

γ -氨基丁酸对大豆种子萌发及根系形态建成的调控效应

强斌斌,金喜军,周伟鑫,刘佳,褚霏宇,张玉先

(黑龙江八一农垦大学农学院,黑龙江 大庆 163319)

摘要:选用合丰50和龙垦310作为供试品种,供试种子经不同浓度(5、10、25、50、100 mmol·L⁻¹)的GABA浸种8 h后,放入9 cm培养皿中,然后置于25℃恒温培养箱中发芽,以蒸馏水浸种为对照,比较不同浓度GABA浸种对大豆种子萌发、根系形态、抗氧化系统、内源GABA与代谢物质的影响,旨在明确GABA对大豆种子萌发和根系形态建成的调控效应,为农业生产中通过外源GABA的施用培育壮苗,提高大豆产量提供理论依据和指导。结果表明,随GABA浓度提高,合丰50和龙垦310萌发、根系形态及相关生理指标大体呈先上升后下降的趋势。其中,10 mmol·L⁻¹浸种处理对合丰50和龙垦310促进效果最显著,与对照相比,发芽指数、活力指数分别提高了12.2%和14.7%、98.9%和77.9%,根长、侧根数、根鲜重分别提高了27.3%和27.1%、93.4%和90.5%、28.5%和77.2%,根系SOD、POD、CAT、APX活性分别提高了91.3%和88.3%、38.5%和33.3%、48.7%和35.8%、64.3%和46.2%。另外,根粗随GABA浓度的提高呈现逐渐上升的趋势,100 mmol·L⁻¹浸种处理提高幅度最大,分别为37.9%和27.6%。综合分析可知,适宜浓度的GABA浸种可显著提高大豆种子发芽势,促进根系形态建成,有利于壮苗。

关键词:大豆; γ -氨基丁酸; 萌发; 根系; 形态建成

中图分类号:S565.1; Q946.885 **文献标志码:**A

Effects of γ -aminobutyric acid on seed germination and root morphogenesis of soybean

QIANG Binbin, JIN Xijun, ZHOU Weixin, LIU Jia, CHU Peiyu, ZHANG Yuxian

(College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China)

Abstract: In this study, Hefeng 50 and Longken 310 were selected as test varieties. After soaking the seeds with GABA at different concentrations (5, 10, 25, 50, 100 mmol·L⁻¹) for 8 hours, the seeds were placed in a 9 cm petri dish and then incubated at 25℃. Seeds soaked in distilled water were used as the control. The effects of different concentrations of GABA on soybean seed germination, root morphology, antioxidant system, endogenous GABA and metabolites were compared to clarify the regulatory effects of GABA on soybean seed germination and root morphogenesis. The study can provide theoretical basis and guidance for cultivating strong seedlings and improving soybean yield by applying exogenous GABA in agricultural production. The results showed that with the increase of GABA concentration, the germination, root morphology and related physiological indexes of Hefeng 50 and Longken 310 were firstly increased and then decreased. Among them, 10 mmol·L⁻¹GABA had the most significant promoting effect on Hefeng 50 and Longken 310. Compared with the control, germination index and vitality index increased by 12.2% and 14.7%, 98.9% and 77.9%, respectively. Root length, lateral root number and fresh root weight increased by 27.3% and 27.1%, 93.4% and 90.5%, 28.5% and 77.2%, respectively. SOD, POD, CAT and APX activities in roots increased by 91.3% and 88.3%, 38.5% and 33.3%, 48.7% and 35.8%, 64.3% and 46.2%, respectively. Root diameter increased with the increase of GABA concentration, and the increase of 100 mmol·L⁻¹ GABA treatment was the largest, which was 37.9% and 27.6%, respectively. In conclusion, appropriate concentration of GABA soaking can significantly improve the germination potential of soybean seeds, promote root morphogenesis, and is beneficial to seedling growth.

收稿日期:2022-03-05

修回日期:2022-04-22

基金项目:黑龙江省“揭榜挂帅”科技攻关项目(2021ZXJ05B02);国家现代农业产业技术体系(CARS-04-PS18);黑龙江八一农垦大学研究生科研创新资助项目(NXYJSCX2021-14)

作者简介:强斌斌(1997-),男,甘肃白银人,硕士研究生,研究方向为寒地作物营养生理与生态。E-mail:1138064525@qq.com

通信作者:张玉先(1968-),男,黑龙江双鸭山人,教授,博士生导师,主要从事大豆逆境栽培生理和轮作体系研究。E-mail:zyx_lxy@126.com

and 46.2%, respectively. In addition, the root diameter increased gradually with the increase of GABA concentration, and the maximum increase was 37.9% and 27.6% under $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ treatment, respectively. Comprehensive analysis shows that GABA immersion at the appropriate concentration can significantly improve the germination potential of soybean seeds, promote root morphogenesis, and facilitate seedling strengthening.

