

王伟杰,禹艳坤,谭小力. 十字花科植物次生代谢物硫代葡萄糖苷生物合成运输分解的研究进展[J]. 江苏农业科学,2023,51(2):1-10.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.02.001

十字花科植物次生代谢物硫代葡萄糖苷生物合成运输分解的研究进展

王伟杰,禹艳坤,谭小力

(江苏大学生命科学研究院,江苏镇江 212013)

摘要:植物采取活性氧爆发、胼胝质累积、植保素及次级代谢物的合成等多种措施来应对自然界中的生物胁迫。十字花科植物独有的硫代葡萄糖苷是一种富含硫的次级代谢物,在植物免疫过程中发挥重要作用。硫代葡萄糖苷合成的生物学过程复杂,合成步骤分为主链的延长、核心结构的合成以及侧链修饰,分别以甲硫氨酸、色氨酸、酪氨酸等氨基酸为前体,合成脂肪族硫代葡萄糖苷、吲哚族硫代葡萄糖苷、芳香族硫代葡萄糖苷。硫代葡萄糖苷的分布模式会影响植物防御功能,通过转运蛋白维持植物体内硫代葡萄糖苷的动态分布。当病原菌入侵植物导致细胞机械损伤时,内源的黑芥子酶水解硫代葡萄糖苷,产生异硫氰酸酯和腈类等物质来抵御病原菌。此外,硫代葡萄糖苷在生物熏蒸、抗癌以及充当调味品等方面仍有大量潜在功能等待解析,未来在农业和医药方面应对其潜能充分挖掘利用。

关键词:硫代葡萄糖苷;黑芥子酶;硫细胞;醛脂;转运蛋白

中图分类号:S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)02-0001-09

植物在与食草动物和微生物的长期斗争中,进化出了各类防御系统,例如快速反应的氧爆发、细胞壁蛋白富集的交联反应、胼胝质沉淀等^[1-2]。有些反应发生得较慢,如产生次生代谢产物来抵御外界威胁^[3]。在十字花科植物中,次生代谢产物硫代葡萄糖苷(glucosinolate, GLS, 硫苷)是主要的防御物质之一^[4]。其化学结构主要包括 3 部分: β -D-硫苷葡萄糖基、醛脂酸、不同的 R 基。R 基的前体是氨基酸,不同的氨基酸可以衍生出不同的 R 基,进而合成不同种类的硫苷^[5]。根据不同的氨基酸前体,可将硫苷分为 3 类:脂肪族硫苷、吲哚族硫苷、芳香族硫苷^[6-7]。脂肪族硫苷 R 基前体包括亮氨酸、异亮氨酸、丙氨酸、缬氨酸、甲硫氨酸;吲哚族硫苷的 R 基前体则是色氨酸等;芳香族硫苷 R 基前体是酪氨酸、苯丙氨酸。常见的硫苷类型如表 1 所示。

硫苷的含量在植物不同的组织和生长阶段是动态变化的,成熟种子中的硫苷含量通常高于叶片中的,营养生长期叶片中的硫苷含量通常高于生殖

生长期的。硫苷转运蛋白(glucosinolate transporter, GTR)参与了这一调节过程^[8-9]。

参与硫苷水解的黑芥子酶位于质外体,合成的硫苷会储存在细胞内,避免被黑芥子酶水解。当植物受到损伤或攻击时,细胞破裂,硫苷与黑芥子酶反应,进而产生不同的水解产物来抵抗微生物和食草昆虫。硫苷除了防御作用,在风味调节以及抗癌、生物熏蒸等方面都有较大的贡献^[10-11]。

本文将对硫苷的合成、运输、分解以及硫苷的应用进行讨论。

1 硫苷的合成

硫苷的合成分为 3 个步骤:主链的延长、核心结构的生成、侧链的修饰。根据不同的 R 链可分为 3 种硫苷:脂肪族硫苷、吲哚族硫苷、芳香族硫苷^[5,14]。硫苷在淀粉鞘和薄壁细胞中合成,储存在硫细胞中或者由韧皮部转运到不同部位^[12]。硫苷主要在营养生长期的叶片和茎、生殖生长期的幼嫩角果皮中合成,成熟的种子中检测不到硫苷合成必需基因的表达,因此一般认为种子中的硫苷累积主要来源于营养体,如叶片和角果^[12-13]。

1.1 主链的延长

氨基酸首先在甲硫氨酸转氨酶(branched-chain amino transferase4, BCAT4)的作用下脱氨基,生成对

收稿日期:2022-03-15

基金项目:国家重点研发计划(编号:2018YFD0201003, 2016YFD0100305)。

作者简介:王伟杰(1995—),男,山东临沂人,硕士,从事植物次级代谢物硫苷的合成与转运研究。E-mail:wangwjhi@foxmail.com。

通信作者:谭小力,博士,研究员,从事植物功能基因的解析及分子设计育种研究。E-mail:xltn@ujs.edu.cn。

表 1 常见硫苷的种类

缩写	硫苷名称	结构式
3MSO	3-甲基亚磺酰基丙基硫苷	
3BZO	3-苯甲酸丙基硫苷	
4MT	4-甲基硫代丁基硫苷	
4MSO	4-甲基亚磺酰基丁基硫苷	
4OH	4-羟丁基硫苷	
4BZO	4-苯甲酸丁基硫苷	
5MSO	5-甲基亚磺酰基戊基硫苷	
7MT	7-甲基硫代庚基硫苷	
7MSO	7-甲基亚磺酰基庚基硫苷	
8MT	8-甲基硫代辛基硫苷	
8MSO	8-甲基亚磺酰基辛基硫苷	
I3M	吲哚-3-亚甲基硫苷	
4MO-I3M	4-甲氧基-吲哚-3-亚甲基硫苷	
NMO-I3M	N-甲氧基-吲哚-3-亚甲基硫苷	

应的含氧酸,再经历乙酰辅酶 A 缩合、异构化、氧化羧合循环进行主链延长(图 1-a),主链的延长循环最多 9 次。硫苷的合成涉及到大量基因,包括上述的甲硫氨酸转氨酶和甲硫烷基苹果酸盐合成酶基因 *MAMs* (methylthioalkylmalate synthase)^[15]。*MAM* 基因在主链延长步骤中起重要作用^[17],*MAM1* 主要作用于前 2 个循环,*MAM2* 仅催化循环的第 1 轮反应,*MAM3* 主要作用于第 6 次延长反应,其余反应由 *MAM-L* (methylthioalkylmalate synthase-like, *MAM-LIKE*) 基因完成^[18]。

1.2 核心结构的合成

主链延长结束后,开始核心结构的合成,主链延长后的产物在细胞色素 P450 家族 *CYP79* 作用下生成醛肪^[16]。*CYP79* 在此步骤中主要负责 *N*-羟基化反应,可以催化二高甲硫氨酸生成 5-甲硫基戊醛肪,其中,脂肪族硫苷合成中此步骤主要由 *CYP79 F1/F2* 负责(图 1-b);吲哚族硫苷合成中的此步骤则主要由 *CYP79 B2/B3* 负责^[19-22];芳香族硫苷研究较少,目前尚未明确在此步骤中起作用的关键基因。5-甲硫基戊醛肪在 *CYP83* 的作用下形成异硝基化合物,然后在谷胱甘肽转移酶 (glutathione transferase, GST) 和 C-S 裂解酶的作用下形成硫基吲哚羟肪酸,最后在硫-葡糖转移酶 (sulfur glucotransferase, S-GT) 和磺基转移酶 (sulfotransferase, ST) 的作用下形成脱硫硫苷和硫苷。UGT74 家族也作用于此步骤,主要参与的基因是 *UGT74B1/C1*,分别参与吲哚族和脂肪族硫苷的合成。

