雷建军, 陈长明, 陈国菊, 等. 硫苷及其生物合成分子生物学机理研究进展 [J]. 华南农业大学学报, 2019, 40(5): 59-70.
LEI Jianjun, CHEN Changming, CHEN Guoju, et al. Progress in glucosinolates and its molecular mechanism of biosynthesis[J]. Journal of South China Agricultural University, 2019, 40(5): 59-70.

硫苷及其生物合成分子生物学机理研究进展

雷建军[1,2]，陈长明[1]，陈国菊[1]，曹必好[1]，邹丽芳[1]，吴双花[1]，朱张生[1]
(1 华南农业大学 园艺学院/农业部华南地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室，
广东 广州 510642； 2 韶关学院 英东农业科学与工程学院，广东 韶关 512005)

摘要: 硫代葡萄糖苷 (简称硫苷) 是植物中一种重要的植物次生代谢物质，具有很多功能，尤其是其中的萝卜硫苷的降解产物——萝卜硫素具有抗癌作用，因此，受到广泛重视。近年来硫苷研究取得了重要进展。本文系统地介绍了硫苷的功能、种类、分布、运输、生物合成、降解、影响合成和积累的因素、基因工程，并展望其研究前景。

关键词: 硫苷；十字花科；生物合成；降解；分子机理
中图分类号: S641.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-411X(2019)05-0059-12

Progress in glucosinolates and its molecular mechanism of biosynthesis

LEI Jianjun[1,2], CHEN Changming[1], CHEN Guoju[1], CAO Bihao[1], ZOU Lifang[1], WU Shuanghua[1], ZHU Zhangsheng[1]
(1 College of Horticulture, South China Agricultural University/Key Laboratory of Biology and Germplasm Enhancement of Horticultural Crops in South China, Ministry of Agriculture, Guangzhou 510642, China;
2 Henry School of Agricultural Science and Engineering, Shaoguan University, Shaoguan 512005, China)

Abstract: Glucosinolates (GS) are important secondary metabolites in plants. They have many functions, especially the breakdown product of glucoraphanin, sulphoraphane, has anti-cancer properties and therefore has been paid great attention. A great progress has been made in research of glucosinolates in recent years. This paper presents a review on the function, type, distribution, transportation, biosynthesis and degradation of glucosinolate, factors affecting the biosynthesis and accumulation, genetic engineering, prospects and so on.

Key words: glucosinolates; Crucifera; biosynthesis; degradation; molecular mechanism

硫代葡萄糖苷 (Glucosinolates, GS, 简称硫苷) 是植物中一种重要的次生代谢物质。由于它对植物和人类都有很大的影响，因此，该领域已经成为生物界的一个研究热点。油菜育种专家关注的重点是菜饼中的有害硫苷，蔬菜育种专家更关注对人类有益的抗癌硫苷，医学专家关注对肿瘤细胞有抑制作用的硫苷。每年都有大量文章报道，仅 SCI 收录的论文，2015－2018 年分别为 334、317、310 和 287 篇。

彭佩等[1] 对十字花科植物中硫代葡萄糖苷激发因子研究进展进行了综述。魏大勇等[2] 用全基因组关联作图和共表达网络分析鉴定了油菜种子硫苷含量的候选基因。毛舒香等[3] 综述了十字花科蔬菜萝卜硫素合成代谢相关基因及外源调控。

上述综述从某一个领域或层面介绍了硫苷的研究进展，但都不够全面。本文对硫苷的作用，分类、分布、运输、生物合成、降解、影响硫苷含量的因素等的最新研究进展进行全面介绍，以期为读者提

收稿日期: 2019–05–26 **网络首发时间:** 2019–07–23 11:44:34
网络首发地址: http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20190723.0839.004.html
作者简介: 雷建军（1957—），男，教授，博士，E-mail: jjlei@scau.edu.cn
基金项目: 国家自然科学基金 (31401874)；广东省科技厅项目 (2018B020202010)；广州市科技创新委员会项目 (201508030021)

供较全面的信息，对硫苷有全方位的了解。

1 硫苷的作用

硫苷具有很多种功能，有正向功能，也有反向功能。归纳起来有如下作用。

1.1 赋予食物特殊的风味

辛辣味主要是由挥发性的烯丙基、3−丁烯基和4−甲基硫−3−丁烯基异硫氰酸酯 (Isothiocyanate，ITC) 引起的[4-5]。

1.2 防腐和抗菌作用

吲哚类硫苷 3−吲哚甲基硫苷降解生成的吲哚−3−甲醇、吲哚−3−乙酰腈等化合物，能抑制微生物生长，并对昆虫和草食动物产生威慑作用，例如甲硫丙基硫苷 (脂肪族硫苷) 及芸苔素硫苷 (吲哚族硫苷) 与菌核病抗性呈正相关[6]。黑介子硫苷酸钾的水解产物可以防御马铃薯胞囊线虫[7]

1.3 降低某些癌症发生的危险

萝卜硫苷 (Glucoraphanin，GRA) 降解后产生萝卜硫素，后者可以缓解化疗引起的神经性疼痛[8]。对肿瘤细胞有抑制作用[9]，对前列腺癌[10]、直肠结肠癌[11]、乳腺癌[12]、胰腺癌[13] 和膀胱癌[14] 有抑制作用。

1.4 导致动物甲状腺肿大

如果摄入过多 2−羟基−3−丁烯基硫苷会导致动物甲状腺肿大[15]。

2 硫苷的种类

硫苷均含有相同的核心结构：*β*−*D*−硫代葡萄糖基和磺酸肟，两者通过硫苷键相连，另一部分是可变的基团 (R 侧链)，R 侧链来源于 8 种氨基酸，根据其氨基酸的不同来源可以将硫苷分为 3 大类：脂肪族硫苷 (R 侧链来源于蛋氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸)、芳香族硫苷 (R 侧链来源于含有芳香环的氨基酸、酪氨酸和苯丙氨酸) 和吲哚族硫苷 (R 侧链来源于含有吲哚环的色氨酸)。

迄今为止，已发现约 200 种硫苷，分布于双子叶被子植物的 16 个科中，其中在十字花科、白花菜科和番木瓜科中含量较高，尤其是十字花科中的芸苔属植物，已有学者详尽总结了硫苷的分类与结构[16-18]。芸薹属植物常测到的硫苷主要有 9 种，但 Hwang 等[19] 用超高效液相色谱−四极杆/静电场轨道阱高分辨质谱分析法，从 7 种十字花科蔬菜中检测到 15 种硫苷。

3 硫苷的分布

硫苷主要分布在十字花科[20]、白菜花科[21]、番木瓜种子[22] 中。十字花科作物中有约 20 种。甘蓝类蔬菜中，经常测到的大约为 9 种[23]。不同植物的主要硫苷不一样，青花菜、甘蓝、花椰菜、羽衣甘蓝、芥菜和萝卜中含量最高的硫苷分别是萝卜硫苷、芝麻菜苷、屈曲花苷、2−羟基−3−丁烯基硫苷 (Progoitrin，PRO)、黑芥子硫苷酸钾和芝麻菜苷[19, 24-25]。我们在芥蓝中发现的主要硫苷是 3−丁烯基硫苷[23]。

4 硫苷的运输

江定等[26] 对硫苷的运输进行了综述。Andersen 等[27] 通过对拟南芥 *GTR1* (Glucosinolate transporter 1) 和 *GTR2*(Glucosinolate transporter 2) 基因的单敲除与双敲除进行微嫁接试验，成功证明了 GTR1 和 GTR2 转运蛋白对硫苷在拟南芥根和莲座叶之间的双向运输起作用，而且 GTR1 和 GTR2 转运蛋白主要涉及到长链脂肪族硫苷在地上部和地下部的双向运输，并提出了拟南芥中硫苷在根部和莲座叶之间运输的模型，说明硫苷的长距离运输是通过木质部和韧皮部实现的[28]。Nour-Eldin 等[29] 用拟南芥 *GTR1* 和 *GTR2* 的双突变体作材料，证明这 2 个蛋白质基因突变后，合成硫苷的器官 (叶和角果壁) 中积累了大于对照 10 倍的脂肪族硫苷和吲哚族硫苷，而种子中几乎没有硫苷，但如果只是单突变，仍有一定的运输能力。Jiang等[30] 从芥蓝中分离克隆了 3 个 *GTR* 基因 (*GRT1a*、*GRT1b*、*GRT1c*)，并对其表达和功能进行了分析和鉴定，证明 GRT1a 和 GRT1c 具有硫苷运输功能。

