

孙夏莉,臧运祥,徐义康,等. *CYP79B2/B3* 基因在吲哚族硫苷与 IAA 代谢中的功能研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(14):50-54.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2020.14.008

CYP79B2/B3 基因在吲哚族硫苷与 IAA 代谢中的功能研究进展

孙夏莉,臧运祥,徐义康,许双双

(浙江农林大学农业与食品科学学院/浙江省农产品品质改良技术研究重点实验室,浙江杭州 311300)

摘要:吲哚族硫苷与吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid,简称 IAA)在十字花科植物生长发育和防御过程中发挥了重要作用。*CYP79B2/B3* 基因催化生成的吲哚乙醛肟(IAOx)是这 2 条代谢途径的共同前体物,因此,阐明 *CYP79B2/B3* 基因在吲哚族硫苷与 IAA 代谢平衡中的作用,对于十字花科植物生长发育调控及病虫害防御研究具有重要意义。本文对吲哚族硫苷合成途径、IAA 合成途径及 *CYP79B2/B3* 基因在 2 条代谢途径中的功能研究进展进行了综述。

关键词:*CYP79B2/B3*;吲哚族硫苷;IAA;代谢途径;功能分化

中图分类号:Q945.18;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2020)14-0050-05

十字花科植物富含一类具有抗病虫功能的重要次生代谢物质——硫代葡萄糖苷(简称硫苷),其水解产物具有较强的抗病虫能力^[1]。硫苷由硫代葡萄糖基、磺酸肟和源于不同氨基酸的 R 侧链 3 个部分组成。根据侧链基团的种类和性质不同,可将其分为脂肪族、芳香族和吲哚族硫苷 3 类^[2]。吲哚族硫苷与吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid,简称 IAA)的合成具有共同的前体物——吲哚乙醛肟(IAOx),由 *CYP79B2/B3* 催化形成(图 1)^[3]。模式植物拟南芥中有 *CYP79B2*、*CYP79B3* 等 2 个基因,而白菜等十字花科蔬菜中含有多个拷贝的 *CYP79B2/B3* 基因。因此,阐明 *CYP79B2/B3* 基因参与吲哚族硫苷与 IAA 代谢平衡的分子机制,可为十字花科植物生长发育调控及其对害虫、病原菌的防御研究提供理论基础。本文拟围绕吲哚族硫苷与 IAA 代谢,对 *CYP79B2/B3* 基因在 2 条代谢途径中的功能研究进展进行简要综述,以便为他人开展相关研究提供参考。

1 *CYP79B2/B3* 基因在吲哚族硫苷代谢途径中的功能

1.1 硫苷的作用

硫代葡萄糖苷是源于氨基酸的含氮硫阴离子的植物次级代谢产物,目前自然界中已发现 200 多种硫代葡萄糖苷,其中模式植物拟南芥中约有 40 种硫代葡萄糖苷^[4-5]。硫苷水解产物,如异硫氰酸酯、腈类和硫代氰酸酯等对草食动物和多种微生物具有抵御作用,近年来又因个别组分的强效抗癌、抗氧化作用而引起植物学、医学、生物学、食品科学等众多学科研究者的关注。前人的研究表明,吲哚族硫苷对草食性动物具有威慑作用,并且有助于预防害虫和影响昆虫产卵,是构成植物防御体系不可或缺的一部分^[6-8]。此外,吲哚族硫苷水解产物吲哚-3-甲醇可以通过控制Ⅰ相酶与Ⅱ相酶活性来预防前列腺癌、肺癌、膀胱癌、食道癌等,能通过多条途径预防肿瘤发生,促进机体抗氧化物的生成^[9-11]。

1.2 吲哚族硫苷的合成途径

吲哚族硫苷的合成底物源于色氨酸。拟南芥中含有 4 种吲哚族硫苷,分别是吲哚-3-甲基硫苷、1-甲氧基-吲哚-3-甲基硫苷、4-羟基-吲哚-3-甲基硫苷和 4-甲氧基-吲哚-3-甲基硫苷^[12-14]。

