

UV-B 对十字花科蔬菜硫代葡萄糖苷含量的影响研究进展

马重阳^{1,2}, 毛鹏鹏^{1,3}, 秦恒山^{1,2}, 李清明¹, 郑胤建¹

(1. 中国农业科学院都市农业研究所, 四川 成都 610213; 2. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东 泰安 2710181; 3. 南京农业大学农学院, 江苏 南京 210095)

摘要: UV-B 辐射对植物光合作用、形态发育以及生理代谢有着重要影响, 能诱导十字花科蔬菜植物细胞产生包括硫苷在内的次生代谢产物。基于文献资料, 梳理归纳了近年来国内外关于 UV-B 对十字花科蔬菜硫苷含量影响方面的研究进展, 在阐述 UV-B 对十字花科蔬菜植株硫苷含量影响效应基础上, 从相关基因表达、植物激素含量变化、抗氧化系统平衡和相关酶活性等方面综述了 UV-B 对十字花科蔬菜硫苷合成的作用规律, 并对 UV-B 在改善十字花科蔬菜品质、提高营养和经济价值研究进行展望。

关键词: UV-B; 十字花科蔬菜; 硫代葡萄糖苷; 激素; 基因表达

中图分类号: S63 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-2172(2023)05-0393-09

[doi:10.3969/j.issn.2097-2172.2023.05.001](https://doi.org/10.3969/j.issn.2097-2172.2023.05.001)

Research Progress on Effects of UV-B Radiation on Glucosinolate Content in Cruciferous Vegetables

MA Chongyang^{1,2}, MAO Pengpeng^{1,3}, QIN Hengshan^{1,2}, LI Qingming¹, ZHENG Yinjian¹

(1. Institute of Urban Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chengdu Sichuan 610213, China; 2. College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an Shandong 2710181, China; 3. College of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing Jiangsu 210095, China)

Abstract: UV-B radiation plays an important role in plant photosynthesis, morphological development and physiological metabolism, and it could induce plant cells to produce secondary metabolites including glucosinolates. In this paper, the effects of UV-B on glucosinolates synthesis of cruciferous vegetables were summarized from aspects of expression of related genes, the changes of plant hormone content, the balance of antioxidant system and related enzyme activities, and the effects of UV-B on improving the quality, nutritive values and economic value of cruciferous vegetables were prospected.

Key words: UV-B; Cruciferous vegetable; Glucosinolate; Phytohormone; Gene expression

太阳辐射由紫外(Ultraviolet, UV)、可见光(Photosynthetic active radiation, PAR)和红外(Farred, FR)等光谱组成^[1], 其中 UV 按波段范围可分为三类: UV-A(315~400 nm)、UV-B(280~315 nm)和 UV-C(100~280 nm)^[2]。由于大气臭氧层的存在, UV-C 和大部分 UV-B 被吸收, 不能到达地球表面, 而 UV-A 和小部分 UV-B 则能够穿透大气层到达地球表面^[2]。虽然 UV-B 占到达地球表面总

光能的比例不到 0.5%, 但 UV-B 对植物的生长发育影响巨大^[3], 在叶片发育、光合作用和开花结实等方面的影响尤其显著^[4-6]。

硫代葡萄糖苷(glucosinolates, 硫苷)是十字花科植物体内的一种含氮和硫元素的次生代谢物, 根据其衍生前体氨基酸的差异可分为脂肪族、吲哚族和芳香族硫苷三大类^[7]。日常食物中的硫苷因其活性相对不高而不会被人类或哺乳动物直接

收稿日期: 2023-04-03

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程(34-IUA-03); 国家成都农业科技中心地方财政专项(NASC2023ST06KR01、NASC2023ST06)。

作者简介: 马重阳(1999—), 男, 甘肃宕昌人, 硕士, 研究方向为设施蔬菜栽培生理生态。Email: machongyang1018@163.com。

通信作者: 郑胤建(1991—), 男, 新疆阜康人, 副研究员, 研究方向为设施园艺光生物学与光环境构建。Email: zhengyinjian@caas.cn。

吸收, 在芥子酶的水解作用下, 硫苷水解为异硫氰酸酯等产物被人们吸收利用, 萝卜硫素就是硫苷水解而成的异硫氰酸酯之一^[8-9]。硫苷及其代谢产物不仅在十字花科植物中具有防御作用, 而且对人类具有抗癌和抗氧化活性^[10]。

非生物胁迫对于刺激植物体内次生代谢的作用已被广泛研究。例如, UV-B 光可以刺激酚类化合物、花青素、类胡萝卜素、抗氧化剂和硫代葡萄糖苷的积累^[11-15]。但有关 UV-B 对于芳香族硫苷、硫苷自身的抗氧化能力等方面的调控机制或作用机理不明。基于目前 UV-B 影响硫苷含量的研究, 综述了 UV-B 对十字花科蔬菜硫代葡萄糖苷含量的影响, 以期为提高十字花科蔬菜的品质、抗逆性提供理论依据。

