isolated from pig ileum segments[J]. Foodborne Pathog Dis, 2012, 9: 338–345.
- [5] Yatusевич R. Analysis of the MYB28, MYB29 and MYB76 transcription factors involved in the biosynthesis of aliphatic glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. PhD thesis, Universität zu Köln. 2008.
- [6] Bolouri-Moghaddam MR, Le Roy K, Xiang L, et al. Sugar signalling and antioxidant network connections in plant cells[J]. Febs Journal, 2010, 277: 2022–2037.
- [7] Raman M, Rolland F, Sheen J. Sugar sensing and signaling. *The Arabidopsis Book*. 2008: 1–22
- [8] Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J. Sugar Sensing and Signaling in Plants: Conserved and Novel Mechanisms[J]. Annu Rev Plant Biol, 2006, 57: 676–709.
- [9] Smeekens S, Ma J, Hanson J, et al. Sugar signals and molecular networks controlling plant growth[J]. Curr Opin Plant Biol, 2010, 13: 273–278.
- [10] Poulton JE, Moller BL. Glucosinolates[J]. Meth Plant Biochem, 1993, 9: 209–237.
- [11] Fahey JW, Haristoy X, et al. Sulforaphane inhibits extracellular, intracellular, and antibiotic-resistant strains of *Helicobacter pylori* and prevents benzo[a]pyrene-induced stomach tumors[J]. PNAS, 2002, 99 (11): 7610–7615.
- [12] Hecht SS. Chemoprevention of cancer by isothiocyanates modifiers of carcinogen metabolism[J]. J Nutr, 1999, 129: 768–774.
- [13] Zhang YS, Talalay P. Mechanism of differential patencies of isothiocyanates as inducers of anticarcinogenic phase 2 enzymes [J]. Cancer Res, 1998, 58: 4632–4639.
- [14] Fimognari C, Nusse M. Growth inhibition, cell-cycle arrest and apoptosis in human T-cell leukemia by the isothiocyanate sulforaphane[J]. Carcinogenesis, 2002, 23(4): 581–586.
- [15] Chiao JW, Chung FL, Kancherla R, et al. Sulforaphane and its metabolite mediate growth arrest and apoptosis in human prostate cancer cells[J]. Int J Oncol, 2002, 20(3): 631–636.
- [16] Kliebenstein DJ, Kroymann J, Mitchell-Olds T, et al. The glucosinolate–myrosinase system in an ecological and evolutionary context[J]. Curr Opin Plant Biol, 2005, 8: 264–271.
- [17] Fenwick GR, Heaney RK, Mullin WJ. Glucosinolates and their breakdown products in food and food plant[J]. CRC Crit Rev Food Sci Nutr, 1983, 18: 123–201.
- [18] Tierens KF, Thomma BP, Brouwer M, et al. Study of the role of antimicrobial glucosinolate-derived isothiocyanates in resistance of *Arabidopsis* to microbial pathogens[J]. Plant Physiol, 2001, 125(4): 1688–1699.
- [19] Sellam A, et al. In vitro antifungal activity of brassinin, camalexin and two isothiocyanates against the crucifer pathogens *Alternaria brassicicola* and *Alternaria brassicae*[J]. Plant Pathol, 2007, 56: 296–301.
- [20] Ludwig-Müller J, Piaper K, Ruppel M, et al. Indole glucosinolate and auxin biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. glucosinolate mutants and the development of club root disease[J]. Planta, 1999, 208: 409–419.
- [21] Kim JH, Jander G. *Myzus persicae* (green peach aphid) feeding on *Arabidopsis* induces the formation of a deterrent indole glucosinolate[J]. Plant J, 2007, 49:1008–1019.
- [22] Clay N K, Adio A M, Denoux C, et al. Glucosinolate metabolites required for an *Arabidopsis* Innate Immune Response[J]. Science, 2009, 323: 95–101.
- [23] Bednarek P, Pislewska-Bednarek M, Svatos A, et al. A glucosinolate metabolism pathway in living plant cells mediates broad-spectrum antifungal defense[J]. Science, 2009, 323: 101–106.
- [24] Halker BH, Du L. The biosynthesis of glucosinolates[J]. Trends Plant Sci, 1997, 2: 425–431.
- [25] Quiros HC, Magrath R, McCallum D, et al.  $\alpha$ -Keto acid elongation and glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Theor Appl Genet, 2000, 101: 429–437
- [26] Sønderby IE, Geu-Flores F, Halkier BA. Biosynthesis of glucosinolates—gene discovery and beyond[J]. Trends Plant Sci, 2010, 15: 283–290.
- [27] Wang QM, Grubb CD, Abel S. Direct analysis of single leaf discs