Keywords: soybean; γ -aminobutyric acid; germination; root; morphogenesis

大豆富含优质植物蛋白和油分,是我国主要经济作物之一,在国民经济和日常生活中占有举足轻重的地位;其产量表现主要取决于品种特性和环境条件。优良品种和适宜环境条件很大程度上保证了作物产量水平,而采取更加有效的手段进一步挖掘产量潜力是栽培科研工作者追求的目标。壮苗是保证作物高产和稳产的基础,根粗、根表面积、根体积等形态指标是豆科作物壮苗的关键指标^[1-2],因此根系的生长状况作为壮苗的重要因素之一,对作物产量提高具有重要的意义^[3-4]。众所周知,作物已经在形态、生理、生化和分子水平上进化出各种调控机制来适应多变的环境,以便于物种延续、发展和繁荣。在错综复杂的调控机制中,激素调节是非常重要的方面。植物激素参与植物生长发育的每一个阶段,包括萌发、营养生长、生殖生长、成熟,控制着各个器官的形态、大小和数量,并对外界环境如温度、水分、重金属、虫害、病害等作出反应,起到协调植株生长发育与环境条件之间关系的作用^[5]。除了我们熟知的生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯以外,近年来还有一些调节物质被认定为新型植物激素,其中就包括 γ -氨基丁酸(GABA)。GABA 是一种非蛋白质氨基酸,存在于包括一些植物和动物在内的许多生物中^[6]。科研人员首先在马铃薯块茎中发现了天然存在的 GABA,而后证实其存在于其他多种植物中^[7]。研究表明,植物内源 GABA 可以作为植物调控生长和发育的内源性信号分子发挥代谢作用^[8];此外, GABA 也可参与环境适应行为,如 pH 的变化、冷和热休克反应、抗虫机制和氮代谢^[7],说明植物内源 GABA 含量的变化与其生长发育状态存在密切关系。Li 等^[9]研究表明,外源 GABA 的施用可以显著提高玉米根系和地上部幼苗的鲜重;李敬蕊等^[10]在研究中发现 GABA 浸种可显著促进小白菜生长,提高其生物量,并且影响了作物的硝酸盐代谢。以上研究说明外源 GABA 可以影响不同类型的植物和植物的不同生长阶段,具有与内源 GABA 相同的效应。然而,关于外源 GABA 调控大豆种子萌发及其根系形态建成的研究鲜有报道。

本研究以龙垦 310、合丰 50 为试验材料,设置

不同浓度 GABA 进行浸种处理,通过萌发和根系形态关键指标的比较,明确 GABA 对大豆种子萌发和根系形态建成的影响;在最佳浓度下比较分析萌发和根系发育关键生理指标,明确 GABA 对大豆萌发和根系发育生理调控效应;最后,结合形态、生理指标结果明确氨基丁酸对大豆种子萌发、根系形态建成的调控效应,以期为实际生产中通过施用外源 GABA 培育壮苗、提高大豆产量提供理论依据和指导。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选用黑龙江主栽大豆品种龙垦 310 和合丰 50 为试验材料,龙垦 310 为高蛋白品种,无限结荚习性;合丰 50 为高油大豆品种,亚有限结荚习性。 γ -氨基丁酸(GABA)购自 sigma 公司,分析纯。

1.2 试验设计

试验于 2021 年在黑龙江八一农垦大学生物技术中心试验室内进行。首先挑选大小均匀、无破损和病斑的种子,10%次氯酸钠消毒 15 min 后用蒸馏水冲洗 5 次,在黑暗条件下分别浸泡在浓度为 0、5、10、25、50、100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 氨基丁酸溶液中 8 h,使其达到吸胀状态。之后在直径为 9 cm 培养皿中,垫两层无菌滤纸并加入 5 ml 蒸馏水,每个培养皿放 10 粒种子,3 次重复,置于 25℃ 恒温培养箱中发芽,培养 7 d。每 2 d 更换一次滤纸,采用称重法每天补充相应的溶液使滤纸达到湿润状态,观察记录种子萌发相关的各项指标,于发芽开始后的 1、3、4、5、7 d 取样测定萌发相关生理指标,在第 7 天观察并测定根系形态指标,筛选出最佳浓度。以最佳浓度为处理浓度,蒸馏水为对照,再次进行发芽和根系观察试验,经对比分析进一步明确处理效果。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 萌发指标 处理 1 d 后开始每天观察并记录种子发芽数(以胚根突破种皮达到种子 1/2 定义为发芽),并测算萌发指标。

发芽势 = 培养 n 天后发芽数 / 供试种子数 $\times 100\%$

发芽指数 $GI = \sum (Gt/Dt)$

式中, G_t 指在 t 日内的发芽数, D_t 为相应的发芽天数(d)。

活力指数 $VI = GI \times S$

式中, S 为幼苗鲜重(g)。

1.3.2 形态指标 种子萌发第 7 天使用 FGX-A 型根系分析系统扫描根系, 并用形态学分析软件 win-RHIZO 分析根长、根面积、根体积、侧根数; 使用游标卡尺测定根粗, 测量点选择下胚轴与主根根节处; 之后用滤纸吸干根系水分, 用万分之一天平称量其鲜重。