1 UV-B 影响十字花科蔬菜硫苷含量

UV-B 对十字花科蔬菜硫苷积累是有积极的促进作用的, 但是大多数的研究主要集中于青花菜 (*Brassica oleracea* var. *italica*) 中, 对于其他十字花科蔬菜的研究较少。许多学者的研究表明, UV-B 对十字花科蔬菜总硫苷含量和硫苷组分的影响效应是存在差异的。硫苷含量经 UV-B 辐射后出现不同的结果, 可能是由于物种不同的原因。在拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 中, UV-B 辐射会造成硫苷含量下降。用强度为 1.55 W/m^2 的 UV-B 辐射拟南芥 12 h 后, 其体内的总硫苷含量, 特别是吲哚族硫苷含量显著降低^[16]。而在青花菜 (*Brassica oleracea* var. *italica*)、萝卜 (*Raphanus sativus*) 和羽衣甘蓝 (*Brassica oleracea* var. *acephala*) 中, UV-B 辐射后可诱导硫苷合成。用强度为 $0.09 \text{ W}/(\text{hm}^2)$ 和 $0.27 \text{ W}/(\text{hm}^2)$ 的 UV-B 每天辐射青花菜幼苗 2 h, 收获时其硫苷质量分数相比对照增加约 20%, 但两者间没有差异^[17]。在温度 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 的环境下播种青花菜, 7 d 后用强度为 7.16 W/m^2 的 UV-B 辐射 120 min, 总硫苷含量增加^[18]。萝卜和青花菜发芽 10 d 后经强度为 $7.5 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 的 UV-B 分别在收获后和低温贮藏 1 d 后进行 2 次辐射 (总辐射剂量为 15 kJ/m^2), 萝卜芽在第 1 次辐射后与对照相比, 总硫苷质量分数增加了 37%, 第 2 次辐射增加了 31%; 青花菜芽在第 1 次 UV-B 辐射后总硫苷质量分数增加了 18%, 在低温贮藏第 7 天硫苷质量分数增加了 44%^[19]。在温度 $20 \text{ }^\circ\text{C}$ 、相对湿度 90% 的环

境下, 用剂量分别为 5、10、 15 kJ/m^2 的 UV-B 辐射发芽中的羽衣甘蓝, 与对照相比, 第 3 天时硫苷的质量分数分别增加了 32%、42% 和 39%, 硫苷含量在 7 d 后达到最高值^[20]。

UV-B 辐射十字花科蔬菜的时期可以分为在生长期辐射和采收后辐射, 硫苷测定的时期也可以分为生长期测定和采收后测定, 因此造成在 UV-B 辐射下可诱导不同硫苷组分的积累。

目前在生长期进行辐射并测定硫苷含量的研究较多, 有研究表明, 生长期应用 UV-B 辐射会促进脂肪族硫苷的积累, 脂肪族硫苷可能参与植株在生长期对 UV-B 辐射的反应。据报道, 在温度为 $26 \text{ }^\circ\text{C}$ 的环境中用强度为 1.55 W/m^2 的 UV-B 辐射拟南芥 1 h 可使脂肪族硫苷 4-甲基亚砷基丁基硫苷和吲哚族硫苷吲哚-3-甲基硫苷含量略有增加, 但对其他硫苷无影响; 辐射 3 h 后, 与对照相比总硫苷含量无显著差异, 但吲哚族硫苷 4-甲氧基-吲哚-3-甲基硫苷含量下降^[16]。在温室内平均温度 $25.6 \text{ }^\circ\text{C}$ 、相对湿度为 60.2% 的环境下, 每天用强度为 2.2、8.8、 $16.4 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 的 UV-B 辐射, 结果发现, 一旦植物照射 UV-B, 脂肪族硫苷 2-丙烯基硫苷含量就会增加, 中等剂量的 UV-B 辐射可诱导苯基硫苷的积累, 但差异在统计学上并不显著^[21]。在 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 环境下, 分别用强度为 2.28 W/m^2 和 3.34 W/m^2 的 UV-B 照射 7 日龄的青花菜 120 min, 然后在辐射后 2 h 和 24 h 取样, 在强度为 3.34 W/m^2 的 UV-B 处理后 24 h, 硫苷积累量最高, 脂肪族硫苷 4-甲氧基硫苷、葡萄糖苷和萝卜硫苷质量分数分别增加约 170%、78% 和 73%^[22]。在 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 的环境下播种青花菜, 7 d 后用强度为 7.16 W/m^2 的 UV-B 处理 2 h, 其中脂肪族硫苷中的 3-甲基亚硫酰丙基硫苷、萝卜硫苷和芝麻菜苷分别比未辐射的青花菜芽增加了 84.0%、78.1% 和 62.6%, 吲哚族硫苷中的 3-吲哚甲基硫苷、4-羟基-3-吲哚基甲基硫苷和 4-甲氧基-3-吲哚基甲基硫苷分别比未辐射的青花菜芽增加了 30.0%、31.8% 和 177.5%^[18]。采前用 0.09 和 0.27 Wh/m^2 的 UV-B 辐射青花菜, 与对照相比, 萝卜硫素、芝麻菜苷质量分数分别增加 13.7% 和 16.9%^[17]。UV-B 辐射青花菜导致 3-甲基亚硫酰基丙基硫苷和 4-甲基亚硫酰基丁基硫苷的积累^[15]。以上研究表明, 在

生长期用 UV-B 辐射十字花科蔬菜, 会造成脂肪族硫苷的积累, 这可能与辐射时较高的温度有关。

关于在生长期进行辐射, 然后在贮藏期进行硫苷含量及组分测定的研究也较多。例如, 在 4 °C 下, 用 2 种不同剂量(1.5 kJ/m² 和 7.5 kJ/m²)的 UV-B 辐射青花菜, 在低温保存期间观察到青花菜中吲哚族硫苷 3-吲哚甲基硫苷、1-甲氧基-3-吲哚甲基硫苷、4-甲氧基-3-吲哚甲基硫苷和 4-羟基-3-吲哚甲基硫苷的质量浓度增加^[23]。经剂量为 1.5 kJ/m² 的 UV-B 辐射的青花菜, 在温度 4 °C、相对湿度 90% 的条件下保存 14 d, 第 14 天时吲哚族硫苷 1-甲氧基葡萄糖苷的含量最高^[24]。在温室条件下, 每天分别用强度 2.2、8.8、16.4 kJ/(m²·d) 的 UV-B 辐射青花菜幼苗, 收获后在温度 0 °C、相对湿度为 90%~95% 的条件下保存 60 d, 其中脂肪族硫苷 2-丙烯基硫苷在贮藏 30 d 后达到最高值, 此后其含量逐渐降低, 而贮藏 30 d 后, 苜基硫苷含量呈上升趋势^[25]。在温度为 8 °C 的条件下, 青花菜经剂量为 5.0 kJ/m² 的 UV-B 处理后放在温度 15 °C、相对湿度 90%~95% 的条件下保存 72 h, 72 h 后青花菜花芽中脂肪族硫苷萝卜硫苷和吲哚族硫苷 3-吲哚甲基硫苷的质量分数比开始保存时增加 854%、1 334%, 两种硫苷组分的含量均高于对照^[26]。

