

环境对植物芥子油苷代谢的影响

陈亚州¹, 陈思学², 阎秀峰^{1,*}

(1. 东北林业大学林木遗传育种与生物技术教育部重点实验室, 东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040

2. Department of Botany, University of Florida, Gainesville, FL 32511, USA)

摘要:芥子油苷是一类含氮、含硫的植物次生代谢物质, 主要分布于十字花科植物。芥子油苷及其降解产物具有多种生化活性, 近年来人们更多地关注芥子油苷代谢与植物生存环境的相互作用以及与其它物质代谢途径的相互联系。介绍了温度、光、水分、硫营养、CO₂ 浓度以及重金属污染等非生物环境对芥子油苷代谢影响的研究概况。

关键词:芥子油苷, 非生物环境

文章编号: 1000-0933(2008)06-2828-07 中图分类号: Q142, Q945.79, Q948 文献标识码: A

Effect of environment on glucosinolate metabolism in plant

CHEN Ya-Zhou¹, CHEN Si-Xue², YAN Xiu-Feng^{1,*}

1 Key Laboratory of Forest Tree Genetic Improvement and Biotechnology, MOE; College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Department of Botany, University of Florida, Gainesville, FL 32511, USA

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2828 ~ 2834.

Abstract: Glucosinolates are a group of nitrogen- and sulfur-containing plant natural products found mainly in the order Capparales, which includes the Brassicaceae family. Glucosinolates and their breakdown products exhibit a variety of biological activities. Recently, there is strong interest in the regulation of glucosinolate biosynthesis, the cross talk between glucosinolate metabolism and other metabolic pathways, and the interactions between glucosinolate metabolism and the environment. In this review, we discuss the effect of abiotic environmental factors on glucosinolate metabolism. The abiotic factors include temperature, light, water, sulfur nutrition, CO₂ concentration and heavy metals.

Key Words: glucosinolate; abiotic environment

芥子油苷(又称硫代葡萄糖苷, glucosinolate, mustard oil glucoside)是一类主要分布于十字花科(Brassicaceae)的含氮、含硫的植物次生代谢产物, 目前已发现 120 多种^[1]。芥子油苷通常由 β -D-硫葡萄糖基、硫化脲基团和来源于氨基酸的侧链组成。根据侧链氨基酸的来源可以将芥子油苷分为脂肪族芥子油苷(侧链来源于甲硫氨酸、丙氨酸、缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸)、芳香族芥子油苷(侧链来源于苯丙氨酸和酪氨酸)和吲哚族芥子油苷(侧链来源于色氨酸)3 个类群^[2]。

基金项目:国家自然科学基金海外青年学者合作研究基金资助项目(30528013); 国家自然科学基金项目(30670325); 国家新世纪优秀人才支持计划(NCET-05-0328)

收稿日期:2007-04-18; **修订日期:**2007-10-22

作者简介:陈亚州(1982~), 男, 海南琼海人, 硕士生, 主要从事植物次生代谢研究。E-mail: chinxunfong@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xfyang@mail.hl.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30528013, 30670325) and Program for New Century Excellent Talents in University of China (No. NCET-05-0328)

Received date: 2007-04-18; **Accepted date:** 2007-10-22

Biography: CHEN Ya-Zhou, Master candidate, mainly engaged in plant secondary metabolism. E-mail: chinxunfong@126.com

芥子油苷的组成和含量因品种而异,同一植株中也随部位和生长阶段而变。更为重要的是,芥子油苷代谢以及在体内的分布受到植物生存环境(生物环境和非生物环境)的影响。昆虫取食、病原体侵染等生物环境直接影响芥子油苷的代谢。当植物被取食或遭到病原体侵染后,芥子油苷在其水解酶——黑芥子酶(myrosinase)的作用下,可生成异硫代氰酸盐(isothiocyanate)、硫代氰酸盐(thiocyanate)、腈类(nitrile)或环硫腈(epithionitrile)、唑烷-2-硫酮(oxazolidine-2-thione)等活性物质。这些活性物质在植物对昆虫、草食动物的化学防御以及植物与微生物、植物与植物的相互作用等诸多过程中都起着重要作用^[2]。同时,非生物环境如温度、光照、水分、CO₂浓度等也会通过对植物的生长产生影响甚至胁迫而间接或直接影响芥子油苷的代谢。前文^[3]对芥子油苷在植物与生物环境之间的作用作了介绍,本文着重介绍非生物环境对植物芥子油苷代谢的影响。