1.3.3 生理指标 种子萌发第 7 天取根系及子叶用液氮冷冻后于 -80°C 保存。超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和过氧化氢酶(CAT)活性的测定, 根系活力、游离氨基酸含量的测定参照李小方等^[11]方法进行。蒽酮法测定可溶性糖含量^[12], 考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白质含量^[11]。电导率采用电导率仪进行测定。GABA 含量基于韩延丽等^[13]改良后的显色反应测定。

1.4 数据处理与分析

数据采用 SPSS 20.0 进行显著性分析, 使用 Prism 8.0 进行作图。

2 结果与分析

2.1 GABA 浸种对大豆种子萌发的影响

由表 1 可知, 不同浓度 GABA 浸种对合丰 50 和龙垦 310 大豆种子发芽率、发芽指数、活力指数均有不同程度的影响。与对照相比, 合丰 50 在 5、10、25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理下, 第 1 天和第 2 天的发芽率分别提高了 58.8% 和 25.6%、105.8% 和 55.7%、88.4% 和 55.1%; 第 7 天后, 各浓度处理间发芽率无显著差异; 发芽指数和活力指数分别提高了 16.5%、27.1%、22.5% 和 28.2%、63.3%、30.7%。100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理的发芽指数、活力指数均较对照有所下降。说明适宜浓度的 GABA 浸种可以显著提高发芽指数和活力指数, 有利于种子提前发芽, 而高浓度 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 则会抑制种子萌发。对于龙垦 310 而言, 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 GABA 处理有利于促进其种子的萌发, 其中第 1 天、第 2 天、第 3 天发芽率及发芽指数、活力指数较对照组分别提高了 39.3% 和 51.0%、22.6% 和 33.0%、19.5% 和 14.9%、12.2% 和 14.7%、98.9% 和 77.9%。综上所述可知, 随 GABA 浓度的升高, 两品种的发芽率、发芽指数、活力指数呈先上升后下降的趋势, 10~25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理对种子萌发的促进效果最显著, 而浓度过高则起抑制作用, 不利于种子的萌发。

表 1 GABA 浸种对大豆种子萌发指标的影响

Table 1 Effects of soaking seeds with GABA on soybean seed germination index

品种 Variety	浓度 Concentration /($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	发芽率 Germination ratio/%				发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index
		第 1 天 The first day	第 2 天 The second day	第 3 天 The third day	第 7 天 The seventh day		
合丰 50 Hefeng 50	0	18.9±0.91c	47.8±2.40bc	74.4±5.05ab	92.2±0.90a	41.23±1.24cd	9.854±0.007c
	5	30.0±1.57b	60.0±5.67ab	87.8±2.40b	93.3±0.01a	48.04±1.45abc	12.635±0.010b
	10	38.9±3.27a	74.4±5.52a	83.3±1.57ab	93.3±3.14a	52.43±1.23a	16.096±0.030a
	25	35.6±2.40ab	72.2±6.35a	80.0±6.29ab	92.2±0.91a	50.51±2.08ab	12.880±0.015bc
	50	21.1±0.91c	62.2±3.27ab	68.9±4.80ab	90.0±1.57a	43.06±1.97bcd	8.913±0.026d
	100	15.6±0.52c	55.6±1.89c	68.9±2.77a	87.8±0.91a	39.89±1.14d	5.784±0.009e
龙垦 310 Longken 310	0	23.9±0.45bc	53.9±1.98b	70.6±2.97b	96.7±1.57a	44.33±1.05b	6.428±0.067c
	5	27.8±2.40ab	58.3±0.79ab	77.8±2.40ab	93.9±2.53ab	45.97±0.87ab	8.642±0.056bc
	10	33.3±4.71ab	66.1±5.35ab	84.4±0.91a	93.9±1.20ab	49.75±1.93ab	12.786±0.100a
	25	36.1±2.76a	71.7±4.91a	81.1±1.81a	92.8±1.64ab	50.83±1.81a	11.437±0.069ab
	50	27.2±2.53ab	60.6±4.03ab	80.0±1.57a	87.8±1.81ab	45.25±1.40ab	6.426±0.034c
	100	13.9±2.27c	35.6±1.81c	50.0±1.57c	85.0±4.37b	33.87±1.75c	4.505±0.037c

注: 同列不同小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

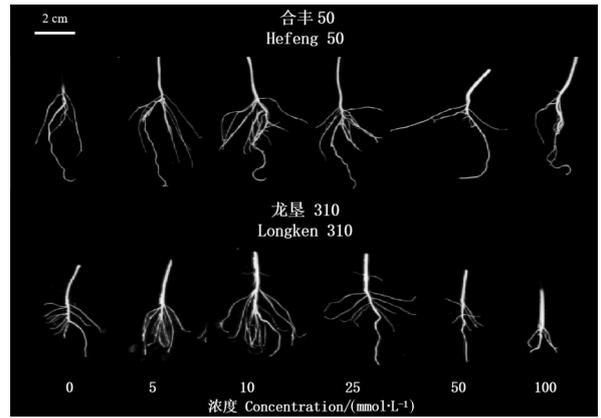
Note: Different lowercase letters in the same column represent significant differences among treatments ($P < 0.05$), the same below.