目前拟南芥中吲哚族硫苷的合成途径已经较为清楚。先由分支酸盐经邻氨基苯甲酸酶(AS)催

收稿日期:2019-08-20

基金项目:国家自然科学基金(编号:31572130、31000916);浙江省自然科学基金(编号:LY14C150005、Y3090538)。

作者简介:孙夏莉(1990—),女,浙江舟山人,硕士研究生,研究方向为蔬菜品质调控与分子机理。E-mail:1367201782@qq.com。

通信作者:臧运祥,博士,教授,硕士生导师,研究方向为园艺作物品质生理、生物技术与分子育种。E-mail:yxzang@zafu.edu.cn。

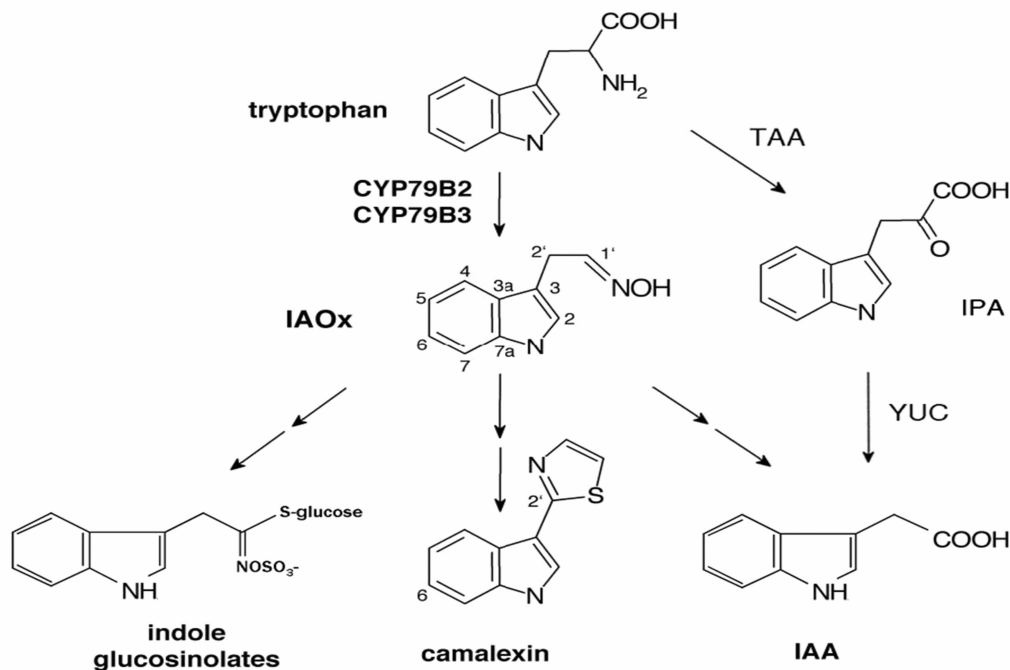


图1 拟南芥中色氨酸代谢途径

化反应形成邻氨基苯甲酸,经过多步反应后形成吲哚,再经色氨酸合成酶 B(TSB)催化形成色氨酸;然后由细胞色素 P450 酶 CYP79B2 和 CYP79B3 催化生成吲哚-3-乙醛肟(IAOx)^[15];再然后,在单加氧酶 CYP83B1 的催化作用下形成不稳定的吲哚-3-甲基酸式硝基化合物,进入吲哚族硫苷合成途径;随后,通过非酶促反应或谷胱甘肽硫转移酶(GSTF9 和 GSTF10)的作用获得半胱氨酸或由谷胱甘肽(GSH)提供的硫,生成 S-吲哚-3-甲基-硫代氧肟,经 γ -谷氨酰多肽合成酶 GGPI 和 C-S 裂解酶 SUR1(C-S lyase)催化生成硫代肟基酸^[16-17];之后,在葡萄糖基转移酶 UGT74B1 的催化作用下发生糖基化而形成脱硫硫苷^[18];最后,经硫酸根转移酶 AtST5a 酸化生成完整的吲哚族硫苷,其核心结构再经过羟基化、甲基化、葡萄糖基化等次级修饰而形成不同的吲哚族硫苷^[19]。

硫苷的合成涉及许多因素,转录调控网络复杂。研究发现,MYB 类转录因子(MYB34、MYB51 和 MYB122)在参与硫苷生物合成的过程中能特异地调控吲哚族硫苷的合成。MYB34 被认为是色氨酸代谢的正向调节因子,在过量表达突变体中发现 CYP79B2、CYP79B3 和 CYP83B1 的表达量均显著增加,吲哚族硫苷的含量增加了约 10 倍^[20-21]。当合成基因突变导致吲哚族硫苷缺失时,MYB34 的转录水平大幅提升,说明 MYB34 在植物吲哚族硫苷含量