关于在贮藏期进行 UV-B 辐射并进行硫苷含量及组分测定的研究目前较少。在贮藏温度 4 °C、相对湿度 90%~95% 的条件下, 在采收后和采后冷藏 24 h 后, 分别用强度为 7.5 kJ/(m²·d) 的 UV-B 辐射 2 次, 2 次辐射的总有效剂量为 15.0 kJ/m², 第 2 次 UV-B 辐射使对照样品的萝卜硫素质量分数增加了 37.5%^[19]。在温度 4 °C 条件下, 用强度 0.3~0.4 W/m² 的 UV-B 每天辐射大白菜(*Brassica rapa* var.) 12 h, 第 2、4、7 天后发现, 吲哚族硫苷 3-吲哚甲基硫苷和 4-甲氧基-3-吲哚甲基硫苷的含量明显降低^[27]。

2 UV-B 影响硫苷含量的机理

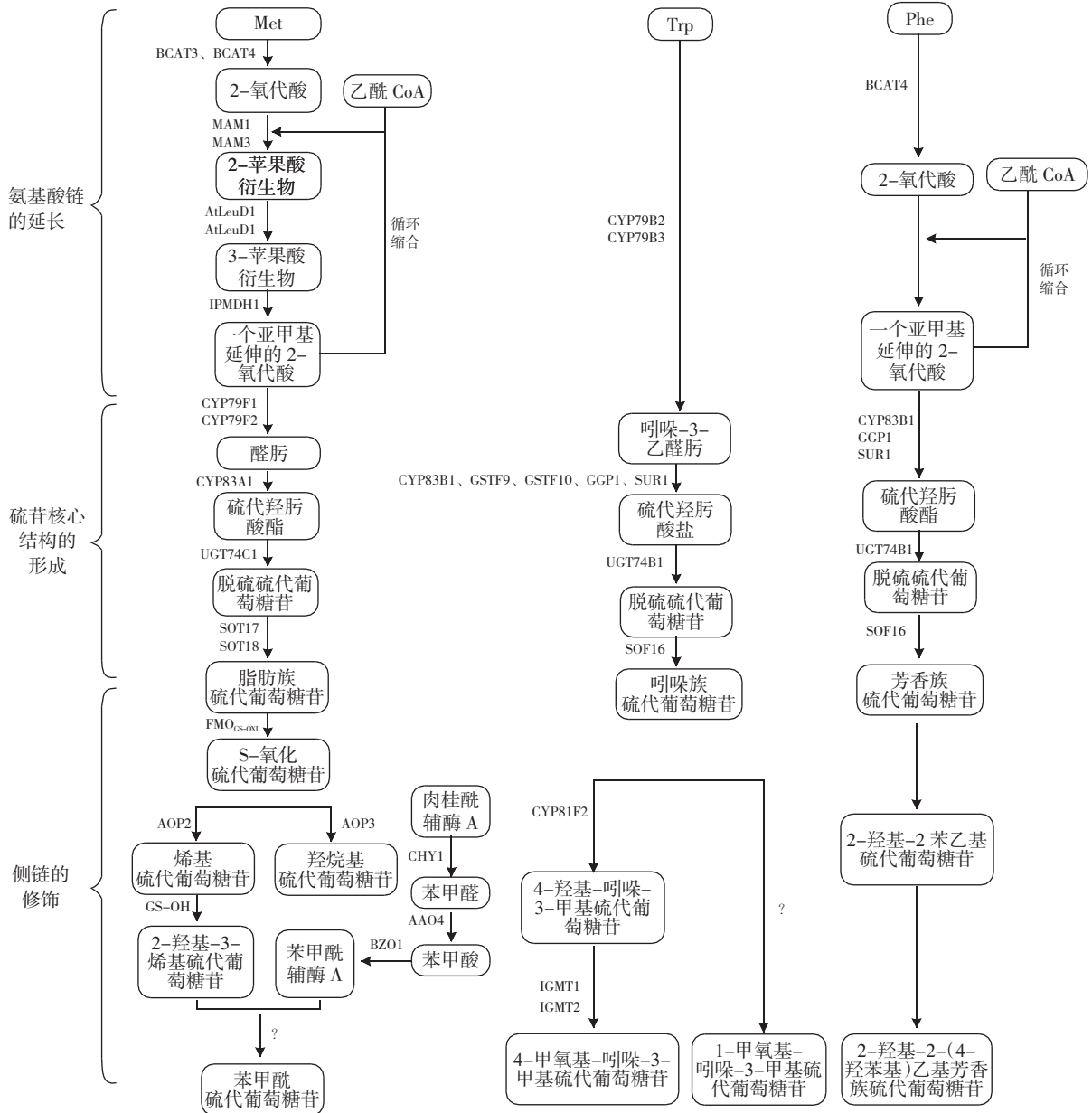
2.1 UV-B 辐射影响关键基因表达调控硫苷含量

硫苷生物合成途径包括 3 个独立的步骤: 氨基酸链延长、核心硫苷结构的形成和二次修饰(图 1)^[28]。氨基酸链的延长通常由甲基硫代烷基苹果酸合酶基因家族(*MAM1*、*MAM31* 的成员进

行, 而核心硫苷结构的形成由 *CYPs* 家族(*CYP79F1* 和 *CYP83A1*)、*SUR1* 催化和 UDP 葡萄糖基转移酶 74 基因家族进行, *FMOgs-ox*、*AOP2*、*AOP3* 则负责侧链结构的修饰^[29]。

