

不同浓度吲哚乙酸对小白菜硫代葡萄糖苷的影响

胡克玲¹, 朱祝军²

(1. 安徽农业大学园艺学院, 安徽 合肥 230036;
2. 浙江农林大学农业与食品科学学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 以不同浓度(0, 2 mg·L⁻¹, 5 mg·L⁻¹, 10 mg·L⁻¹, 20 mg·L⁻¹)吲哚乙酸(IAA)对小白菜进行处理, 分析其对小白菜生长和硫代葡萄糖苷(硫苷)含量的影响。结果表明, 随着 IAA 处理浓度的提高, 显著增加了小白菜地上部的鲜重, 但增幅有所降低。与对照相比, IAA 处理浓度为 5~20 mg·L⁻¹ 时, 显著诱导了总脂肪族硫苷、总吲哚族硫苷和总硫苷含量的提高, 而 IAA 处理均显著提高了芳香族 2-苯乙基硫苷的含量。对单个硫苷来说, 在 IAA 处理浓度为 5~20 mg·L⁻¹ 时, 5-甲基亚磺酰戊基硫苷和 3-丁烯基硫苷含量得到显著提高; 而 4-戊烯基硫苷、吲哚-3-甲基硫苷和 4-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷在外源 IAA 处理下, 呈现先增加后降低的趋势, 其中 4-戊烯基硫苷在较低 IAA 处理浓度下(2 mg·L⁻¹)即显著高于对照; 另外, 1-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷随着 IAA 处理浓度的增加呈现递增趋势。此外, 随 IAA 处理浓度的增加, 总脂肪族硫苷相对百分含量有增加的趋势, 但总吲哚族硫苷相对百分含量呈递减趋势, 而芳香族硫苷呈现先增加后降低的趋势。可见, 对于 7 种硫苷来说, 不同 IAA 处理浓度下有不同的响应, 具有一定的浓度效应。

关键词: 硫苷; 小白菜; 生长; 吲哚乙酸
中图分类号: S634.3 **文献标志码:** A

Effects of IAA with different concentrations on glucosinolate contents in pakchoi

HU Ke-ling¹, ZHU Zhu-jun²

(1. Department of Horticulture, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036, China;
2. School of Agricultural and Food Science, Zhejiang Agricultural and Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300, China)

Abstract: The effects of IAA with different concentrations (0, 2 mg·L⁻¹, 5 mg·L⁻¹, 10 mg·L⁻¹, 20 mg·L⁻¹) on the growth and the glucosinolate contents were studied in pakchoi shoots. The results showed that more biomass of pakchoi could be achieved with the spray of exogenous IAA at higher concentration. Compared with control, the contents of aliphatic glucosinolate, indole glucosinolate, and the total glucosinolates were induced significantly by 5~20 mg·L⁻¹ IAA, and those of aromatic glucosinolate/gluconasturtiin could be significantly increased with any IAA treatment. For individual glucosinolate, gluclyssin and gluconapin contents were significantly increased by 5~20 mg·L⁻¹ IAA. Nevertheless, the contents of glucobrassicinapin, glucobrassicin and 4-methoxy-glucobrassicin became increased first and then decreased. Particularly, glucobrassicinapin content was significantly higher than the control even with 2 mg·L⁻¹ IAA treatment. In addition, the contents of neoglucobrassicin and relative percentage of aliphatic glucosinolate tended to increase with the increase of exogenous IAA concentrations, whereas the relative percentage of indole glucosinolate showed a decreasing trend. Moreover, aromatic glucosinolate tended to become increased first and then decreased. It could be concluded that all seven kinds of glucosinolates in pakchoi exhibited different responses to different IAA treatments.