2.2 GABA 浸种对大豆根系形态指标的影响

如图 1 和图 2 所示, 不同浓度 GABA 浸种对合丰 50 和龙垦 310 大豆根系各项形态指标的影响有所差异。10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理对两品种的

根长、侧根数、根鲜重促进显著, 较对照组分别提高了 27.3% 和 27.1%、93.4% 和 90.5%、28.5% 和 77.2%, 其中侧根数增加最明显。GABA 对两品种的根表面积和根体积调控存在差异, 合丰 50 在 25

$\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理下根表面积和根体积分别较对照处理提高了 32.7% 和 22.7%; 与对照相比, 龙垦 310 在 $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理下根表面积增加效果最显著, 增幅为 35.8%, 浓度为 $25 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 对根体积提升效果最显著, 增幅为 20.9%。高浓度 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时合丰 50 根长、根表面积、根体积较对照分别降低了 58.5%、42.9%、34.6%, 龙垦 310 根长、根表面积较对照分别降低了 59.4%、37.0%。不同的是, 合丰 50 和龙垦 310 根粗随 GABA 浸种浓度的增加呈逐渐增加后平稳的趋势, $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度处理分别较对照处理增加了 37.9% 和 23.6%。以上结果表明, 适宜浓度的 GABA 浸种处理对大豆根长和侧根数可起到显著促进作用, 高浓度 GABA 则起抑制作用。

