

环境因子对硫代葡萄糖苷影响的研究进展

饶帅琦, 陈晓琪, 杨静*, 祝彪

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, 杭州311300

摘要: 硫代葡萄糖苷是一种主要存在于十字花科植物中的重要次生代谢物, 它不仅是十字花科蔬菜的风味物质来源, 还在抵御逆境胁迫方面具有重要作用。硫苷因具有重要的生物学功能受到广泛关注, 目前关于硫苷的生物合成及代谢途径已取得了较多的研究成果。众多研究都发现十字花科植物中硫苷的组成和含量受到环境因素的影响。本文综述了影响硫苷含量及组成的多种环境因子, 概述了不同环境因子对硫苷的影响。

关键词: 硫苷; 环境因子; 逆境胁迫; 合成代谢

硫代葡萄糖苷(glucosinolate, GS), 简称硫苷, 又称芥子油苷, 是一类含氮硫的重要次生代谢产物, 主要存在于十字花科植物中。硫苷不仅是白菜(*Brassica rapa*)、青花菜(*B. oleracea*)、萝卜(*Raphanus sativus*)等十字花科蔬菜风味物质的重要来源, 而且在降低人体癌症发生率方面具有重要的作用(Johnson 2018)。

目前, 已有130多种硫苷结构被发现并鉴定(Riach等2019), 其中十字花科植物中常见硫苷种类有20多种。研究者们利用生物化学和遗传学等手段, 已经在拟南芥中阐明了硫苷的基本结构和合成代谢途径(Lee等2018)。硫苷的核心结构一般由 β -D-硫葡萄糖基、硫化脲基团以及来源于氨基酸的侧链R基团组成。根据其所含R基团氨基酸的不同, 可将其分为: 脂肪族硫苷(主要来源于甲硫氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸)、芳香族硫苷(主要来源于苯丙氨酸和酪氨酸)和吲哚族硫苷(主要来源于色氨酸)。硫苷的生物合成过程主要包括以下3个阶段: (1)氨基酸侧链的延长; (2)核心结构的形成; (3)侧链的次级修饰。随着研究的深入, 硫苷合成过程中的绝大部分中间产物、主要合成基因和转录调控因子也得到了证实(Vo等2018)。

硫苷作为防御性物质广泛参与十字花科植物体内的防御反应, 在植物应对环境改变的过程中具有重要作用。因此, 植物体内硫苷的含量不但受植物基因型的调控, 还受到植株生长环境因子的影响。昆虫取食、病原菌感染等生物因子, 光照、温度、水分、矿质元素以及气体等非生物因

子和外源植物生长调节物质, 都会对植株体内硫苷的含量产生影响。近年来, 随着全球整体环境的改变, 温室效应、大气污染和土壤肥力流失等环境变化直接影响了作物的产量、外观商品性和内在营养品质, 同时通过对昆虫、微生物等生命活动的影响, 又间接对植株的生长发育产生影响。本文综述了近年来生物因子和非生物因子对十字花科植物硫苷代谢调控方面的研究进展, 期为将来环境因子与硫苷代谢互作研究提供理论依据。

1 生物因子对硫苷含量的影响

1.1 昆虫取食

根据昆虫取食习性的不同, 可以将昆虫分为专食性昆虫和杂食性昆虫。一般而言, 硫苷对杂食性昆虫通常产生不利影响, 如硫苷降解产物异硫氰酸盐可以在短时间内造成杂食性昆虫死亡; 而对专食性昆虫则具有一定诱导作用, 如帮助寻找寄主、刺激取食、防御天敌等。专食性昆虫在与十字花科蔬菜长期协同进化的过程中, 逐渐产生了应对硫苷防御的机制, 如小菜蛾体内就具有硫苷硫酸酯酶, 可以使硫苷脱硫, 从而无法与黑芥子酶结合生成异硫氰酸盐。无论是专食性昆虫还是杂食性昆虫, 它们的取食行为均可显著提高十字花科植物中硫苷的含量, 这种变化会在一天内体

收稿 2019-09-10 修定 2020-06-23
资助 国家自然科学基金(31972394和31501748)。
* 通讯作者(yangjing@zafu.edu.cn)。

现,且持续较长一段时间(陈君杰2017)。昆虫取食导致植物被取食部位硫苷含量的上升,可能是因为取食行为诱导了硫苷的合成,也有可能是由于植物将其他部位或器官的硫苷通过韧皮部转运至被取食部位。进一步研究发现,蚜虫取食可以使离体拟南芥叶片中硫苷合成基因*CYP*家族基因表达量上调和吲哚族硫苷含量上升(Skirycz等2006; Kim和Jander 2007),说明昆虫取食提高硫苷含量可能主要是通过诱导硫苷的从头合成方式完成的。