Keywords: glucosinolate; pakchoi; growth; IAA

收稿日期: 2014-05-08
基金项目: 国家自然科学基金(30871718); 浙江农林大学科研发展基金资助(2008FR028); 安徽省高等教育振兴计划项目(2013zdjy057)
作者简介: 胡克玲(1982—), 女, 安徽凤台人, 讲师, 博士, 研究方向为植物生理。E-mail: hu48562683@126.com。
通信作者: 朱祝军(1963—), 男, 浙江绍兴人, 教授, 博士, 主要从事植物次生代谢物质等领域的研究。E-mail: zhujun.zhu@zafu.edu.cn。

小白菜 (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* Makino var. *communis*) 是在我国栽培较广泛的作物, 它含有非常丰富的营养, 如各种矿物质、抗氧化物质、硫代葡萄糖苷(简称硫苷)等^[1-2]。其中硫苷和它的降解产物在植物防御和人体抗癌方面的作用近年来引起了人们的广泛关注^[3], 而目前在小白菜中已发现有多种硫苷^[2]。

硫苷是一种主要分布于十字花科植物中的富含氮硫的次生代谢产物, 如大白菜、青花菜、花椰菜、小白菜等都含有较丰富的硫苷^[4]。根据侧链基团的氨基酸来源不同, 可将硫苷分为三大类硫苷: 脂肪族、芳香族和吲哚族硫苷^[5], 目前确定结构的约 200 种^[6], 而不同的硫苷组分有不同的功能, 增加有益的硫苷组分(如 4-甲基亚磺酰丁基硫苷)的含量, 减少有害的组分(如 3-丁烯基硫苷)含量, 已成为近几年的研究热点^[7]。硫苷的生物合成较为复杂, 研究发现光照、温度、农艺措施以及营养条件等对其含量和分布都有较大的影响^[4]。

吲哚乙酸(IAA)在植物的生长和发育方面起着非常重要的作用, 但其合成非常复杂^[8]。在十字花科植物中, IAA 的合成与吲哚族硫苷的合成具有很大的相关性^[9]。研究发现, 在色氨酸合成途径中, 由色氨酸合成吲哚-3-乙醛肟, 然后转化为吲哚-3-乙酰肟, 最后合成 IAA^[10]。而在硫苷合成中, 控制吲哚族硫苷合成的两个 P450 蛋白酶: CYP79B2 和 CYP79B3 催化由色氨酸到吲哚-3-乙醛肟的反应, 随后在 CYP83B1 的催化下朝着吲哚族硫苷生成的方向发展^[11]。有研究发现在 CYP83B1 缺失突变体中不仅阻断了吲哚族硫苷的合成, 而且朝合成 IAA 合成方向发展^[12]。但目前关于外源吲哚乙酸对小白菜硫苷含量影响少见报道。为了探索外源 IAA 对植物硫苷含量的影响, 本文以小白菜‘上海青’为研究材料, 研究外源 IAA 对小白菜硫苷含量的影响, 以为相关研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料培养和试验设计

选用小白菜‘上海青’为试验材料。将小白菜种子播种于蛭石中, 待其生长至 2~3 片真叶时, 挑选生长一致的幼苗, 移栽到 10 L 的塑料箱中, 溶液培养。营养液成分为 (mM): 2.5 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 1.0 KH_2PO_4 , 4.0 KNO_3 , 1.0 MgSO_4 , 0.5 NH_4NO_3 , 10×10^{-3} H_3BO_3 , 0.1×10^{-3} H_2MoO_4 , 3.0×10^{-3} MnSO_4 , 2.0×10^{-3} ZnSO_4 , 0.8×10^{-3} CuSO_4 , 40.0×10^{-3} EDTA-Fe。培养期间每周更换两次营养液。白天温

度 25℃~30℃, 夜间温度 15℃~18℃, 最大光照强度为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。培养 4 周进行试验处理。

本研究中所用的植物生长物质 IAA 为 Sigma 公司产品。使用时先将 IAA 用少量乙醇溶解, 配制成 $1000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的溶液, 再根据试验所需进行稀释。试验设置以下处理: 对照 (Control, 清水), 2, 5, 10, 20 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。培养 2 周进行试验处理, 均匀喷洒小白菜叶片。每个处理重复 3 次, 每个重复 6 株。试验处理 7 天后取样。取样方法为整株采收小白菜并用湿棉布包裹根部, 放进泡沫箱中, 迅速运回实验室。将地上部与根部分割, 测定地上部鲜重, 并用液氮迅速处理, 保存在超低温冰箱 (-80℃) 中, 然后在冷冻干燥机中干燥, 研磨, 在超低温冰箱中保存备用。