目前关于 UV-B 影响硫苷合成基因的研究集中于脂肪族和吲哚族硫苷合成相关基因。有关 UV-B 诱导脂肪族硫苷相关基因的表达, 在诱导碳链延长和侧链修饰有相关报道。Mewis 等^[30]测定经 UV-B 辐射后的青花菜相关基因的转录水平, 发现 UV-B 促进参与脂肪族硫苷侧链修饰的基因 *FM_{ocs-ox5}* 的表达, 其表达量增加了约 2 倍, 但许多与脂肪族硫苷生物合成同源的基因的表达水平也下降了约 2 倍, 如 *CYP79F1*、*MAM3* 和 *BCAT4*。Lu 等^[17]通过试验发现, 在冷藏条件下, 青花菜与脂肪族硫苷合成相关基因 *MAM* 和 *CYP79F1* 的表达量均显著降低; 经 UV-B 辐射的植株中 *MAM* 和 *CYP79F1* 的表达水平显著高于对照组, 其中 *CYP79F1* 的表达水平大约比对照高 12 倍。在 Duarte-Sierra 等^[23]的研究中同样也发现, 较高剂量(7.2 kJ/m²) 的 UV-B 使脂肪族合成相关基因 *CYP79F1* 的表达增加 3 倍。经 UV-B 辐射后脂肪族硫苷相关基因表达有差异, 可能与辐射时温度和强度有关。

UV-B 辐射对吲哚族硫苷合成相关基因的研究在氨基酸形成醛肪的过程居多。在 Mewis 等^[30]的研究中, UV-B 诱导与吲哚族硫苷合成相关转录因子 *MYB51* 和催化吲哚-3-甲基硫苷羟基化为 4-羟基-吲哚-3-甲基硫苷的 *CYP81F2* 的转录水平增加。Wang 等^[16]对 UV-B 辐射后的硫苷生物合成途径中的 24 个基因的表达水平进行了测定, 其中部分与吲哚族硫苷相关的转录因子和结构基因(*SOT16* 和 *UGT74B*) 在 UV-B 处理后 1 h 内表达上调。Duarte-Sierra 等^[23]发现, UV-B 辐射后吲哚族硫苷的积累量较高。对辐射后硫苷合成相关基因表达量测定发现, 吲哚族硫苷合成相关基因 *CYP79B3* 的表达上调, 其中接受到中等辐射剂量(1.5 kJ/m²) 的花芽 *CYP79B3* 表达量是正常剂量的 6 倍, 而更高剂量(7.2 kJ/m²) 的 UV-B 的 *CYP79B3* 表达正常剂量的 10 倍。在 Duarte-Sierra 等^[24]的早期的研究也发现, 在 UV-B 剂量为 7.5 kJ/m² 时, 与吲哚族硫苷合成相关的基因 *CYP79B3* 的表



(图中箭头旁边为反应所需的酶, 箭头指向产物, “?”表示此反应过程中的酶不清楚)

图 1 脂肪族、吲哚族和芳香族硫苷的生物合成路径

达量在第 3 天对照组的 25 倍; 剂量为 1.5 kJ/m² 时, 与吲哚族硫苷合成相关的基因 *CYP79B3* 的表达量在第 7 天是对照组的 10 倍。高剂量 UV-B 辐射的情况下, UV-B 会通过增强 *CYP79B3* 基因的表达来促进吲哚族硫苷的积累。

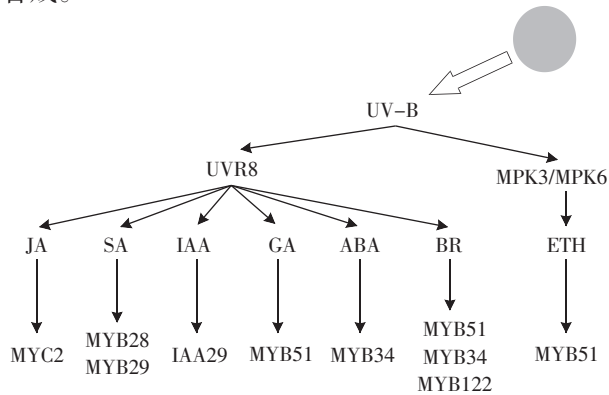
以上对 UV-B 辐射后硫苷合成基因表达量测定的结果显示, UV-B 偏向诱导吲哚族硫苷合成相关基因的表达, 虽然在一些实验中脂肪族硫苷合成相关基因上调, 但最终仍是吲哚族硫苷含量更高。说明吲哚族硫苷参与植物经 UV-B 辐射后的

应激反应, 但这是在较低的温度下(4 °C 左右)进行辐射的结果。

2.2 UV-B 通过影响植物激素含量调控硫苷

UV-B 通过 UVR8 或 MPK3/MPK6 途径影响植物激素含量或相关基因表达, 进而影响硫苷合成相关转录因子来调控硫苷含量(图 2)。经 UV-B 辐射后, 脱落酸、水杨酸、茉莉酸含量增加, 生长素、赤霉素、乙烯和油菜素内酯含量减少。其中脱落酸、乙烯和茉莉酸促进硫苷的合成; 赤霉素和水杨酸既有促进作用, 也有抑制作用; 生长素

和吲哚族硫苷相互抑制; 油菜素内酯抑制硫苷的合成。



(UVR8 为紫外光受体, MPK3/MPK6 为丝裂原活化蛋白激酶 3/丝裂原活化蛋白激酶 6, JA 为茉莉酸, SA 为水杨酸, IAA 为生长素, GA 为赤霉素, ABA 为脱落酸, BR 为油菜素内酯, ETH 为乙烯, MYC2、MYB28、MYB29、IAA29、MYB51、MYB34、MYB122 均为转录因子)

图 2 UV-B 通过激素影响硫苷生物合成的转录因子

2.2.1 生长素 UV-B 作为太阳光的一部分, 对植物生长发育过程中的生理指标、抗氧化酶活性和内源激素水平产生着显著的影响^[31]。植物激素影响生长发育和代谢物的形成, 是外界环境和植物内部信号转导的关键要素, 包括硫苷。植物对紫外光的耐受性与生长素的降解和各种紫外光吸收酚类物质的增加有关^[32]。生长素主要由色氨酸合成, 这与吲哚族硫苷的前体氨基酸相同, 吲哚硫苷通过代谢生成中间产物吲哚-3-乙醛肟(IAOx)和吲哚-3-乙腈(Ian)促进生长素的生物合成^[33], 所以, 吲哚族硫苷和生长素合成之间是一种相互抑制的关系。