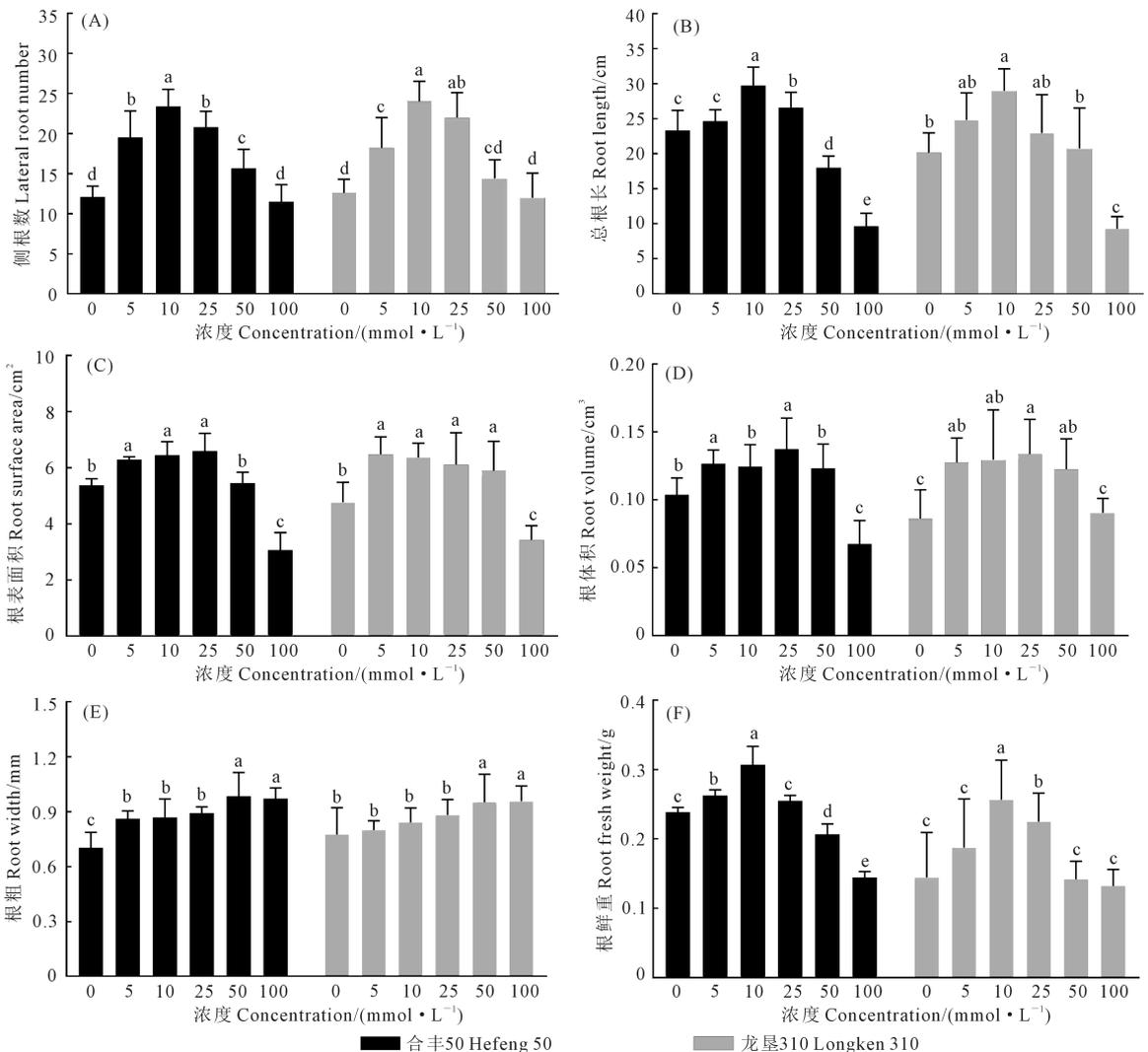


注: 图中的 2 cm 代表根系标尺。

Note: The 2 cm in the figure represents the root scale.

图 1 GABA 浸种对大豆根系表型的影响

Fig.1 Effects of soaking seeds with GABA on root phenotype of soybean



注: 不同小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Note: Different lowercase letters represent significant differences among treatments ($P < 0.05$), the same below.

图 2 GABA 浸种对大豆根系形态指标的影响

Fig.2 Effects of soaking seeds with GABA on root morphological indexes of soybean

2.3 GABA 浸种对大豆根系活力、电导率的影响

如图 3 所示为不同浓度 GABA 浸种对大豆根系活力和电导率的影响。合丰 50 和龙垦 310 在 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时的根系活力显著高于对照组, 增幅分别为 26.8% 和 21.3%, 而浓度为 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时对根系活力产生抑制现象。2 个品种电导率在 5、10、25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时显著低于对照处理, 而在 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度下显著高于其他处理。说明 10~25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 GABA 浸种可以显著增加大豆根系活力, 降低根系电导率, 浓度过高, 可能导致膜透性增大, 表现出抑制效果。

2.4 GABA 浸种对大豆根系抗氧化酶活性的影响

如图 4 所示为 GABA 浸种对大豆根系抗氧化酶

活性的影响, 可以看出, 外源 GABA 浸种可改变大豆根系抗氧化酶活性。随 GABA 浓度增加, 合丰 50 和龙垦 310 抗氧化酶 SOD、POD、CAT、APX 活性均呈先上升后下降趋势, 浓度为 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时增加效果最显著, 分别较对照提高了 91.3% 和 88.3%、38.5% 和 33.3%、48.7% 和 35.8%、64.3% 和 46.2%。GABA 浓度大于 25 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 抗氧化酶活性出现缓慢下降趋势。以上结果表明, 10 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度 GABA 浸种处理能够显著提升大豆萌发期间根系抗氧化酶活性, 促进根系生长发育, 而高浓度 100 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ GABA 浸种处理导致抗氧化酶活性变化不显著或者降低, 不利于根系生长发育。

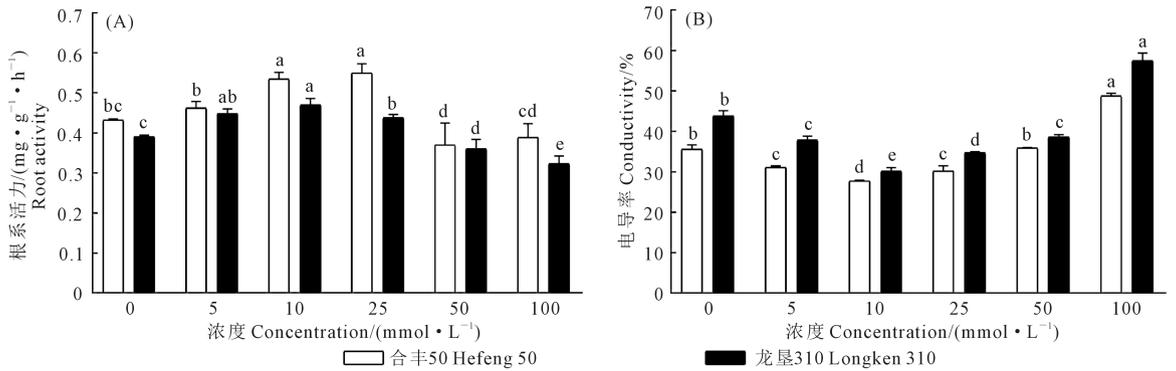


图 3 GABA 浸种对大豆根系活力与电导率的影响

Fig.3 Effects of soaking seeds with GABA on root activity and electrical conductivity of soybean