1.2 硫苷含量分析

参照 Krumbein 等^[13]、陈新娟等^[14]的方法并略微修改。称取 0.25 g 冻干样品于 80℃ 水浴中预热 1 min 后, 用 4 ml 70% 甲醇于 75℃ 水浴条件下提取 10 min, 冷却后加入 1 ml 乙酸钡, 用漩涡仪充分混合后, $4000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 离心 10 min。保存上清液, 沉淀再用 70% 甲醇提取两次。将三次提取的上清液定容至 10 ml。同时 1 个平行重复, 在另一份样品中加入 100 μl 5 mM 2-丙烯基硫苷 (Sigma-Aldrich Co., MO, USA) 作为内标, 其他操作相同。取 5 ml 提取液在 0.03 MPa 压力下流经 DEAE SephadexTM A25 (Amersham Biosciences, Sweden) 固相萃取柱, 待提取液全部流出小柱后, 加入 200 μl 硫酸酯酶液 (Sigma-Aldrich Co., MO, USA)。室温反应 12 h 后用 5 ml 超纯水洗脱。洗脱液用 0.45 μm 滤膜过滤后在 4℃ 条件下保存, 待 HPLC 分析。HPLC 分离条件: 色谱柱为 ProntoSil ODS2 (250 $\times$ 4 mm, 5 μm ; Biscoff, Germany), 柱温 30℃。流动相为超纯水和乙腈。梯度条件为 0~45 min 内乙腈浓度线性梯度变化 0~20%, 水梯度变化为 100%~80%。检测波长 229 nm, 流速 $1.3 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

1.3 统计分析

采用 Originlab 8.6 软件作图。采用 SAS 软件进行数据方差分析 (ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 IAA 处理对小白菜生长的影响

如图 1 所示, 随 IAA 处理浓度的增加, 小白菜鲜重呈先增后降趋势, 其中在 $5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ IAA 处理时达到最大值, 比对照增加 56%。当 IAA 处理浓度大于 $5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 小白菜鲜重的增幅减小, 但仍显著高于对照, 分别比对照增加 47% 和 38%。可见不同浓度

的 IAA 处理均增加了小白菜的鲜重。

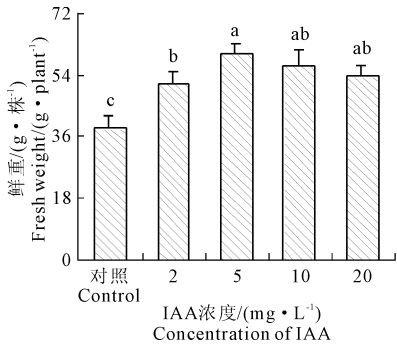


图 1 不同浓度 IAA 对小白菜地上部鲜重的影响

Fig.1 Effects of IAA sprays on plant fresh weight

注:不同字母表示在 $P < 0.05$ 水平有显著差异,下同。

Note: Different letters indicated significant differences ($P < 0.05$).

The same below.

2.2 IAA 处理对小白菜脂肪族硫苷含量的影响

与对照相比,2 mg · L⁻¹ IAA 处理对 5-甲基亚磺

酰戊基硫苷(图 2A),3-丁烯基硫苷(图 2B)和总脂肪族硫苷(图 2D)含量没有显著影响。然而,随 IAA 处理浓度的增加,5、10、20 mg · L⁻¹ IAA 处理显著提高了 5-甲基亚磺酰戊基硫苷、3-丁烯基硫苷和总脂肪族硫苷含量,与对照相比,5-甲基亚磺酰戊基硫苷分别增加 293%,314%和 373%;3-丁烯基硫苷分别增加 120%,105%和 111%;总脂肪族硫苷分别增加 112%,104%和 99%。在不同浓度 IAA 处理下,4-戊烯基硫苷(图 2C)含量有不同的变化。2、5、10 mg · L⁻¹ IAA 处理显著提高了 4-戊烯基硫苷含量,分别比对照增加 138%,50%和 80%;但 20 mg · L⁻¹ IAA 处理时 4-戊烯基硫苷含量又下降到对照水平,整体呈现先增加后降低的趋势。说明 3 种脂肪族硫苷对 IAA 处理浓度有不同的响应,其中 5-甲基亚磺酰戊基硫苷和 3-丁烯基硫苷需要 IAA 处理浓度大于 5 mg · L⁻¹,而提高 4-戊烯基硫苷含量需要 IAA 处理浓度较低。