1.3 侧链修饰

侧链修饰包括羟基化、氧-甲基化、糖基化以及酰化作用等,该步骤中起主要作用的是氧化戊二酸依赖的双加氧酶 *AOP2* (alkenyl hydroxalkyl producing 2) 和 *AOP3* 以及 *FMOGS-OX1* (FLAVIN-MONOOXYGENASE GLUCOSINOLATE S-OXYGENASE 1)(图 1-c)。*AOP2* 的作用是将侧链修饰为羟基,而 *AOP3* 的作用则是将侧链修饰为苯甲酰基^[23-24]。二者的主要区别是启动子区域的差异以及 *AOP2* 开放阅读框的部分缺失,导致 *AOP2* 是一个高度截短的蛋白^[25],*FMOGS-OX1* 的作用是催化甲基硫代烷基转化为甲基亚磺酰基。

研究发现,与野生型相比,*AOP2* 过表达的拟南芥植株中 *MYB28/29* 的表达量显著上调,且硫苷的含量上升了近 2 倍,其作用机制是 *AOP2* 控制 *MYB28/29* 的表达量来调节短链硫苷的合成。另

外, *AOP2* 不仅可以调控 *MYB* 转录因子的转录, 还可以不经过 *MYB* 转录因子, 对 5 个硫苷合成相关基因 (*GGP1*、*CYP83B1*、*SOT16*、*CYP81F4*、*GS-OX2*) 进行直接调控^[26]。

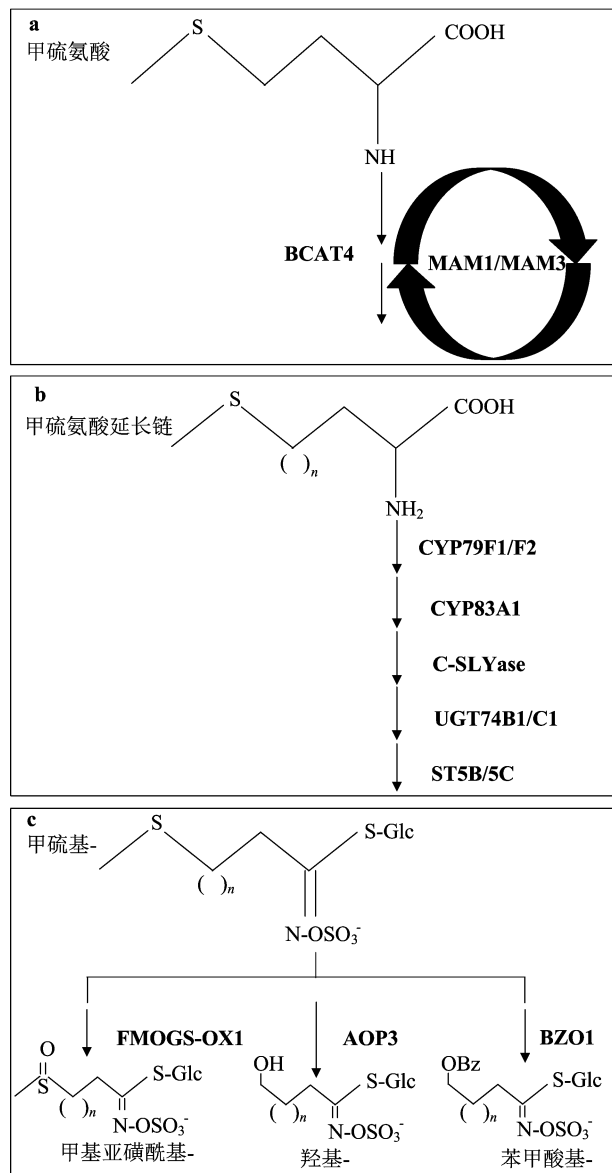


图1 脂肪族硫苷的合成途径

R2R3MYB 转录因子与植物代谢密切相关^[28], 参与例如花青素、植保素等次生代谢产物的调控^[29-30]。*MYB28*、*MYB29* 在脂肪族硫苷的合成途径中会与很多基因互作影响硫苷的合成, 例如 *BCAT4*、*MAM*、*CYP79*; 这 2 个 *MYB* 转录因子与 *MAM* 基因结合共同调控短链脂肪族硫苷核心结构的生成^[31]。脂肪族硫苷 4-甲基硫代丁基硫苷(4-MTO)是典型的短链脂肪族硫苷, 在 *myb28* 突变体中, 其含量显著下降, 证明 *MYB28* 对短链脂肪族硫

昔的合成十分重要^[32]。另一个 *MYB28* 对短链脂肪族硫苷核心结构生成十分重要的证据是,使用外源葡萄糖诱导拟南芥后,发现 *MYB28* 的表达量和硫苷的含量显著升高,并且上升趋势与时间呈正相关性关系^[33]。进一步研究发现,葡萄糖分子被己糖激酶(hexokinase, HXK)识别并被 RGS1 (regulator of G-protein signaling 1) 调节, RGS1 会持续地影响 *MYB28*、*MYB29*、*CYP79F1/F2* 的表达,但是葡萄糖调节硫苷合成相关基因的具体机制尚未清晰。在 *hcx* 突变体中,使用外源葡萄糖诱导,不能引起硫苷合成相关基因的表达量和硫苷含量的改变。另外,在 *myb29* 突变体中,经外源葡萄糖诱导,硫苷含量有所增加,在 *myb28* 中则没有类似现象,说明 *MYB28* 在脂肪族硫苷合成中的作用要大于 *MYB29*^[34]。不仅外源葡萄糖可以影响硫苷合成,有研究表明外源硒诱导后,脂肪族硫苷合成相关基因的表达量下调,而吡咯族硫苷合成的相关基因表达量上调^[35]。

主要涉及到吲哚族硫苷合成的基因是 MYB 家族的 *MYB34*、*MYB51*、*MYB122* 以及 MYC 家族的 *MYC2*、*MYC3*^[36-37]。在不同部位和激素刺激下, MYB 基因的功能不同。例如, *MYB34* 主要在根中起作用, 当受到脱落酸 (abscisic acid, ABA) 刺激后, 会产生大量的吲哚 - 3 - 亚甲基硫苷 (indole - 3 - methylene, I3M) 和 1 - 甲氧基 - 吲哚 - 3 - 亚甲基硫苷 (1 - methoxy - indole - 3 - methylene, 1 - MO - I3M)。 *MYB51* 主要在侧枝中起作用, 在茉莉酸 (jasmonic acid, JA) 和乙烯 (ethylene, ET) 的刺激下, 会提高 I3M 和 4 - MO - I3M 含量。 *MYB122* 调节硫苷合成能力较弱, 只有在 JA 的刺激下起作用^[38]。 MYC 家族主要涉及植物激素的合成, 在吲哚族硫苷的合成过程中, MYC 家族与 MYB 家族的成员结合后, 共同调控硫苷的合成^[39], 例如 *MYC2* 需要和 *MYB51* 结合, 调节硫苷的合成。另外, 种子萌发以及受到病原微生物侵害时, 吲哚族硫苷的含量会发生明显变化, 感知非病原微生物存在时, 吲哚族硫苷含量变化相对较小。因此, 吲哚族硫苷的含量变化或许可以开发为一项识别病原微生物的指标^[40]。