1 气候与季节

气候对植物体内芥子油苷的组成影响明显^[4]。一般情况下,生长在热带地区的芸苔属油料作物(如油菜)种子中芥子油苷的组成成分与温带地区的有很大差异。印度次大陆的油菜籽中主要含有3-丁烯基芥子油苷(3-butenyl glucosinolate)、2-丙烯基芥子油苷(2-propenyl glucosinolate)以及4-戊烯基芥子油苷(4-pentenyl glucosinolate),而欧洲等温带地区的油菜籽中主要是3-丁烯基芥子油苷、2-羟基-3-丁烯基芥子油苷(2-hydroxy-3-butenyl glucosinolate)、4-羟基吲哚-3-甲基芥子油苷(4-hydroxyindol-3-ylmethyl glucosinolate),却不含4-戊烯基芥子油苷^[5]。

芥子油苷浓度易受季节的影响^[6,7]。季节影响植物生长发育,进而影响体内总芥子油苷浓度^[4,6,7]。一般而言,由于春季和夏季的平均气温、日照时间、辐射强度、降雨量以及光合光子通量(photosynthetic photon flux, PPF)均较高,因此春夏2季种植的植物体内总芥子油苷以及多数单种芥子油苷的含量也较高^[6,8,9]。而秋季和冬季的空气干燥、土壤中可利用水分减少,容易在开花期对植物造成干旱胁迫,使参与芥子油苷合成的氨基酸和糖的含量升高,因此在秋冬2季种植的植物体内芥子油苷含量较低^[5]。

季节还影响单种芥子油苷在组织器官间的分布。Charron 和 Sams 通过人工模拟春秋两季环境研究季节对甘蓝(*Brassica oleracea*)芥子油苷含量的影响,结果表明生长在春季的甘蓝叶片中总芥子油苷和脂肪族芥子油苷以及3-甲基亚磺酰丙基芥子油苷(3-methylsulphinylpropyl glucosinolate)、4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷(4-methylsulphinylbutyl glucosinolate)、2-丙烯基芥子油苷、1-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷(1-methoxyindol-3-ylmethyl glucosinolate)等单种芥子油苷的含量均高于生长在秋季的,其中总芥子油苷和脂肪族芥子油苷的含量分别高出32%和38%,这种差异在茎中表现更为显著,分别为68%和85%^[10]。

2 温度

温度是调节植物代谢水平的主要环境因子之一,对芥子油苷代谢具有很大影响。适当的高温或低温可使植物积累较高浓度的芥子油苷^[4]。生长在12℃和32℃的甘蓝,叶片中总芥子油苷含量分别比生长在22℃的高出44%和114%,脂肪族芥子油苷分别高出45%和125%^[10]。在持续低温(15℃或10℃)下生长1周的豆瓣菜(*Nasturtium officinale*),体内2-苯乙基芥子油苷(2-phenylethyl glucosinolate)含量至少比在正常温度(持续20℃或25℃)下生长的高0.5倍^[11]。花椰菜(*Brassica oleracea* var. *botrytis*)的最适生长温度为15~20℃,在高温(昼/夜:30/15℃)条件下生长的花椰菜幼苗,体内总芥子油苷含量明显高于生长在低温(昼/夜:22/15℃、18/12℃)环境的^[4]。持续的高温(33.1℃)或低温(11.3℃)胁迫均能诱导花椰菜幼苗体内总芥子油苷升高,尤其是4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷。不过,随着植物的生长,升高的芥子油苷都能恢复到正常水平,但恢复所用的时间不同。生长在高温(33.1℃)的花椰菜幼苗需要大约3h,而生长在低温(11.3℃)的则需要将近10h^[4]。