昆虫的取食方式也会影响硫苷的代谢,并且不同的取食方式对硫苷代谢的影响不同。植物体内的防御反应具有复杂的信号调控网络,其中水杨酸和茉莉酸途径是植物防御反应信号网络的重要组成部分,它们也参与了昆虫取食影响硫苷代谢的过程,且水杨酸和茉莉酸信号对硫苷含量的调控不同。在受到咀嚼式昆虫伤害后,植株体会在几分钟内启动茉莉酸信号(Badenes-Perez等2013),茉莉酸信号一方面诱导硫苷前体物质氨基酸的合成,另一方面诱导*MYB34*和*MYB51*等硫苷代谢相关基因的表达(Zang等2015)。昆虫在取食植物时分泌的唾液也已经被证明会对植物信号网络产生影响,这是由于昆虫的唾液中含有茉莉酸、水杨酸和脱落酸等植物激素,这些激素会抑制植株体内蛋白酶抑制剂基因的表达,诱导水杨酸和茉莉酸等信号上调或下调(Acevedo等2019),进而对硫苷含量产生影响。不同昆虫种类和取食方式对水杨酸或茉莉酸信号的诱导不同,这是昆虫种类或取食方式对植株硫苷含量影响不同的原因之一。

1.2 病原菌感染

硫苷一直以来都被认为是抵抗病原菌感染的化学屏障。目前已有大量研究表明硫苷可以抑制细菌的生长甚至杀死细菌(Sotelo等2015)。但是硫苷本身并无生物活性,一般由其水解产物异硫氰酸盐(isothiocyanates, ITC)发挥作用。异硫氰酸盐能使蛋白质和核酸的巯基、二硫化物和胺基发生不可逆反应导致代谢酶失活,因此能够抑制细菌、真菌等的生长。同时,有研究表明真菌细胞与ITC接触后会表现出类似于氧化应激过程中所引起的反应,并且几个可能参与保护细胞免受氧化损伤的基因(*GST*和*GPx*等)表达量也出现了显著

上调(Szücs等2018)。谷胱甘肽硫转移酶家族的*GSTU13*在吲哚族硫苷生物合成过程中具有不可或缺的作用。最新研究发现,在拟南芥*gstu13*突变体中,吲哚族硫苷的生物合成受到了抑制,同时突变体对豌豆白粉菌等真菌病原体的易感性增强(Pilewska-Bednarek等2018)。这一结果说明吲哚族硫苷在抵御真菌侵染时具有重要作用。Yu等(2015)发现菌根真菌的侵染提高了青花菜根和叶中吲哚族硫苷的含量,但是Pangesti等(2016)的结果表明根瘤菌定殖会增强茉莉酸/乙烯信号通路中的*ORA59*基因表达上调,进而提高脂肪族硫苷的含量。这一差异性的结果表明不同的病原菌可能对植物体内的硫苷防御信号网路产生不同的影响。

2 非生物因子对硫苷含量的影响

2.1 光照

在植物整个生命周期中,光始终是影响植物组织中化学物质含量的重要因素之一,光信号转导系统与相对稳定的光周期使得植物的部分调控基因也存在着昼夜规律。光照处理会提高植物大部分硫苷代谢基因表达量,光对不同的硫苷合成代谢基因调控的时间效应不同,如支链氨基转移酶基因*BCAT4*和甲基硫代烷基苹果酸合成酶基因*MAMI*以及硫转移酶基因*ST5c*在光照4 h后达到最高值(Kim等2019)。另有研究表明,黑暗下脂肪族硫苷的转录因子*MYB28*和*MYB29*表达水平下降,黑芥子酶的活性和硫苷水解酶*TGG1*和*TGG2*的蛋白水平提高(Tomomi等2020)。Steindal等(2013)发现长光周期可以促进脂肪族硫苷合成。进一步研究发现,拟南芥*bglu*突变体中脂肪族硫苷含量在光照和黑暗条件下无显著差异,而在野生型中则显著降低,这一过程主要受*BGLU30*基因的调控(Tomomi等2020)。除光周期外,光照强度也会对硫苷含量产生影响,Smith (2015)研究发现,野外较高的光强会提高成熟蒜芥根部硫苷含量,降低莲座期蒜芥根部硫苷含量。这一结果说明光照强度对植物硫苷含量的影响也会受到生长期的影响。光照强度对硫苷含量的影响可能与光合作用的强弱有关。已有研究发现在拟南芥和花椰菜等十字花科作物中,光合作用的产物葡萄糖可以诱导硫苷转录因