缺失时被激活。机械损伤可以诱导 MYB51 过量表达,从而调控 CYP79B2、CYP79B3、CYP83B1、UTG74B1、At ST5a 等表达,引起植物体内吲哚族硫苷大量积累^[22]。

MYB34、MYB51 和 MYB122 能促进植物根、芽中吲哚族硫苷的生物合成,MYB122 在此过程中可能协助 MYB34 起辅助作用。在 myb34、myb51、myb122 三重突变体中没有检测到吲哚族硫苷,说明这 3 个 MYB 因子对于吲哚族硫苷的合成是必不可少的^[23]。有研究发现,IQD1 和 OBP2 可能是间接调控因子,IQD1 对吲哚族硫苷、脂肪族硫苷都具有正向调节作用,OBP2 则是通过提高 CYP83B1 的表达量来增加吲哚族硫苷含量^[24-26]。

1.3 CYP79B2/B3 基因在代谢途径中的功能

Hull 等将拟南芥 CYP79B2 和 CYP79B3 基因转入酵母后发现,这 2 个基因均能将色氨酸转化为吲哚-3-乙醛肟,并且 CYP79B2 基因的过表达使得拟南芥产生抵抗毒性的色氨酸类似物^[27]。Zhao 等通过在拟南芥中过表达 CYP79B2 和 CYP79B3 基因发现,转基因植株中吲哚族硫苷和生长素含量均显著提高,而拟南芥 CYP79B2/B3 双突变体中则完全缺失吲哚族硫苷,存在较低含量的生长素,说明这 2 个酶都能催化吲哚-3-乙醛肟合生长素和吲哚族硫苷^[28]。CYP79B2 在氨基酸水平上与 CYP79B3 有 85% 的同源性。一般来说,CYP79B2 在氨基酸水

平上与其他 *CYP79* 显示出 44% ~ 67% 的相似性,这可能解释了两者存在功能上的冗余^[29]。研究发现,参与色氨酸代谢的 *CYP79B2*、*CYP79B3* 基因在 1 $\mu\text{mol/L}$ 2,4-D 上生长的拟南芥中被诱导表达,导致吲哚硫苷积累量增加。在生长素水平高的 *sur1* 中,*CYP79B2*、*CYP79B3* 被诱导,从而增加了 IAOx 产量,并增强了超根性表型,这说明 *CYP79B2*、*CYP79B3* 酶通过催化生成 IAOx 进入吲哚族硫苷和 IAA 代谢途径^[30]。

Mikkelsen 等指出,*CYP79B2* 不仅在植物叶片、茎、花和根部可诱导,而且在植物根中的表达量最高;另外关于 *CYP79B2* 的 GUS 报告基因表达研究发现,GUS 报告基因在植物幼苗期根系中有较高表达量,在子叶中部分表达,而在老叶中的表达很弱,*CYP79B2* 的表达模式与拟南芥中吲哚族硫苷的分布非常对应^[29]。拟南芥 *cyp79b2* 突变体中吲哚族硫苷含量比 *cyp79b3* 突变体高^[28]。以上研究结果说明,与 *CYP79B2* 相比,在吲哚族硫苷合成过程中,*CYP79B3* 可能发挥更重要的作用。