3 光

光不仅影响植物的光合作用,同时还调节植物的生长、发育和形态建成,以使植物更好地适应外界环境^[12]。植物的次生代谢也在植物适应光环境的过程中伴随而发生相应的复杂变化。一些研究表明,光环境

的变化显著影响植物芥子油苷的代谢过程。

3.1 光强

光强对芥子油苷含量的影响因植物器官和芥子油苷种类而异。随着 PPF 的增加,甘蓝叶中总芥子油苷含量下降,其中主要是脂肪族芥子油苷。当 PPF 从 $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 升至 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后,叶片中总芥子油苷含量下降了 20%,脂肪族芥子油苷含量下降 21%。在茎中,总芥子油苷、脂肪族芥子油苷以及 3-甲基亚磺酰丙基芥子油苷、4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷、2-羟基-3-丁烯基芥子油苷和 2-丙烯基芥子油苷等单种芥子油苷的含量随着 PPF 增加而减少,而吲哚基-3-甲基芥子油苷(indol-3-yl-methyl glucosinolate)、4-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷、1-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷等吲哚族芥子油苷以及 2-苯乙基芥子油苷(2-phenylethyl glucosinolate)的含量随着 PPF 增加而升高。在根中,脂肪族芥子油苷含量以及 3-丁烯基芥子油苷(3-butenyl glucosinolate)、4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷、2-羟基-3-丁烯基芥子油苷、4-甲硫丁基芥子油苷(4-methylthiobutyl glucosinolate)、2-丙烯基芥子油苷和 4-羟基吲哚基-3-甲基芥子油苷(4-hydroxyindol-3-ylmethyl glucosinolate)等单种芥子油苷的浓度随 PPF 的增加而降低,2-苯乙基的浓度则随 PPF 的增加而升高,而总芥子油苷和吲哚族芥子油苷的含量变化不明显^[10]。

3.2 光质

光质对芥子油苷含量也有影响。Antonious 等使用不同颜色的塑料覆盖物覆盖地表,研究地面反射光颜色对芜菁(*Brassica rapa*)可食用根中芥子油苷含量的影响。结果发现,有色光明显影响芜菁根部的芥子油苷含量,其中蓝光的影响最为强烈^[13]。蓝光不仅提升芜菁根中总芥子油苷含量,并且通过蓝光受体调控黑芥子酶基因表达,进一步调节芥子油苷代谢以及植物向光性。在连续单侧蓝光的照射下,萝卜(*Raphanus sativus*)的黄化苗胚轴(etiolated hypocotyls)中 4-甲硫-3-丁烯基芥子油苷(4-methylthio-3-butenyl glucosinolate)含量下降,其降解产物 4-甲硫-3-丁烯基异硫代氰酸盐(4-methylthio-3-butenyl isothiocyanate)以及调节植物向光性的物质——萝卜宁(raphanusanin)则迅速积累。然而,在半遮阴和黑暗处理的萝卜胚轴中,4-甲硫-3-丁烯基异硫代氰酸盐和萝卜宁浓度并未变化。此外,单侧蓝光使胚轴中黑芥子酶活性明显增加,但在黑暗条件下黑芥子酶活性并没有变化。进一步研究发现,单侧蓝光通过增加黑芥子酶活性使 4-甲硫-3-丁烯基芥子油苷降解为 4-甲硫-3-丁烯基异硫代氰酸盐,而 4-甲硫-3-丁烯基异硫代氰酸盐自发形成萝卜宁,导致 4-甲硫-3-丁烯基芥子油苷、4-甲硫-3-丁烯基异硫代氰酸盐和萝卜宁在胚轴两侧分布不均衡,使胚轴向光源侧弯曲^[14]。