子*MYB28*和合成基因*Bo-Elong*等表达量的上调, 促进脂肪族硫苷的积累(Guo等2014)。光质同样会对植物硫苷含量产生影响。早期研究者们通过覆盖不同颜色的地膜发现, 覆盖蓝色地膜后植株硫苷含量比其他颜色地膜覆盖后更高(Antonious等1996)。LED灯出现并逐渐普及以后, 相关的研究主要通过使用LED灯等形式进行。Kopsell和Sams (2013)研究表明, 在蓝光下生长13 d的青花菜幼苗, 其脂肪族硫苷和总硫苷含量有所增加。Hoecker等(2004)发现连续红光处理3 d增加了拟南芥幼苗*CYP83B1*转录水平。紫外线照射会导致青花菜中总硫苷和脂肪族硫苷含量上升(Moreira-Rodriguez等2017)。这些研究表明不同光质对植物体内硫苷的影响不同。

2.2 温度

植物的生长速度很大程度上取决于其所处环境的温度, 不同植物具有不同的适宜温度范围。当环境温度过高或过低时, 植物组织会受到一定程度的伤害从而影响其生长发育。因此在受到温度胁迫时, 植物体内的防御体系就会发生作用, 以减少植物所受伤害。在受到高温胁迫时, 植物会先通过打开气孔提高蒸腾作用来阻止植物体内温度的升高直到防御系统完全激活, 其中就包括通过硫苷的降解产物异硫氰酸盐来调控气孔的开闭(Kissen等2016)。Guo等(2016)发现, 在短期高温下, 青花菜脂肪族和总硫苷含量出现了显著的升高。这可能是由于高温胁迫下, 植物体内产生了大量的甲硫醇, 同时还诱导了水杨酸或茉莉酸的产生, 两者相互作用诱导了硫苷的合成。在高温胁迫下, 负责调控硫苷合成的*MYB*基因家族中, *MYB28*等基因的表达量得到了上调, 而*MYB29*的表达受到了一定的抑制, *MYB34*的基因表达情况则与硫苷含量的变化无明显关联(Justen和Fritz 2013)。由此推测, 在受到高温胁迫时, *MYB29*和*MYB34*可能不参与脂肪族硫苷和吲哚族硫苷的调控。温度不仅能单独对硫苷产生影响, 还能与光互作对硫苷产生影响。Molmann等(2015)的研究表明, 低温和长光周期有利于青花菜脂肪族硫苷含量的积累, 而高温和短周期则有利于吲哚族硫苷含量积累, 但是在较高温度下, 硫苷主要受温度影响而非光周期。

低温也是一种常见的胁迫因子, 适宜的低温环

境可以增加植物体内硫苷的含量。Kissen等(2016)的研究表明, 较低的生长温度提高了大部分拟南芥中硫苷的含量, 尤其是脂肪族硫苷的含量。这一实验结果在印证了适宜低温对硫苷的诱导作用的同时, 还说明了这一作用会受到品种等因素的影响。当植物从适宜温度转移到低温环境中, 其叶片中的大部分代谢会受到不同程度的影响, 而不同品种的植物抗寒能力也不同, 这导致了不同实验材料以及不同冷处理方式下硫苷含量变化的不一致。

2.3 水分

水分是植物生长发育不可或缺的重要因素之一。水分不仅是植物重要的组成部分, 还在物质代谢运输过程中发挥重要作用。许多研究表明在干旱胁迫下硫苷含量会显著上升, 这有可能是因为在水分不足时, 植物的初级代谢会优先将碳(carbon, C)和氮(nitrogen, N)等转入次级代谢, 从而促进了硫苷等富含C和N的次级代谢物的生成(Gayler等2008)。此外, 在干旱胁迫下植物体内大多数氨基酸随着干旱胁迫程度的加重呈线性增加, 包括硫苷合成的前体氨基酸, 如甲硫氨酸、苯丙氨酸以及色氨酸等, 这一现象也表明干旱胁迫可能会促进硫苷的合成过程(Huang和Jander 2017)。还有研究表明, 干旱胁迫下, 野生型拟南芥的气孔孔径会出现显著减小, 但是缺失*IAA5*、*IAA6*、*IAA19*或*MYB28*、*MYB29*基因的拟南芥突变体的气孔孔径却不受干旱胁迫的影响(Salehin等2019)。这一现象说明当植物遭受干旱胁迫时, 硫苷会与IAA共同调节气孔的开闭以减少蒸腾作用, 减少水分流失, 从而减小干旱胁迫带来的损伤。