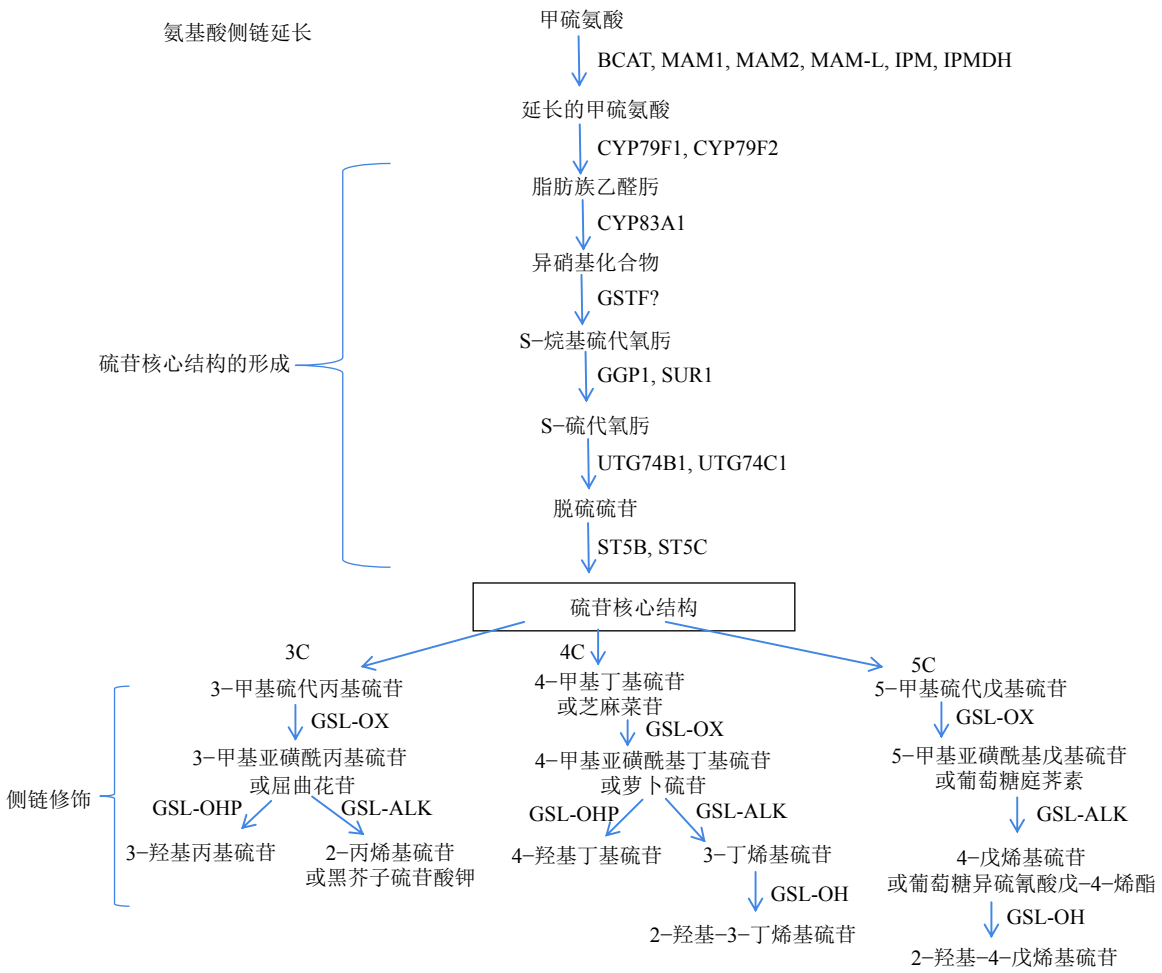
5 硫苷的生物合成

硫苷合成经历了从氨基酸的延伸到醛肟的生成，再经过氧化、裂解和硫酸化等作用而形成最终的硫苷。根据目前研究的结果，可以将硫苷的生物合成途径概括为 3 个阶段[31](图 1)：1)R 侧链的延伸 (仅限于蛋氨酸和苯丙氨酸来源的氨基酸)；2) 核心结构的合成；3) 侧链的修饰。

5.1 R 侧链的延伸

氨基酸在进入核心结构合成途径之前，蛋氨酸和苯丙氨酸来源的氨基酸可以经过侧链的延伸途径延长氨基酸的侧链。这个过程起始于一个支链氨基酸转氨酶 (Branched-chain aminotransferase，BCAT) 的脱氨基作用，生成相应的含氧酸，然后再进入一个由 3 个连续的酶并依次交替的循环中：由苹果酸合成酶 (Malate synthases，MAMs) 催化的缩合反应、异丙基苹果酸异构酶 (Isopropylmalate isomerases, IPMIs) 催化的异构化反应和由异丙基苹果酸脱氢酶 (Isopropylmalate dehydrogenase,IPM-

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions



方向线旁边的为催化合成的酶，方向线所指的为产物；3C、4C 和 5C 分别指含 3、4 和 5 个碳原子

The compound beside the direction line is catalytic enzyme, and the compound that the direction line points to is the reaction product; 3C, 4C and 5C represent compounds with 3, 4 and 5 carbon atoms respectively

图 1　脂肪族硫苷合成路径 (根据 Augustine 等[31] 修改)

Fig. 1　General scheme for aliphatic glucosinolate biosynthesis (Modified based on Augustine et al[31])

DH) 催化的氧化脱羧作用。经过这一循环，氨基酸的侧链会增加一个碳原子基团 (—CH_2—)，随后延伸了的氨基酸可以随即再进行下一轮的循环，从而继续延长侧链或者直接进入后面的核心结构的合成途径。

5.2　核心结构的合成

核心结构的合成是指将侧链延伸后的氨基酸经过一系列酶的催化而合成硫苷的核心结构。这一过程主要包括 5 个步骤 13 个酶[32]。

首先，由细胞色素 P450 的 CYP79 酶家族催化将侧链延伸所形成的氨基酸转变为乙醛肟，然后乙醛肟由细胞色素 P450 的 CYP83 酶家族催化形成氧化腈或硝基化合物。最后，无硫硫苷在磺基转移酶的作用下与硫的供体 3′−磷酸腺苷−5′−磷酰硫酸 (3′-phosphoadenosine-5′-phosphosulfate, PAPS) 反应，最终在 N 末端生成一个SO_4^{-2}，从而形成了基本的硫苷结构。

5.3　侧链的修饰

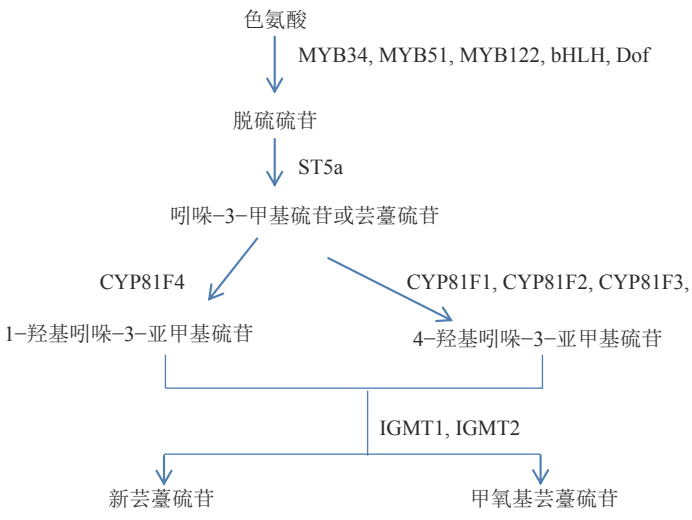
硫苷的多样性就体现在侧链的修饰上。对于脂肪族硫苷来说，R 侧链的修饰主要包括氧化、羟基化、烯基化和苯甲酰化等，而对于吲哚族硫苷来说，侧链修饰主要包括羟基化和甲氧基化。

十字花科植物中的硫苷，迄今为止只测到脂肪族硫苷和吲哚族硫苷，芳香族硫苷尚未检测到。脂肪族硫苷和吲哚族硫苷合成路径见图 1 和图 2。

Zhang 等[33] 发现大白菜硫苷含量很低的原因是 MAM-3 的第 1 个外显子中插入了 1 个 1.7 kb 的转座子，导致该基因失活。

硫苷合成相关基因在营养器官中具有较高的表达量，在生殖器官中的表达量则较低，其中脂肪族硫苷合成相关基因在茎、叶等地上营养组织中的表达量较高，而吲哚族硫苷合成相关基因则在根、茎、叶等地下和地上组织中均有较高的表达，且基因在同一组织的不同发育时期的表达量通常具有

