

刘 蕾, 宋 佳, 王 辉. 甘蓝硫苷生物合成相关基因 $FM O_{GS-OXS}$ 的预测与分析[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(11): 22–25.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.11.006

甘蓝硫苷生物合成相关基因 $FM O_{GS-OXS}$ 的预测与分析

刘 蕾, 宋 佳, 王 辉

(青岛农业大学园艺学院/青岛市遗传改良与育种重点实验室, 山东青岛 266109)

摘要:以拟南芥中控制硫苷生物合成相关基因家族 $FM O_{GS-OX}$ 位点基因全长编码区及蛋白为参考序列, 在甘蓝 (*Brassica oleracea* L.) 基因组数据库中进行 Blastn 和 Blastp 检索, 得到具备 Score ≥ 100 、E 值 $\leq 10^{-10}$ 、coverage $\geq 70\%$ 条件的甘蓝注释基因作为候选拟南芥 $FM O_{GS-OX}$ 的同源基因, 并进一步进行同源性比较、基因结构比较及序列聚类分析。结果显示, 在甘蓝中发现 3 个旁系同源基因 Bol010993、Bol029100、Bol031350。甘蓝和拟南芥 $FM O_{GS-OX}$ 同源基因之间在核酸水平上的相似性为 69.4% ~ 83.0%; 甘蓝 3 个 $FM O_{GS-OX}$ 旁系同源基因间的相似性保持在 70.0% ~ 84.0%。甘蓝 Bol010993 与拟南芥 $FM O_{GS-OX1} \sim FM O_{GS-OX4}$ 的结构较为相似, 而 Bol029100、Bol031350 与拟南芥 $FM O_{GS-OX5}$ 的结构较相似。系统进化分析及共线性分析初步确定, 甘蓝中分别存在 1 个 $FM O_{GS-OX2}$ (Bol010993) 和 2 个 $FM O_{GS-OX5}$ (Bol029100、Bol031350) 基因。

关键词: 十字花科; 甘蓝; 硫代葡萄糖苷; $FM O_{GS-OX}$ 基因

中图分类号: S635.03 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)11-0022-04

甘蓝 (*Brassica oleracea* L.) 是十字花科芸薹属一年生或两年生的草本植物。甘蓝比较耐寒, 在一定程度上也可以适应高温条件。甘蓝的品种类型丰富多样, 营养价值较高, 是我国重要的周年供应蔬菜之一, 也是农产品对外出口创汇方面

的重要蔬菜之一^[1-2]。甘蓝的种子提取物有一定的抑菌作用, 还可以保护人类的胃部器官和细胞, 有利于人体某些激素的产生。近几年的一些研究证明, 人们多吃甘蓝等十字花科蔬菜, 在一定程度上可以降低癌症发生的概率^[3]。

人们对甘蓝的重视主要源于甘蓝中含有一种重要的植物次生代谢产物——硫代葡萄糖苷, 它影响着十字花科植物的风味, 同时在医学上具有一定的保健功能, 还有生物防御功能。硫代葡萄糖苷 (简称硫苷), 又叫芥子油苷, 甘蓝等十字花科植物中含有硫代葡萄糖苷, 硫代葡萄糖苷的基本结构为 1 个 β -D-葡萄糖, 连接 1 个磺酸盐醛基团和 1 个来源于氨基酸的侧链^[4]。目前已经有很多科学家研究植物中的硫

收稿日期: 2015-12-11

基金项目: 山东省青岛市应用基础研究计划项目 (编号: 14-2-4-112-jch)。

作者简介: 刘 蕾 (1991—), 女, 山东沂水人, 硕士研究生, 主要从事蔬菜遗传育种及生物技术研究。E-mail: 491504222@qq.com。

通信作者: 王 辉, 博士, 讲师, 主要从事蔬菜遗传育种及生物技术研究。E-mail: fromstick@163.com。

也为对龙爪槐进行资源鉴定、基因定位等方面的研究奠定了一定的基础。

参考文献:

- [1] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志: 第 40 卷[M]. 北京: 科学出版社, 1994.
- [2] 田国丰. 推新出奇话龙爪[J]. 河北林业, 2010(2): 37.
- [3] Li G, Quiros C F. Sequence-related amplified polymorphism (SRAP), a new marker system based on a simple PCR reaction: its application to mapping and gene tagging in Brassica[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103(2): 455–461.
- [4] 张 飞, 陈发棣, 房伟民, 等. 菊花 SRAP-PCR 反应体系的优化与确立[J]. 植物资源与环境学报, 2009, 18(3): 44–49.
- [5] 郭彩杰, 侯丽霞, 崔 娜, 等. 利用正交设计优化番茄 SRAP-PCR 反应体系[J]. 中国蔬菜, 2011(2): 48–52.
- [6] 孙祖霞, 刘兆磊, 陈素梅, 等. 荷花 SRAP-PCR 反应体系的优化与确立[J]. 南京农业大学学报, 2011, 34(6): 53–58.
- [7] 孙荣喜, 宗亦臣, 郑勇奇. 国槐 SRAP-PCR 反应体系优化及引物筛选[J]. 广西林业科学, 2014, 43(4): 343–350.

- [8] 聂洪国, 吕开伟. 龙爪槐培育技术要点[J]. 山东林业科技, 2001(6): 25.
- [9] 曹 健. 龙爪槐高枝插皮嫁接与修剪方法技术[J]. 现代园艺, 2011(13): 34.
- [10] 钟泰林. 用改良插皮接法嫁接龙爪槐[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18(2): 193–194.
- [11] 夏志会, 季卓瑛. 龙爪槐嫁接试验初探[J]. 河北林业科技, 2004(3): 17.
- [12] 王海英, 纪全武, 敖 曼. 相关因素对龙爪槐嫁接成活率的影响[J]. 内蒙古农业科技, 2009(5): 71–72.
- [13] 林顺权. 园艺植物生物技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- [14] 李海生. ISSR 分子标记技术及其在植物遗传多样性分析中的应用[J]. 生物学通报, 2004, 39(2): 19–21.
- [15] 陈兴彬. 沿海防护林黑松的 SRAP 遗传多样性研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [16] Pinar H, Unlu M, Ercisli S, et al. Determination of genetic diversity among wild grown apricots from Sakit valley in Turkey using SRAP markers[J]. Journal of Applied Botany and Food Quality, 2013, 86: 55–58.

代葡萄糖苷,而且对硫代葡萄糖苷作了进一步分析。已有 120 多种不同的硫代葡萄糖苷被发现^[5-6],它们主要分布在白菜、甘蓝、油菜、芥菜、花椰菜、芜菁、萝卜等十字花科植物中,并且几乎所有的十字花科植物都能合成硫苷^[6-7]。硫代葡萄糖苷存在于这些植物的根、茎、叶、种子中,在种子中含量最多。人们从芥菜中分离出的第一种硫苷是丙烯基硫苷(singapore)^[8]。这些结果引起了人们的广泛关注。

拟南芥中 FMO_{GS-OX} 基因在十字花科中存在一个独特的亚家族 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX5}$, 并且 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX5}$ 各突变体均使磺酰硫苷占总硫苷的比例大大降低^[9-11]。另外,酶学试验证实,不同的 FMO_{GS-OX} 对侧链长度存在特异性^[9-10]。十字花科蔬菜中具有抗癌物质磺酰脂肪族硫苷是 FMO_{GS-OX} 基因的直接催化产物,因此,研究 FMO_{GS-OX} 基因具有深远的生物技术前景^[12]。本研究在甘蓝基因组测序大背景下,利用生物信息分析为主要技术手段,充分挖掘甘蓝基因组数据库,并对甘蓝 FMO_{GS-OXS} 候选基因进行预测及分析。本研究将为甘蓝 FMO_{GS-OXS} 基因的克隆、甘蓝硫苷积累的分子机理的探索及富含有益硫苷甘蓝新品种的选育提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