2.2.2 赤霉素 UVR8(UV-B受体)检测到 UV-B 信号后与 COP1(E3泛素连接酶)的相互作用导致 GA2ox1 转录本丰度增加^[34], 从而导致赤霉素失活。Yu 等^[35]研究发现, 赤霉素处理下, 由 MYB51 启动子驱动的 GUS 基因表达在新生的叶片中被特异性地抑制, 而在子叶中不被抑制, 这种独特反应表明赤霉素调控的吲哚族硫苷的生物合成是复杂的, 在真叶和子叶中发挥的作用不同。

2.2.3 脱落酸 UV-B 辐射会触发脱落酸浓度的增加, 从而激活 NADPH 氧化酶活性、生成过氧化氢^[36]。Frerigmann 等^[37]发现, MYB34 在脱落酸介导吲哚族硫苷的调节具有重要的作用; 对 MYB34 启动子的分析表明, 它含有参与脱落酸反应的顺

式作用元件, MYB34 依赖以脱落酸和茉莉酸甲酯的方式调控 1-甲氧基-3-吲哚硫苷和 3-吲哚硫苷含量。

2.2.4 乙烯 除了 UVR8 途径外, 丝裂原活化蛋白激酶 3(MPK3)/丝裂原活化蛋白激酶 6(MPK6)途径也参与植物对 UV-B 的应激反应, 控制乙烯生物合成^[38], MPK3/MPK6 途径通过影响两种同工酶的稳定性来刺激乙烯的生物合成^[39]。经 UV-B 辐射后, 一些乙烯生物合成基因被抑制, 包括 ACC 合成酶和 2 个 ACC 氧化酶类^[40]。现有的研究表明, 乙烯能提高 3-丁烯基硫苷和 4-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷的含量^[41-42]。

2.2.5 油菜素内酯 UVR8 介导的反应可使 COP1 失活, COP1 不再降解不活跃的 BZR1, 从而使无活性的 BZR1 水平增加, 降低油菜素内酯含量^[31]。油菜素内酯信号通路下游的转录因子 BES1 通过与转录因子 MYB34、MYB51 和 MYB122 相互作用, 抑制了 *CYP79B3* 和 *UGT74B1* 基因的表达, 从而抑制茉莉酸诱导的吲哚族硫苷的生物合成^[43]。Guo 等^[44]发现, 油菜素内酯在硫苷生物合成中的调节是通过膜受体 BRI1 进行的, BZR1 和 BES1 是油菜素内酯信号转导通路中 BRI1 下游的 2 个重要转录因子, 它们都参与了油菜素内酯对硫苷的调节, BZR1 和 BES1 对硫苷生物合成基因的转录有抑制作用。

2.2.6 其他激素 在青花菜芽中, UV-B 辐射诱导病原体和水杨酸的相关反应基因的上调, 如 *PR-1* 和 *PR-2*, 以及与水杨酸和茉莉酸信号传导的相关基因上调, 如 *PR-4* 和 *Bg3* 产生硫苷来作为植物防御物质^[30]。转录因子 MYC2 是茉莉酸通路的主要整合子之一^[45]。对拟南芥的研究表明, MYC2 在合成抵御取食者相关硫苷的过程中起着重要的作用^[46]。水杨酸可以影响脂肪族硫苷合成有关的 MYB28 和 MYB29 转录因子, 诱导黑芥子苷、芥子油苷和 4-甲氧基硫苷的合成^[47], 这种促进作用与水杨酸的浓度有关, 低质量浓度(5 μmol/L)的水杨酸促进硫苷的积累, 而高质量浓度(50 μmol/L)的水杨酸降低硫苷的含量^[48]。

2.3 UV-B 辐射通过影响对抗氧化系统平衡和相关酶活性调控硫苷含量

由于抗氧化系统的平衡对硫苷含量的影响比

较明显, 而 UV-B 会影响植物抗氧化系统的平衡, 产生氧化应激反应, 通过改变植物的次生代谢来中和氧化胁迫的损伤。植物叶片在光合作用过程中捕捉来自太阳的光能来驱动二氧化碳的固定, 在这个过程中, 当能量吸收和消耗之间的平衡被破坏时, 叶片需要应对氧化胁迫。暴露在强光下或者同化二氧化碳困难都直接将线性电子转移到分子氧产生超氧自由基, 超氧化物歧化作用进一步产生过氧化氢^[49]。UV-B 会引起过氧化氢的积累^[50], 对硫苷含量产生影响。Duarte-Sierra 等^[51]发现, 在整个贮藏期间, 适度和最高剂量的过氧化氢处理对 4-甲氧基葡萄糖苷诱导作用都高于对照, 显示氧化胁迫下青花菜 *CYP79B3* 基因的表达与吲哚族硫苷的含量变化有很好的相关性, 表明氧化胁迫的目标可能是吲哚族硫苷的分支途径。Vanegas Torres 等^[52]用质量浓度为 500 mmol/L、1 000 mmol/L 的过氧化氢处理青花菜芽, 使硫苷的含量在鲜重基础上分别增加了 64% 和 104%, 在干重基础上分别增加了 45% 和 63%。在植物适应 UV-B 引起抗氧化状态失衡时, 吲哚族硫苷的含量受到较大的影响, 同时其他硫苷合成基因的表达情况还需要测定。