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions



方向线旁边的为催化合成的酶，方向线所指的为产物

The compound beside the direction line is catalytic enzyme, and the compound that the direction line points to is the reaction product

图 2 吲哚族硫苷合成路径

Fig. 2 General scheme for indolic glucosinolate biosynthesis

差异，表明基因的表达还具有时空特异性[34]。

MYB34 和 MYB51 在调节吲哚族硫苷合成中起作用[35-38]，MYB28、MYB29 和 MYB76 在脂肪族硫苷合成中起重要作用[38-42]。

6 硫苷的降解

6.1 酶降解

在完整的植物体内，萝卜硫苷和黑芥子酶分布在不同位置上，黑芥子酶不会对硫苷产生作用，一旦组织被破坏 (如被人咀嚼) 就会发生作用，使硫苷发生降解[43]。Brandt 等[44] 报道，黑暗时间延长会加速硫苷的降解。萝卜硫苷的降解产物有 4 种，其中最主要的是萝卜硫素和萝卜硫腈，萝卜硫素更具有生物活性。Liang 等[45] 报道，在青花菜幼苗中，添加不同的十字花科作物的汁液，对萝卜硫苷降解成萝卜硫素与萝卜硫腈的比例有很大的影响，当加入萝卜、芝麻菜 (云芥) 和小白菜汁液时，萝卜硫素比对照 (不加任何汁液) 增加 1.95~2.32 倍，但加入芥菜汁液时，与对照没有明显差异，萝卜硫腈则相反，与萝卜硫腈形成一种消长关系。

6.2 热降解

MacLeod 等[46] 发现进样量及柱温都会导致硫苷的降解，当柱温为 200 ℃ 时，烯丙基硫苷降解生成 44% 的腈化物，32% 的 ITCs，同时苯甲基硫苷降解生成 63% 的腈化物和 13% 的 ITCs。

硫苷对热的敏感性因种类而异，生成的产物也有所差别。吲哚族硫苷比脂肪族硫苷更敏感[47]。

硫苷热降解的产物与酶促反应的产物不完全相同。例如，吲哚族硫苷热处理后主要降解生成硫氰酸盐 (Thiocyanates, TCs) 和吲哚乙腈，而酶降解只产生少量的吲哚乙腈，但生成较多 TCs 和甲醇。在纯水的模拟体系中，加热合成的吲哚−3−甲基硫苷生成一种新的降解产物：2−(3′−吲哚甲基) 硫苷，但这种化合物在烹饪蔬菜中还未被发现[48]。

硫苷是水溶性物质，用传统的烹饪方法烹饪后，会流失到菜汤中[49] 或因高温而降解[25]，但高温降解后会形成更具生物活性的异硫氰酸盐。Rungapamestry 等[50] 报道甘蓝加热烹饪的初期 (微波烹饪 2 min，蒸烹 7 min) 萝卜硫素增加，随后快速降低。Tabart 等[51] 用青花菜和红甘蓝作材料，发现传统的水煮法，损失很大，蒸烹法损失少，微波烹饪法，1 min 后，青花菜和红甘蓝的萝卜硫素的含量分别增加了 4 倍和 6 倍，3 min 后减少到烹饪前的水平，5 min 后，青花菜的萝卜硫素减少到测不出来，红甘蓝的萝卜硫素到 10 min 仍然维持在烹饪前的水平。

Okunade 等[52] 报道，青花菜用低温真空法烹饪，在 100 ℃ 下烹饪 20 min，原料的萝卜硫素的质量摩尔浓度为 2.05 μmol ·g^{-1}(以干质量计)，烹饪后为 1.06 μmol ·g^{-1}(以干质量计)，如果在烹饪时加入 1 g 芥末，萝卜硫素会增加到 8.58 μmol ·g^{-1}(以干质量计)。

6.3 化学降解

硫苷易被水解，因此介质的 pH 对于硫苷的稳定性就具有重要的意义，过酸过碱都有助于硫苷的降解[53]。

6.4 微生物降解

Palop 等[54] 通过测定 42 种乳酸菌对烯丙基硫苷的分解，筛选出 3 种能降解该硫苷的菌株，其中保加利亚乳酸杆菌 *Lactobacillus agilis* 分解能力最强。

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

7　影响硫苷生物合成的因素

7.1　基因型

Soengas 等[55] 报道，蔬菜中的总脂肪族硫苷含量，芜菁的最高，其次是油菜，再次是甘蓝、青花菜和白菜。司雨等[23] 报道了芥蓝品种间硫苷含量的差异，基因型之间差异很大。硫苷的配合力在基因型之间的差异也很大[56]。萝卜硫素在青花菜中的质量分数 (以干质量计) 为 0.4~9.5 mg·g^{-1}[57-58]，在红甘蓝中为 0.6~7.4 mg·g^{-1}[59]。

7.2　发育阶段、器官和部位

不同发育阶段和器官硫苷含量的差异研究有很多报道，总体来说具有发育阶段的特异性和器官特异性。马永华等[60] 报道了小白菜叶期和叶位的差异。Bellostas 等[61] 测定了 5 种十字花科蔬菜种子发芽后硫苷含量的变化，发芽 4 d 时只有紫甘蓝的总硫苷含量略微增加，其他 4 种蔬菜中硫苷含量下降，而在发芽 7 d 时甘蓝和花椰菜中总硫苷含量较 4 d 芽苗菜中硫苷含量增加，就脂肪族硫苷而言，种子中萝卜硫苷含量最高，紫甘蓝种子中萝卜硫苷质量摩尔浓度达到 7.3 μmol·g^{-1}。Pereira 等[62] 通过研究青花菜在发芽 6~11 d 的过程中硫苷含量的变化发现，随着发芽时间的不断延长硫苷含量整体呈下降趋势，如在 30 ℃/15 ℃ (白昼/黑夜) 下发芽的青花菜，其硫苷质量摩尔浓度由 81.7 μmol·g^{-1} 下降至 36.1 μmol·g^{-1}(以干质量计)。Rychlik 等[63] 同样发现青花菜发芽 2 d 后，硫苷质量摩尔浓度由 50 mmol·kg^{-1} 下降至 38 mmol·kg^{-1}(以干质量计)。Martinez-villaluenga 等[64] 经测定 3 种青花菜和 2 种萝卜发芽过程中硫苷含量的变化发现，与种子相比，发芽后其总硫苷含量均下降，且不同时期的芽苗其硫苷含量也有很大差异，如硫苷质量摩尔浓度 (以干质量计) 在萝卜种子中为 145.28 μmol·g^{-1}，而在发芽 3 d 时为 101.96 μmol·g^{-1}，在发芽 4 和 5 d 时硫苷含量变化不大，硫苷质量摩尔浓度约为 143.00 μmol·g^{-1}。即使与种子中硫苷含量相比芽苗菜中有所下降，但作为蔬菜食用的芽苗菜其硫苷含量较成熟的蔬菜高，如 Tian 等[65] 报道青花菜芽苗菜中 3−甲基亚砜基丙基硫苷、2−羟基−3−烯丁基硫苷、烯丁基硫苷、烯丙基硫苷、4−甲硫基丁基硫苷、1−甲氧基吲哚−3−甲基硫苷、4−甲氧基吲哚−3−甲基硫苷和 4−甲基亚砜基丁基硫苷 (萝卜硫苷) 的含量均比成熟的青花菜花球中高，花球中总硫苷质量摩尔浓度为 2.08 μmol·g^{-1}(以鲜质量计)，而青花菜芽苗菜中总硫苷质量摩尔浓度为 4.02 μmol·g^{-1}(以鲜质量计)，可见青花菜芽苗菜比成熟的青花菜更具营养价值。Hanlon 等[66] 同样发现萝卜苗中硫苷含量是成熟的萝卜中硫苷含量的 3.8 倍。

郭丽萍等[67] 报道，十字花科蔬菜中硫苷种类和含量差异较大，均以脂肪族硫苷为主，芽苗菜中总硫苷和每种硫苷含量均显著高于其成熟蔬菜；市售的萝卜肉质根和芽苗菜异硫氰酸酯含量最高，所测芽苗菜中异硫氰酸酯含量约是肉质根的 31~62 倍。Rangkadilok 等[68] 的结果与此类似。