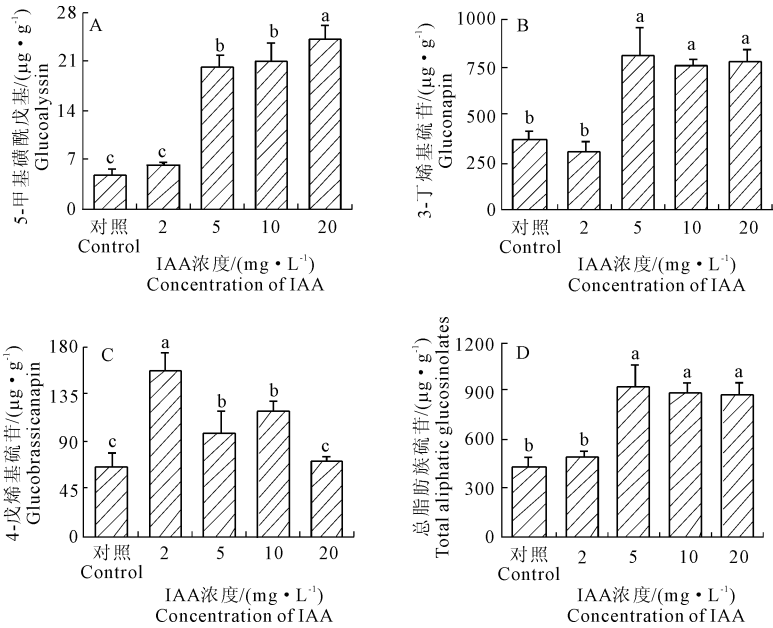


图 2 不同浓度 IAA 处理对小白菜地上部脂肪族硫苷含量的影响

Fig.2 Effects of IAA sprays on aliphatic glucosinolate in pakchoi shoots.

2.3 IAA 处理对小白菜吲哚族硫苷含量的影响

5 mg · L⁻¹ IAA 处理显著提高了吲哚-3-甲基硫苷(图 3A)含量和 4-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷(图 3B)含量,比对照分别增加了 123%和 72%,然而其它浓度 IAA 处理对这两种硫苷含量则没有显著影响。1-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷(图 3C)含量,随 IAA 处理浓度增加呈线性增加趋势,分别比对照提高 32%,64%,94%和 101%。2 mg · L⁻¹ IAA 处理时总吲哚族硫苷(图 3D)含量没有显著变化,然而随 IAA 处理浓度增加,总吲哚族硫苷含量显著提高,在

5 mg · L⁻¹ IAA 处理时达到最大值,比对照增加 88%。说明适宜的 IAA 处理浓度能显著诱导 3 种吲哚族硫苷合成。

2.4 IAA 处理对小白菜芳香族硫苷含量的影响

如图 4 所示,本试验所选择的 IAA 处理浓度均显著诱导了芳香族硫苷/2-苯乙基硫苷的合成,分别比对照增加 135%,96%,82%和 132%。由此可见 2-苯乙基硫苷对外源 IAA 处理较为敏感,IAA 处理能显著提高 2-苯乙基硫苷的含量。