硫苷合成涉及的基因不是简单的基因加和效应,而是一个复杂的网络结构。不同的转录因子作用于不同的基因,并且每个转录因子在基因网络中作用不同。例如,*MYB28* 对短链脂肪族硫苷的合成具有重要作用,但是在复杂的基因网络中,对于不同种类的硫苷,*MYB29* 的作用有时会大于 *MYB28*。

并且,同样的基因在不同的环境和组织中会产生不同的效应。在不同酶的作用下或在不同组织中,原本起协同作用的转录因子可能会转变为拮抗作用^[41]。对于 *MYB34* 来说,在与 *MYB51* 协同作用的同时与 *MYB122* 是拮抗作用,因此 3 个转录因子能够精准地调控吡咯族硫苷的含量^[42-43]。

环境条件也会对硫苷含量造成影响,如湿度、温度等。当温度较高时,吡咯族硫苷的含量会受到较大影响,而脂肪族硫苷则受影响较小^[86]。光强可以影响 *CYP83B1* 的表达量从而改变吡咯族硫苷和 IAA 的含量^[16]。

2 硫苷的转运

硫苷主要在营养器官中合成,然后通过转运蛋白运输至生殖器官^[12],不同时期和不同部位的硫苷含量也会随着基因表达量的不同而改变^[44]。例如,当叶片衰老以及种子萌发时,硫苷含量会下降^[45]。研究硫苷运输最直接的方法是利用放射性元素标记来指示硫苷的运输路径,可以观测到硫苷从合成部位(如叶片)被运输至其他部位(如种子)。此外,由于拟南芥不表达 *CYP79A1* 基因,将白菜型油菜的 *CYP79A1* 基因导入拟南芥,可以通过该基因参与合成的硫苷来研究运输^[46-47]。另外,在韧皮部运输的是完整的硫苷,而不是脱硫硫苷^[48-50]。

种子中没有检测到硫苷合成基因 *MYB28/29*、*MAMs* 的表达,说明在种子中几乎没有硫苷合成的主链延伸和核心结构生成这 2 个步骤,所以种子中的硫苷主要源于其他器官^[13]。在低硫苷油菜早期的角果壁中,硫苷含量大约为 30 $\mu\text{mol/g}$,种子成熟后角果壁中硫苷含量降至 1 $\mu\text{mol/g}$,这个现象说明硫苷可能从角果壁转运至种子中^[4]。在过表达 *MYB28* 基因的植株中,其叶片硫苷的含量相比于野生型高了近 3 倍,而在种子中仅有微量的上升,这说明营养体中的硫苷并不会完全转运到种子中,或者种子中的硫苷含量有一定的上限^[51]。

GTR 转运蛋白是一个 H^+ /硫苷共转运蛋白,属于硝酸盐和肽转运蛋白 NPF(NRT1 - PTR)家族,并且该蛋白的运输效率不受底物侧链结构的影响^[9]。从进化的角度来看,NPF 转运蛋白可能是生氰糖苷的转运蛋白进化而来,并且进化时间要早于硫苷合成途径^[52-53]。异源表达试验发现,在非洲爪蛙卵母细胞中表达 GTR 后,细胞可以转运 4 - 甲基硫代丁基硫苷(4 - MTB)和 3 - 丙基(3 - BUT)2 种

硫苷^[54]。

GTR 蛋白家族成员 GTR1 (NPF2. 10)、GTR2 (NPF2. 11)、GTR3 (NPF2. 9) 负责硫苷运输^[9]。GTR 转运蛋白主要在根部和茎表达,亚细胞定位试验显示 GTR 蛋白定位在质膜上,GTR1 一般富集在叶片叶肉细胞的周围,主要在韧皮部周围的细胞中运输硫苷。GTR2 一般富集在脉管系统、韧皮部和质外体运输硫苷^[54]。GTR3 主要富集在根器官韧皮部的伴随细胞质膜上,其作用可能是将吡咯族硫苷转运到储存细胞,从而保证根中硫苷含量^[55]。GTR3 转运蛋白对吡咯族硫苷具有极高的偏好性,其转运吡咯族硫苷的能力几乎是转运脂肪族硫苷的 10 倍。

gtr2 突变体的种子由于转运蛋白的部分缺失,影响硫苷从营养器官运输到种子,从而引起硫苷在营养器官中的累积,种子中硫苷含量显著下降。在 *gtr1*、*gtr2* 双突变体种子中几乎检测不到硫苷的含量^[13]。另外,与脂肪族硫苷大量滞留在营养器官中不同,色氨酸衍生的硫苷即吡咯族硫苷,虽然在种子中的含量明显下降,但是在营养器官中却没有发现累积,这说明吡咯族硫苷可能存在其他转运机制^[56]。

NPF(nitrate transporter)转运蛋白家族不仅涉及到硫苷的转运,并且与植物激素的运输也有关系,例如生长素、赤霉素、脱落酸^[57]。在 *gtr1* 中,与野生型相比,不仅种子中硫苷的含量下降,植株表型也发生了变化,花丝延长能力和花粉开裂能力都下降,且角果也变得干瘪,经赤霉素诱导可恢复部分表型。其原因是 GTR1 转运硫苷的同时,也可以转运具有生物活性的赤霉素(gibberellin, GA)和茉莉酸衍生物(JA - Ile),由于 GTR1 在花器官中的表达部位主要是花丝基部、维管束、花药,影响花丝部位 GA 从维管束到细胞的运输,导致 *gtr1* 突变体花药表层的厚度变薄,并减少了开裂所需的机械力。使用外源 GA 处理花苞后,角果变得饱满,生殖能力恢复,但角果中的种子却不能完全发育,可能是因为 GA 只能补偿 JA 的部分作用。但是,当硫苷和 GA 等植物激素同时存在时,GTR1 仍具有对硫苷的偏好性,会优先转运硫苷^[54]。

硫苷在细胞中合成后具有多个转运途径,使硫苷在叶片不同部位的分布情况不同:(1)硫苷合成后,被运输至质外体,进入韧皮部,再通过 GTR 蛋白进入叶肉细胞和硫细胞,这些细胞大概具有 130 mmol/L 的硫苷渗透压来保证运输的效率^[48];(2)叶肉细胞同样可以通过胞间连丝吸收硫苷,硫