马永华等[60] 报道，小白菜八叶期的总硫苷含量明显高于四叶期和十二叶期，脂肪族硫苷含量随叶期升高呈下降趋势，吲哚族、芳香族硫苷变化趋势与总硫苷变化趋势一致；小白菜八叶期内叶位总硫苷含量高于外叶位，菜心部位硫苷质量摩尔浓度最高，为 4.35 μmol·g^{-1}，其中脂肪族硫苷质量摩尔浓度高达 2.55 μmol·g^{-1}，吲哚族硫苷质量摩尔浓度高达 1.60 μmol·g^{-1}，芳香族硫苷含量相对较低；此外，叶位 Y7 吲哚族硫苷占比最高，占总硫苷的 56.7%，其他叶位则以脂肪族硫苷为主，占总硫苷的 59.0%~79.0%。在所有叶位中，芳香族硫苷含量最低，占比低于 7.1%。

7.3　外界环境条件

7.3.1　*温度*　28 ℃ 和 60% 相对湿度最有利于大白菜硫苷的积累[69]。Bohinc 等[70] 指出空气温度对硫苷含量有较大的影响，并且相比脂肪族和芳香族硫苷，吲哚族硫苷更容易受到环境因素的影响。在 30 ℃/15 ℃ 昼夜温度下花椰菜的硫苷含量要明显高于昼夜温度为 22 ℃/15 ℃ 和 18 ℃/12 ℃。Kissen 等[71] 研究了温度对拟南芥硫苷含量的影响，结果表明，对于大多数材料来说 15 和 9 ℃ 条件下，硫苷含量比 21 ℃ 下更高，尤其是脂肪族硫苷，基因型之间有差异，世代之间不稳定。

7.3.2　*光照条件*　Zheng 等[72] 报道 100 μmol·m^{-2}·s^{-1} 蓝光有利于硫苷的合成 (总硫苷含量比对照、50 和 150 μmol·m^{-2}·s^{-1} 的都高)。Groenbaek 等[73] 报道，用高蓝光 (蓝、红光分别为 31.7% 和 66.3%) 和低蓝光 (蓝、红光分别为 14.8% 和 81.3%) 对油菜芽 (发芽 6 d 后) 的硫苷含量几乎没有影响，但对幼苗 (发芽 11 d 后) 有影响，高蓝光可以降低 2−羟基−3−丁烯基硫苷 (有害硫苷) 的含量。但对其他硫苷没有影响。在此之前也有报道表明，蓝光比红光更能促进油菜芽的新葡萄糖芸苔素的合成[62]。21 d 龄青花菜幼苗在 20% 比 80% 蓝、红光条件下，4−甲氧基芸苔素硫苷的含量明显高于 5% 比 95% 蓝、红光，但 LED 等光照比荧光灯/白炽灯光照更能促进硫苷的合成和

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

积累[74]。

7.3.3 *营养元素* Booth 等[75] 发现施加硫肥后提高了油菜花中硫苷的含量。在硫营养不足的情况下，小白菜的生长受到抑制，硫苷含量显著下降[76]。田璐等[77] 报道 NaCl 和 $CaCl_2$ 溶液处理均显著增加青花菜芽苗中硫苷和异硫氰酸盐含量，随着 NaCl 浓度的增加，硫苷和异硫氰酸盐含量均呈先增加后减少的趋势，而 $CaCl_2$ 处理浓度对它们均无显著影响。174.09 mmol·L^{-1} 的 NaCl 溶液和 10.48 mmol·L^{-1} 的 $CaCl_2$ 溶液为最佳联合施用浓度，青花菜芽苗中硫苷和异硫氰酸盐含量最高，每 10 株分别达到 5.57 和 3.54 μmol。

颜廷帅等[78] 报道：22 mg·L^{-1} 甲硫氨酸溶液能够促进大白菜的硫苷合成。Kusznierewicz 等[79] 研究发现当土壤中的锌质量分数从 80 mg·kg^{-1} 升至 450 mg·kg^{-1}(以干质量计) 时，白菜中硫苷质量摩尔浓度由 3.2 μmol·g^{-1} 升至 12 μmol·g^{-1}(以干质量计)；当土壤中铬质量分数从 0.3 mg·kg^{-1}升至 30 mg·kg^{-1} (以干质量计) 后，硫苷质量摩尔浓度由 3.5 μmol·g^{-1} 升至 10 μmol·g^{-1}(以干质量计)。

初婷等[80] 报道：50 和 75 mmol·L^{-1} $MgSO_4$ 溶液处理下，发芽 5 d 的青花菜芽苗菜中总硫苷和萝卜硫素含量显著高于发芽 8 d 的，但发芽 8 d 的黑芥子酶活力高于发芽 5 d 的；$MgSO_4$ 溶液处理后，总硫苷和萝卜硫素含量及黑芥子酶活力显著提高。

冠菌素可以诱导青花菜离体培养细胞大量合成硫苷，总硫苷是对照的 205 倍[81]。

银纳米颗粒对转基因白菜的根中硫苷的合成有促进作用[82]。

硒对硫苷的影响，目前还没有一致的结果。Tian 等[83] 的研究结果表明，硒会降低萝卜硫苷的含量。但 Trolove 等[84] 报道萝卜苗和青花菜苗中的总硫苷和萝卜硫苷不受硒的影响，但有个别其他硫苷会受影响。

7.3.4 *栽培方式* Di Gioia 等[85] 报道，用芝麻菜、细叶二行芥和 *Diplotaxis erucoides* 作材料，研究栽培方式对硫苷合成的影响，与土壤栽培相比，水培可以提高硫苷的含量 (包括总硫苷、Diglucothiobeinin、芝麻菜苷、Glucosativin 和黑芥子硫苷酸钾)，但芸薹硫苷、萝卜硫苷没有差异。材料之间也有差异。

7.3.5 *逆境胁迫* 脂肪族和吲哚族硫苷合成相关基因的表达均受到部分生物和非生物胁迫因子的诱导表达，其中吲哚族硫苷合成相关基因更易受到丁香假单胞杆菌 *Pseudomonas syringa*e、甘蓝链格孢菌 *Alternaria brassicicola*、桃蚜 *Myzus persicae* 等生物和低温 (4 ℃)、高盐、高温 (38 ℃) 等非生物胁迫因子的诱导表达[34]。芸苔生球腔菌 *Mycosphaerella brassicicola* 的侵染会促进硫苷的合成[86]。

Cocetta 等[87] 报道：40 ℃ 和 200 mmol·L^{-1} NaCl 溶液处理 48 h 后，细叶二行芥叶和根中的硫苷都明显降低，脂肪族硫苷比对照低 3 倍。

采用不同的调控手段胁迫十字花科蔬菜种子发芽，从而促使硫苷含量增加也是很多学者关注与研究的重点。López-Berenguer 等[88] 报道适当的 NaCl 胁迫 (40 mmol·L^{-1}) 可以促进青花菜花球和嫩叶中硫苷的合成和积累。Yuan 等[89] 采用不同浓度的 NaCl 溶液胁迫萝卜发芽时发现，10 mmol·g^{-1} NaCl 溶液胁迫下萝卜发芽 3 d 后总硫苷含量与对照组相比大约提高 1.94 μmol·g^{-1} (以鲜质量计)。Pérez-Balibrea 等[90] 采用不同浓度的蛋氨酸、色氨酸、壳聚糖、水杨酸以及茉莉酸甲酯胁迫青花菜发芽，在一定条件下其均可以促进硫苷积累，如 5 mmol·L^{-1} 蛋氨酸溶液胁迫下，青花菜发芽 7 d 后硫苷含量较对照组增加 23%，5 mmol·L^{-1} 色氨酸溶液胁迫下，青花菜发芽 5 d 后硫苷含量较对照组增加 15%，壳聚糖、水杨酸以及茉莉酸甲酯比 2 种氨基酸更能促进青花菜芽苗菜中硫苷的积累，如不同浓度的水杨酸胁迫下，青花菜发芽 5 d 后硫苷质量摩尔浓度为 43.7~46.8 μmol·g^{-1}(以干质量计)。Vale 等[91] 研究发现 4 种十字花科芸薹属种子在黑暗条件下发芽时比光照/黑暗循环条件下发芽时硫苷质量摩尔浓度大约低 10 μmol·g^{-1}(以干质量计)。Guo 等[92-94] 研究青花菜芽的品质变化时发现，蔗糖处理种子 12 h 后对参与硫苷合成的基因有正调节作用，从而使硫苷的含量增加；青花菜发芽过程中采用 176 mmol·L^{-1} 蔗糖溶液喷洒并在发芽 7 d 时收获，青花菜芽苗中硫苷含量增加，如总脂肪族硫苷含量增加 44.7%，总吲哚族硫苷增加 50.5%，总硫苷含量增加 45.1%；采用不同浓度的 2,4−表油菜素内酯 (E-BR) 溶液浸泡种子后，再用不同浓度的 NaCl 溶液喷洒处理，青花菜发芽后硫苷含量增加，如 2 nmol·L^{-1} E-BR 溶液和 40 mmol·L^{-1} NaCl 溶液处理青花菜种子发芽后，总硫苷和萝卜硫苷含量均提升 80% 以上。