拟南芥 FMO_{GS-OX} 家族所包含的 5 个基因 (At1g65860、At1g62540、At1g62560、At1g62570、At1g12140) 均来源于 TAIR 数据库 (www. arabidopsis. org); 甘蓝基因组及基因注释数据库来源于 NCBI (www. ncbi. nlm. nih. gov); 白菜 $BrFMO_{GS-OX}$ 基因来源于 BRAD (http://Brassicadb. org), 并参考 Wang 等的研究结果^[13]; 系统进化树构建所涉及蛋白序列均来源于 UniProt (www. uniprot. org)、TAIR (www. arabidopsis. org) 和 BRAD (http://Brassicadb. org)。

1.2 试验方法

利用拟南芥 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX5}$ 基因的全长编码区序列在甘蓝基因组及注释基因数据库中进行 Blastn、Blastp 检索,得到具备 Score ≥ 100 、E 值 $\leq 10^{-10}$ 、coverage $\geq 70\%$ 的甘蓝基因组注释基因作为候选拟南芥 FMO_{GS-OX} 基因的同源基

因。采用 MEGA 软件进行多序列比对及聚类分析^[14]。序列相似性分析和点阵图制作分别采用 EMBOSS 软件包的 Needle 程序和 polydot 程序 (emboss. sourceforge. net)。

2 结果与分析

2.1 甘蓝 FMO_{GS-OX} 位点基因的预测

在甘蓝基因组和 44 940 个注释基因 (来源于 http://brassicadb. org/brad) 的基础上,针对拟南芥 FMO_{GS-OX} 家族中 5 个硫苷生物合成基因 (FMO_{GS-OX1} 、 FMO_{GS-OX2} 、 FMO_{GS-OX3} 、 FMO_{GS-OX4} 、 FMO_{GS-OX5}) 采用 Blastn、Blastp 程序对甘蓝中 FMO_{GS-OX} 家族相关基因进行检索分析。对应 5 个拟南芥 FMO_{GS-OX} 基因,在甘蓝中共找到了 3 个同源基因 (Bol010993、Bol029100、Bol031350)。

拟南芥中 FMO_{GS-OX} 基因在脂肪族硫苷侧链修饰途径中起着重要作用,其所编码的黄素单加氧酶具有使侧链上的硫发生氧化的作用^[7]。拟南芥中该家族存在 5 个旁系同源基因 FMO_{GS-OX1} 、 FMO_{GS-OX2} 、 FMO_{GS-OX3} 、 FMO_{GS-OX4} 、 FMO_{GS-OX5} , 均位于拟南芥第 1 号染色体上,其中 FMO_{GS-OX2} (At1g62540)、 FMO_{GS-OX3} (At1g62560)、 FMO_{GS-OX4} (At1g62570) 为 tandem 基因。甘蓝中预测的 3 个 FMO_{GS-OX} 基因中的 Bol029100、Bol031350 均分布在第 8 号染色体上,而 Bol010993 存在于 Scaffold000215,目前该 scaffold 尚未定位到相应的染色体上。

2.2 甘蓝 FMO_{GS-OX} 基因与拟南芥 FMO_{GS-OX} 基因的同源比较

由表 1 可知,甘蓝和拟南芥 FMO_{GS-OX} 基因的同源性较高,拟南芥 5 个旁系同源基因在核酸水平上的相似性在 73.1% ~ 84.8% 之间,其中 FMO_{GS-OX1} 与 FMO_{GS-OX2} 、 FMO_{GS-OX2} 与 FMO_{GS-OX3} 之间的相似性分别高达 84.8%、84.2%。甘蓝 3 个旁系同源基因与拟南芥同源基因相似性在 69.4% ~ 83.3% 之间;其中 Bol010993 与拟南芥 FMO_{GS-OX1} 、 FMO_{GS-OX2} 、 FMO_{GS-OX3} 基因的相似性较高,均高于 80%; Bol029100、Bol031350 均与拟南芥 FMO_{GS-OX5} 的相似性最高,均在 83.0% 左右。甘蓝 3 个旁系同源基因中的 Bol010993 与另外 2 个旁系同源基因 Bol029100、Bol031350 之间的相似性较低,分别为 70.0%、70.5%,而 Bol029100 与 Bol031350 的相似性则高达 84.0%。