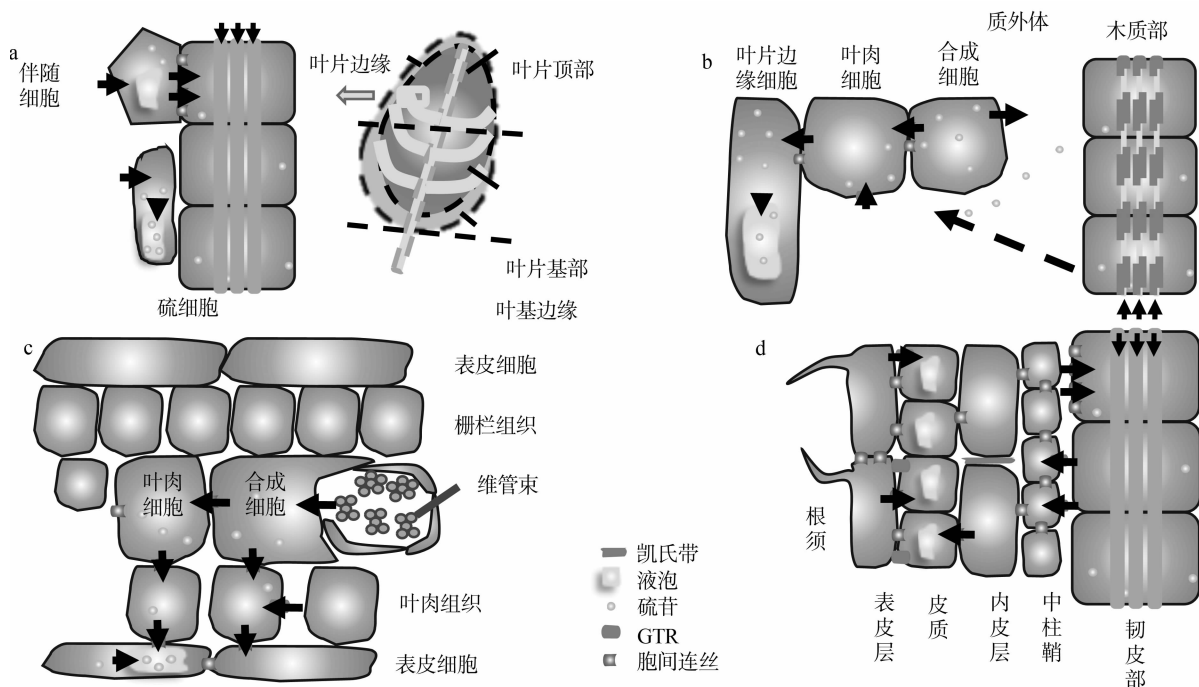
苷随后会被运输至表皮细胞,并在液泡表面 GTR 蛋白的作用下储存在液泡中;(3)如果硫苷合成细胞位于韧皮部周围,硫苷会被 GTR 转运至韧皮部相连的细胞,然后通过胞间连丝进入韧皮部^[13,53](图 2-d)。

在叶片中,硫苷主要集中在边缘,叶柄以及叶片中轴(图 2-a)。硫苷的分布模式影响了昆虫的摄食习惯,导致其更加偏好摄食低硫苷含量的叶肉细胞^[58]。硫苷在 GTR 的作用下运输至叶片边缘(图 2-b、图 2-c),硫苷转运至表皮细胞胞质的液泡中,在液泡中形成浓度梯度,在保证表皮细胞中高

硫苷含量的同时,也可以使硫苷向叶片边缘流动^[9]。

植物抽薹后硫苷不再大量储存在叶片,而是通过 GTR 转运蛋白逐渐运输至花序^[59]。另外,由于衰老器官中前体的减少和氮元素的重新分配,也会造成叶片中硫苷含量的大幅下降^[60]。

硫苷的转运模式提供了一种新的育种方向,可以通过调节转运基因的表达,实现保证叶片或者营养生长期较高硫苷含量的同时,尽可能降低种子中硫苷含量的目标,这样既能保证抗性不受影响,又提高了菜籽油品质。



a—叶片和韧皮部中硫苷分布模式; b—韧皮部中硫苷分布模式; c—叶片纵切面硫苷分布模式; d—根部硫苷分布模式

图2 植物中硫苷的转运模式

3 硫苷的水解

硫苷水解过程中黑芥子酶起重要作用,黑芥子酶是自然界中发现的唯一可以裂解含硫基团葡萄糖基的酶^[61]。黑芥子酶主要由 TGG1 ~ TGG6 (thioglucoside glucohydrolases, TGG) 合成;另外,黑芥子酶合成后需要在 ESM1 (epithiospecifier - modifier 1) 蛋白的协助下分解硫苷^[62]。黑芥子酶通常存在于叶片、茎和花序的韧皮部组织。植物细胞完整时,黑芥子酶和硫苷是被生物膜隔离的;当植物受到食草类昆虫和病原菌的攻击时,硫苷与黑芥子酶之间的隔离被破坏,在黑芥子酶的催化下,硫苷被水解为异硫氰酸酯和腈类等物质^[63]。硫苷水解生成有毒的水解产物,来抵抗昆虫或者病原菌的

侵害^[64]。当植物感知到细菌鞭毛蛋白时,会提高吲哚硫苷的产量,并同时提高黑芥子酶相关基因的表达量,使吲哚硫苷大量水解,其水解产物会进一步刺激胼质沉淀,从而激活植物的免疫^[65]。在某些物种中(如芥末),黑芥子酶和硫苷可以共存而不发生水解。这个现象可能是由于抗坏血酸抑制了黑芥子酶的活性,具体机制仍需要进一步研究^[66]。

在不同的条件下硫苷会产生不同的水解产物:(1)当 pH 值 = 5 ~ 8 时会产生异硫氰酸酯(isothiocyanate, ITC);(2)当 pH 值 = 2 ~ 5 或者有 ESP(epithiospecifier protein)存在的情况下会产生腈类物质;(3)末端双键捕获腈类形成时释放的 S 原子则会形成环硫醚;(4)如果在硫苷的 3 号位 C 原子上连接有羟基官能团则会形成恶唑烷-2-硫酮;

(5) 当 pH 值 = 8 时还有可能会形成硫氰酸酯^[67]。腈类是硫苷的简单水解产物,其毒性往往不如同一底物产生的 ITC^[68]。不同种类硫苷的水解产物也不同,水解产物的毒性也有差异。以 ITC 为例,ITC 的毒性取决于硫苷的 R 基种类以及链长度,芳香族硫苷产生的 ITC 毒性要大于脂肪族硫苷产生的,而短链硫苷产生的 ITC 毒性则要大于长链硫苷产生的^[69]。另外,ITC 在植物的耐热性方面也有贡献,可以作为一种信号分子来调节耐热性^[70]。

拟南芥受到绿桃蚜虫 (*Myzus persicae*) 的攻击时,叶片中硫苷总量显著上升,其中 4MI3M、8MSO 的含量上升最明显;进一步试验发现,相较于脂肪族硫苷,吲哚族硫苷会在 CYP81F2 酶的作用下产生 4-甲氧基吲哚硫苷用于保卫细胞,可能吲哚族硫苷在抵抗昆虫的摄食方面作用更大^[71-72]。但是, *cyp83a1* 突变体中不仅吲哚族硫苷的含量下降,表面蜡质也减少,这也会影响虫类的摄食行为,因此不能简单地归因于吲哚族硫苷^[73]。