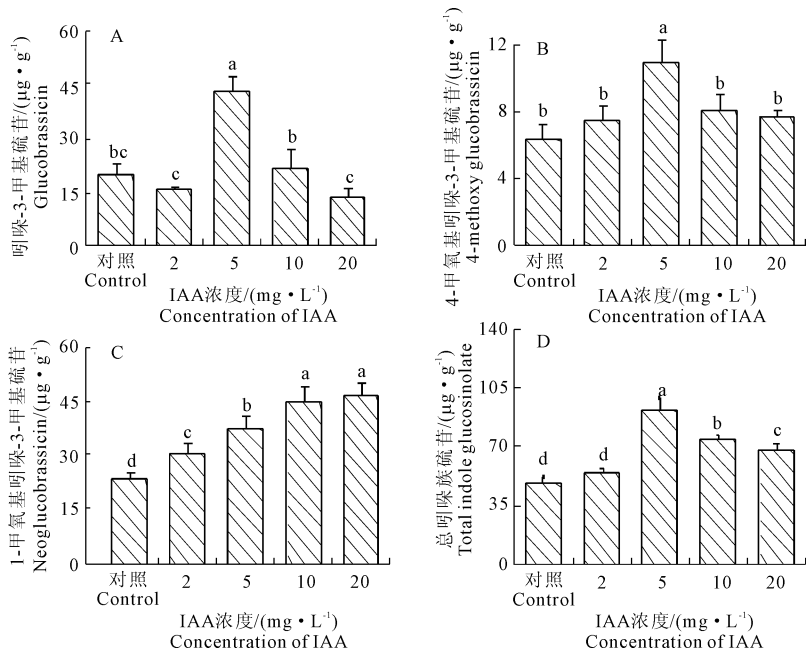


图 3 不同浓度 IAA 处理对小白菜地上部吲哚族硫苷含量的影响

Fig.3 Effects of IAA sprays on indole glucosinolate content in pakchoi shoots

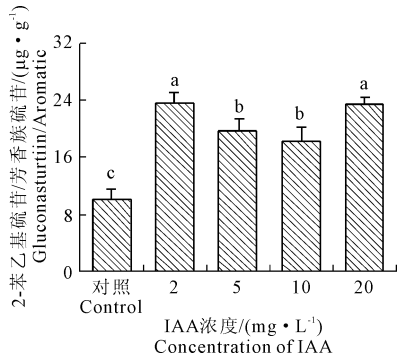


图 4 不同浓度 IAA 处理对芳香族硫苷/2-苯乙基硫苷含量的影响

Fig.4 Effects of IAA sprays on aromatic/gluconasturtiin glucosinolate contents

分含量,比对照增加 1 倍左右。结果可见小白菜地上部脂肪族硫苷含量最高,吲哚族硫苷次之,芳香族硫苷相对百分含量最少。

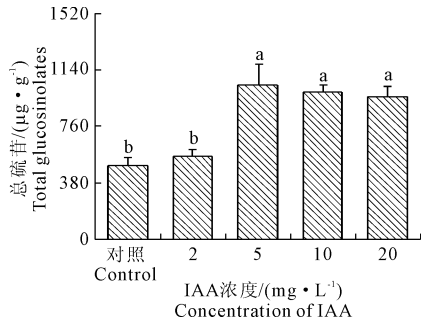


图 5 不同浓度 IAA 对小白菜总硫苷含量影响

Fig.5 Effects of IAA sprays on total glucosinolate contents

2.5 IAA 处理对小白菜总硫苷含量的影响

与对照相比,较低浓度(2 mg·L⁻¹)IAA 处理对总硫苷(图 5)含量影响不大,但随 IAA 浓度增加,总硫苷含量显著提高,尤其在 5 mg·L⁻¹IAA 处理时总硫苷含量达到最大值,比对照增加 109%。结果表明,在本试验条件下 IAA 处理浓度大于 5 mg·L⁻¹能显著提高小白菜总硫苷的含量。

2.6 IAA 处理对小白菜三类硫苷相对百分含量的影响

如图 6 所示,只有 IAA 处理浓度高于 10 mg·L⁻¹时才能显著提高总脂肪族硫苷的相对百分含量,比对照增加 3%。而总吲哚族硫苷的相对百分含量则随 IAA 处理浓度的增加呈递减趋势。对于芳香族硫苷,只有 2 mg·L⁻¹IAA 处理显著提高了其相对百

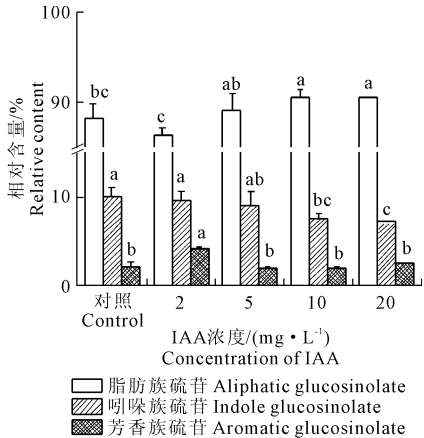


图 6 不同浓度 IAA 处理对小白菜地上部三类硫苷相对百分含量的影响

Fig.6 Effects of IAA sprays on the content of aliphatic, indole and aromatic glucosinolates to the total glucosinolates