表 1 甘蓝和拟南芥 FMO_{GS-OX} 位点同源基因在核酸水平上的相似性

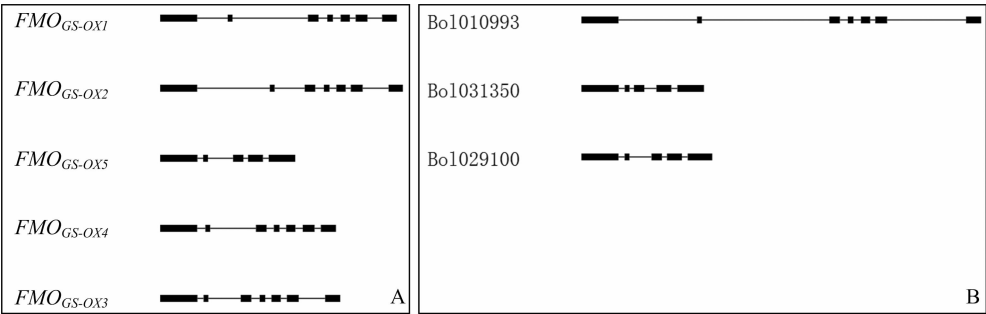
| 基因 | 相似率 (%) | | | | | | |
|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------|-----------|
| | FMO_{GS-OX1} | FMO_{GS-OX2} | FMO_{GS-OX3} | FMO_{GS-OX4} | FMO_{GS-OX5} | Bol010993 | Bol029100 |
| FMO_{GS-OX2} | 84.8 | | | | | | |
| FMO_{GS-OX3} | 82.5 | 84.2 | | | | | |
| FMO_{GS-OX4} | 78.6 | 79.0 | 79.3 | | | | |
| FMO_{GS-OX5} | 73.1 | 74.7 | 72.0 | 73.3 | | | |
| Bol010993 | 83.0 | 82.7 | 82.0 | 79.6 | 72.7 | | |
| Bol029100 | 71.1 | 71.7 | 69.4 | 70.1 | 83.3 | 70.0 | |
| Bol031350 | 70.5 | 70.4 | 69.4 | 79.0 | 82.9 | 70.5 | 84.0 |

2.3 拟南芥和甘蓝 FMO_{GS-OX} 基因结构比较

拟南芥与甘蓝 FMO_{GS-OX} 同源基因结构比较如图 1 所示,拟南芥 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX4}$ 4 个基因整体结构较为类似,且均含有 7 个外显子;而拟南芥 FMO_{GS-OX5} 基因含有 5 个外显子。甘蓝 3 个 FMO_{GS-OX} 基因中 Bol010993 的结构与 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX4}$ 较为类似,含有 7 个外显子,但该基因

内含子区较长,全基因长度是拟南芥同源基因的 1.5 ~ 2.0 倍;另外 2 个旁系同源基因 Bol029100、Bol031350 的整体结构与 FMO_{GS-OX5} 较为相似,均含有 5 个外显子,而且基因全长也相差不多。