吲哚-3-乙醛是吲哚族硫苷合成过程的中间产物,同时也是生长素 (IAA) 和植保素的中间产物,当 IAA 缺乏时,吲哚族硫苷被分解起到补偿作用。如果吲哚族硫苷的合成被终止,累积的吲哚-3-乙醛会衍生为生长素,植物会表现出高生长素累积的表型。*cyp79f1* 突变体中会产生大量的不定根,是因为根中的吲哚硫苷比例较高^[45],同时 *cyp79f1* 突变体会更吸引昆虫的摄食。造成这种现象的原因一方面是由于硫苷含量降低,另一方面也与 IAA 含量上升有关,两者共同导致了昆虫摄食偏好性的改变^[84]。

UDP-糖基转移酶基因 (*UDP-glucosyl transferase gene*) 是吲哚族硫苷核心结构生成的重要基因,对核盘菌和灰霉菌的抗性研究发现,在 *ugt74* 中叶片染菌的面积更大,软腐的现象也更严重;脂肪族硫苷合成关键基因突变后,染菌情况没有明显的差别,这说明在核盘菌和灰霉菌的抗性方面,吲哚族硫苷起到了更为重要的作用^[74]。

硫苷的水解产物不是对所有食草性昆虫都具有毒性,有些昆虫会对硫苷的水解产物产生抗性,甚至有些昆虫会将硫苷水解产物作为诱导剂在植株上产卵。这些昆虫对硫苷的水解产物具有抗性的原因有很多,有些昆虫体内会产生类似于黑芥子酶的蛋白来影响硫苷的水解,不会产生对昆虫有害的 ITC,而是将硫苷水解为腈类物质,进而排出体

外^[75];另一种方式是昆虫体内的裂解酶起作用,将硫苷结合的硫酸根裂解后,导致硫苷无法被黑芥子酶水解,也就不会产生毒害物质^[76]。

在植物生长环境营养缺乏时,硫苷还可以起到后备能源的作用。研究发现,在缺乏硫的土壤上,野生型萌发时期拟南芥的质量相较于正常生长条件大幅下降,同时体内的硫苷也下降到了无法探测的水平,有可能是因为在营养缺失时,硫苷作为能源和营养储备发挥作用^[56]。另外,有研究发现硫苷合成的前体物质和水解物质之间有联系,且这种联系是属间特异的,这赋予了硫苷作为化学分类标志物的潜能^[77]。

4 硫苷的应用

虽然硫苷会影响油菜籽的品质,但是硫苷仍然有非常重要的应用价值。比如,研究人员利用硫苷抗菌抗虫的特性,开发出其作为生物熏蒸材料的功能^[78];植物长期连作会造成土地营养缺失和病虫害暴发,通过使用高硫苷含量的十字花科植物作为生物熏蒸材料,不仅可以补充土地肥力^[79-80],同时硫苷的水解产物如异硫氰酸酯可有效抑制土传病害^[81-82]。试验证明,在不同温度 and 不同添加物下抑菌效果也不同,例如在 28.5 °C 时,芥菜与麦麸共同作用,对黄瓜枯萎病菌的抑制效率最高,抑菌率为 68.2%;当枯草芽孢杆菌作为添加物,与芥菜结合使用时,对于种植茄子土壤中的大丽轮支菌 (*Verticillium dahliae*) 的抑制率能达到 33%^[83]。

研究发现,很多植物的次生代谢物在抗癌方面有重要的作用。20 世纪 80 年代研究发现,硫苷具有抗癌功能^[86-88],起作用的主要物质是异硫氰酸酯,对多种癌症都有抑制作用,例如前列腺癌、胃癌、皮肤癌等^[89]。研究人员通过纯化异硫氰酸酯等水解产物进行抗癌研究时发现,它可以通过阻断细胞周期来抑制前列腺癌细胞 PC-3 的增殖^[90-91]。目前对于异硫氰酸酯如何阻断细胞周期的机制尚未研究清晰,研究人员普遍猜测可能是由于其影响了癌细胞中的 I 相和 II 相还原酶,进而影响了癌细胞的代谢^[92]。

另外,在风味方面,吲哚族硫苷和带有烯基的硫苷水解产物可以产生特殊的苦味以及辛辣味^[93],通常会被作为调味品使用,例如辣根^[94-96]。

5 总结与展望

十字花科植物种植广泛,营养丰富,通过对十

字花科植物次生代谢物硫苷的合成、转运、代谢等方面作更深层次的研究,有助于进一步提高硫苷的利用率,进而实现更高的经济价值。

首先,在硫苷合成方面,通过控制合成 *MAM*、*AOP2* 等关键基因的表达,可以调节硫苷总量,也可以调节脂肪族硫苷和吲哚族硫苷的比例,实现不同目标。例如,可以增加吲哚族硫苷的比例来提高其抗癌的作用,或提高脂肪族硫苷的比例来使其更加辛辣。其次,对于硫苷水解也值得进一步研究。水解产物对于维持植物自身的抗逆性十分重要,在抗癌和风味调节等方面也有贡献。除此之外,如何利用水解产物的特性来开发更多的功能,仍需要继续研究。对硫苷转运能力的调节可以改变硫苷在不同部位的含量,在转运能力被限制后,大量的硫苷会滞留在营养器官,使植株的抗逆性增加,并且能够减少饼粕中硫苷的含量,提高饼粕的经济价值。最后,硫苷被人体摄入后的反应及作用机制仍未被阐明,而最大化提升该机制对人体抗癌功能的同时,减少硫苷水解物对人体的危害十分关键,因此该方向具有很强的研究价值。

总之,硫代葡萄糖苷研究的重点是生物合成、运输、分解,随着相关基础研究的不断深入,可以预见这 3 个机制将会被阐明,使硫苷在试验和生活中发挥更多作用。

参考文献:

- [1] Lamb C, Dixon R A. The oxidative burst in plant disease resistance [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1997, 48: 251 – 275.
- [2] Bradley D J, Kjellbom P, Lamb C J. Elicitor – and wound – induced oxidative cross – linking of a proline – rich plant cell wall protein; a novel, rapid defense response [J]. Cell, 1992, 70(1): 21 – 30.
- [3] 孙杨莹, 陈远志, 蔡 叶, 等. 肉桂油对采后病原菌 *Penicillium expansum* 的抑制作用研究 [J]. 杭州师范大学学报(自然科学版), 2020, 19(1): 47 – 56.
- [4] Jørgensen M E, Nour – Eldin H H, Halkier B A. Transport of defense compounds from source to sink; lessons learned from glucosinolates [J]. Trends in Plant Science, 2015, 20(8): 508 – 514.
- [5] Mikkelsen M D, Petersen B L, Olsen C E, et al. Biosynthesis and metabolic engineering of glucosinolates [J]. Amino Acids, 2002, 22(3): 279 – 295.
- [6] Vo Q V, Rochfort S, Nam P C, et al. Synthesis of aromatic and indole alpha – glucosinolates [J]. Carbohydrate Research, 2018, 455: 45 – 53.
- [7] Vo Q V, Trenerry C, Rochfort S, et al. Synthesis and anti – inflammatory activity of aromatic glucosinolates [J]. Bioorganic & Medicinal Chemistry, 2013, 21(19): 5945 – 5954.
- [8] Jiang D, Lei J J, Cao B H, et al. Molecular cloning and characterization of three glucosinolate transporter (GTR) genes from Chinese kale [J]. Genes, 2019, 10(3): 202.
- [9] Madsen S R, Olsen C E, Nour – Eldin H H, et al. Elucidating the role of transport processes in leaf glucosinolate distribution [J]. Plant Physiology, 2014, 166(3): 1450 – 1462.
- [10] van den Bogaard V A B, van Luijk P, Hummel Y M, et al. Cardiac function after radiation therapy for breast cancer [J]. International Journal of Radiation Oncology Biology Physics, 2019, 104(2): 392 – 400.
- [11] Eminaga O, Al – Hamad O, Boegemann M, et al. Combination possibility and deep learning model as clinical decision – aided approach for prostate cancer [J]. Health Informatics Journal, 2020, 26(2): 945 – 962.
- [12] Xu D Y, Hunziker P, Koroleva O, et al. GTR – mediated radial import directs accumulation of defensive glucosinolates to sulfur – rich cells in the phloem cap of *Arabidopsis* inflorescence stem [J]. Molecular Plant, 2019, 12(11): 1474 – 1484.
- [13] Nour – Eldin H H, Madsen S R, Engelen S, et al. Reduction of antinutritional glucosinolates in *Brassica* oilseeds by mutation of genes encoding transporters [J]. Nature Biotechnology, 2017, 35(4): 377 – 382.
- [14] 田 艳, 邓放明, 卿志星, 等. 十字花科植物中硫代葡萄糖苷类物质的结构与功能研究进展 [J]. 食品科学, 2020, 41(1): 292 – 303.
- [15] Chen S X, Glawischnig E, Jørgensen K, et al. CYP79F1 and CYP79F2 have distinct functions in the biosynthesis of aliphatic glucosinolates in *Arabidopsis* [J]. The Plant Journal, 2003, 33(5): 923 – 937.
- [16] Grubb C D, Abel S. Glucosinolate metabolism and its control [J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(2): 89 – 100.
- [17] Textor S, de Kraker J W, Hause B, et al. MAM3 catalyzes the formation of all aliphatic glucosinolate chain lengths in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2007, 144(1): 60 – 71.
- [18] 王军伟, 黄 科, 黄英娟, 等. 十字花科蔬菜硫代葡萄糖苷合成相关转录因子调控研究进展 [J]. 园艺学报, 2019, 46(9): 1752 – 1764.
- [19] Hull A K, Vij R, Celenza J L. *Arabidopsis* cytochrome P450s that catalyze the first step of tryptophan – dependent indole – 3 – acetic acid biosynthesis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2000, 97(5): 2379 – 2384.
- [20] Tantikanjana T, Mikkelsen M D, Hussain M, et al. Functional analysis of the tandem – duplicated P450 genes SPS/BUS/CYP79F1 and CYP79F2 in glucosinolate biosynthesis and plant development by Ds transposition – generated double mutants [J]. Plant Physiology, 2004, 135(2): 840 – 848.
- [21] Wittstock U, Halkier B A. Cytochrome P450 CYP79A2 from *Arabidopsis thaliana* L. catalyzes the conversion of l – phenylalanine to phenylacetaldoxime in the biosynthesis of benzylglucosinolate [J]. Journal of Biological Chemistry, 2000, 275(19): 14659 – 14666.
- [22] Essoh A P, Monteiro F, Pena A R, et al. Exploring glucosinolates