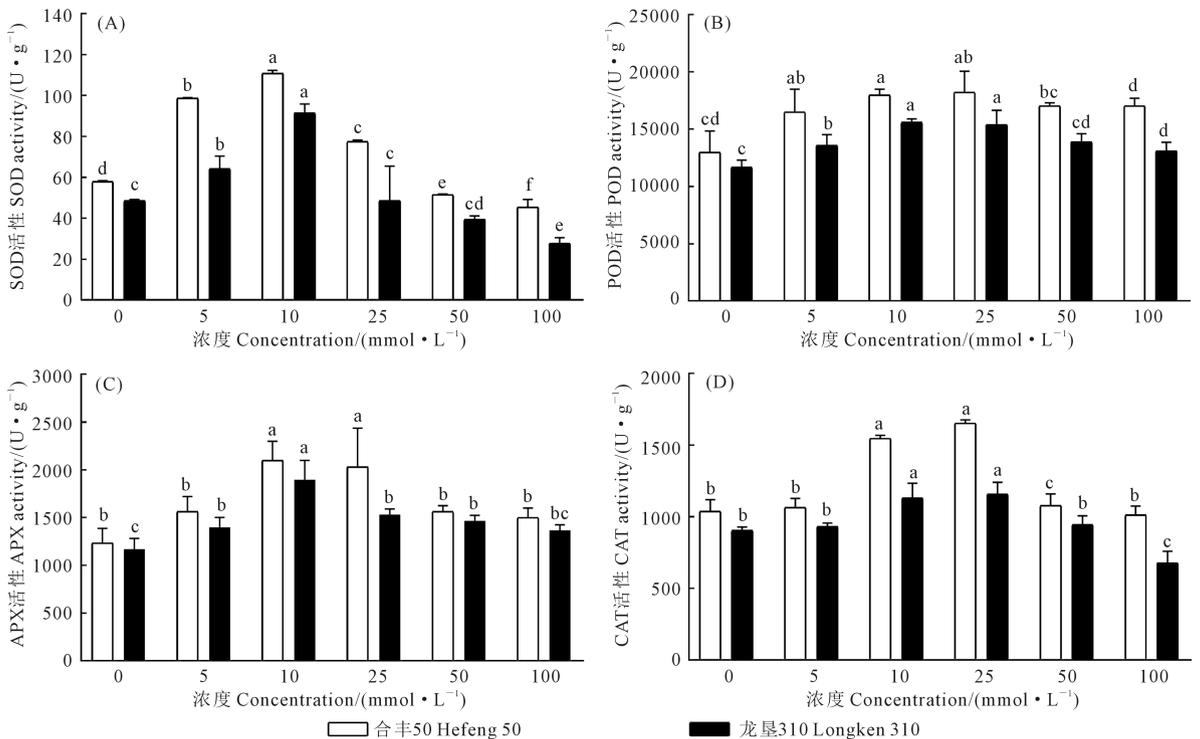


图 4 GABA 浸种对大豆根系抗氧化酶活性的影响

Fig.4 Effects of soaking seeds with GABA on antioxidant enzyme activities in soybean roots

2.5 GABA 浸种对大豆种子萌发期代谢物质的影响

如图 5 所示为不同浓度 GABA 浸种对大豆萌发期间子叶与根系代谢物质及渗透调节物质的影响。可溶性糖与可溶性蛋白是植物新陈代谢的重要产物,图 5(A、B)为 GABA 对大豆根系及子叶中可溶

性糖与可溶性蛋白含量的影响。不同浓度 GABA 对两品种可溶性糖与可溶性蛋白影响趋势一致。随 GABA 浓度的增加,合丰 50 子叶和根系中的可溶性糖与可溶性蛋白均呈先上升后下降的趋势,且均在 $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 浓度时含量最高,与对照相比,子叶增幅为 54.23%和 22.33%,根系增幅为 17.46%和 26.14%。