2.7 IAA 处理对小白菜 7 种硫苷相对百分含量的影响

不同浓度 IAA 处理对小白菜 7 种硫苷相对百分含量的影响见表 1。5-甲基亚磺酰戊基硫苷相对百分含量随 IAA 处理浓度增加呈递增趋势,在 20 mg·L⁻¹时达到最大值,比对照增加 142%。在不同浓度 IAA 处理下,3-丁烯基硫苷相对百分含量在 20 mg·L⁻¹IAA 处理时达到最高值,比对照增加 9%。4-戊烯基硫苷相对百分含量在不同 IAA 处理浓度下变化趋势不明显,在 2 mg·L⁻¹IAA 处理时达到最

大值,比对照增加 113%。除了 5 mg·L⁻¹IAA 处理,其他 IAA 处理浓度均降低了吲哚-3-甲基硫苷相对百分含量。4-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷相对百分含量在不同浓度 IAA 处理下呈递减趋势,而 1-甲氧基吲哚-3-甲基硫苷没有显著变化。2-苯乙基硫苷相对百分含量呈先增加后降低趋势,在 2 mg·L⁻¹IAA 处理时最大,比对照增加了 1 倍左右。由此可见 7 种单个硫苷对 IAA 处理有不同的响应,其中 3-丁烯基硫苷在小白菜地上部含量最高。

表 1 不同浓度 IAA 处理对小白菜地上部 7 种硫苷相对百分含量的影响/%
Table 1 Effects of IAA on relative content of individual glucosinolate to the total glucosinolate in pakchoi

IAA 处理 Treatments /(mg·L ⁻¹)	5-甲基亚磺酰 戊基硫苷 Glucosylsin	3-丁烯 基硫苷 Gluconapin	4-戊烯 基硫苷 Glucobrassicinapin	吲哚-3- 甲基硫苷 Glucobrassicin	4-甲氧基吲哚 -3-甲基硫苷 4-methoxyglucobrassicin	1-甲氧基吲哚 -3-甲基硫苷 Neoglucobrassicin	2-苯乙 基硫苷 Gluconasturtiin
对照 Control	1.05 ± 0.22 c	73.79 ± 1.18 c	13.25 ± 1.10 b	3.91 ± 0.85 a	1.31 ± 0.33 a	4.63 ± 0.14 ab	2.05 ± 0.54 b
2	1.11 ± 0.16 c	56.85 ± 0.90 d	28.23 ± 0.26 a	2.76 ± 0.03 b	1.35 ± 0.04 a	5.48 ± 0.99 a	4.21 ± 0.09 a
5	1.98 ± 0.37 b	77.47 ± 3.38 ab	9.70 ± 1.37 c	4.20 ± 0.91 a	1.07 ± 0.18 ab	3.67 ± 0.64 b	1.91 ± 0.23 b
10	2.16 ± 0.17 ab	76.29 ± 0.74 bc	12.12 ± 0.46 b	2.23 ± 0.37 bc	0.82 ± 0.14 b	4.53 ± 0.66 ab	1.85 ± 0.29 b
20	2.55 ± 0.37 a	80.43 ± 1.15 a	7.57 ± 0.67 d	1.42 ± 0.04 c	0.80 ± 0.00 b	4.81 ± 0.02 a	2.42 ± 0.05 b

注:数据表示为平均值 ± 标准差 (n = 3); 同列中不同字母表示差异显著 (P < 0.05)。
Note: Data were the means ± standard deviation of three replicates; Means denoted by the different letters indicated significant differences between treatments at P < 0.05 level.