由表 2 可知,拟南芥和甘蓝 FMO_{GS-OX} 基因在外显子数目、外显子大小及编码区长度等方面较为类似。拟南芥



黑方块为外显子，实线为内含子，其比例为 1 : 1
图1 拟南芥(A)与甘蓝(B) *FMO_{GS-OX}*同源基因结构比较

FMO_{GS-OX1} ~ *FMO_{GS-OX4}* 均含有 7 个外显子，并且不同旁系同源基因间各相应外显子的长度非常接近，仅有 *FMO_{GS-OX3}* 在外显子 1 中多 3 bp，另外，*FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 的外显子 7 稍有差别（分别为 216、210、222、222 bp）。尽管拟南芥 *FMO_{GS-OX5}* 与 *FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 相比缺少 2 个外显子，但有趣的是 *FMO_{GS-OX5}* 外显子 4 的长度为 219 bp，等于 *FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 各基因的外显子 4 与外显子 5 的长度之和（83 bp + 136 bp = 219 bp）；同样地，*FMO_{GS-OX5}* 的外显子 5 长度为 390 bp，等于 *FMO_{GS-OX1}* 的外显子 6 与外显子 7 的长度之和（174 bp + 216 bp = 390 bp），并且与另外 3 个旁系同源基因 *FMO_{GS-OX2}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 的外显子 6 与外显子 7 的长度之和（384 bp、396 bp、396 bp）非常接近。拟南芥中 5 个旁系同源基因在全基因长度、编码区长度、编码区所占全基因的比例均较为相似。甘蓝 *FMO_{GS-OX}* 的 3 个旁系同源基因中 Bol010993 存在 7 个外显子，而 Bol029100、Bol031350 均含 5 个外显子。

另外，甘蓝 *FMO_{GS-OX}* 基因在全基因长度方面差异较大，Bol010993 最长，为 5 853 bp，Bol031350 最短，仅为 1 795 bp。甘蓝 *FMO_{GS-OX}* 的 3 个旁系同源基因的编码区长度差别不大，其长度分别为 1 386、1 347、1 380 bp。对甘蓝和拟南芥 *FMO_{GS-OX}* 基因各外显子区比对后发现，各同源基因外显子 1 ~ 外显子 3 长度较为相似；甘蓝 Bol010993 与拟南芥 *FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 非常类似，尤其与 *FMO_{GS-OX4}* 在外显子数目及大小方面完全相同；而甘蓝 Bol029100、Bol031350 则与拟南芥 *FMO_{GS-OX5}* 较为类似，均含有 5 个外显子，特别是外显子 4 与 *FMO_{GS-OX5}* 的外显子 4 长度相同，均为 219 bp。拟南芥和甘蓝 *FMO_{GS-OX}* 基因编码区所占全基因的比例显示 5 个拟南芥 *FMO_{GS-OX}* 基因的编码区所占全基因的比例均在 40% 左右，其中 *FMO_{GS-OX2}* 最小，为 35. 02%，*FMO_{GS-OX3}* 最大，为 49. 13%；而甘蓝中 3 个旁系同源基因的编码区所占全基因的比例差异明显，分别为 23. 68%、70. 30%、76. 88%。

表 2 拟南芥和甘蓝 *FMO_{GS-OX}* 位点基因外显子数目、大小及所占基因比例等方面的比较

| 基因名称 | 长度 (bp) | | | | | | | | | 编码区百分率 (%) |
|-----------------------------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------------|
| | 基因 | 外显子 1 | 外显子 2 | 外显子 3 | 外显子 4 | 外显子 5 | 外显子 6 | 外显子 7 | 编码区 | |
| <i>FMO_{GS-OX1}</i> | 3 680 | 544 | 71 | 156 | 83 | 136 | 174 | 216 | 1 380 | 37. 50 |
| <i>FMO_{GS-OX2}</i> | 3 924 | 544 | 71 | 156 | 83 | 136 | 174 | 210 | 1 374 | 35. 02 |
| <i>FMO_{GS-OX3}</i> | 2 827 | 547 | 71 | 156 | 83 | 136 | 174 | 222 | 1 389 | 49. 13 |
| <i>FMO_{GS-OX4}</i> | 2 970 | 544 | 71 | 156 | 83 | 136 | 174 | 222 | 1 386 | 46. 67 |
| <i>FMO_{GS-OX5}</i> | 3 227 | 547 | 71 | 153 | 219 | 390 | — | — | 1 380 | 42. 76 |
| Bol010993 | 5 853 | 544 | 71 | 156 | 83 | 136 | 174 | 222 | 1 386 | 23. 68 |
| Bol029100 | 1 916 | 544 | 71 | 153 | 219 | 360 | — | — | 1 347 | 70. 30 |
| Bol031350 | 1 795 | 547 | 71 | 153 | 219 | 390 | — | — | 1 380 | 76. 88 |