- diversity in Brassicaceae; a genomic and chemical assessment for deciphering abiotic stress tolerance [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 150: 151 – 161.
- [23] Kliebenstein D J, Lambrix V M, Reichelt M, et al. Gene duplication in the diversification of secondary metabolism; tandem 2 – oxoglutarate – dependent dioxygenases control glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2001, 13 (3): 681 – 693.
- [24] Jensen L M, Jepsen H S K, Halkier B A, et al. Natural variation in cross – talk between glucosinolates and onset of flowering in *Arabidopsis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 697.
- [25] Li J, Hansen B G, Ober J A, et al. Subclade of flavin – monooxygenases involved in aliphatic glucosinolate biosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2008, 148 (3): 1721 – 1733.
- [26] Burow M, Atwell S, Francisco M, et al. The glucosinolate biosynthetic gene *AOP2* mediates feed – back regulation of jasmonic acid signaling in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2015, 8 (8): 1201 – 1212.
- [27] Sønderby I E, Geu – Flores F, Halkier B A. Biosynthesis of glucosinolates – gene discovery and beyond [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15 (5): 283 – 290.
- [28] 刘翔, 左开井, 张飞, 等. MYB 类转录因子在植物腺毛发育中的作用研究进展 [J]. *上海交通大学学报 (农业科学版)*, 2010, 28 (2): 188 – 194.
- [29] Mandaokar A, Browse J. MYB108 acts together with MYB24 to regulate jasmonate – mediated stamen maturation in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2008, 149 (2): 851 – 862.
- [30] Stracke R, Ishihara H, Hupé G, et al. Differential regulation of closely related R2R3 – MYB transcription factors controls flavonol accumulation in different parts of the *Arabidopsis thaliana* seedling [J]. *The Plant Journal*, 2007, 50 (4): 660 – 677.
- [31] Gigolashvili T, Yatushevich R, Berger B, et al. The R2R3 – MYB transcription factor HAG1/MYB28 is a regulator of methionine – derived glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal*, 2007, 51 (2): 247 – 261.
- [32] Liu S, Huang H B, Yi X Q, et al. Dissection of genetic architecture for glucosinolate accumulations in leaves and seeds of *Brassica napus* by genome – wide association study [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18 (6): 1472 – 1484.
- [33] Miao H Y, Wei J, Zhao Y T, et al. Glucose signalling positively regulates aliphatic glucosinolate biosynthesis [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (4): 1097 – 1109.
- [34] Dubos C, Stracke R, Grotewold E, et al. MYB transcription factors in *Arabidopsis* [J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15 (10): 573 – 581.
- [35] McKenzie M, Matich A, Hunter D, et al. Selenium application during radish (*Raphanus sativus*) plant development alters glucosinolate metabolic gene expression and results in the production of 4 – (methylseleno) but – 3 – enyl glucosinolate [J]. *Plants*, 2019, 8 (10): 427.
- [36] Schweizer F, Fernández – Calvo P, Zander M, et al. *Arabidopsis* basic helix – loop – helix transcription factors MYC2, MYC3, and MYC4 regulate glucosinolate biosynthesis, insect performance, and feeding behavior [J]. *The Plant Cell*, 2013, 25 (8): 3117 – 3132.
- [37] Celenza J L, Quiel J A, Smolen G A, et al. The *Arabidopsis* ATR1 myb transcription factor controls indolic glucosinolate homeostasis [J]. *Plant Physiology*, 2005, 137 (1): 253 – 262.
- [38] Guo R F, Qian H M, Shen W S, et al. BZR1 and BES1 participate in regulation of glucosinolate biosynthesis by brassinosteroids in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64 (8): 2401 – 2412.
- [39] Millard P S, Kragelund B B, Burow M. Evolution of A bHLH interaction motif [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22 (1): 447.
- [40] Andini S, Dekker P, Gruppen H, et al. Modulation of glucosinolate composition in Brassicaceae seeds by germination and fungal elicitation [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2019, 67 (46): 12770 – 12779.
- [41] Li B H, Tang M, Nelson A, et al. Network – guided discovery of extensive epistasis between transcription factors involved in aliphatic glucosinolate biosynthesis [J]. *The Plant Cell*, 2018, 30 (1): 178 – 195.
- [42] Frerigmann H, Gigolashvili T. MYB34, MYB51, and MYB122 distinctly regulate indolic glucosinolate biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Molecular Plant*, 2014, 7 (5): 814 – 828.
- [43] 蒿连梅. 拟南芥转录因子 MYB28 和 MYB51 对芥子油苷代谢的调控作用 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.
- [44] Nugroho A B D, Han N, Pervitasari A N, et al. Differential expression of major genes involved in the biosynthesis of aliphatic glucosinolates in intergeneric Baemoochae (Brassicaceae) and its parents during development [J]. *Plant Molecular Biology*, 2020, 102 (1/2): 171 – 184.
- [45] Brown P D, Tokuhisa J G, Reichelt M, et al. Variation of glucosinolate accumulation among different organs and developmental stages of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Phytochemistry*, 2003, 62 (3): 471 – 481.
- [46] Kristensen C, Morant M, Olsen C E, et al. Metabolic engineering of dhurrin in transgenic *Arabidopsis* plants with marginal inadvertent effects on the metabolome and transcriptome [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102 (5): 1779 – 1784.
- [47] Clausen M, Kannangara R M, Olsen C E, et al. The bifurcation of the cyanogenic glucoside and glucosinolate biosynthetic pathways [J]. *The Plant Journal*, 2015, 84 (3): 558 – 573.
- [48] 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]. *The Plant Cell*, 2013, 25 (8): 3133 – 3145.
- [49] Chen S X, Petersen B L, Olsen C E, et al. Long – distance phloem transport of glucosinolates in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127 (1): 194 – 201.
- [50] Koroleva O A, Davies A, Deeken R, et al. Identification of a new glucosinolate – rich cell type in *Arabidopsis* flower stalk [J]. *Plant Physiology*, 2000, 124 (2): 599 – 608.
- [51] Sønderby 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.
- [52] Jørgensen M E, Xu D Y, Crocoll C, et al. Correction; Origin and evolution of transporter substrate specificity within the NPF family[J]. eLife, 2019, 8: e46989.
- [53] Jørgensen M E, Xu D Y, Crocoll C, et al. Origin and evolution of transporter substrate specificity within the NPF family[J]. eLife, 2017, 6: e19466.
- [54] Saito H, Oikawa T, Hamamoto S, et al. The jasmonate – responsive GTR1 transporter is required for gibberellin – mediated stamen development in *Arabidopsis* [J]. Nature Communications, 2015, 6: 6095.
- [55] Wang Y Y, Tsay Y F. *Arabidopsis* nitrate transporter NRT1.9 is important in phloem nitrate transport[J]. The Plant Cell, 2011, 23(5): 1945 – 1957.
- [56] 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.
- [57] Krouk G, Lacombe B, Bielach A, et al. Nitrate – regulated auxin transport by NRT1.1 defines a mechanism for nutrient sensing in plants[J]. Developmental Cell, 2010, 18(6): 927 – 937.
- [58] Shih P Y, Chou S J, Müller C, et al. Differential roles of glucosinolates and camalexin at different stages of *Agrobacterium* – mediated transformation[J]. Molecular Plant Pathology, 2018, 19(8): 1956 – 1970.
- [59] 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 Signaling & Behavior, 2014, 9(1): e27740.
- [60] Burow M, Halkier B A. How does a plant orchestrate defense in time and space? Using glucosinolates in *Arabidopsis* as case study [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2017, 38: 142 – 147.
- [61] Koroleva O A, Gibson T M, Cramer R, et al. Glucosinolate – accumulating S – cells in *Arabidopsis* leaves and flower stalks undergo programmed cell death at early stages of differentiation[J]. The Plant Journal, 2010, 64(3): 456 – 469.
- [62] Wittstock U, Burow M. Glucosinolate breakdown in *Arabidopsis*: mechanism, regulation and biological significance [J]. The Arabidopsis Book, 2010, 8: e0134.
- [63] 阮颖, 周朴华, 刘春林. 植物硫代葡萄糖苷 – 黑芥子酶底物酶系统[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2007, 33(1): 18 – 23, 78.
- [64] 修丽丽, 钮昆亮. 十字花科植物中的硫代葡萄糖苷及其降解产物[J]. 浙江科技学院学报, 2004, 16(3): 187 – 189, 211.
- [65] Clay N K, Adio A M, Denoux C, et al. Glucosinolate metabolites required for an *Arabidopsis* innate immune response[J]. Science, 2009, 323(5910): 95 – 101.
- [66] Kelly P J, Bones A, Rossiter J T. Sub – cellular immunolocalization of the glucosinolate sinigrin in seedlings of *Brassica juncea* [J]. Planta, 1998, 206(3): 370 – 377.
- [67] Wang J S, Yu H F, Zhao Z Q, et al. Natural variation of glucosinolates and their breakdown products in broccoli (*Brassica oleracea* var. *italica*) seeds[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(45): 12528 – 12537.
- [68] Madsen S R, Kunert G, Reichelt M, et al. Feeding on leaves of the glucosinolate transporter mutant *gtr1gtr2* reduces fitness of *Myzus persicae*[J]. Journal of Chemical Ecology, 2015, 41(11): 975 – 984.
- [69] Wittstock U, Halkier B A. Glucosinolate research in the *Arabidopsis* era[J]. Trends in Plant Science, 2002, 7(6): 263 – 270.
- [70] 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.
- [71] Ji R, Lei J X, Chen I W, et al. Cytochrome P450s CYP380C6 and CYP380C9 in green peach aphid facilitate its adaptation to indole glucosinolate – mediated plant defense [J]. Pest Management Science, 2021, 77(1): 148 – 158.
- [72] Pfalz M, Vogel H, Kroymann J. The gene controlling the indole glucosinolate Modifier1 quantitative trait locus alters indole glucosinolate structures and aphid resistance in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2009, 21(3): 985 – 999.
- [73] Hemm M R, Ruegger M O, Chapple C. The *Arabidopsis* *ref2* mutant is defective in the gene encoding *CYP83A1* and shows both phenylpropanoid and glucosinolate phenotypes[J]. The Plant Cell, 2003, 15(1): 179 – 194.
- [74] Zhang Y Y, Huai D X, Yang Q Y, et al. Overexpression of three glucosinolate biosynthesis genes in *Brassica napus* identifies enhanced resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and *Botrytis cinerea* [J]. PLoS One, 2015, 10(10): e0140491.
- [75] Pfalz M, Vogel H, Kroymann J. The gene controlling the *Indole glucosinolate Modifier1* Quantitative trait locus alters indole glucosinolate structures and aphid resistance in *Arabidopsis*[J]. The Plant Cell, 2009, 21(3): 985 – 999.
- [76] Ratzka A, Vogel H, Kliebenstein D J, et al. Disarming the mustard oil bomb[J]. PNAS, 2002, 99(17): 11223 – 11228.
- [77] Liu Y, Rossi M, Liang X, et al. An integrated metabolomics study of glucosinolate metabolism in different Brassicaceae genera [J]. Metabolites, 2020, 10(8): 313.
- [78] 张大琪, 颜冬冬, 方文生, 等. 生物熏蒸: 环境友好型土壤熏蒸技术[J]. 农药学报, 2020, 22(1): 11 – 18.
- [79] 李靖. 有机肥对作物土传病害防治的研究进展[J]. 四川农业科技, 2017(6): 31 – 32.
- [80] 牛桂言, 邵惠芳, 朱金峰, 等. 我国植烟土壤修复的研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2017, 19(3): 115 – 122.
- [81] 黄文坤, 张桂娟, 张超, 等. 生物熏蒸结合阳光消毒治理温室根结线虫技术[J]. 植物保护, 2010, 36(1): 139 – 142.
- [82] 李明社, 李世东, 缪作清, 等. 生物熏蒸用于植物土传病害治理的研究[J]. 中国生物防治, 2006, 22(4): 296 – 302.
- [83] 姚小桐. 生物熏蒸结合枯草芽孢杆菌防控茄子黄萎病及对土壤养分影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2018.
- [84] Reintanz B, Lehnen M, Reichelt M, et al. Bus, a bushy *Arabidopsis* CYP79F1 knockout mutant with abolished synthesis of short – chain aliphatic glucosinolates [J]. The Plant Cell, 2001, 13(2): 351 – 367.