2 *CYP79B2/B3* 基因在 IAA 代谢途径中的功能

2.1 IAA 合成途径

吲哚-3-乙酸是植物体内最主要的天然活性生长素,调节、参与植物的生长发育和多种生理过程,特别是植物细胞生长和分裂、植株向地性和向光性的形成、主侧根及下胚轴生长、维管束发育和花器官形成等形态构建过程^[31]。按照合成底物的不同,IAA 合成途径被分为依赖于色氨酸的途径和不依赖于色氨酸的途径^[32-33]。在十字花科植物中,IAA 合成主要依赖色氨酸途径,依据中间产物又可分为吲哚丙酮酸(indole-3-pyruvic acid,简称 IPA)途径、吲哚乙醛肟(indole-3-acetaldoxime,简称 IAOx)途径、色胺(tryptamine)途径和吲哚乙酰胺(indole-3-acetamide,简称 IAM)途径 4 条支路。遗传学和酶学研究发现,*TAA* 和 *YUC* 基因在合成植物 IAA 的过程中是必需的,*TAA1* 是吲哚丙酮酸合成途径中的关键基因,其编码蛋白催化色氨酸转化为吲哚-3-丙酮酸,最后生成 IAA,*YUCCA* 是色胺途径中的限速酶,可经羟基化形成 *N*-羟基色胺,脱羧后形成 IAOx,最后由多步反应转化为生长素。IAA 的合成途径复杂,且途径之间存在交叉。IPA 途径被证实是拟南芥中主要的 IAA 生物合成途径^[34]。吲哚乙醛肟途径被研究人员普遍认为不是植物体

内主要的 IAA 合成途径,却是十字花科植物防御体系中的一个重要调控环节,与吲哚族硫苷的合成存在相关性。

2.2 *CYP79B2/B3* 基因在吲哚乙醛肟代谢途径中的功能

前人的研究结果表明,*CYP79B2* 基因的过表达会使植物体内 IAA 含量明显提高,但在 *cyp79B2* 和 *cyp79B3* 双突变体中,植物则表现出幼苗下胚轴变短、长势低矮的表型,体内 IAA 含量较低,合成速率降低^[35]。拟南芥中吲哚乙醛肟途径中 IAA 的生物合成过程已经明确,即 *CYP79B2/B3* 蛋白将色氨酸转化为吲哚-3-乙醛肟,再经过吲哚-3-乙醛肟生成 IAA,或者生成吲哚-3-乙腈,在腈水解酶作用下生成 IAA^[21,36]。

此外,研究还发现 *CYP79B2/B3* 双突变体在 26 $^{\circ}\text{C}$ 条件下时 IAA 活性显著下降,突变体植株呈现生长素缺乏表型^[37];当温度升高至 29 $^{\circ}\text{C}$ 时,在剥离的胚轴中 IAA 的合成速率大幅度提高。这说明在拟南芥中,吲哚乙醛肟途径的 IAA 合成还受到特定温度的影响^[38]。

有研究发现,将拟南芥 *CYP79B2* 基因与 *CYP79B3* 基因分别转入大白菜中后,在转 *CYP79B2* 基因的试验中由于 IAA 的过量积累而未能获得转基因植株,而在转 *CYP79B3* 的试验中获得了转基因植株,但表现出 IAA 过量合成的性状^[39-41]。以上结果说明,在 IAA 合成的过程中,与 *CYP79B3* 基因相比,*CYP79B2* 基因可能发挥更重要的作用。而当这 2 个基因与吲哚族硫苷合成途径中的 *CYP83B1* 基因一起被转入大白菜中时,获得的转基因植株积累的吲哚族硫苷和表现型与对照相似。以上结果表明,*CYP83B1* 基因的高效表达可以将大量 IAOx 引入吲哚族硫苷合成途径,从而避免 IAA 的过量合成。

3 吲哚族硫苷与 IAA 代谢的关系

IAA 的另一条合成途径是色氨酸经由 TAA(色氨酸氨基转移酶)与 YUCCAs 催化形成^[34,40-41]。它与 *CYP79B2/CYP79B3* 催化的 IAA 合成途径互补,所以在拟南芥 *cyp79b2/cyp79b3* 双突变体中仍能检测到较高含量的 IAA。然而,在拟南芥 *cyp79b2/cyp79b3* 双突变体中检测不到吲哚族硫苷或亚麻荠素,表明由 *CYP79B2/B3* 催化的吲哚族硫苷或亚麻荠素的合成途径是唯一的^[28,42]。

吲哚族硫苷合成后大部分储存在植物细胞组

织液泡中,由于不具有挥发性,又与黑芥子酶存在空间上的隔离,因此结构较为稳定。当遭遇动物啃食或机械外力造成细胞破碎时,会与特定蛋白体中的黑芥子酶发生不可逆的水解反应,产生不同种类的生物活性物质。温度、压强、酸碱性和时间等多个因子对硫苷降解都有影响^[43-44]。有研究发现,在酸性条件下(如 pH 值为 2~5 时)且存在亚铁离子时,主要产生腈类物质,吲哚-3-乙腈经腈水解酶水解反应,最后生成吲哚-3-乙酸。