干旱胁迫对硫苷含量也有影响。Fard 等[95] 报道，用多个油菜品种在一年中的春秋两季进行干旱试验，一是开花后开始控制浇水，另一是从结果后开始控制浇水，无论哪个季节，无论哪个阶段，绝大多数品种的硫苷含量在干旱条件下明显高于正常

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

条件。Eom 等[96] 在大白菜上也得到了类似结果。

菜青虫危害后，头 2 周，吲哚族硫苷含量增加，脂肪族硫苷含量因材料而异[97]。

7.3.6　季节　Cartea 等[98] 报道在春季播种的花椰菜中的硫苷含量高于秋季播种的花椰菜。Vallejo 等[99] 报道，青花菜中硫苷的含量会受季节变化的影响，晚冬时的硫苷含量明显高于早春。王辉等[100] 研究了同一季节不同硫苷及同种硫苷在不同季节间的相关性，不同季节间 3 种脂肪族硫苷 (丁烯基硫苷，前致甲状腺肿素和葡萄糖异硫氰酸戊−4−烯酯)、1 种芳香族硫苷 (豆瓣菜苷) 和总硫苷含量均达到显著或极显著性正相关，而 4 种吲哚族硫苷 (4−羟基芸薹硫苷、芸薹硫苷、4−甲氧基芸薹硫苷和 1−甲氧基芸薹硫苷) 相关性均未达到显著水平。

Gols 等[97] 用多年生的野生甘蓝作材料，在荷兰种植，发现从 5－12 月脂肪族硫苷含量逐渐增加，吲哚族硫苷含量在仲夏快速增加并达到最大值，随后下降或稳定不变。

7.4　激素

油菜树内酯调控硫苷的合成[101]。茉莉酸可以调控硫苷的合成，并且可以通过调控脂肪族硫苷促进根肿病的发生，调控吲哚族硫苷抑制根肿病的发生[102]。Yi 等[103] 报道，茉莉酸甲酯和水杨酸处理具有种间特异性，在甘蓝中，可以增加屈曲花苷、2−羟基−3−丁烯基硫苷、黑芥子硫苷酸钾和新芸薹硫苷的含量，茉莉酸甲酯处理，可以使甘蓝和羽衣甘蓝的芸薹硫苷含量增加，使青花菜的新芸薹硫苷含量增加。Thiruvengadam 等[104] 报道，ABA 处理可以使芜菁的豆瓣菜苷含量增加。

7.5　采后处理

Aguilar-Camacho 等[105] 报道，青花菜用超声波加茉莉酸甲酯处理，在 15 ℃ 下经过 72 h 贮藏后，几乎所有硫苷的含量都比对照 (未作任何处理，只是贮藏在 15 ℃ 下) 的硫苷含量大大增加，甚至比贮藏前的还高。

7.6　节律

Soengas 等[55] 报道，用青花菜、甘蓝、油菜、白菜和芜菁作材料，研究了黑夜的始期 (黑夜开始后 1 h) 和终期，白天的始期 (白天开始后 1 h) 和终期的硫苷含量差异，发现一天中不同时段的硫苷含量有很大差异。例如，总的脂肪族硫苷含量，青花菜和油菜以黑夜结束时最高，白菜以白天开始时最高，芜菁以白天结束时最高。总吲哚族硫苷含量则都是以白天结束时最高。

8　硫苷的基因工程

萝卜硫苷 (GRA) 是一种有益硫苷，其降解产物萝卜硫素的抗癌作用已经得到了充分的证实[10-14]。2−羟基−3−丁烯基硫苷 (PRO) 摄入过多后可以导致动物甲状腺肿大，是一种有害硫苷。它们同属于脂肪族硫苷，在合成途径中，形成 GRA 后，在酮戊烯基依赖的双加氧酶 (2-oxoglutarate-dependent dioxygenase，AOP2) 的催化下转变成丁烯基硫苷 (Gluconapin，GNA)，GNA 在 2−含氧戊二酸盐加双氧酶 (2-oxoacid-dependent dioxygenase，GSL-OH) 的催化下转变成 PRO(图 1)。Augustine 等[31] 通过 RNA 干涉技术将 AOP2 沉默，使之不能表达，从而阻断 GRA 向下游的转化，结果使 GRA 合成大量增加，而 PRO 因原料的减少而大大降低。

硫苷是在旺盛生长的器官中合成，但种子中不合成，种子中的硫苷是从叶片或者茎或者角果中运输过去的[29]。Jiang 等[30] 从芥蓝中克隆了 3 个运输硫苷的基因 *BocGRT1a*、*BocGRT1b* 和 *BocGRT1c*，并对它们的表达和功能进行了鉴定，证明它们在芥蓝硫苷运输中起作用。

9　结论与展望

硫苷是一种含硫的次级代谢物，种类很多。根据侧链结构，可分为三大类：脂肪族硫苷、吲哚族硫苷和芳香族硫苷；根据对人类是否有益来分，可分为有益硫苷 (例如具有抗癌作用的萝卜硫苷) 和有害硫苷 (例如摄入过多会导致动物甲状腺肿大的 2−羟基−3−丁烯基硫苷)。硫苷主要分布于十字花科、白花菜科等作物中，十字花科作物中的主要硫苷是脂肪族硫苷和少量吲哚族硫苷，芳香族硫苷极少。硫苷的作用很多，可赋予食物特殊的风味；具有防腐和抗菌作用；降低某些癌症发生的危险；摄入过多 2−羟基−3−丁烯基硫苷会导致动物甲状腺肿大等。硫苷的分解产物具有抗癌作用，例如萝卜硫苷在黑芥子酶的作用下分解成萝卜硫素后才具有抗癌作用，虽然植物体内同时具有硫苷和分解硫苷的黑芥子酶，但在植物体组织未受到破坏之前，两者分布在不同细胞器中，只有当组织遭到破坏后，黑芥子酶才会与硫苷相遇，使硫苷分解。硫苷的分解除了酶解外，还可以被热解、化学降解和微生物降解。影响硫苷含量的因素很多，主要有基因型、发育阶段、器官和部位、外界环境条件 (温度、光照、逆境、营养元素、栽培方式)、季节、节律、激素、采后处理等。通过基因工程 (RNA 干涉技术、编辑技术等)，可以提高有益硫苷含量，降低有害硫苷含量。

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

由于硫苷在保健上具有很重要的作用，会受到越来越多的重视。建议今后在以下几个方面开展深入研究：

1) 硫苷合成积累运输调控的分子生物学机理近来虽然取得了很大的进展，尤其是在模式植物拟南芥中，但还有很多方面并不完全清楚。目前知道了硫苷合成的框架路线图，也知道了一些调控基因，但这些调控基因是如何调控的？它是否受其他调控基因调控？它单独起作用还是要与其他调控因子结合后形成复合体对结构基因进行调控等，目前并非十分清楚，有待于进一步深入研究。

2) 通过分子育种手段提高有益硫苷含量。降低有害硫苷含量。硫苷合成的路径已经基本清楚，在脂肪族硫苷中，先合成抗癌硫苷萝卜硫苷，再以萝卜硫苷为原料合成下游的 3−丁烯基硫苷，然后以它为原料合成有害的前致甲状腺肿素 (2−羟基−3−丁烯基硫苷)，我们可以通过基因敲除的方法，不让萝卜硫苷继续往下参与反应，停在萝卜硫苷阶段，或者只有极少量往下游走，便可以实现上述目标。目前虽然有少量这方面的报道，但效果不是太明显，有待于进一步研究，尤其是新的基因编辑技术目前还没有用在该研究领域。

3) 在油菜中调控硫苷运输方向，只要将硫苷限制在营养器官中，不让它运输到种子中，就不会存在菜饼作饲料导致动物甲状腺肿大的风险。在蔬菜中，将有害硫苷运输到非食用器官中，有益硫苷运输到食用器官中，这样就解决了趋利避害的问题。

参考文献：

[1] 彭佩, 卿志星, 田艳, 等. 十字花科植物中硫代葡萄糖苷激发因子研究进展[J]. 食品安全质量检测学报, 2019, 10(4): 886-891.