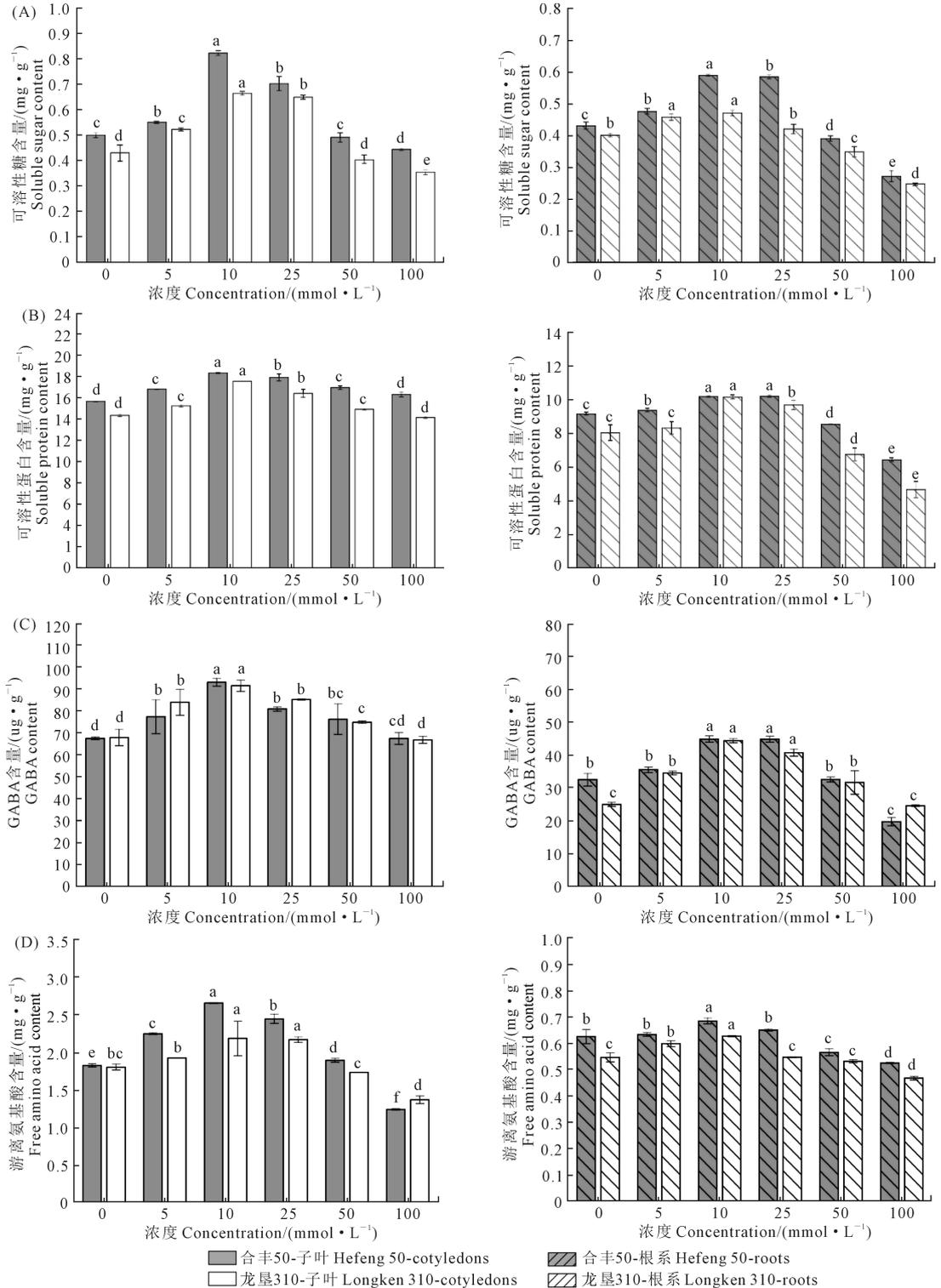


图 5 GABA 浸种对大豆子叶和根系代谢物质含量的影响

Fig.5 Effects of soaking seeds with GABA on metabolites content in cotyledons and roots of soybean

100 mmol · L⁻¹处理时,子叶可溶性蛋白含量与对照无显著差异,而根系可溶性糖与可溶性蛋白含量显著低于对照。如图5(C、D)所示,外源GABA浸种显著改变子叶与根系内源GABA的含量,合丰50子叶与根系内源GABA含量和游离氨基酸含量均随GABA浓度的增加呈先上升后降低的趋势。其中,10 mmol · L⁻¹浓度处理的内源GABA含量与游离氨基酸含量达到最大值,与对照组相比,子叶中的GABA含量和氨基酸含量分别增加了37.7%和45.3%,根系分别增加了44.3%和9.52%。龙垦310各指标表现趋势与合丰50基本相同,但相同浓度下合丰50子叶与根系中的可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸含量均高于龙垦310。以上结果表明,在大豆种子萌发期间,10 mmol · L⁻¹GABA浸种对子叶与根系代谢、种子萌发和根系生长的促进效果显著,在合丰50上表现更明显。

3 讨论

γ -氨基丁酸(GABA)作为一种四碳非蛋白质氨基酸,在植物中担任代谢物质和信号物质的双重角色^[6]。外源GABA通过调控植物信号转导、转录调控、激素合成、活性氧生成和多胺代谢等相关基因的表达,可提高植物抗逆能力^[14]。无论在应激条件还是非应激条件下,外源GABA被植物吸收后,其作用方式与内源GABA相同^[15],对不同植物类型和植物不同生长阶段均可起调控作用^[16]。外源GABA可调控脱落酸和乙烯生物合成,脱落酸具有促进种子休眠的作用,乙烯具有促进种子萌发的作用。近年来,大量研究表明,GABA浸种可提高种子发芽率、发芽速度,促进胚轴和胚根的生长,且不同物种间的浓度响应有所差异^[17-18]。本研究发现随GABA浸种浓度增加,大豆种子在萌发期间内源GABA含量和游离氨基酸含量呈先上升后下降趋势,10 mmol · L⁻¹浓度处理下内源GABA含量较对照处理增加最显著,同时该浓度下大豆的发芽势、发芽指数和活力指数也显著提高。这可能是因为适宜浓度的GABA可以降低ABA的含量,提高乙烯含量,进而调控内源激素促进种子的萌发。这与施征等^[19]研究得出的10 mmol · L⁻¹外源GABA能提高种子萌发率,而高浓度GABA具有抑制作用的研究结果一致。