在生物合成途径中,IAOx 是主要代谢产物和次级代谢产物的重要分支点,其下游基因(*CYP83B1*、*CS*-裂合酶基因或 *UGT74B1* 基因)的丢失会导致 IAA 过量产生^[45-46]。目前在拟南芥中已经鉴定出生长素含量增加的突变体,并且发现 *sur1* 可以编码 C-S 裂解酶,参与吲哚族硫苷的合成^[39]。而与之相似的 *sur2* 则可编码 *CYP83B1*。在 *sur2cyp83B1* 突变体中,IAOx 转化吲哚族硫苷的途径被阻断,导致 IAOx 更多地向 IAA 转化^[47]。以上分析说明,在吲哚族硫苷和 IAA 的合成过程中存在竞争反应底物的关系。近年来的生化分析结果表明,在拟南芥中大部分吲哚-3-乙醛肟是在 *CYP79B* 途径中产生的,推测吲哚-3-乙醛肟的合成与转变为生长素的过程是耦合在一起的,而与吲哚-3-乙醛肟转变为硫代葡萄糖苷的过程不是耦合在一起的^[48]。色胺途径产生的色胺以及植物体内形成的 *N*-羟基色胺可抑制 *CYP83B1* 酶的活性,降低吲哚族硫苷的生成量,于是吲哚-3-乙醛肟参与生长素合成过程中。吲哚族硫苷在 Fe^{2+} 存在的条件下可水解生成吲哚-3-乙腈,经腈水合酶催化生成 IAA,并诱导 *CYP83B1/sur2* 和 *UGT74B1* 基因的表达,说明 IAA 与吲哚族硫苷合成有协同调节作用^[49]。

4 展望

亚麻芥素只存在于拟南芥、荠菜等少数十字花科植物中,在大白菜植株中尚未检测到亚麻芥素。因此,大白菜可以作为研究吲哚族硫苷与 IAA 代谢平衡调控的模式植物。以吲哚族硫苷与 IAA 代谢的共同前体物吲哚乙醛肟为切入点,阐明 *CYP79B2/B3* 基因参与吲哚族硫苷(参与植物的病虫害防御反应)与 IAA(调控植物的生长发育过程)代谢平衡的分子机制,可为十字花科植物生长发育调控及其对害虫、病原菌的防御研究提供理论基础。

参考文献:

- [1] Grubb C D, Abel S. Glucosinolate metabolism and its control[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(2): 89-100.
- [2] Klopsch R, Witzel K, Börner A, et al. Metabolic profiling of glucosinolates and their hydrolysis products in a germplasm collection of *Brassica rapa* turnips[J]. Food Research International, 2017, 100(3): 392-403.
- [3] Bende J, Celenza J L. Indolic glucosinolates at the crossroads of tryptophan metabolism[J]. Phytochemistry Reviews, 2009, 8(1): 25-37.
- [4] Ishida M, Hara M, Fukino N, et al. Glucosinolate metabolism, functionality and breeding for the improvement of Brassicaceae vegetables[J]. Breeding Science, 2014, 64(1): 48-59.
- [5] Kliebenstein D J, Kroymann J, Brown P, et al. Genetic control of natural variation in *Arabidopsis* glucosinolate accumulation[J]. Plant Physiology, 2001, 126(2): 811-825.
- [6] Kim J H, Jander G. *Myzus persicae* (green peach aphid) feeding on *Arabidopsis* induces the formation of a repellent indole glucosinolate[J]. The Plant Journal, 2007, 49(6): 1008-1019.
- [7] Bednarek P, Pislewski - Bednarek M, Svatos A, et al. A glucosinolate metabolism pathway in living plant cells mediates broad-spectrum antifungal defense[J]. Science, 2009, 323(5910): 101-106.
- [8] Clay N K, Adio A M, Denoux C, et al. Glucosinolate metabolism required for an *Arabidopsis* innate immune response[J]. Science, 2009, 323(5910): 95-101.
- [9] Murillo G, Mehta R G. Cruciferous vegetables and cancer prevention[J]. Nutrition & Cancer, 2001, 41(1/2): 17-28.
- [10] Mithen R F, Dekker M, Verkerk R, et al. Review: the nutritional significance, biosynthesis and bioavailability of glucosinolates in human food[J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2000, 80(7): 967-984.
- [11] Fahey J W, Zhang Y, Talalay P, et al. Broccoli sprouts: an exceptionally rich source of inducers of enzymes that protect against chemical[J]. PNAS, 1997, 94(19): 10367-10372.
- [12] Chen I, Mc Dougal A, Wang F, et al. Aryl hydrocarbon receptor mediated antiestrogenic and antitumorigenic activity of diindolylmethane[J]. Carcinogenesis, 1998, 19: 1631-1639.
- [13] Kliebenstein D J, Gershenzon J, Mitchell - Olds T, et al. Comparative quantitative trait loci mapping of aliphatic, indolic and benzylic glucosinolate production in *Arabidopsis thaliana* leaves and seeds[J]. Genetics, 2001, 159(1): 359-370.
- [14] Brown P D, Tokuhisa J G, Reichelt M, et al. Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana*[J]. Phytochemistry, 2003, 62(3): 471-481.
- [15] 李一蒙, 陈亚州, 阎秀峰. 植物中的吲哚族芥子油苷与生长素代谢途径的关系[J]. 植物生理学报, 2009, 45(2): 195-201.
- [16] Mikkelsen M D, Naur P, Halkier B A, et al. *Arabidopsis* mutants in the C-S lyase of glucosinolate biosynthesis establish a critical role for indole-3-acetaldoxime in auxin homeostasis[J]. Plant Journal, 2004, 37(5): 770-777.
- [17] Bak S, Feyereisen R. The involvement of two P450 enzymes