2.4 矿质元素

植物需要各种矿质元素以维持正常的生理活动。矿质元素不仅可以作为植物体的组成成分, 还可以调节植物生理功能, 影响植物的生命活动。硫苷作为一种富含N和硫(sulfur, S)的次生代谢产物, 其合成代谢受到植物生存环境中N和S含量的影响。当施用硫肥时, 通常都会使得植物体内硫苷含量上升, 且主要是脂肪族硫苷含量的上升; 当硫缺乏时, 硫苷合成的相关基因, 如*MAM*和*CYP79*等的表达量会下调, 硫苷含量也会显著降低(Zhang等2020)。同时, 硫苷降解以及初生硫代谢的关键

基因的表达都得到了上调,说明缺硫胁迫下,硫苷可能会被加速降解以释放S元素用于维持初级代谢(Zhang等2020;何超超等2018)。由于脂肪族硫苷的合成前体是含有S的甲硫氨酸,而吲哚族硫苷的合成前体是不含S的色氨酸,因此,脂肪族硫苷对于S元素有更强的响应,在缺硫情况下再施加硫肥会使得脂肪族硫苷的增加比例显著高于吲哚族硫苷。

虽然在一定范围内,随着施用氮肥增加,硫苷含量也会上升,但是施氮肥量过高时,植物的营养生长速度或其它物质的合成速度可能会超过硫苷合成的速度,导致硫苷被“稀释”,从而使得植物中硫苷的单位含量反而出现下降的现象(Rosen等2005)。Koprivova等(2000)利用 ^{35}S 标记发现,拟南芥可以通过O-乙酰丝氨酸(O-acetylserine, OAS)来协调S和N的同化。当S受到限制时, OAS含量得以积累;而N受到限制时, OAS含量的积累受到抑制。同时OAS和还原S的化合物之间已被证明具有拮抗作用(Koprivova等2000)。因此,氮硫比例过高会导致OAS的积累和半胱氨酸合成的减少,致使硫苷合成前体匮乏,这也可能是高氮肥导致硫苷含量下降的原因之一。

除了N和S外,其他矿质元素也会对硫苷的含量与组分产生影响,目前研究较多的有钾、硒、镁、铜和铁等。研究表明缺钾会使拟南芥吲哚族硫苷合成基因CYP79B2和CYP79B3表达显著上调,吲哚族硫苷含量增加;而脂肪族硫苷合成基因CYP79F2表达上调, CYP79F1表达下调,脂肪族硫苷含量略有增加(Troufflard等2010)。因为硒(selenium, Se)和S都属于周期表第六组,具有相似的化学性质,Se和S的吸收和同化受到竞争性相互作用的影响,因此高浓度硒肥会影响硫元素的吸收同化从而导致十字花科植物中硫苷含量降低。硒肥对植物硫苷含量的影响存在着基因型和浓度效应。Robbins等(2005)研究发现高水平的Se处理降低了青花菜中萝卜硫苷和脂肪族硫苷含量;而低水平Se处理并不能显著影响各种硫苷的含量。脂肪族硫苷,特别是萝卜硫苷,对硒肥的敏感性可能是由于硒和硫在同化竞争时生成的硒-半胱氨酸和硒-甲硫氨酸与半胱氨酸和甲硫氨酸之间进行竞争导致的。