[2] 魏大勇, 崔艺馨, 熊清, 等. 用全基因组关联作图和共表达网络分析鉴定油菜种子硫苷含量的候选基因[J]. 作物学报, 2018, 44(5): 5-17.

[3] 毛舒香, 王军伟, 徐浩然, 等. 十字花科蔬菜萝卜硫素合成代谢相关基因及外源调控[J]. 中国细胞生物学学报, 2018, 40(8): 1415-1423.

[4] SCHONHOF I, KRUMBEIN A, BRÜCKNER B. Genotypic effects on glucosinolates and sensory properties of broccoli and cauliflower[J]. Mol Nutr Food Res, 2010, 48(1): 25-33.

[5] PADILLA G, CARTEA M E, VELASCO P, et al. Variation of glucosinolates in vegetable crops of *Brassica rapa*[J]. Phytochemistry, 2007, 68(4): 536-545.

[6] ABUYUSUF M, ROBIN A, LEE J, et al. Glucosinolate profiling and expression analysis of glucosinolate biosynthesis genes differentiate white mold resistant and susceptible cabbage lines[J]. Int J Mol Sci, 2018, 19 (12): 4037.

[7] AIRES A, CARVALHO R, BARBOSA M D C, et al. Suppressing potato cyst nematode, *Globodera rostochiensis*, with extracts of Brassicacea plants[J]. Am J Potato Res, 2009, 86(4): 327-333.

[8] LUCARINI E, MICHELI L, TRALLORI E, et al. Effect of glucoraphanin and sulforaphane against chemotherapy‐induced neuropathic pain: Kv7 potassium channels modulation by H_2S release *in vivo*[J]. Phytother Res, 2018, 32(11): 2226-2234.

[9] 罗丽娜. 硫代葡萄糖苷水解产物抗肿瘤作用的研究[D]. 武汉：华中科技大学, 2007.

[10] LIU B, MAO Q Q, CAO M, et al. Cruciferous vegetables intake and risk of prostate cancer: A meta-analysis[J]. INT J Urol, 2012, 19(2): 134-141.

[11] WU Q J, YANG Y, VOGTMANN E, et al. Cruciferous vegetables intake and the risk of colorectal cancer: A meta-analysis of observational studies[J]. Ann Oncol, 2013, 24(4): 1079-1087.

[12] LIU X, LÜ K. Cruciferous vegetables intake is inversely associated with risk of breast cancer: A meta-analysis[J]. Breast, 2013, 22(3): 309-313.

[13] CITI V, PIRAGINE E, PAGNOTTA E, et al. Anticancer properties of erucin, an H_2S-releasing isothiocyanate, on human pancreatic adenocarcinoma cells (AsPC-1)[J]. Phytother Res, 2019, 33(3): 845-855.

[14] ABBAOUI B, LUCAS C, RIEDL K M, et al. Cruciferous vegetables, isothiocyanates and bladder cancer prevention[J]. Mol Nutr Food Res, 2018,62(18). doi: 10.1002/mnfr.20180079.

[15] MAWSON R, HEANEY R K, ZDUNCZYK Z, et al. Rapeseed meal-glucosinolates and their antinutritional effects: Part 6: Taint in end-products[J]. Die Nahrung, 2010, 39(1): 21-31.

[16] FAHEY J W, ZALCMANN A T, TALALAY P. The chemical diversity and distribution of glucosinolates and isothiocyanates among plants[J]. Phytochemistry, 2001, 56(1): 5-51.

[17] CLARKE D B. Glucosinolates, structures and analysis in food[J]. Anal Methods-UK, 2010, 2(4): 310-325.

[18] AGERBIRK N, OLSEN C E. Glucosinolate structures in evolution[J]. Phytochemistry, 2012, 77(1): 16-45.

[19] HWANG I M, PARK B, DANG Y M, et al. Simultaneous direct determination of 15 glucosinolates in eight *Brassica* species by UHPLC-Q-Orbitrap-MS[J]. Food Chem, 2019, 282: 127-133.

[20] LEI J, CHEN G, CHEN C, et al. Germplasm diversity of Chinese kale in China[J]. Hort Plant J, 2017, 3(3): 14-17.

[21] 仙园园, 张华, 吴增宝, 等. 维药刺山柑果实硫代葡萄糖苷酶解条件的研究及产物的鉴定[J]. 中国医院药学杂志, 2014, 34(15): 1255-1259.

[22] 李文钊, 杜依登, 朱华平, 等. 响应面试验优化番木瓜

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

籽中硫代葡萄糖苷酶解工艺[J]. 食品科学, 2014, 35 (18): 28-31.

[23] 司雨, 陈国菊, 雷建军, 等. 不同基因型芥蓝硫代葡萄糖苷组分与含量分析[J]. 中国蔬菜, 2009, 1(6): 7-13.

[24] QIAN H, SUN B, MIAO H, et al. Variation of glucosinolates and quinone reductase activity among different varieties of Chinese kale and improvement of glucoraphanin by metabolic engineering[J]. Food Chem, 2015, 168(168): 321-326.

[25] OERLEMANS K, BARRETT D M, SUADES C B, et al. Thermal degradation of glucosinolates in red cabbage[J]. Food Chem, 2006, 95(1): 19-29.

[26] 江定, 陈国菊, 雷建军, 等. 硫代葡萄糖苷运输的生理生化及分子机理研究进展[J]. 植物生理学报, 2017(1): 29-37.

[27] ANDERSEN T G, NOUR-ELDIN H H, FULLER V L, et al. Integration of biosynthesis and long-distance transport establish organ-specific glucosinolate profiles in vegetative Arabidopsis[J]. Plant Cell, 2013, 25(8): 3133-3145.

[28] ANDERSEN T G, HALKIER B A. Upon bolting the GTR1 and GTR2 transporters mediate transport of glucosinolates to the inflorescence rather than roots[J]. Plant Signal Behav, 2014, 9(1): e27740.

[29] NOUR-ELDIN H H, ANDERSEN T G, BUROW M, et al. NRT/PTR transporters are essential for translocation of glucosinolate defence compounds to seeds[J]. Nature, 2012, 488(7412): 531-534.

[30] JIANG D, LEI J, CAO B, et al. Molecular cloning and characterization of three glucosinolate transporter (GTR) genes from Chinese kale[J]. Genes, 2019, 10(3): 202.

[31] AUGUSTINE R, BISHT N C. Biofortification of oilseed *Brassica juncea* with the anti-cancer compound glucoraphanin by suppressing GSL-ALK gene family[J]. Sci Rep-UK, 2015, 5: 18005.

[32] HALKIER B A, DU L. The biosynthesis of glucosinolates[J]. Trends Plant Sci, 1997, 2(11): 425-431.

[33] ZHANG J, WANG H, LIU Z, et al. A naturally occurring variation in the *BrMAM-3* gene is associated with aliphatic glucosinolate accumulation in *Brassica rapa* leaves[J]. Hort Res, 2018, 5(1): 69.

[34] 杜海, 冉凤, 刘静, 等. 拟南芥硫苷生物合成相关基因的组织和胁迫诱导表达谱的全基因组分析[J]. 中国农业科学, 2016, 49(15): 2879-2897.

[35] TAMARA G, BETTINA B, HANS-PETER M, et al. The transcription factor HIG1/MYB51 regulates indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant J, 2010, 50(5): 886-901.

[36] GIGOLASHVILI T, BERGER B, FLÜGGE U I. Specific and coordinated control of indolic and aliphatic glucosinolate biosynthesis by R2R3-MYB transcription factors in *Arabidopsis thaliana*[J]. Phytochem Rev, 2009, 8(1): 3-13.

[37] CAI C, YUAN W, MIAO H, et al. Functional characterization of BoaMYB51s as central regulators of indole glucosinolate biosynthesis in *Brassica oleracea* var. *alboglabra* Bailey[J]. Front Plant Sci, 2018.

[38] YU Q, HAO G, ZHOU J, et al. Identification and expression pattern analysis of BoMYB51 involved in indolic glucosinolate biosynthesis from broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*)[J]. Biochem Bioph Res Co, 2018, 501(2): 598-604.

[39] SONDERBY I E, HANSEN B G, BJARNHOLT N, et al. A systems biology approach identifies a R2R3 *MYB* gene subfamily with distinct and overlapping functions in regulation of aliphatic glucosinolates[J]. PLoS One, 2007, 2(12): e1322.