- CYP83B1 and CYP83A1 in auxin homeostasis and glucosinolate biosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(1): 108–118.
- [18] Petersen B L, Andréasson E, Bak S, et al. Characterization of transgenic *Arabidopsis thaliana* with metabolically engineered high levels of *p*-hydroxybenzylglucosinolate[J]. *Planta*, 2001, 212(4): 612–618.
- [19] Sønderby I E, M Burow, Rowe H C, et al. A complex interplay of three R2R3 – MYB transcription factors determines the profile of aliphatic glucosinolates in *Arabidopsis*[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(1): 348–368.
- [20] Bender J, Fink G R. A Myb homologue, ATR1, activates tryptophan gene expression in *Arabidopsis*[J]. *PNAS*, 1998, 95(10): 5655–5660.
- [21] Celenza J L, Quiel J A, Smolen G A, et al. The *Arabidopsis* ATR1 Myb transcription factor controls indolic glucosinolate homeostasis [J]. *Plant Physiology*, 2005, 137(1): 253–262.
- [22] Gigolashvili T, Berger B, Mock H, et al. The transcription factor HIG1/MYB51 regulates indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Plant Journal*, 2007, 50(5): 886–901.
- [23] Hai D U, Ran F, Liu J, et al. Genome – wide expression analysis of glucosinolate biosynthetic genes in *Arabidopsis* across diverse tissues and stresses induction [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(15): 2879–2897.
- [24] Schweizer F, Fernándezcalvo P, Zander M, et al. *Arabidopsis* basic helix – loop – helix transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 regulate glucosinolate biosynthesis, insect performance, and feeding behavior[J]. *Plant Cell*, 2013, 25(8): 3117–3132.
- [25] 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 Journal*, 2006, 47(1): 10–24.
- [26] Levy M, Wang Q, Kaspi R, et al. *Arabidopsis* IQD1, a novel calmodulin – binding nuclear protein, stimulates glucosinolate accumulation and plant defense [J]. *Plant Journal*, 2005, 43(1): 79–96.
- [27] Hull A K, Vij R, Celenza J L, et al. *Arabidopsis* cytochrome P450s that catalyze the first step of tryptophan – dependent indole – 3 – acetic acid biosynthesis[J]. *PNAS*, 2000, 97(5): 2379–2384.
- [28] Zhao Y, Hull A K, Gupta N R, et al. Trp – dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*: involvement of cytochrome P450s CYP79B2 and CYP79B3[J]. *Genes Dev*, 2002, 16(23): 3100–3112.
- [29] Mikkelsen M D, Hansen C H, Wittstock U, et al. Cytochrome P450 CYP79B2 from *Arabidopsis* catalyzes the conversion of tryptophan to indole – 3 – acetaldoxime, a precursor of indole glucosinolates and indole – 3 – acetic acid[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, 275(43): 33712–33717.
- [30] Mikkelsen M D, Halkier B A. Modulation of *CYP79* genes and glucosinolate profiles in *Arabidopsis* by defense signaling pathways [J]. *Plant Physiology*, 2003, 131(1): 298–308.
- [31] Bandurski R S, Cohen J D, Slovin J P, et al. The plant hormones: auxin biosynthesis and metabolism [M]. Berlin, Heidelberg: Springer – Verlag, 1995: 39–65.