2.5 气体

植物的生长还受到其生存环境中气体的影响。十字花科植物不仅可以通过根吸收土壤中的硫酸盐,还可以通过叶片吸收 H_2S 或 SO_2 作为硫来源用于自身的生长发育。因此,对于富含C和S的硫苷而言,其组分和含量还受到环境中 H_2S 、 SO_2 以及 CO_2 等含量的影响。一般而言,由根部吸收的硫酸盐是植株所需S元素的主要来源,且通过不同的硫转运蛋白进行S的吸收和转运。但是在缺S的环境下,叶片吸收的 H_2S 或 SO_2 可以部分代替根部吸收的硫酸盐作为硫来源。有研究表明,芥菜和芜菁在缺硫胁迫下,硫苷合成相关基因表达下降,腈水解酶活性上升,使得其地上部和地下部的硫苷含量下降;将胁迫后的植株置于一定浓度的 H_2S 或 SO_2 下,其根和茎硫苷含量又会得到一定程度的恢复,且对于脂肪族硫苷的影响最为显著(Aghajanzadeh等2015)。但是当土壤中硫酸盐充足时,植株与 H_2S 或 SO_2 的接触会导致根部对硫酸盐的吸收减少,腺苷5'-磷酸硫酸还原酶(adenosine 5'-phosphosulfate reductase, APR)活性降低等,尽管硫酸盐还原途径会因此受到影响,但植株体内硫苷的种类及含量并无显著变化(Aghajanzadeh等2015)。 H_2S 的吸收是由半胱氨酸的代谢速率决定的,而 SO_2 的吸收是由叶肉的水相决定的。尽管植株对于 H_2S 和 SO_2 的吸收存在差异,无论硫酸盐是否充足,叶片吸收 H_2S 或 SO_2 并不影响硫苷的组成,这也说明硫苷的组成并不受硫源和S吸收方式的影响(Aghajanzadeh等2016)。

当环境中 CO_2 的浓度升高时,植株的生长速率加快, N含量及碳氮比随之减少。因此,当环境中 CO_2 的浓度较高时,含有甲基的脂肪族硫苷含量会得到显著的上升,而吲哚族硫苷含量则随着碳氮比的下降而下降,且高浓度的 CO_2 主要导致4-甲氧基-3-吲哚基甲基硫苷和吲哚-3-甲基硫苷的显著下降,但由于脂肪族硫苷升高的含量通常高于吲哚族硫苷下降的含量,因此总硫苷含量上升(Schonhof等2007)。

3 总结与展望

环境中的各种生物与非生物胁迫(表1)会通过

表1 近年来关于环境因子对硫苷含量及组分影响的研究

Table 1 The studies on influence of environmental factors on glucosinolate contents and components in recent years			
环境因子		影响	文献
昆虫取食	杂食性昆虫	吲哚族硫苷的合成基因受到诱导, 但是吲哚族硫苷的含量无显著变化	Sontowski等2019
	专食性昆虫	吲哚族硫苷在被取食1 h后显著上升, 而2-丙烯基硫苷和3-丁烯基硫苷含量在被取食24 h后显著上升	陈君杰2107
病原菌侵染	真菌	主要增加了青花菜叶中3-吲哚甲基硫苷和1-甲氧基-3-吲哚甲基硫苷的浓度提高了脂肪族硫苷的含量	Yu等2015
光	细菌		Pangesti等2016
	光质	单独红/绿光照射下, 吲哚族硫苷含量的增加比脂肪族硫苷更为显著, 蓝光照射提高了脂肪族硫苷含量, 降低了吲哚族硫苷含量	Abe等2015
	光照强度	根部硫苷含量随光照强度上升而下降, 叶片中硫苷含量与光照强度无明显相关性	Smith 2015
	光周期	低温和长光周期有利于脂肪族硫苷含量的增长, 而高温和短周期则有利于吲哚族硫苷的含量	Molmann等2015
温度	低温	低温主要诱导了脂肪族硫苷含量的上升	Kissen等2016
	高温	高温诱导脂肪族、吲哚族硫苷以及总硫苷含量的升高, 但2-苯乙基硫苷含量在高温下出现了下降的现象	Justen和Fritz 2013
水分	盐胁迫	采收前盐胁迫可以显著增加吲哚族硫苷和总硫苷的含量	Giuffrida等2018
	干旱	干旱诱导了大部分硫苷含量的增加	Tariq等2013
矿质元素	S	0.5 mol·mL ⁻¹ 的S仅少量增加硫苷含量, 硫苷含量与S的施用量呈正相关关系	Park等2018
	N	随着N供给的增加, 吲哚族硫苷增加, 脂肪族硫苷减少	Øvsthus等2015
	P、K	较低的N、P浓度以及较高的K浓度可以提高硫苷含量	Chon等2017
气体	H ₂ S、SO ₂	当硫酸盐充足时, H ₂ S和SO ₂ 并不影响植物总硫苷含量, 仅对脂肪族和吲哚族硫苷含量有细微的影响; 但在缺乏硫酸盐时, SO ₂ 和H ₂ S可以缓解硫酸盐含量的降低, 但依然低于硫酸盐充足的情况	Aghajanzadeh等2015
	CO ₂	CO ₂ 和硝酸盐含量较高的情况下, 拟南芥受到创伤时脂肪族硫苷含量出现下降的现象; 与CO ₂ 和硝酸盐的交互作用相比, 单CO ₂ 浓度对吲哚族硫苷含量的影响更大	Paudel等2016