王晓丽,秦 松,刘正一,等. 丛枝菌根在盐土农业可持续发展中的作用及前景[J]. 江苏农业科学,2023,51(2):10-19.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.02.002

丛枝菌根在盐土农业可持续发展中的作用及前景

王晓丽¹, 秦 松², 刘正一², 任承钢²

(1. 青岛农业大学菌根生物技术研究/青岛农业大学园林与林学院, 山东青岛 266109;

2. 中国科学院烟台海岸带研究所海岸带生物资源实验室, 山东烟台 264003)

摘要:土壤盐化是一个世界性的资源和生态问题,可直接抑制植物的生长,间接导致生态环境的恶化,是制约农业生产发展的主要障碍之一。如何将盐土改造成有效的土地资源,关系着未来农业的可持续发展。丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza, AM)真菌是一类广泛存在于土壤中的有益微生物,能与植物根系形成互利共生体——AM。丛枝菌根对于植物的营养吸收与利用、物质积累具有有益效应,并能在减少使用化学品的同时改善土壤,从而促进作物对盐胁迫的抗性,在维持农业生态平衡中起重要作用。本文首先总结了盐土中作物面临的盐胁迫及其对土壤结构的危害,其次归纳了丛枝菌根通过促进营养元素吸收、提高干物质积累等增强作物抗盐能力的机制,并着重阐释了丛枝菌根在促进水通道蛋白表达、维持渗透平衡、保护抗氧化系统和调节植物激素信号等分子机制层面的相关研究进展。在此基础上,进一步对丛枝菌根在提高农作物品质和抗病性,以及防止盐土水分流失、稳定结构方面的应用潜力做出总结,为将菌根作为新型生物技术应用未来盐土农业的可持续发展提供理论参考。

关键词:丛枝菌根;盐土农业;耐盐;生态可持续;生物技术

中图分类号:S182 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2023)02-0010-10

在全球气候变暖的背景之下,陆面蒸发加剧,

导致土壤中的可溶性盐不断积累,加之人类不当的工农业生产活动,和地形地貌等自然因素一起形成了不适宜作物生长的盐土。据统计,我国盐土地面积达 9 913 万 hm^2 ^[1],广泛发生于干旱、半干旱和半湿润地区。近年来,由于土地资源利用不当的问题频发,土壤盐化的问题日趋明显,已成为制约农林业发展的主要障碍之一。土壤盐化不仅对作物形成胁迫,导致作物减产;同时,也对生态环境构成严

收稿日期:2022-02-18

基金项目:山东省重点研发计划(编号:2019GSF109104);山东省自然科学基金面上项目(编号:ZR2021MC106)。

作者简介:王晓丽(1997—),女,山东潍坊人,硕士研究生,主要从事菌根共生研究。E-mail:1002162262@qq.com。

通信作者:任承钢,博士,助理研究员,主要从事植物-微生物互作研究。E-mail:cgren@yic.ac.cn。

[85] Bohine T, Trdan S. Environmental factors affecting the glucosinolate content in *Brassicaceae* [J]. *Journal of Food, Agriculture & Environment*, 2012, 10(2): 357-360.

[86] 陈 强, 张其忠, 刘 健, 等. 紫杉醇脂质体与传统紫杉醇治疗乳腺癌和非小细胞肺癌的随机对照研究[J]. *中华肿瘤杂志*, 2003, 25(2): 190-192.

[87] 田 金, 姜雪玲, 姚 丽, 等. 高压氧增强长春花碱对人宫颈癌 HeLa 细胞的抗癌活性[J]. *中华航海医学与高气压医学杂志*, 2019, 26(6): 525-528.

[88] Keck A S, Finley J W. Cruciferous vegetables: cancer protective mechanisms of glucosinolate hydrolysis products and selenium[J]. *Integrative Cancer Therapies*, 2004, 3(1): 5-12.

[89] Ji Y, Morris M E. Effect of organic isothiocyanates on breast cancer resistance protein (ABCG2) - mediated transport [J]. *Pharmaceutical Research*, 2004, 21(12): 2261-2269.

[90] Jezek J, Haggett B G, Atkinson A, et al. Determination of glucosinolates using their alkaline degradation and reaction with ferrieyanide[J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 1999,

47(11): 4669-4674.

[91] 单毓娟, 吴 坤. 十字花科蔬菜的癌症预防作用[J]. *国外医学(卫生学分册)*, 2005(5): 269-273.

[92] Franklin M R, Slawson M H, Moody D E. Selective induction of rat liver phase II enzymes by *N*-heterocycle analogues of phenanthrene: a response exhibiting high correlation between UDP-glucuronosyltransferase and microsomal epoxide hydrolase activities [J]. *Xenobiotica*, 1993, 23(3): 267-277.

[93] 张 璇. 不同烹饪方式和烹饪时间对西蓝花中萝卜硫苷和萝卜硫素的影响[J]. *食品安全导刊*, 2020(9): 111-112.

[94] 林旭辉, 李 荣, 姜子涛. 辣根挥发油化学成分的研究[J]. *食品科学*, 2001, 22(3): 73-75.

[95] 丁 艳, 李丽倩, 顾振新, 等. 7 种十字花科种子中黑芥子酶降解油菜籽饼粕中硫苷的产物比较分析[J]. *食品科学*, 2014, 35(13): 1-7.

[96] 肖华志, 牛丽影, 廖小军, 等. 芥末油、青芥辣、冲菜的挥发性风味成分的 SPME/GC/MS 测定[J]. *中国调味品*, 2004, 29(6): 42-45, 17.