红光也可以增加芥子油苷的含量。生长在红光下的豆瓣菜体内 2-苯乙基含量比生长在远红光的高 25%~40%^[11]。Hoecker 等发现,红光可以增加拟南芥体内 *CYP83B1* 基因的表达,提高芥子油苷的合成,而 *red1* 突变体因 *CYP83B1* 缺失,阻碍了红光诱导的光形态建成,并降低了芥子油苷的合成,使代谢转向 IAA 合成途径,因此植株表现为 IAA 过剩^[15]。

3.3 光周期

相对于短日照,长日照可引起芥子油苷浓度大幅度增加。在 12 h 日照下生长 1 周后的豆瓣菜,体内 2-苯乙基芥子油苷含量比生长在 8 h 日照下的高出 33%,生长 2 周后则高出 39%^[11]。然而,光周期对芥子油苷的影响因植物器官和单种芥子油苷而不同。在温度和 PPF 相同的条件下,甘蓝根中总芥子油苷、脂肪族芥子油苷以及 4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷、2-羟基-3-丁烯基芥子油苷、4-甲硫丁基芥子油苷、1-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷、2-苯乙基芥子油苷等单种芥子油苷的含量与光周期呈线性关系。4-甲硫丁基芥子油苷在 12 L/12 D 光周期下占总芥子油苷的 9%、在 24 L/0 D 光周期下占 14%;1-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷在 12 L/12 D 和 24 L/0 D 光周期下均占 17%,在 18 L/6 D 光周期下占 18%;2-苯乙基芥子油苷在 18 L/6 D 光周期下占 25%、在 24 L/0 D 光周期下占 28%。在茎中,2-丙烯基芥子油苷含量比 12 L/12 D 和 24 L/0 D 的分别高 45% 和 25%^[10]。除此之外,茎和叶中 4-羟基吲哚基-3-甲基芥子油苷、1-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷、3-甲基亚磺酰丙基芥子油苷、4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷和 4-甲氧吲哚基-3-甲基芥子油苷的含量也受光周期的影响,但是这些芥子油苷含量很低,不足以改变茎和叶片中总芥子油苷、脂肪族以及吲哚族芥子油苷的整体水平^[10]。

4 水分

水分是影响植物生长发育的重要因子,也是影响芥子油苷代谢的主要因素之一。Mailer 和 Pratley 发现,在一定程度上种子中总芥子油苷浓度可随着土壤中可利用水分含量的减少而增加^[16]。在对欧洲油菜 (*Brassica naps*) 进行干旱处理的实验中发现,如果干旱胁迫发生在营养生长期,种子中总芥子油苷含量会升高,若发生在生殖生长期,则明显下降^[17]。然而单种芥子油苷含量受干旱胁迫的影响不一,其中 2-羟基-3-丁烯基芥子油苷、3-丁烯基芥子油苷和 4-羟基吲哚基-3-甲基芥子油苷的含量在两个生长期均升高^[18]。Champolivier 和 Merrien 认为,种子中芥子油苷含量的升高是由于从营养器官经转运体系运输至单位数量种子中的芥子油苷增加所致,因为干旱胁迫虽未明显影响营养器官的芥子油苷含量,但却影响植物开花、使结实数量减少^[19]。

5 CO₂ 浓度

大气中 CO₂ 的浓度一直在增加,这种变化也影响芥子油苷的代谢。实验证明提高 CO₂ 浓度可改变植物体内总芥子油苷含量^[20]。在 CO₂ 浓度为 (724 ± 8) μmol mol⁻¹ 条件下生长的芥末 (mustard) 体内总芥子油苷含量明显下降,并且第 2 片和第 4 片幼叶中分别下降 45% 和 31%^[21]。碳-养分平衡假说 (carbon/nutrient balance hypothesis) 认为植物生长在 CO₂ 浓度升高的环境下会将过剩的碳用于防御,使碳基次生物质 (carbon-based secondary compounds) 含量增加^[22]。因而,提高 CO₂ 浓度影响食草动物对拟南芥的取食,但这种影响取决于单种芥子油苷的变化。正常 CO₂ 浓度下,小菜蛾 (*Plutella xylostella*) 取食对拟南芥体内总芥子油苷浓度的影响并不明显,只有吲哚甲基芥子油苷 (indolylmethyl glucosinolate) 浓度下降,但在 CO₂ 浓度升高后,取食导致总芥子油苷浓度升高,其中 1-甲氧吲哚基芥子油苷 (1-methoxyindolyl glucosinolate) 变化最为明显^[20]。