不同的途径对硫苷的含量及组分产生影响, 这些因子可能直接影响硫苷合成代谢相关基因的表达, 从而改变植株体内硫苷的含量; 也有可能通过影响与硫苷相联系的生理生化反应, 从而以代谢产物为传导信号, 间接地影响硫苷的代谢, 如缺硫胁迫下, 植株可能通过降解硫苷生成硫酸盐从而用于其他与硫元素相关的代谢反应。

目前虽然许多环境因子影响硫苷的机理已得到了证实, 如昆虫取食时, 植株会通过黑芥子酶降解硫苷产生对昆虫有毒害作用的异硫氰酸盐从而进行防御; 但对于部分现象仍存在探索的空间, 如逆境胁迫下, 是由哪种物质作为传导信号刺激了硫苷合成代谢相关基因表达量的改变以及硫苷含量的变化。若能进一步了解不同环境条件下硫苷代谢的调控机理, 可以为今后生产上调控植株硫苷含量提供帮助。

参考文献(References)

Abe K, Kido S, Maeda T, et al (2015). Glucosinolate profiles in *Cardamine fauriei* and effect of light quality on glucosinolate concentration. *Sci Horti*c, 189: 12–16

Acevedo FE, Smith P, Peiffer M, et al (2019). Phytohormones in fall armyworm saliva modulate defense responses in plants. *J Chem Ecol*, 45 (7): 598–609

Aghajanzadeh T, Hawkesford MJ, De Kok LJ (2016). Atmospheric H₂S and SO₂ as sulfur sources for *Brassica juncea* and *Brassica rapa*: regulation of sulfur uptake and assimilation. *Environ Exp Bot*, 124: 1–10

Aghajanzadeh T, Kopriva S, Hawkesford MJ, et al (2015). Atmospheric H₂S and SO₂ as sulfur source for *Brassica juncea* and *Brassica rapa*: impact on the glucosinolate composition. *Front Plant Sci*, 6: 1–10

Antonious GF, Kasperbauer MJ, Byers ME (1996). Light reflected from colored mulches to growing turnip leaves affects glucosinolate and sugar contents of edible roots. *Photochem Photobiol*, 64: 605–610