- [32] Bartel B, Leclerc S, Magidin M, et al. Inputs to the active indole – 3 – acetic acid pool: de novo synthesis, conjugate hydrolysis, and indole – 3 – butyric acid β – oxidation[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2001, 20(3): 198–216.
- [33] Normanly J, Bartelt B. Redundancy as a way of life: IAA metabolism [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 1999, 2(3): 207–213.
- [34] Mashiguchi K, Tanaka K, Sakai T, et al. The main auxin biosynthesis pathway in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2011, 108(45): 18512–18517.
- [35] Quittenden L J, Davies N W, Smith J A, et al. Auxin biosynthesis in pea: characterization of the tryptamine pathway [J]. *Plant Physiology*, 2009, 151(3): 1130–1138.
- [36] Tam Y Y, Normanly J. Overexpression of a bacterial indole – 3 – acetyl – 1 – aspartic acid hydrolase in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, 115(4): 513–522.
- [37] Nemoto K, Hara M, Suzuki M, et al. The *NtAMH* gene functions in cell division of tobacco BY – 2 cells in the presence of indole – 3 – acetamide [J]. *FEBS Letters*, 2009, 583(2): 487–492.
- [38] Pollmann S, Dücking P, Weiler E W. Tryptophan – dependent indole – 3 – acetic acid biosynthesis by ‘IAA – synthase’ proceeds via indole – 3 – acetamide [J]. *Phytochemistry*, 2009, 70(4): 523–531.
- [39] Tao Y, Ferrer J L, Ljung K, et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan – dependent pathway is required for shade avoidance in plants[J]. *Cell*, 2008, 133(1): 164–176.
- [40] Won C, Shen X, Mashiguchi K, et al. Conversion of tryptophan to indole – 3 – acetic acid by TRYPTOPHAN AMINOTRANSFERASES OF *ARABIDOPSIS* and *YUCCAS* in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2011, 108(45): 18518–18523.
- [41] Zhao Y D. Auxin biosynthesis: a simple two – step pathway converts tryptophan to indole – 3 – acetic acid in plants [J]. *Molecular Plant*, 2012, 5(2): 334–338.
- [42] Glawischnig E, Hansen B G, Olsen C E, et al. Camalexin is synthesized from indole – 3 – acetaldoxime, a key branching point between primary and secondary metabolism in *Arabidopsis* [J]. *PNAS*, 2004, 101(21): 8245–8250.
- [43] Wittstock U, Halkier B A. Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(6): 263–270.
- [44] 陈凌云, 余芳洁, 陈君杰, 等. 植物硫代葡萄糖苷二次修饰及调控的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(4): 22–29.
- [45] Böttcher C, Westphal L, Schmotz C, et al. The multifunctional enzyme CYP71B15 (PHYTOALEXIN DEFICIENT3) converts cysteine – indole – 3 – acetonitrile to camalexin in the indole – 3 – acetonitrile metabolic network of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell*, 2009, 21(6): 1830–1845.
- [46] Barlier I, Kowalczyk M, Marchant A, et al. The *SUR2* gene of *Arabidopsis thaliana* encodes the cytochrome P450 CYP83B1, a modulator of auxin homeostasis[J]. *PNAS*, 2000, 97(26): 14819–14824.
- [47] 张海峰, 袁晶, 汪俏梅. 植物激素与芥子油苷在生物合成上的相互作用[J]. *细胞生物学杂志*, 2005, 27(4): 423–426.
- [48] 王家利, 刘冬成, 郭小丽, 等. 生长素合成途径的研究进展[J]. *植物学报*, 2012, 47(3): 292–301.
- [49] 阮颖, 周朴华, 刘春林. 硫代葡萄糖苷合成核心途径与植物生长素微调[J]. *生命科学研究*, 2006(增刊3): 25–29.