6 硫营养

芥子油苷是芸苔属植物中主要含硫的化合物之一,含硫量高达 6%^[23]。因此,环境中硫的多少直接影响植物体内芥子油苷含量的高低。Booth 等对油菜 (oilseed rape) 施加硫肥,发现油菜营养器官和花中总芥子油苷含量均显著升高^[24]。Zhao 等报道增加硫水平能明显增加油菜种子中脂肪族芥子油苷含量^[25]。Rangkadilok 等也发现增加硫水平能诱导甘蓝体内 4-甲基亚磺酰丁基芥子油苷含量明显升高^[26]。Li 等的实验结果表明芜菁根中吲哚芥子油苷含量随着供硫水平的升高而增加^[27]。Nikiforova 等对拟南芥进行缺硫培养,发现幼苗在持续缺硫 10d 后,芥子油苷含量明显下降^[28]。

由于含硫量甚高,芥子油苷常被认为是硫营养物质的汇 (sink)^[29]。当环境中缺乏硫时,植物一方面增加对硫酸盐的摄取并将同化的硫用来合成半胱氨酸,另一方面则增加体内芥子油苷的分解以重新获取硫^[30]。与吲哚族芥子油苷相比,源自甲硫氨酸的脂肪族芥子油苷对硫缺乏更为敏感^[31]。Chen 等发现白菜中 4-戊烯基芥子油苷、3-丁烯基芥子油苷 (占总脂肪族芥子油苷的 95%) 的含量受供硫水平的影响很大,而由色氨酸衍生的吲哚族芥子油苷的含量主要受到供氮水平的影响^[32]。

进一步研究表明,硫缺乏使 *MAM-1*、*CYP79F1*、*CYP83A1* 等脂肪族芥子油苷的合成基因以及吲哚族芥子油苷的合成基因——*CYP79B3* 的表达下降^[30, 33~35]。此外,由于半胱氨酸和 PAPS 不能被有效地合成,导致芥子油苷合成的中间产物——thiohydroximate 的硫供体和磺基转移酶的底物不足,以致芥子油苷不能有效地合成^[30, 33]。Hirai 通过 BL-SOM (batch-learning-selforganizing mapping) 分析发现 *MAM*、*CYP79*、*CYP83* 家族、*SURI*、葡萄糖糖基转移酶 (*S-glucosyltransferase*) 基因以及磺基转移酶 (*sulfotransferase genes*) 基因对硫缺乏具有相似的响应^[36]。因此,在硫不足条件下,芥子油苷的从头合成 (*de novo synthesis*) 受到限制。此外,硫缺乏还使黑芥子酶编码基因表达上调,腈水解酶 (*nitrilase*) 活性增加^[37],使吲哚基-3-甲基芥子油苷分解为 IAA 的前体吲哚-3-乙腈 (*indole-3-acetonitrile*) 和硫。因此,在硫缺乏条件下,植物一方面通过减少芥子油苷的合成以降低次生代谢对硫的利用,另一方面增加其降解以提高硫从次生代谢向初生同化的转化^[30]。

7 重金属污染

十字花科的许多植物均属于超富集植物 (*hyperaccumulator*), 如菥蓂属 (*Thlaspi*) 和庭荠属 (*Alyssum*) 的植

物^[38~40]。在富集金属后,植物体内总芥子油苷的积累会受到影响^[41]。高山蔊菜(*Thlaspi alpestre*)的耐 Zn 生态型(*Zn-tolerant*)和 *Alyssum bertolonii* 的耐 Ni 生态型(*Ni-tolerant*)中总芥子油苷含量分别高于各自的敏感型(*sensitive population*)^[41]。然而,有些植物却相反。*A. pintodasilvae* 和 *Streptanthus polygaloides*(十字花科)的耐 Ni 生态型的总芥子油苷含量分别低于各自的敏感型^[41, 42]。