[40] SONDERBY I E, BUROW M, ROWE H C, et al. A complex interplay of three R2R3 MYB transcription factors determines the profile of aliphatic glucosinolates in Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 2010, 153(1): 348-363.

[41] SERGEY M, EYAL B, HADAR L, et al. The transcript and metabolite networks affected by the two clades of Arabidopsis glucosinolate biosynthesis regulators[J]. Plant Physiol, 2008, 148(4): 2021-2049.

[42] ARAKI R, HASUMI A, NISHIZAWA O I, et al. Novel bioresources for studies of *Brassica oleracea*: Identification of a kale MYB transcription factor responsible for glucosinolate production[J]. Plant Biotechnol J, 2013, 11(8): 1017-1027.

[43] FENWICK G R, HEANEY R K, MULLIN W J. Glucosinolates and their breakdown products in food and food plants[J]. Crit Rev Food Sci Nutr, 1983, 18(2): 123-201.

[44] BRANDT S, FACHINGER S, TOHGE T, et al. Extended darkness induces internal turnover of glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* leaves[J]. PLoS One, 2018, 13(8): e202153.

[45] LIANG H, WEI Y, LI R, et al. Intensifying sulforaphane formation in broccoli sprouts by using other cruciferous sprouts additions[J]. Food Sci Biotechnol, 2018, 27(4): 1-6.

[46] MACLEOD A J, PANESAR S S, GIL V. Thermal degradation of glucosinolates[J]. Phytochemistry, 1981, 20(5): 977-980.

[47] MACLEOD A J, ROSSITER J T. Non-enzymic degradation of 2-hydroxybut-3-enylglucosinolate (progoitrin) [J]. Phytochemistry, 1986, 25(4): 855-858.

[48] SYLVIE C, LAURENT D, GÉRARD B, et al. Isolation and structure elucidation of a new thermal breakdown product of glucobrassicin, the parent indole glucosinolate[J]. J Agr Food Chem, 2002, 50(18): 5185-5190.

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

[49] SONG L, THORNALLEY P J. Effect of storage, processing and cooking on glucosinolate content of Brassica vegetables[J]. Food Chem Toxicol, 2007, 45(2): 216-224.

[50] RUNGAPAMESTRY V, DUNCAN A J, FULLER Z, et al. Changes in glucosinolate concentrations, myrosinase activity, and production of metabolites of glucosinolates in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata*) cooked for different durations[J]. J Agric Food Chem, 2006, 54(20): 7628-7634.

[51] TABART J, PINCEMAIL J, KEVERS C, et al. Processing effects on antioxidant, glucosinolate, and sulforaphane contents in broccoli and red cabbage[J]. Eur Food Res Technol, 2018, 244(4): 2085-2094.

[52] OKUNADE O, NIRANJAN K, GHAWI S K, et al. Supplementation of the diet by exogenous myrosinase via mustard seeds to increase the bioavailability of sulforaphane in healthy human subjects after the consumption of cooked broccoli[J]. Mol Nutr Food Res, 2018, 62(18): e1700980.

[53] GRONOWITZ S, SVENSSON L, OHLSON R. Studies of some nonenzymic reactions of progoitrin[J]. J Agr Food Chem, 2002, 26(4): 887-890.

[54] PALOP M L, SMITHS J P, BRINK B T. Degradation of sinigrin by *Lactobacillus agilis* strain R16[J]. Int J Food Microbiol, 1995, 26(2): 219-229.

[55] SOENGAS P, CARTEA M E, VELASCO P, et al. Brassica glucosinolate rhythmicity in response to light-dark entrainment cycles is cultivar-dependent[J]. Plant Sci, 2018, 275: 28-35.

[56] CHEN G J, YU S, CAO B H, et al. Analysis of combining ability and heredity parameters of glucosinolates in Chinese kale[J]. [J]Afr J Biotechnol, 2010, 9(53): 9026-9031.

[57] KUSHAD M M, BROWN A F, KURILICH A C, et al. Variation of glucosinolates in vegetable crops of Brassica oleracea[J]. J Agr Food Chem, 1999, 47(4): 1541-1548.

[58] LENZI M, FIMOGNARI C, HRELIA P. Sulforaphane as a promising molecule for fighting cancer[J]. Mutat Res-Rev Mutat, 2007, 635(2): 90-104.

[59] DIAS J S. Nutritional quality and health benefits of vegetables: A review[J]. Food and Nutri Sci, 2012, 3(10): 1354.

[60] 马永华, 陈文妃, 陈凌云, 等. 小白菜不同叶期及不同叶位硫苷的质量摩尔浓度[J]. 浙江农林大学学报, 2018, 35(6): 132-136.

[61] BELLOSTAS N, KACHLICKI P, SØRENSEN J C, et al. Glucosinolate profiling of seeds and sprouts of *B. oleracea* varieties used for food[J]. Sci Hortic-Amsterdam, 2007, 114(4): 234-242.

[62] PEREIRA F M, ROSA E, FAHEY J W, et al. Influence of temperature and ontogeny on the levels of glucosinolates in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) sprouts and their effect on the induction of mammalian phase 2 enzymes[J]. J Agric Food Chem, 2002, 50(21): 6239-6244.

[63] RYCHLIK M, ADAM S T. Glucosinolate and folate content in sprouted broccoli seeds[J]. Eur Food Res Technol, 2008, 226(5): 1057-1064.

[64] MARTINEZ-VILLALUENGA C, PEÑAS E, CISKA E, et al. Time dependence of bioactive compounds and antioxidant capacity during germination of different cultivars of broccoli and radish seeds[J]. Food Chem, 2010, 120(3): 710-716.

[65] TIAN Q, ROSSELOT R A, SCHWARTZ S J. Quantitative determination of intact glucosinolates in broccoli, broccoli sprouts, brussels sprouts, and cauliflower by high-performance liquid chromatography-electrospray ionization-tandem mass spectrometry[J]. Anal Biochem, 2005, 343(1): 93-99.

[66] HANLON P R, BARNES D M. Phytochemical composition and biological activity of 8 varieties of radish (*Raphanus sativus* L.) sprouts and mature taproots[J]. J Food Sci, 2011, 76(1): C185-C192.

[67] 郭丽萍, 朱英莲, 唐娟. 十字花科芽苗菜与成熟蔬菜生物活性成分的比较[J]. 营养学报, 2017(6): 588-593.

[68] RANGKADILOK N, NICOLAS M E, BENNETT R N, et al. Developmental changes of sinigrin and glucoraphanin in three *Brassica* species (*Brassica nigra*, *Brassica juncea* and *Brassica oleracea* var. *italica*)[J]. Sci Hortic-Amsterdam, 2002, 96(1/2/3/4): 11-26.

[69] SHIM J Y, KIM H Y, KIM D G, et al. Optimizing growth conditions for glucosinolate production in Chinese cabbage[J]. Hortic Environ Biote, 2018, 59(5): 649-657.

[70] BOHINC T, TRDAN S. Environmental factors affecting the glucosinolate content in Brassicaceae[J]. J Food Agric Environ, 2012, 10: 357-360.

[71] KISSEN R, EBERL F, WINGE P, et al. Effect of growth temperature on glucosinolate profiles in *Arabidopsis thaliana* accessions[J]. Phytochemistry, 2016, 130: 106-118.

[72] ZHENG Y J, ZHANG Y T, LIU H C, et al. Supplemental blue light increases growth and quality of greenhouse pak choi depending on cultivar and supplemental light intensity[J]. J Integr Agr, 2018, 17(10): 2245-2256.

[73] GROENBAEK M, TYBIRK E, KRISTENSEN H L. Glucosinolate and carotenoid content of white- and yellow-flowering rapeseed grown for human consumption as sprouts and seedlings under light emitting diodes[J]. Eur Food Res Technol, 2018, 244(6): 1121-1131.

[74] KOPSELL D A, SAMS C E, BARICKMAN T C, et al. Sprouting broccoli accumulate higher concentrations of

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

nutritionally important metabolites under narrow-band light-emitting diode lighting[J]. J Am Soc Hortic Sci, 2014, 139(4): 469-477.

[75] BOOTH E J, WALKER K C, GRIFFITHS D W. A time-course study of the effect of sulphur on glucosinolates in oilseed rape (*Brassica napus*) from the vegetative stage to maturity[J]. J Sci Food Agr, 2010, 56(4): 479-493.

[76] HU K L, ZHU Z J, ZANG Y X, et al. Accumulation of glucosinolates and nutrients in pakchoi (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *communis*) two cultivar plants exposed to sulfur deficiency[J]. Hortic Environ Biote, 2011, 52(2): 121-127.