3 讨 论

在芸薹属植物中,含有大量的脂肪族硫苷^[15]。在小白菜地上部分,脂肪族硫苷所占比例也是最大的^[2]。本实验中,外源 IAA 处理也显著增加了脂肪族硫苷的含量。研究发现,脂肪族硫苷在抵御病原菌侵染和昆虫噬咬等方面具有重要的作用^[16]。目前已经有一些芸薹属蔬菜被用作熏蒸剂,用来抑制土壤中的病原菌和防御昆虫的噬咬。而对脂肪族硫苷的研究,为研发安全无毒的生物农药提供了可能。三类硫苷中的吲哚族硫苷是十字花科植物以色氨酸为合成前体的植物次生代谢产物^[9]。外源生长素也能显著诱导吲哚族硫苷合成。2,4-D 处理显著提高了拟南芥吲哚族硫苷的含量^[17]。Kim 等^[18]发现不同种类的生长素对硫苷均具有一定的调控作用。而胡克玲等^[19]也发现 NAA 能够促进小白菜硫苷的合成,并且具有一定的浓度效应。这说明了硫苷的合成除受遗传控制,生长条件对其有较大的影响^[4]。相关研究发现,生长素处理对吲哚族硫苷的影响比脂肪族硫苷影响大^[9]。但在本试验中,随 IAA 处理浓度增加脂肪族硫苷相对百分含量呈增加趋势,但减少了吲哚族硫苷在总硫苷中所占比例。

这可能是因为总脂肪族硫苷在小白菜中所占比例最大,并且在较高浓度 IAA 处理(5 ~ 20 mg·L⁻¹)显著诱导了总脂肪族硫苷含量的原因,所以尽管 IAA 处理也增加了吲哚族硫苷含量,但增加幅度没有脂肪族硫苷含量大。
在小白菜地上部,吲哚-3-甲基硫苷的水解产物吲哚-3-甲醇和 2-苯乙基硫苷的水解产物苯乙基异硫氰酸脂被认为具有降低致癌物质活性的作用^[3]。在本实验中,仅 5 mg·L⁻¹ IAA 处理增加了吲哚-3-甲基硫苷含量(图 3A);但 2-苯乙基硫苷对 IAA 的调控较敏感(图 4)。另外,3-丁烯基硫苷是小白菜地上部最主要的硫苷,IAA 较高浓度处理(5 ~ 20 mg·L⁻¹)显著提高其含量。但 3-丁烯基硫苷的水解产物影响蔬菜的口感^[20],对蔬菜的品质有一定影响。由此可见,根据需要综合考虑作物的产量和质量,选择适宜的调控浓度增加有益硫苷组分的含量,减少影响作物品质的硫苷组分含量。

参 考 文 献:

[1] 司力珊.白菜类甘蓝类蔬菜无公害生产技术[M].北京:中国农业出版社,2003:24-36.

[6] Ryerson D E, Heath M C. Cleavage of nuclear DNA into oligonucleosomal fragments during cell death induced by fungal infection or by abiotic treatments [J]. The Plant Cell Online,1996,8(3):393-402.

[7] Hatsugai N, Kuroyanagi M, Yamada K, et al. A plant vacuolar protease, VPE, mediates virus-induced hypersensitive cell death[J]. Science, 2004,305(5685):855-858.

[8] 党志国,赵政阳,万怡震,等.苹果杂交 F1 代抗褐斑病遗传趋势及抗性选择研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2010,38(5):137-142.

[9] 寿园园.苹果抗褐斑病性遗传分析与 SSR 分子标记[D].哈尔滨:东北农业大学,2009.

[10] Li M, Xu J, Qiu Z, et al. Screening and identification of resistance related proteins from apple leaves inoculated with *Marssonina coronaria* (EII. & JJ Davis)[J]. Proteome science, 2014,12(1):7.

[11] 殷丽华.苹果属资源对苹果褐斑病的抗性机理及抗性诱导研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2013.

[12] 田 伟,田义朝,王彩虹,等.苹果组织总 RNA 提取方法的比较研究[J].青岛农业大学学报(自然科学版),2010,27(2):122-125.

[13] Bozhkov P, Filonova L, Suarez M, et al. VEIDase is a principal caspase-like activity involved in plant programmed cell death and essential for embryonic pattern formation [J]. Cell Death & Differentiation, 2004,11(2):175-182.

[14] Bradford M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein using the principle of protein-dye binding [J]. Anal Biochem, 1976,72:248-254.

[15] Maurice B, Veronica E F T. Temporal and spatial activation of caspase-like enzymes induced by self-incompatibility in *Papaver pollen* [J]. Proceedings of The National Academy of Sciences, 2007,104(62):18327-18332.

[16] 金 刚.黑松与松材线虫互作过程中细胞程序性死亡的研究[D].南京:南京林业大学,2007.