注：“—”表示缺失。

2.4 主要十字花科植物 *FMO_{GS-OX}* 位点基因的系统进化分析
对拟南芥 (AT)、白菜 (CC)、甘蓝 3 个已有参考基因组物种的 *FMO_{GS-OX}* 位点蛋白序列进行系统聚类分析。由图 2 可知，拟南芥 *FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 基因之间亲缘关系较近，而它们与 *FMO_{GS-OX5}* 基因的距离相对较远。参考甘蓝基因组与拟南芥基因组、甘蓝基因组与白菜基因组间的共线性，初步确定甘蓝中分别存在 1 个 *FMO_{GS-OX2}* (Bol010993) 和 2 个 *FMO_{GS-OX5}* (Bol029100、Bol031350) 基因。同时发现，Bol010993 与白菜 *FMO_{GS-OX2}* (Bra027035) 聚在同一分支，Bol029100、Bol031350 分别与白菜 *FMO_{GS-OX5}* (Bra016787、Bra026988、C5H9Q6) 距离较近，这与甘蓝、白菜 (均为芸薹属) 的亲缘关系较近。

3 小结与讨论

本研究借助生物信息分析手段和技术，在甘蓝中预测到 3 个 *FMO_{GS-OX}* 旁系同源候选基因 (Bol010993、Bol029100、Bol031350)。甘蓝和拟南芥 *FMO_{GS-OX}* 同源基因间在核酸水平上的相似性为 69. 4% ~ 83. 3%；甘蓝 3 个 *FMO_{GS-OX}* 旁系同源基因间的相似性保持在 70. 0% ~ 84. 0%。甘蓝 Bol010993 与拟南芥 *FMO_{GS-OX1}* ~ *FMO_{GS-OX4}* 基因结构较为相似，而 Bol029100、Bol031350 与拟南芥 *FMO_{GS-OX5}* 基因的结构更为类似。系统进化分析及共线性分析初步确定，甘蓝中存在 1 个 *FMO_{GS-OX2}* (Bol010993) 和 2 个 *FMO_{GS-OX5}* 基因 (Bol029100、Bol031350)。

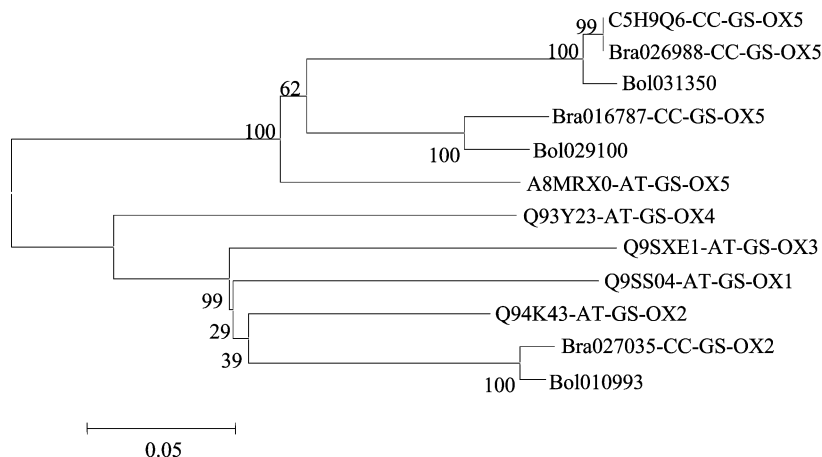


图2 3种十字花科植物 FMO_{GS-OX} 基因的系统进化树

拟南芥、甘蓝、白菜基因组大小分别为 157、520、485 Mb^[4,15-16],而且有研究表明,白菜和甘蓝基因组存在多倍化事件^[13]。与多倍化事件理论上伴随的同源基因多拷贝现象相悖,在拟南芥中存在 5 个 FMO_{GS-OX} 旁系同源基因,与 Wang 等在白菜中的研究结果^[16]类似,甘蓝中也发现 3 个旁系同源基因,这也暗示在拟南芥进化途径中,出现过 FMO_{GS-OX} 基因的复制、转座、重组等现象,其中 $FMO_{GS-OX2} \sim FMO_{GS-OX4}$ 为 tandem 基因, FMO_{GS-OX5} 中存在外显子融合等现象也从侧面印证了这一推测^[12]。