[77] 田璐, 吴嘉琪, 李昕悦, 等. NaCl 与 $CaCl_2$ 处理对西兰花芽苗硫苷和异硫氰酸盐含量的影响[J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(2): 352-358.

[78] 颜廷帅, 陈日远, 杨伟, 等. 叶面喷施甲硫氨酸对白菜生长和硫苷含量的影响[J]. 河北农业科学, 2018, 22(4): 51-52.

[79] KUSZNIEREWICZ B, BĄCZEK-KWINTA R, BARTOSZEK A, et al. The dose-dependent influence of zinc and cadmium contamination of soil on their uptake and glucosinolate content in white cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* f. *alba*)[J]. Environ Toxicol Chem, 2012, 31(11): 2482-2489.

[80] 初婷, 彭畅, 郭丽萍. $MgSO_4$ 处理对西兰花芽苗菜生理活性物质和抗氧化能力的影响[J]. 食品科学, 2018, 39(11): 53-59.

[81] SÁNCHEZ-PUJANTE P J, SABATER-JARA A B, BELCHÍ-NAVARRO S, et al. Increased glucosinolate production in *Brassica oleracea* var. *italica* cell cultures due to coronatine activated genes involved in glucosinolate biosynthesis[J]. J Agr Food Chem, 2019, 67(1): 102-111.

[82] CHUNG I, REKHA K, RAJAKUMAR G, et al. Influence of silver nanoparticles on the enhancement and transcriptional changes of glucosinolates and phenolic compounds in genetically transformed root cultures of *Brassica rapa* ssp. *rapa*[J]. Bioproc Biosyst Eng, 2018, 41(11): 1665-1677.

[83] TIAN M, YANG Y, ÁVILA F W, et al. Effects of selenium supplementation on glucosinolate biosynthesis in broccoli[J]. J Agr Food Chem, 2018, 66(30): 8036-8044.

[84] TROLOVE S N, YONG T, MORRISON S C, et al. Development of a method for producing selenium-enriched radish sprouts[J]. LWT-Food Sci Technol, 2018, 95: 187-192.

[85] DI GIOIA F, AVATO P, SERIO F, et al. Glucosinolate profile of *Eruca sativa*, *Diplotaxis tenuifolia* and *Diplotaxis erucoides* grown in soil and soilless systems[J]. J Food Compos Anal, 2018, 69: 197-204.

[86] ABUYUSUF M, ROBIN A, KIM H T, et al. Altered glucosinolate profiles and expression of glucosinolate biosynthesis genes in ringspot-resistant and susceptible cabbage lines[J]. Int J Mol Sci, 2018, 19(9): 2833.

[87] COCETTA G, MISHRA S, RAFFAELLI A, et al. Effect of heat root stress and high salinity on glucosinolates metabolism in wild rocket[J]. J Plant Physiol, 2018, 231: 261-270.

[88] LÓPEZ-BERENGUER C, MARTÍNEZ-BALLESTA M D C, MORENO D A, et al. Growing hardier crops for better health: Salinity tolerance and the nutritional value of broccoli[J]. J Agr Food Chem, 2009, 57(2): 572-578.

[89] YUAN G, WANG X, GUO R, et al. Effect of salt stress on phenolic compounds, glucosinolates, myrosinase and antioxidant activity in radish sprouts[J]. Food Chem, 2010, 121(4): 1014-1019.

[90] PÉREZ-BALIBREA S, MORENO D A, GARCÍA-VIGUERA C. Improving the phytochemical composition of broccoli sprouts by elicitation[J]. Food Chem, 2011, 129(1): 35-44.

[91] VALE A P, SANTOS J, BRITO N V, et al. Evaluating the impact of sprouting conditions on the glucosinolate content of *Brassica oleracea* sprouts[J]. Phytochemistry, 2015, 115(1): 252-260.

[92] GUO R F, YUAN G F, WANG Q M. Sucrose enhances the accumulation of anthocyanins and glucosinolates in broccoli sprouts[J]. Food Chem, 2011, 129(3): 1080-1087.

[93] GUO R F, YUAN G F, WANG Q M. Effect of sucrose and mannitol on the accumulation of health-promoting compounds and the activity of metabolic enzymes in broccoli sprouts[J]. Sci Hortic-Amsterdam, 2011, 128(3): 159-165.

[94] GUO R, HOU Q, YUAN G, et al. Effect of 2, 4-epibrassinolide on main health-promoting compounds in broccoli sprouts[J]. LWT-Food Sci Technol, 2014, 58(1): 287-292.

[95] FARD N S, ABAD H H S, RAD A H S, et al. Effect of drought stress on qualitative characteristics of canola cultivars in winter cultivation[J]. Ind Crop Prod, 2018, 114: 87-92.

[96] EOM S, BAEK S, KIM J, et al. Transcriptome analysis in Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) provides the role of glucosinolate metabolism in response to drought stress[J]. Molecules, 2018, 23(5): 1186.

[97] GOLS R, VAN DAM N M, REICHELT M, et al. Seasonal and herbivore-induced dynamics of foliar glucosinolates in wild cabbage (*Brassica oleracea*)[J]. Chemoecology, 2018, 28(3): 77-89.

[98] CARTEA M E, VELASCO P, OBREGÓN S, et al. Seasonal variation in glucosinolate content in *Brassica oler-*

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions

acea crops grown in northwestern Spain[J]. Phytochemistry, 2008, 69(2): 403-410.

[99] VALLEJO F, TOMÁS-BARBERÁN F A, BENAVENTE-GARCÍA A G, et al. Total and individual glucosinolate contents in inflorescences of eight broccoli cultivars grown under various climatic and fertilisation conditions[J]. J Sci Food Agr, 2003, 83(4): 307-313.

[100] 王辉, 廖永翠, 徐东辉, 等. 普通白菜叶片中硫代葡萄糖苷的季节性变化[J]. 中国蔬菜, 2011, 1(10): 35-40.

[101] LEE J H, LEE J, KIM H, et al. Brassinosteroids regulate glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Physiol Plant, 2018, 163: 450-458.

[102] XU L, YANG H, REN L, et al. Jasmonic acid-mediated aliphatic glucosinolate metabolism is involved in clubroot disease development in *Brassica napus* L[J]. Front Plant Sci, 2018, 9: 750.

[103] YI G E, ROBIN A H, YANG K, et al. Exogenous methyl jasmonate and salicylic acid induce subspecies-specific patterns of glucosinolate accumulation and gene expression in *Brassica oleracea* L[J]. Molecules, 2016, 21(10): 1417.

[104] THIRUVENGADAM M, BASKAR V, KIM S H, et al. Effects of abscisic acid, jasmonic acid and salicylic acid on the content of phytochemicals and their gene expression profiles and biological activity in turnip (*Brassica rapa* ssp. *rapa*)[J]. Plant Growth Regul, 2016, 80(3): 377-390.

[105] AGUILAR-CAMACHO M, WELTI-CHANES J, JACOBO-VELÁZQUEZ D A. Combined effect of ultrasound treatment and exogenous phytohormones on the accumulation of bioactive compounds in broccoli florets[J]. Ultrason Sonochem, 2019, 50: 289-301.

【责任编辑 庄 延】



雷建军，华南农业大学二级教授。1990 年获博士学位，1994 年破格晋升为教授，1997 年被评聘为博士生导师。曾任全国首届高等农业院校教学指导委员会委员，园艺学科组副组长兼秘书。在十字花科蔬菜作物、辣椒常规育种和蔬菜基因工程研究方面取得了多项成果。选育出了‘西园四号’等一系列甘蓝杂一代新品种，先后获四川省科技进步三等奖 2 项，获教育部成果一等奖 1 项。选育的芥蓝品种先后获广州市科技进步二等奖 1 项，获广东省科技进步二等奖 1 项。分离克隆了一系列辣椒素合成、硫苷生物合成的结构基因和调控基因及甘蓝抗病基因。阐明了辣椒素在数量上差异的本质原因，揭示了调控辣椒素生物合成的分子机理，该研究结果发表在国际权威刊物《New Phytologist》上，该成果属于国际领先水平。累计发表论文 225 篇。获重庆市教学成果一等奖 1 项。1993 年开始享受国务院政府特殊津贴，1995 年被评为农业部有突出贡献的中青年专家，2004 年被评为南粤优秀教师。

Downloaded from https://cabidigitallibrary.org by 188.119.36.111, on 07/23/25.
Subject to the CABI Digital Library Terms & Conditions, available at https://cabidigitallibrary.org/terms-and-conditions