[17] Mittler R, Shulaev V, Seskar M, et al. Inhibition of programmed cell death in tobacco plants during a pathogen-induced hypersensitive response at low oxygen pressure [J]. The Plant Cell Online, 1996,8(11):1991-2001.

[18] Kuroyanagi M, Yamada K, Hatsugai N, et al. Vacuolar processing enzyme is essential for mycotoxin-induced cell death in *Arabidopsis thaliana* [J]. Journal of Biological Chemistry, 2005,280(38):32914-32920.

(上接第 41 页)

[2] Hu K L, Zhu Z J, Zang Y X. Accumulation of glucosinolates and nutrients in pakchoi (*Brassica campestris* L. ssp. *chinensis* var. *Communis*) two cultivar plants exposed to sulfur deficiency[J]. Horticulture, Environ Biote, 2011,52(2):121-127.

[3] Higdon J V, Delage B, Williams D E, et al. Cruciferous vegetables and human cancer risk: epidemiologic evidence and mechanistic basis [J]. Pharmacol Res, 2007,55:224-236.

[4] Hwang E S, Jang M R, Kim G H. Effects of storage condition on the bioactive compound contents of korean cabbage[J]. Food Sci Biotechnology, 2012,21(6):1655-1661.

[5] Halkier BA, Gershenzon J. Biology and biochemistry of glucosinolates [J]. Annu Rev Plant Biol, 2006,57:303-333.

[6] Clarke DB. Glucosinolates, structures and analysis in food[J]. Anal Methods – UK, 2010,2:310-325.

[7] Augustine R, Majee M, Gershenzon J, et al. Four genes encoding MYB28, a major transcriptional regulator of the aliphatic glucosinolate pathway, are differentially expressed in the allopolyploid. *Brassica juncea* [J]. J Exp Bot, 2013,64(16):4907-4921.

[8] Zhao Y D. Auxin biosynthesis and Its role in plant development[J]. Annu Rev of Plant Biol, 2010,61:49-64.

[9] Wittstock U, Halkier B A. Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era [J]. Trends Plant Sci, 2002,7:263-270.

[10] 陈晓亚,汤显城.植物生理与分子生物学[M].北京:高等教育出版社,2007.

[11] Sugawara S, Hishiyama S, Jikumaru Y, et al. Biochemical analyses of indole – 3 – acetaldoxime – dependent auxin biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2009,106:5430-5435.

[12] Bak S, Tax F E, Feldmann K A, et al. *CYP83B1*, a cytochrome P450 at the metabolic branch point in auxin and indole glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis*[J]. Plant Cell, 2001,13:101-111.

[13] Schreiner M, Krumbein A, Knorr D, et al. Enhanced glucosinolates in root exudates of *Brassica rapa* ssp. *rapa* mediated by salicylic acid and methyl jasmonate[J]. J Agr Food Chem, 2011,59(4):1400-1405.

[14] 陈新娟,朱祝军,钱琼秋,等.硫代葡萄糖苷的提取、分离和鉴定[J].中国食品学报,2007,7:43-48.

[15] Mithen R. Glucosinolates-biochemistry, genetics and biological activity[J]. Plant Growth Regul, 2001,34:91-103.

[16] Brader G, Mikkelsen M D, Halkier B A, et al. Altering glucosinolate p rofiles modulates disease resistance in plants[J]. The Plant Journal, 2006,46:758-767.

[17] Mikkelsen M D, Petersen B L, Glawischneg E, et al. Modulation of *CYP79* genes and glucosinolate profiles in *Arabidopsis* by defense signaling pathways[J]. Plant Physiol, 2003,131:298-308.

[18] Kim Y B, Li X, Kim S J, et al. MYB transcription factors regulate glucosinolate biosynthesis in different organs of Chinese Cabbage (*Brassica rapa* ssp. *pekinensis*) [J]. Molecules, 2013,18:8682-8695.

[19] 胡克玲,朱祝军.苯乙酸对小白菜硫代葡萄糖苷的影响[J].植物生理学报,2013,49(11):1221-1227.

[20] Mithen R. Leaf glucosinolate profiles and their relationship to pest and disease resistance in oilseed rape[J]. Euphytica, 1992,63:71-83.