拟南芥 FMO_{GS-OX} 基因家族包含 $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX5}$ 5 个基因, $FMO_{GS-OX1} \sim FMO_{GS-OX5}$ 各突变体均大大降低磺酰脂脂肪族硫苷的数量,并且 FMO_{GS-OX} 各基因还对脂肪族硫苷侧链存在特异性^[9-10,13]。有研究认为,甘蓝中 4-甲基亚磺酰-3-丁烯硫苷(gucoraphanin, GRA)的含量较高,也是公认的抗癌蔬菜紫甘蓝和青花菜(均为甘蓝类蔬菜)的主要抗癌活性成分^[11],因此, FMO_{GS-OX} 基因具有广泛的生物技术应用前景^[17]。由于拟南芥中存在 5 个 FMO_{GS-OX} 旁系同源基因,这样使得拟南芥中硫苷的遗传变异更为复杂;而在甘蓝中仅发现了 3 个 FMO_{GS-OX} 旁系同源基因(Bol010993 为 FMO_{GS-OX2} , Bol029100、Bol031350 均为 FMO_{GS-OX5}),这有利于进一步人为操纵甘蓝中磺酰硫苷的结构和数量。

参考文献:

- [1]董静,王利国.甘蓝发酵过程中亚硝酸盐含量的变化规律及降低方法[J].江苏农业学报,2015,31(5):1161-1165.
- [2]顾闻峰,王乃顶,王伟义,等.NaCl胁迫对结球甘蓝幼苗生长及体内离子分布的影响[J].江苏农业学报,2015,31(3):638-644.
- [3]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.
- [4]李蔚,刘莉莎,李仁,等.十字花科蔬菜基因组含量的测定与

- 分析[J].植物遗传资源学报,2011,12(1):103-106.
- [5]Grubb C D, Abel S. Glucosinolate metabolism and its control[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(2):89-100.
- [6]Halkier B A, Gershenzon J. Biology and biochemistry of glucosinolates[J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57:303-333.
- [7]廖小军,胡小松,辛力.食品和饲料中硫代葡萄糖苷及其降解产物[J].食品科学,1999,20(12):19-21.
- [8]何榕,姜子涛,李荣.硫代葡萄糖苷的定量分析研究进展[J].食品研究与开发,2006(7):206-209.
- [9]Hansen B G, Kliebenstein D J, Halkier B A. Identification of a flavin-monooxygenase as the S-oxygenating enzyme in aliphatic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. Plant Journal, 2007, 50(5):902-910.
- [10]Li J, Hansen B G, Ober J A, et al. Subclade of flavin-monooxygenases involved in aliphatic glucosinolate biosynthesis[J]. Plant Physiology, 2008, 148(3):1721-33.
- [11]Schlaich N L. Flavin-containing monooxygenases in plants: looking beyond detox[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(9):412-418.
- [12]Juge N, Mithen R F, Traka M. Molecular basis for chemoprevention by sulforaphane: a comprehensive review[J]. Cellular & Molecular Life Sciences, 2007, 64(9):1105-1127.
- [13]Wang X W, Wang H Z, Wang J, et al. The genome of the mesopolyploid crop species *Brassica rapa*[J]. Nature Genetics, 2011, 43(10):1035-1039.
- [14]Tamura K, Dudley J, Nei M, et al. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0[J]. Molecular Biology & Evolution, 2007, 24(24):1596-1599.
- [15]Johnston J S, Pepper A E, Hall A E, et al. Evolution of genome size in Brassicaceae[J]. Annals of Botany, 2005, 95(1):229-235.
- [16]Wang H, Wu J, Sun S, et al. Glucosinolate biosynthetic genes in *Brassica rapa*[J]. Gene, 2011, 487(2):135-142.
- [17]董莉,任雪松,李成琼,等.甘蓝硫甙组分和含量分析[J].西南大学学报(自然科学版),2012,34(12):34-38.