- Badenes-Perez FR, Reichelt M, Gershenzon J, et al (2013). Interaction of glucosinolate content of *Arabidopsis thaliana* mutant lines and feeding and oviposition by generalist and specialist lepidopterans. *Phytochemistry*, 86: 36–43
- Chen JJ (2017). Changes in glucosinolate concentrations and differentially expressed genes in response to *Spodoptera exigua* (Hübner) in *Brassica juncea* (dissertation). Lin'an, Zhejiang: Zhejiang Agriculture and Forestry University (in Chinese with English abstract) [陈君杰(2017). 甜菜夜蛾取食后雪里蕻硫苷变化和差异表达基因的研究(学位论文). 浙江临安: 浙江农林大学]
- Chun J, Kim S, Arasu MV, et al (2017). Combined effect of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizers on the contents of glucosinolates in rocket salad (*Eruca sativa* Mill.). *Saudi J Biol Sci*, 24: 436–443
- Gayler S, Grams TEE, Heller W, Treutter D, et al (2008). A dynamical model of environmental effects on allocation to carbon-based secondary compounds in juvenile trees. *Ann Bot*, 101: 1089–1098
- Giuffrida F, Agnello M, Mauro RP, et al (2018). Cultivation under salt stress conditions influences postharvest quality and glucosinolates content of fresh-cut cauliflower. *Sci Hortic*, 236: 166–174
- Guo L, Yang R, Wang Z, et al (2014). Effect of NaCl stress on health-promoting compounds and antioxidant activity in the sprouts of three Broccoli cultivars. *Int J Food Sci Nutr*, 65: 476–481
- Guo L, Yang R, Zhou Y, et al (2016). Heat and hypoxia stresses enhance the accumulation of aliphatic glucosinolates and sulforaphane in broccoli sprouts. *Eur Food Res Technol*, 242: 107–116
- He CC, Zhu B, Yang J, et al (2018). Advances of research on sulfur source in the biosynthesis of glucosinolate. *J Zhejiang A&F Univ*, 35: 167–173 (in Chinese with English abstract) [何超超, 祝彪, 杨静等(2018). 硫苷生物合成过程中硫来源的研究进展. 浙江农林大学学报, 35: 167–173]
- Hoecker U, Toledo-Ortiz G, Bender J, et al (2004). The photomorphogenesis-related mutant red1 is defective in *CYP83B1*, a red light-induced gene encoding a cytochrome P450 required for normal auxin homeostasis. *Planta*, 219: 195–200
- Huang T, Jander G (2017). Absciscic acid-regulated protein degradation causes osmotic stress-induced accumulation of branched-chain amino acids in *Arabidopsis thaliana*. *Planta*, 246: 737–747
- Johnson IT (2018). Cruciferous vegetables and risk of cancers of the gastrointestinal tract. *Mol Nutr Food Res*, 62: e1701000
- Justen VL, Fritz VA (2013). Temperature-induced glucosinolate accumulation is associated with expression of *BrMYB* transcription factors. *Hortscience*, 48: 47–52
- Kim JA, Shim D, Kumari S, et al (2019). Transcriptome analysis of diurnal gene expression in Chinese cabbage. *Genes*, 10: 130
- Kim JH, Jander G (2007). *Myzus persicae* (green peach aphid) feeding on *Arabidopsis* induces the formation of a deterrent indole glucosinolate. *Plant J*, 49: 1008–1019
- Kissen R, Eberl F, Winge P, et al (2016). Effect of growth temperature on glucosinolate profiles in *Arabidopsis thaliana* accessions. *Phytochemistry*, 130: 106–118
- Koprivova A, Suter M, den Camp RO, et al (2000). Regulation of sulfate assimilation by nitrogen in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 122: 737–746
- Kopsell DA, Sams CE (2013). Increases in shoot tissue pigments, glucosinolates, and mineral elements in sprouting broccoli after exposure to short-duration blue light from light emitting diodes. *J Am Soc Hortic Sci*, 138: 31–37
- Lee JH, Lee J, Kim HR, et al (2018). Brassinosteroids regulate glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol Plantarum*, 163: 450–458
- Molmann JAB, Steindal ALH, Bengtsson GB, et al (2015). Effects of temperature and photoperiod on sensory quality and contents of glucosinolates, flavonols and vitamin C in broccoli florets. *Food Chem*, 172: 47–55
- Moreira-Rodriguez M, Nair V, Benavides J, et al (2017). UVA, UVB light doses and harvesting time differentially tailor glucosinolate and phenolic profiles in broccoli sprouts. *Molecules*, 22: 1065
- Øvsthus I, Breland TA, Hagen SF, et al (2015). Effects of organic and waste-derived fertilizers on yield, nitrogen and glucosinolate contents, and sensory quality of broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*). *J Agric Food Chem*, 63: 10757–10767
- Pangesti N, Reichelt M, Van de Mortel MJE, et al (2016). Jasmonic acid and ethylene signaling pathways regulate glucosinolate levels in plants during rhizobacteria-induced systemic resistance against a leaf-chewing herbivore. *J Chem Ecol*, 42: 1212–1225
- Park YJ, Lee HM, Shin MJ, et al (2017). Effect of different proportion of sulphur treatments on the contents of glucosinolate in kale (*Brassica oleracea* var. *acephala*) commonly consumed in Republic of Korea. *Saudi J Biol Sci*, 25: 349–353
- Paudel JR, Amirizian A, Krosse S, et al (2016). Effect of atmospheric carbon dioxide levels and nitrate fertilization on glucosinolate biosynthesis in mechanically damaged *Arabidopsis* plants. *BMC Plant Biol*, 16: 68
- Pilewska-Bednarek M, Nakano RT, Hiruma K, et al (2018). Glutathione transferase U13 functions in pathogen-trig-