植物积累过量的金属后,体内总芥子油苷含量的变化因器官而异。Zn 超富集植物遏蓝菜(*T. caerulescens*),根部和地上部芥子油苷含量对 Zn 诱导的响应不同。Zn 诱导使遏蓝菜根中对-羟基苯甲基芥子油苷(*p-hydroxybenzyl glucosinolate*)含量升高,以致使根中总芥子油苷含量上升,却降低叶中对-羟基苯甲基芥子油苷和 1-甲氧吲哚基芥子油苷的积累,导致叶中总芥子油苷含量下降^[41]。

8 结语

温度、光、水分、硫营养、CO₂浓度以及重金属污染等非生物环境对芥子油苷的含量有着显著的影响,但是关于这些非生物因素对芥子油苷代谢的调控机制并不清楚。随着分子生物学和生物技术的发展,已经鉴定、克隆出了芥子油苷代谢途径中的多数基因,这对于清楚认识芥子油苷代谢途径及其与环境间的关系具有积极意义。但是,由于不同种类芥子油苷代谢途径存在差异,且受到环境信号的影响各异,因而芥子油苷与环境间的关系十分复杂。目前为止,环境信号调控芥子油苷代谢的生物过程并不完全清楚,迄今人们只是初步了解到芥子油苷在响应生物和非生物环境的过程中会涉及到复杂的激素调控网络。随着对激素信号网络作用机制研究的不断深入,人们发现茉莉酸(*jasmonic acid*)、水杨酸(*salicylic acid*)等植物激素会不同程度地影响芥子油苷代谢,以调节植物适应环境。然而,植物如何接受环境信号,信号在植物体内如何转导,最后进入细胞核如何激活合成芥子油苷的基因以及激活那些基因,都是一系列有待解决的问题。特别是水杨酸、茉莉酸防御信号途径网络在环境压力下如何影响芥子油苷代谢更为人们所关注,而且将成为近期的研究热点。

Reference:

- [1] Reichelt M, Brown P D, Schneider B, *et al.* Benzoic acid glucosinolate esters and other glucosinolates from *Arabidopsis thaliana*. *Phytochemistry*, 2002, 59(6): 663—671.
- [2] Halkier B A, Gershenzon J. Biology and biochemistry of glucosinolates. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57(1): 303—333.
- [3] Chen Y Z, Yan X F. The role of glucosinolates in plant-biotic environment interactions. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(6): 2584—2593.
- [4] Maria F A, Pereira V, Rosa E, *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. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2002, 50(21): 6239—6244.
- [5] Tripathi M K, Mishra A S. Glucosinolates in animal nutrition: A review. *Animal Feed Science and Technology*, 2007, 132(1-2): 1—27.
- [6] Charron C S, Saxton A M, Sams C E. Relationship of climate and genotype to seasonal variation in the glucosinolate-myrosinase system I. Glucosinolate content in ten cultivars of *Brassica oleracea* grown in fall and spring seasons. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(4): 671—681.
- [7] Charron C S, Saxton A M, Sams C E. Relationship of climate and genotype to seasonal variation in the glucosinolate-myrosinase system II. Myrosinase activity in ten cultivars of *Brassica oleracea* grown in fall and spring seasons. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2005, 85(4): 682—690.
- [8] Sarwar M, Kirkegaard J A. Biofumigation potential of brassicas. *Plant and Soil*, 1998, 201(1): 91—101.
- [9] Rosa E A S, Rodrigues A S. Total and individual glucosinolate content in 11 broccoli cultivars grown in early and late seasons. *Horticultural Science*, 2001, 36(1): 56—59.
- [10] Charron C S, Sams C E. Glucosinolate content and myrosinase activity in rapid-cycling *Brassica oleracea* grown in a controlled environment. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2004, 129(3): 321—330.
- [11] Engelen-Eigles G, Holden G, Cohen J D, *et al.* The effect of temperature, photoperiod, and light quality on gluconasturtiin concentration in watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, 54(2): 328—334.