- for chemopreventive Glucosinolates[J]. *Phytochem analysis*, 2002, 13: 152–157.
- [28] Levy M, Wang QM, Kaspi R, *et al.* Arabidopsis IQD1, a novel calmodulin-binding nuclear protein, stimulates glucosinolate accumulation and plant defense[J]. *Plant J*, 2005, 43: 79–96.
- [29] Celenza JL, Quiel JA, Smolen GA, *et al.* The Arabidopsis ATR1 Myb Transcription Factor Controls Indolic Glucosinolate Homeostasis[J]. *Plant Physiol*, 2005, 137: 253–262.
- [30] Skirycz A, Reichelt M, Burow M, *et al.* DOF transcription factor AtDof1.1(OBP2) is part of a regulatory network controlling glucosinolate biosynthesis in Arabidopsis[J]. *Plant J*, 2006, 47: 10–24.
- [31] Hirai MY, Sugiyama K, Sawada Y, *et al.* Omics-based identification of Arabidopsis Myb transcription factors regulating aliphatic glucosinolate biosynthesis[J]. *PNAS*, 2007, 104 (15): 6478–6483.
- [32] Gigolashvili T, Berger B, Flugge U. Specific and coordinated control of indolic and aliphatic glucosinolate biosynthesis by R2R3-MYB transcription factors in Arabidopsis thaliana[J]. *Phytochem Rev*, 2009, 8–13.
- [33] Gigolashvili T, Berger B, Mock HP, *et al.* The transcription factor HIG1/MYB51 regulates indolic glucosinolate biosynthesis in Arabidopsis thaliana[J]. *Plant J*, 2007, 50: 886–901.
- [34] Toufih K, Brady SM, Austin R, *et al.* The Botany Array Resource: e-Northern, expression angling, and promoter analyses[J]. *Plant J*, 2005, 43: 153–163.
- [35] Beekwilder J, van Leeuwen W, van Dam NM, *et al.* The impact of the absence of aliphatic glucosinolates on insect herbivory in Arabidopsis[J]. *PLoS One*, 2008, 3(4): e2068.
- [36] Gigolashvili T, Yatusевич R, Berger B, *et al.* The R2R3-MYB transcription factor HAG1/MYB28 is a regulator of methionine-derived glucosinolate biosynthesis in Arabidopsis thaliana[J]. *The Plant*, 2007, 51: 247–261.
- [37] Brown PD, Tokuhisa JG, Reichelt M, *et al.* Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of Arabidopsis thaliana[J]. *Phytochemistry*, 2003, 62: 471–481.
- [38] Kiddle GA, Doughty KJ, Wallsgrove R M. Salicylic acid-induced accumulation of glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus L.*) leaves[J]. *J Exp Bot*, 1994, 45: 1343–1346.
- [39] Bones AM, Rossitar JT. The myrosinase-glucosinolate system, its organization and biochemistry[J]. *Physiol Phant*, 1996, 97: 194–208.
- [40] Fan J, Crooks C, Creissen G, *et al.* Pseudomonas sax genes overcome aliphatic isothiocyanate-mediated non-host resistance in Arabidopsis[J]. *Sci STKE*, 2011, 331: 1185–1188.
- [41] Bano A. Nutritive values of *Brassica campestris L.* oil as affected by growth regulator treatments[J]. *J Chem Soc Pak*, 2010, 31: 819–822.
- [42] Chen YZ, Yan XF, Chen SX. Bioinformatic analysis of molecular network of glucosinolate biosynthesis[J]. *Comput Biol Chem*, 2011, 35: 10–18.
- [43] Kliebenstein DJ, Figuth A, Mitchell-Olds T. Genetic architecture of plastic methyl Jasmonate response in Arabidopsis thaliana[J]. *Genetics*, 2002, 161: 1685–1696.
- [44] Liu QX, Guo J, Yan XF. Effect of exogenous jasmonic acid on glucosinolate content in Arabidopsis thaliana rosette leaves[J]. *J Northeast Agric Univ*, 2011, 42: 133–137.
- [45] Mewis I, Appel HM, Hom A, *et al.* Major signaling pathways modulate Arabidopsis glucosinolate accumulation and response to both phloem-feeding and chewing insects[J]. *Plant Physiol*, 2005, 138: 1149–1162.
- [46] Mikkelsen MD, Petersen BL, Glawischnig E, *et al.* Modulation of CYP79 Genes and Glucosinolate Profiles in Arabidopsis by Defense Signaling Pathways[J]. *Plant Physiol*, 2003, 131: 298–308.
- [47] Troufflard S, Mullen W, Larson RT, *et al.* Potassium deficiency induces the biosynthesis of oxylipins and glucosinolates in Arabidopsis thaliana[J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 172
- [48] He Y, Mawhinney TP, Preuss ML, *et al.* A redox active isopropylmalate dehydrogenase functions in the biosynthesis of glucosinolates and leucine in Arabidopsis[J]. *Plant J*, 2009, 60(4): 679–690.
- [49] Hanson J, Smeekens S. Sugar perception and signaling—an update[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2009, 12: 562–567
- [50] Moore B, Zhou L, Rolland F, *et al.* Role of the Arabidopsis glucose sensor HXK1 in nutrient, light, and hormonal signaling[J]. *Science*, 2003, 300: 332–336
- [51] Li P, Wind JJ, Shi X, *et al.* Fructose sensitivity is suppressed in Arabidopsis by the transcription factor ANAC089 lacking the membrane-bound domain[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 3436–3441.
- [52] Teng S, Keurentjes J, Bentsink L, *et al.* Sucrose-specific induction of anthocyanin biosynthesis in Arabidopsis requires the MYB75/PAP1 gene[J]. *Plant Physiol*, 2005, 139: 1840–1852.
- [53] Xiao W, Sheen J, Jang JC. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development[J]. *Plant Mol Biol*, 2000, 44: 451–461.
- [54] Grigston JC, Osuna D, Scheible WR, *et al.* D-Glucose sensing by a plasma membrane regulator of G signaling protein, AtRGS1[J]. *FEBS Lett*, 2008, 582(25–26): 3577–3584.
- [55] Dekkers BJW, Schuurmans JAMJ, Smeekens SCM. Interaction