硫苷也有一定的抗氧化活性, 青花菜中的硫苷可以转化成为菜菔硫烷, 继而通过调节谷胱甘肽硫转移酶、硫氧还蛋白还原酶等来实现抗氧化功能, 其还能够清除自由基和阻断过氧化链式反应的进行, 在一定程度上提高植物体的抗氧化能力^[53]。Neugart 等^[54]研究发现 4-甲硫基丁基硫苷含量与抗氧化能力有关, 在所研究的 2 个拟南芥材料中, 含量较丰富的短链甲基亚烷基硫苷(3-甲基亚磺基丙基、4-甲基亚磺基丁基)含量与羟基自由基产生的抗氧化能力呈正相关。Kim 等^[55]测试 2 种脱硫型硫苷的抗氧化活性, 由于不对称的 S(硫元素)-S 键作为电子供体, 新的脱硫型硫苷的抗氧化活性是二聚体 4-硫基丁基脱硫型硫苷的 1.7 倍, 这一结果表明母体硫苷的侧链对其抗氧化活性有着重要的影响。Natella 等^[56]发现, 芥子油苷和葡萄糖苷有一定清除 ABTS 自由基的能力, 可能是由于酚基和吲哚基团作为氢供体的原因。这种抗氧化活性是特异的, 发挥的抗氧化的原理不同, 例如, 淬灭 ABTS 自由基的芥子油苷可以整合

铜的葡萄糖苷, 目前对这 2 种硫苷的抗氧化具体机理不明。UV-B 可以影响抗氧化系统平衡来影响硫苷的合成, 但对于硫苷在恢复抗氧化系统平衡时作用不明。是通过硫苷传导相关的信号来产生相应物质恢复抗氧化系统平衡, 还是直接利用硫苷自身的抗氧化活性恢复抗氧化平衡, 其中相关的机制还有待深入研究。

5-磷酸腺苷激酶 APK1 是参与硫苷合成过程中氧化还原调节的基因。5-磷酸腺苷激酶(APK)参与了硫苷以 5-磷酸腺苷(APS)形式合成的过程。APS 被 APK(特别是 APK1)磷酸化形成 3'-磷酸腺苷-5'-磷酸硫酸, 硫苷合成过程中的 SOT 反应需要以 3'-磷酸腺苷-5'-磷酸硫酸为硫酸盐供体, 以含游离羟基的化合物为接受体^[52, 57]。UV-B 照射会引起氧化应激反应, 5-磷酸腺苷还原酶和 APK 之间的平衡受氧化还原调节。5-磷酸腺苷还原酶在氧化状态下上调, 而 APK 活性在植物低氧化状态活性升高^[58]。在 Vanegas Torres 等^[52]的试验中, APK1 因氧化活性的升高而显著上调, 这一结果可能与青花菜芽富含酶和非酶的抗氧化剂、具有结构性高抗氧化状态有关^[59], 而 APK1 的活性上调使硫苷的含量增加。

UV-B 会影响抗氧化系统的平衡, 在氧化的条件下吲哚族硫苷有较好响应, 但其背后的机理还有待探明。硫苷也有一定的抗氧化能力, 但这种抗氧化能力是特异的, 其具体的抗氧化机理不明。

3 展望

利用光质提高植株抗性, 改善植物品质已成为近些年光生物学研究的重要热点, 其中辐射较小, 但作用较大的 UV-B 不容忽视。UV-B 辐射既可以在其他光质基础上添加, 也可以作为唯一光源。在采前采后都可以应用, 采前应用可以提高营养价值, 采后应用则可以延长货架期。利用 UV-B 辐射可有效改变硫苷含量, 不同强度和剂量、不同处理方式和不同处理温度都能引起十字花科蔬菜硫苷含量的特异性变化。硫苷含量的变化可以改善十字花科植物的营养品质, 提高其抗逆性, 延长货架期, 提高其营养和经济价值, 不仅对人体健康有益, 还可增加相关从业人员的收入。

目前对硫苷合成的研究已较为深入, 揭示了

UV-B 对硫苷含量的影响, 但分子机制有待深入研究。目前的研究过程中还存在以下不足: 对于芳香族硫苷的研究较少, 大多数研究集中于脂肪族和吲哚族硫苷; 对于诱导不同类型硫苷的机理还需要深入研究; 硫苷是具有抗氧化能力的, 但只有一部分硫苷具有抗氧化功能, 这些硫苷特异性抗氧化活性的机理还有待深入研究。虽然目前 UV-B 对十字花科蔬菜硫苷含量的影响已经有了较多的研究, 但其相关的影响机制仍需进一步探究。

参考文献:

- [1] VERDAGUER D, JANSEN M A K, LLORENS L, et al. UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown[J]. *Plant Science*, 2017, 255: 72-81.
- [2] LOCONSOLE D, SANTAMARIA P. UV lighting in horticulture: A sustainable tool for improving production quality and food safety[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(1): 9.
- [3] HEIJDE M, ULM R. UV-B photoreceptor-mediated signalling in plants[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 17(4): 230-237.
- [4] WARGENT J J, GEGAS V C, JENKINS G I, et al. UVR8 in *Arabidopsis thaliana* regulates multiple aspects of cellular differentiation during leaf development in response to ultraviolet B radiation[J]. *New Phytol*, 2009, 183(2): 315-326.
- [5] DAVEY M P, SUSANTI N I, WARGENT J J, et al. The UV-B photoreceptor UVR8 promotes photosynthetic efficiency in *Arabidopsis thaliana* exposed to elevated levels of UV-B[J]. *Photosynth Res*, 2012, 114(2): 121-131.
- [6] DOTTO M, GOMEZ M S, SOTO M S, et al. UV-B radiation delays flowering time through changes in the PRC2 complex activity and miR156 levels in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(6): 1394-1406.
- [7] GRUBB C D, ABEL S. Glucosinolate metabolism and its control[J]. *Trends in Plant Science*, 2006, 11(2): 89-100.
- [8] BLAŽEVIC I, MONTAUT S, BURČUL F, et al. Glucosinolate structural diversity, identification, chemical synthesis and metabolism in plants[J]. *Phytochemistry*, 2020, 169: 112100.
- [9] SUN J H, CHARRON C S, NOVOTNY J A, et al. Profiling glucosinolate metabolites in human urine and plasma after broccoli consumption using non-targeted and targeted metabolomic analyses[J]. *Food Chemistry*, 2020, 309: 9.
- [10] SEO M S, KIM J S. Understanding of MYB transcription factors involved in glucosinolate biosynthesis in brassicaceae[J]. *Molecules*, 2017, 22(9): 1549.
- [11] DU W-X, AVENA-BUSTILLOS R J, BREKSA A P, et al. Effect of UV-B light and different cutting styles on antioxidant enhancement of commercial fresh-cut carrot products[J]. *Food Chemistry*, 2012, 134(4): 1862-1869.
- [12] SUN Y, QIAN M, WU R, et al. Postharvest pigmentation in red Chinese sand pears (*Pyrus pyrifolia* Nakai) in response to optimum light and temperature[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2014, 91: 64-71.
- [13] SCHREINER M, MEWIS I, HUYSKENS-KEIL S, et al. UV-B-Induced secondary plant metabolites -potential benefits for plant and human health[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2012, 31(3): 229-240.
- [14] JANSEN M A K, HECTOR K, O' BRIEN N M, et al. Plant stress and human health: Do human consumers benefit from UV-B acclimated crops[J]. *Plant Science*, 2008, 175(4): 449-458.
- [15] INGA M, MONIKA S, NHI N C, et al. UV-B irradiation changes specifically the secondary metabolite profile in broccoli sprouts: induced signaling overlaps with defense response to biotic stressors[J]. *Plant & cell physiology*, 2012, 53(9): 1546-1560.
- [16] WANG Y, XU W, YAN X, et al. Glucosinolate content and related gene expression in response to enhanced UV B radiation in *Arabidopsis* [J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, 10(34): 6481-6491.
- [17] LU Y, DONG W, YANG T, et al. Preharvest UVB Application increases glucosinolate contents and enhances postharvest quality of broccoli microgreens[J]. *Molecules*, 2021, 26(11): 3247.
- [18] MOREIRA-RODRIGUEZ M, NAIR V, BENAVIDES J, et al. UVA, UVB light, and Methyl jasmonate, alone or combined, redirect the biosynthesis of glucosinolates, phenolics, carotenoids, and chlorophylls in broccoli sprouts[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, 18(11): 2330.
- [19] MARTINEZ-ZAMORA L, CASTILLEJO N, ARTES-HERNANDEZ F. Postharvest UV-B and UV-C radiation enhanced the biosynthesis of glucosinolates and isothiocyanates in Brassicaceae sprouts[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2021, 181: 11.
- [20] CASTILLEJO N, MARTINEZ-ZAMORA L, ARTES-HERNANDEZ F. Periodical UV-B radiation hormesis

- in biosynthesis of kale sprouts nutraceuticals[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 165: 274–285.
- [21] TOPCU Y, DOGAN A, SAHIN-NADEEM H, et al. Morphological and biochemical responses of broccoli florets to supplemental ultraviolet-B illumination[J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2018, 259: 1–10.
- [22] MOREIRA-RODRÍGUEZ M, NAIR V, BENAVIDES J, et al. UVA, UVB light doses and harvesting time differentially tailor glucosinolate and phenolic profiles in broccoli sprouts[J]. *Molecules*, 2017, 22(7): 23.
- [23] DUARTE-SIERRA A, HASAN S M M, ANGERS P, et al. UV-B radiation hormesis in broccoli florets: Glucosinolates and hydroxy-cinnamates are enhanced by UV-B in florets during storage[J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2020, 168: 8.
- [24] DUARTE-SIERRA A, HASAN M, MICHAUD D, et al. Effect of oxidase stresses on glucosinolates profile in broccoli florets during postharvest storage[J]. *7th International Postharvest Symposium*, 2012, 1012: 361–367.
- [25] TOPCU Y, DOGAN A, KASIMOGLU Z, et al. The effects of UV radiation during the vegetative period on antioxidant compounds and postharvest quality of broccoli (*Brassica oleracea* L.)[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 93: 56–65.
- [26] FORMICA-OLIVEIRA A C, MARTINEZ-HERNANDEZ G B, DIAZ-LOPEZ V, et al. Use of postharvest UV-B and UV-C radiation treatments to revalorize broccoli byproducts and edible florets[J]. *Innov Food Sci Emerg Technol*, 2017, 43: 77–83.
- [27] HARBAUM-PIAYDA B, PALANI K, SCHWARZ K. Influence of postharvest UV-B treatment and fermentation on secondary plant compounds in white cabbage leaves[J]. *Food Chemistry*, 2016, 197: 47–56.
- [28] 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.
- [29] GU E H, SU'UDI M, HAN N, et al. Increase in aliphatic glucosinolates synthesis during early seedling growth and insect herbivory in radish (*Raphanus sativus* L.) plant[J]. *Horticulture Environment and Biotechnology*, 2015, 56(2): 255–262.
- [30] MEWIS I, SCHREINER M, NGUYEN C N, et al. UV-B irradiation changes specifically the secondary metabolite profile in broccoli sprouts: induced signaling overlaps with defense response to biotic stressors[J]. *Plant Cell Physiol*, 2012, 53(9): 1546–1560.
- [31] VANHAELEWYN L, PRINSEN E, VAN DER STRAETEN D, et al. Hormone-controlled UV-B responses in plants[J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(15): 4469–4482.
- [32] JANSEN M A K, VAN DEN NOORT R E, TAN M Y A, et al. Phenol-oxidizing peroxidases contribute to the protection of plants from ultraviolet radiation stress[J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(3): 1012–1023.
- [33] MALKA S K, CHENG Y. Possible interactions between the biosynthetic pathways of indole glucosinolate and auxin[J]. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 2131.
- [34] HAYES S, VELANIS C N, JENKINS G I, et al. UV-B detected by the UVR8 photoreceptor antagonizes auxin signaling and plant shade avoidance[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2014, 111(32): 11894–11899.
- [35] 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 Biophys Res Commun*, 2018, 501(2): 598–604.
- [36] TOSSI V, CASSIA R, LAMATTINA L. Apocynin-induced nitric oxide production confers antioxidant protection in maize leaves[J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166(12): 1336–1341.
- [37] FRERIGMANN H, GIGOLASHVILI T. MYB34, MYB51, and MYB122 distinctly regulate indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Mol Plant*, 2014, 7(5): 814–828.
- [38] BESTEIRO M A G, BARTELS S, ALBERT A, et al. *Arabidopsis* MAP kinase phosphatase 1 and its target MAP kinases 3 and 6 antagonistically determine UV-B stress tolerance, independent of the UVR8 photoreceptor pathway[J]. *Plant J*, 2011, 68(4): 727–737.
- [39] HAN L, LI G J, YANG K Y, et al. Mitogen-activated protein kinase 3 and 6 regulate *Botrytis cinerea*-induced ethylene production in *Arabidopsis*[J]. *Plant J*, 2010, 64(1): 114–127.
- [40] HECTORS K, PRINSEN E, DE COEN W, et al. *Arabidopsis thaliana* plants acclimated to low dose rates of ultraviolet B radiation show specific changes in morphology and gene expression in the absence of stress symptoms[J]. *New Phytol*, 2007, 175(2): 255–270.
- [41] HU K L, ZHU Z J. Effects of Different Concentrations