- [12] Wu N B, Tan F, Xiao W J, *et al.* Effects of light intensity on morphologic and physiological indexes and safrol content of *Cinnamomum pauciflorum* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 1159—1164.
- [13] Antonious G F, Kasperbauer M J, Byers M E, Light reflected from colored mulches to growing turnip leaves affects glucosinolate and sugar contents of edible roots. *Photochemistry and Photobiology*, 1996, 64(3): 605—610.
- [14] Hasegawaa T, Yamadaa K, Kosemurab S, *et al.* Phototropic stimulation induces the conversion of glucosinolate to phototropism-regulating substances of radish hypocotyls. *Phytochemistry*, 2000, 54(3): 275—279.
- [15] Hoecker U, Toledo-Ortiz G, Bender J, *et al.* The photomorphogenesis-related mutant *red1* is defective in *CYP83B1*, a red light-induced gene encoding a cytochrome P450 required for normal auxin homeostasis. *Planta*, 2004, 219(2): 195—200.
- [16] Merren A, Merle C, Quinsac A, *et al.* Accumulation of glucosinolates during the ripening period in the seeds and pod walls of winter oilseed rape. *Proceedings 8th International Rapeseed Conference*, 1991, 1720—1726.
- [17] Jensen C R, Mogensen V O, Mortensen G, *et al.* Seed glucosinolate, oil and protein contents of field-grown rape (*Brassica napus* L.) affected by soil drying and evaporative demand. *Field Crops Research*, 1996(2-3), 47: 93—105.
- [18] Bouchereau A, Clossais-Besnard N, Bensaoud A, *et al.* Water stress effects on rapeseed quality. *European Journal of Agronomy*, 1996, 5(1): 19—30.
- [19] Champolivier L, Merrien A. Effects of water stress applied at different growth stages to *Brassica napus* L. var. *oleifera* on yield, yield components and seed quality. *European Journal of Agronomy*, 1996, 5(3): 153—160.
- [20] Bidart-Bouzat M G, Mithen R, Berenbaum M R. Elevated CO₂ influences herbivory-induced defense responses of *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 2005, 145(3): 415—424.
- [21] Karowe D N, Seimens D H, Mitchell-Olds T. Species-specific response of glucosinolate content to elevated atmospheric CO₂. *Journal of Chemical Ecology*, 1997, 23(11): 2569—2582.
- [22] Davey M P, Bryant D N, Cummins I, *et al.* Effects of elevated CO₂ on the vasculature and phenolic secondary metabolism of *Plantago maritima*. *Phytochemistry*, 2004, 65(15): 2197—2204.
- [23] Blake-Kalff M M A, Harrison K R, Hawkesford M J, *et al.* Distribution of sulfur within oilseed rape leaves in response to sulfur deficiency during vegetative growth. *Plant Physiology*, 1998, 118(4): 1337—1344.
- [24] Booth E J, Walker K C, Griffiths D W. A time course study of the effect of sulphur on gluconsinolates in oilseed rape (*Brassica napus*) from the vegetative stage to maturity. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1991, 56(4): 479—493.
- [25] Zhao F, Evans E J, Bilsborrow P E, *et al.* Influence of nitrogen and sulphur on the glucosinolate profile of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1994, 64(3): 295—304.
- [26] Rangkadilok N, Nicolas M E, Bennett R N, *et al.* The effect of sulfur fertilizer on glucoraphanin levels in Broccoli (*B oleracea* L var *italica*) at different growth stages. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2004, 52(9): 2632—2639.
- [27] Li S M, Schreiner M, Schonhof I, *et al.* Effect of nitrogen and sulphur supply on yield and glucosinolates content of turnip root (*Brassica rapa* L.); In: Li C J, Zhang F S, Doberman A, eds. *Plant nutrition for food security, human health and enviromental protection*. Beijing, Tisinghua University Press, 2005. 358—359.
- [28] Nikiforova V, Kopka J, Tolstikov V. Systems rebalancing of metabolism in response to sulfur deprivation, as revealed by metabolome analysis of arabidopsis plants. *Plant Physiology*, 2005, 38(1): 304—318.
- [29] van der Kooij T A W, de Kok L J, Haneklaus S, *et al.* Uptake and metabolism of sulphur dioxide by *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 1997, 135(1): 101—107.
- [30] Maruyama-Nakashita A, Inoue E, Watanabe-Takahashi A, *et al.* Transcriptome profiling of sulfur-responsive genes in *Arabidopsis* reveals global effects of sulfur nutrition on multiple metabolic pathways. *Plant Physiology*, 2003, 132(2): 597—605.
- [31] Rask L, Andréasson E, Ekbom B, *et al.* Myrosinase: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. *Plant Molecular Biology*, 2000, 42(1): 93—113.
- [32] Chen X J, Zhu Z J, Ni X L, *et al.* Effect of nitrogen and sulfur supply on glucosinolates in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*. *Agricultural Sciences in China*, 2006, 5(8): 603—608.