- gered glucosinolate metabolism. *Plant Physiol*, 176: 538–551
- Riach AC, Perera MVL, Florance HV, et al (2019). Metabolic fingerprints reveal how an insect metabolome is affected by different larval host plant species. *Arthropod Plant Inte*, 13: 571–579
- Robbins RJ, Keck AS, Banuelos G, et al (2005). Cultivation conditions and selenium fertilization alter the phenolic profile, glucosinolate, and sulforaphane content of Broccoli. *J Med Food*, 8: 204–214
- Rosen CJ, Fritz VA, Gardner GM, et al (2005). Cabbage yield and glucosinolate concentrations as affected by nitrogen and sulfur fertility. *HortScience*, 40: 1493–1498
- Salehin M, Li B, Tang M, et al (2019). Auxin-sensitive Aux/IAA proteins mediate drought tolerance in *Arabidopsis* by regulating glucosinolate levels. *Nat Commun*, 10: 4021
- Schonhof I, Kläring HP, Krumbein A, et al (2007). Effect of temperature increase under low radiation conditions on phytochemicals and ascorbic acid in greenhouse grown Broccoli. *Agr Ecosyst Environ*, 119: 103–111
- Skirycz A, Reichelt M, Burow M, et al (2006). DOF transcription factor *AtDof1.1 (OBP2)* is part of a regulatory network controlling glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J*, 47: 10–24
- Smith LM (2015). Garlic mustard (*Alliaria petiolata*) glucosinolate content varies across a natural light gradient. *J Chem Ecol*, 41: 486–492
- Sontowski R, Gorringer NJ, Pencs S, et al (2019). Same difference? low and high glucosinolate *Brassica rapa* varieties show similar responses upon feeding by two specialist root herbivores. *Front Plant Sci*, 10: 1451
- Sotelo T, Lema M, Soengas P, et al (2015). *In vitro* activity of glucosinolates and their degradation products against *Brassica*-pathogenic bacteria and fungi. *Appl Environ Microbiol*, 81: 432–440
- Steindal ALH, MøLmann J, Bengtsson GB, et al (2013). Influence of day length and temperature on the content of health-related compounds in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*). *J Agr Food Chem*, 61: 10779–10786
- Szűcs Z, Plaszkó, T, Cziáky, Z, et al (2018). Endophytic fungi from the roots of horseradish (*Armoracia rusticana*) and their interactions with the defensive metabolites of the glucosinolate-myrosinase-isothiocyanate system. *BMC Plant Biol*, 18: 85
- Tariq M, Rossiter JT, Wright DJ, et al (2013). Drought alters interactions between root and foliar herbivores. *Oecologia*, 172: 1095–1104
- Tomomi MI, Daisuke M, Liu Z, et al (2020). Involvement of *BGLU30* in glucosinolate catabolism in the arabidopsis leaf under dark conditions. *Plant Cell Physiol*, 61: 1095–1106
- Troufflard S, Mullen W, Larson TR, et al (2010). Potassium deficiency induces the biosynthesis of oxylipins and glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol*, 10: 172
- Vo QV, Rochfort S, Nam PC, et al (2018). Synthesis of aromatic and indole alpha-glucosinolates. *Carbohydr Res*, 455: 45–53
- Yu T, Gabriel-Neumann E, Krumbein A, et al (2015). Interactive effects of arbuscular mycorrhizal fungi and intercropping with sesame (*Sesamum indicum*) on the glucosinolate profile in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*). *Environ Exp Bot*, 109: 288–295
- Zang Y, Zheng W, He Y, et al (2015). Global analysis of transcriptional response of Chinese cabbage to methyl jasmonate reveals JA signaling on enhancement of secondary metabolism pathways. *Sci Hortic-Amsterdam*, 189: 159–167
- Zhang L, Ryota K, Tomomi MI, et al (2020). Sulfur deficiency-induced glucosinolate catabolism attributed to two β -glucosidases, *BGLU28* and *BGLU30*, is required for plant growth maintenance under sulfur deficiency. *Plant Cell Physiol*, 16: 1–12

Advances in the effect of environmental factors on glucosinolates

RAO Shuaiqi, CHEN Xiaoqi, YANG Jing*, ZHU Biao

Key Laboratory for Quality Improvement of Agricultural Products of Zhejiang Province, School of Agriculture and Food Science, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

Abstract: Glucosinolate is an important secondary metabolite mainly existing in cruciferous plants. It is not only the source of flavor substances for *Brassicaceae* plants, but also plays an important role in stress resistance. Glucosinolates have attracted extensive attention due to their important biological functions. At present, numerous researches have been contacted in the synthesis and metabolic pathways of glucosinolates, and many studies suggested that the composition and content of glucosinolates in *Brassicaceae* plants are affected by environmental factors. In this paper, a variety of factors affecting the content and composition of glucosinolate were reviewed and the responses of glucosinolate and its degradation products to different environmental conditions were summarized.

Key words: glucosinolate; environmental factor; stress; anabolism

Received 2019-09-10 Accepted 2020-06-23

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31972394 and 31501748).

*Corresponding author (yangjing@zafu.edu.cn).