- between sugar and abscisic acid signalling during early seedling development in Arabidopsis[J]. *Plant Mol Biol*, 2008, 67: 151–167.
- [56] Gazzarrini S, McCourt P. Genetic interactions between ABA, ethylene and sugar signaling pathways[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2001, 4: 387–391.
- [57] Loreti E, Povero G, Novi G, *et al.* Gibberellins, jasmonate and abscisic acid modulate the sucrose induced expression of anthocyanin biosynthetic genes in Arabidopsis[J]. *New Phytol*, 2008, 179: 1004–1016.
- [58] Guo RF, Yuan GF, Wang QM. Sucrose enhances the accumulation of anthocyanins and glucosinolates in broccoli sprouts[J]. *Food Chem*, 2011, 129: 1080–1087.
- [59] Wei J, Miao HY, Wang QM. Effect of glucose on glucosinolates, antioxidants and metabolic[59]enzymes in *Brassica* sprouts[J]. *Sci Hortic*, 2011, 129: 535–540.
- [60] Li YH, Lee KK, Walsh S, *et al.* Establishing glucose-and ABA-regulated transcription networks in Arabidopsis by microarray analysis and promoter classification using a Relevance Vector Machine[J]. *Genome Res*, 2006, 16: 414–427.

(责任编辑: 赵静)

### 作者简介



苗慧莹, 硕士研究生, 研究方向: 葡萄糖信号对芥子油苷合成代谢的调控机制。

E-mail: hnmhy1988@126.com



汪俏梅, 博士, 教授, 浙江大学园艺系主任, 研究领域: 植物激素与次生代谢物质。

E-mail: qmwang@zju.edu.cn

## “动物源食品兽药残留检测”专题约稿

兽药残留已逐渐成为人们普遍关注的一个社会热点问题。近年来兽药残留引起食物中毒和影响畜禽产品出口的报道越来越多。药物残留不仅可以直接对人体产生急性慢性毒性作用, 引起细菌耐药性的增加, 还可以通过环境和食物链的作用间接对人体健康造成潜在危害。

鉴于此, 本刊特别策划了“动物源食品兽药残留检测”专题, 由国家食品安全风险评估中心赵云峰教授担任专题主编, 围绕动物源食品中兽药残留的**检测方法(检测新技术, 快速检测技术, 多残留检测技术等)**、**残留分布与消除规律**、**风险评估**、**检测机理**等多方面展开讨论, 计划在2013年初出版。编辑部特向各位专家诚征惠稿, 综述、研究论文均可, 以期进一步提升该专题的学术质量和影响力。请在2012年12月15日前通过网站或Email投稿。我们将快速处理并优先发表专题论文。

### 投稿方式:

网站: www.chinafoodj.com

Email: jfoodsqa@126.com

《食品安全质量检测学报》编辑部