- of abscisic acid on glucosinolates contents in pakchoi [J]. *Journal of South China Agricultural University*, 2013, 34(3): 366–371.
- [42] MIKKELSEN M D, PETERSEN B L, GLAWISCHNIG E, et al. Modulation of CYP79 genes and glucosinolate profiles in *Arabidopsis* by defense signaling pathways [J]. *Plant Physiol*, 2003, 131(1): 298–308.
- [43] LIAO K, PENG Y J, YUAN L B, et al. Brassinosteroids antagonize jasmonate-activated plant defense responses through BRI1-EMS-SUPPRESSOR1 (BES1)[J]. *Plant Physiol*, 2020, 182(2): 1066–1082.
- [44] GUO R, QIAN H, SHEN W, et al. BZR1 and BES1 participate in regulation of glucosinolate biosynthesis by brassinosteroids in *Arabidopsis*[J]. *J Exp Bot*, 2013, 64(8): 2401–2412.
- [45] VOS I A, VERHAGE A, SCHUURINK R C, et al. Onset of herbivore-induced resistance in systemic tissue primed for jasmonate-dependent defenses is activated by abscisic acid[J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 539.
- [46] SCHWEIZER F, BODENHAUSEN N, LASSUEUR S, et al. Differential contribution of transcription factors to *arabidopsis thaliana* defense against *spodoptera littoralis* [J]. *Front Plant Sci*, 2013, 4: 13.
- [47] THIRUVENGADAM M, KIM S-H, CHUNG I-M. Exogenous phytohormones increase the accumulation of health-promoting metabolites, and influence the expression patterns of biosynthesis related genes and biological activity in Chinese cabbage (*Brassica rapa* spp. *pekinensis*) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 193: .
- [48] GUO R, SHEN W, QIAN H, et al. Jasmonic acid and glucose synergistically modulate the accumulation of glucosinolates in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(18): 5707–5719.
- [49] TRIANTAPHYLIDÈS C, KRISCHKE M, HOEBERICHTS F A, et al. Singlet oxygen is the major reactive oxygen species involved in photooxidative damage to plants [J]. *Plant Physiol*, 2008, 148(2): 960–968.
- [50] MA M, XU W L, WANG P, et al. UV-B- triggered H₂O₂ production mediates isoflavones synthesis in germinated soybean[J]. *Food Chem X*, 2022, 14: 100331.
- [51] DUARTE-SIERRA A, HASAN M, MICHAUD D, et al. Effect of oxidase stresses on glucosinolates profile in broccoli florets during postharvest storage; proceedings of the 7th International Postharvest Symposium, Kuala Lumpur, MALAYSIA, F Jun 25–29, 2012[C]. *Int Soc Horticultural Science: LEUVEN 1*, 2013.
- [52] VANEGAS TORRES A, TISH N, RODOV V. Enhancement of glucosinolate formation in broccoli sprouts by hydrogen peroxide treatment[J]. *Foods*, 2022, 11(5): 655.
- [53] XU C L, QIAN Z C, CHEN N P. Research progress on the glucosinolates in broccoli[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2014, No.621(7): 295–299.
- [54] NEUGART S, HIDEG É, CZÉGÉNY G, et al. Ultraviolet-B radiation exposure lowers the antioxidant capacity in the *Arabidopsis thaliana* pdx1.3–1 mutant and leads to glucosinolate biosynthesis alteration in both wild type and mutant[J]. *Photochem Photobiol Sci*, 2020, 19(2): 217–228.
- [55] KIM S J, JIN S, ISHII G. Isolation and structural elucidation of 4-(beta-D-glucopyranosyldisulfanyl)butyl glucosinolate from leaves of rocket salad (*Eruca sativa* L.) and its antioxidative activity[J]. *Biosci Biotechnol Biochem*, 2004, 68(12): 2444–2450.
- [56] NATELLA F, MALDINI M, LEONI G, et al. Glucosinolates redox activities: can they act as antioxidants? [J]. *Food Chem*, 2014, 149: 226–232.
- [57] KOPRIVA S. Regulation of sulfate assimilation in *Arabidopsis* and beyond[J]. *Ann Bot*, 2006, 97(4): 479–495.
- [58] KOPRIVA S, GIGOLASHVILI T. Glucosinolate synthesis in the context of plant metabolism[M] //Kopriva S. *Glucosinolates*. 2016: 99–124.
- [59] AHMAD P, JALEEL C A, SALEM M A, et al. Roles of enzymatic and nonenzymatic antioxidants in plants during abiotic stress[J]. *Crit Rev Biotechnol*, 2010, 30(3): 161–175.