- [33] Nikiforova V, Freitag J, Kempa S, *et al.* Transcriptome analysis of sulfur depletion in *Arabidopsis thaliana*: interlacing of biosynthetic pathways provides response specificity. *Plant Journal*, 2003, 33(4): 633–650.
- [34] Hirai M Y, Fujiwara T, Awazuwara M, *et al.* Global expression profiling of sulfur-starved *Arabidopsis* by DNA macroarray reveals the role of O-acetyl-L-serine as a general regulator of gene expression in response to sulfur nutrition. *Plant Journal*, 2003, 33(4): 651–665.
- [35] Hirai M Y, Yano M, Goodenowe D B, *et al.* Integration of transcriptomics and metabolomics for understanding of global responses to nutritional stresses in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 2004, 101(27): 10205–10210.
- [36] Hirai M Y, Klein M, Fujikawa Y, *et al.* Elucidation of gene-to-gene and metabolite-to-gene networks in *Arabidopsis* by integration of metabolomics and transcriptomics. *Journal of Biological Chemistry*, 2005, 280(27): 25590–25595.
- [37] Kutz A, Müller A, Hennig P, *et al.* A role for nitrilase 3 in the regulation of root morphology in sulphur-starving *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 2002, 30(1): 95–106.
- [38] Assunção A G L, Schat H, Aarts M G M. *Thlaspi caerulescens*, an attractive model species to study heavy metal hyperaccumulation in plants. *New Phytologist*, 2003, 159(2): 351–360.
- [39] Bovet L, Kammer P M, Meylan-Bettex M, *et al.* Cadmium accumulation capacities of *Arabis alpine* under environmental conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 57(1-2): 80–88.
- [40] Noret N, Meerts P, Tolra R, *et al.* Palatability of *Thlaspi caerulescens* for snails: influence of zinc and glucosinolates. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 763–771.
- [41] Tolrà R P, Poschenrieder C, Alonso R, *et al.* Influence of zinc hyperaccumulation on glucosinolates in *Thlaspi caerulescens*. *New Phytologist*, 2001, 151(3): 621–626.
- [42] Davis M A, Boyd R S. Dynamics of Ni-based defence and organic defences in the Ni hyperaccumulator, *Streptanthus polygaloides* (Brassicaceae). *New Phytologist*, 2000, 146(2): 211–217.

参考文献:

- [3] 陈亚州, 阎秀峰. 芥子油苷在植物-生物环境关系中的作用. *生态学报*, 2007, 27(6): 2584~2593.
- [12] 吴能表, 谈锋, 肖文娟, 等. 光强因子对少花桂幼苗形态和生理指标及精油含量的影响. *生态学报*, 2005, 25(5): 1159~1164.