种子萌发过程中各种代谢活动会产生活性氧(ROS),对细胞膜、核酸、蛋白质等大分子物质产生破坏作用^[20]。活性氧的产生往往会造成细胞膜的损伤及各种细胞结构和细胞器的解体,最终导致细

胞死亡^[21]。GABA在植物中具有清除活性氧的作用^[8],已有研究证明GABA可以显著提高水稻、黑麦草等作物中多种抗氧化酶活性^[22-23]。本研究发现适宜浓度(10 mmol · L⁻¹)的GABA浸种处理可显著提高根系SOD、POD、CAT、APX活性,可能是因为GABA诱导的抗氧化活性的变化,有助于增强抗氧化酶的活性,提高细胞清除ROS的能力,从而维持了细胞完整性^[24]。本试验结果与Li等^[9]的结果一致,即适宜浓度的GABA提高了作物中各种抗氧化酶的活性,清除ROS的产生。也有研究显示,在MS培养基上用外源GABA抑制了拟南芥幼苗根系的伸长,而用1/8的培养基培养可以促进根系的伸长,这可能与硝酸盐的水平不同有关^[25]。

淀粉的分解代谢过程为种子的萌发和根系的生长提供有效的碳水化合物,可溶性糖对维持细胞的充盈度和能量供应起了重要的作用^[26];而可溶性蛋白作为重要的渗透调节物质和营养物质,对参与细胞建成的生命物质及生物膜具有保护作用^[27]。有研究表明,GABA可诱导淀粉分解,为白三叶种子萌发和生长提供有效的碳水化合物^[26]。本研究结果表明在大豆萌发期间,无论是子叶还是根系,可溶性糖和可溶性蛋白含量均随外源GABA浓度的增加呈先上升后下降的趋势,其含量在10 mmol · L⁻¹浓度处理时达到最高。说明适宜浓度GABA浸种可促进淀粉代谢,提高大豆子叶和根系可溶性糖和可溶性蛋白的含量,为种子萌发提供更多碳水化合物。这可能是因为GABA与激素相互作用,调控了种子内部蛋白和糖类代谢,从而促进种子萌发^[28]。

根系活力是客观反映根系生命活动重要的生理指标,体现了根系吸收水分和营养物质的能力^[29];根系的形态特征体现了其对水分、矿质养分的吸收效率。侧根的数量和位置决定了根系的大小和结构,根系结构特征对作物产量有很大的影响^[4]。有研究发现GABA可以调控脱落酸和乙烯并诱导根系所需生长素的生物合成^[30],且证明IAA/ABA诱导铝活化的苹果酸转运蛋白(ALMT)家族基因在根尖表皮细胞的质膜上表达^[31]。此外,GABA对ALMT活性的调节导致了根系生长的变化,改变根系pH。本研究结果表明,外源10 mmol · L⁻¹GABA提高了根系活力,促进总根长、侧根数及根表面积增加,而高浓度明显抑制了主根的生长与侧根的形成。可能是因为GABA与乙烯、脱落酸和生长素等激素产生互作效应,共同调控种子的萌发与根系的生长;也可能是因为GABA作为一种可

被根系吸收的氨基酸态氮源,参与硝酸盐吸收,适量浓度的 GABA 处理可促进植物体对硝酸盐的吸收,刺激根系伸长^[32]。综合来看,适宜外源 GABA 浸种可能通过调控内源 GABA 与其他激素间的互作效应或参与硝酸盐的吸收,促进种子的萌发和根系的生长与发育,而浓度过高时会抑制这种效果,这与 Renault 等^[33]在拟南芥中研究发现的高浓度对下胚轴和初生根有抑制作用的研究结果一致。

4 结 论

适宜浓度的 GABA 浸种可提高大豆种子发芽指数和活力指数,增加根长、侧根数、根表面积,提高种子萌发过程中抗氧化酶活性、根系活力和代谢活性,有利于种子萌发和根系形态建成。综合分析发现,对于合丰 50 和龙垦 310, 10 mmol · L⁻¹ 的 GABA 浸种浓度对其种子萌发及根系形态建成的促进效果最佳。

参 考 文 献:

- [1] NAGASUGA K, KUBOTA F. Effects of shading on hydraulic resistance and morphological traits of internode and node of napiergrass (*Pennisetum purpureum* schumach.) [J]. *Plant Production Science*, 2008, 11(3): 352-354.
- [2] HOSSAIN M A, AKAMINE H, ISHIMINE Y, et al. Effects of relative light intensity on the growth, yield and curcumin content of turmeric (*Curcuma longa* L.) in Okinawa, Japan [J]. *Plant Production Science*, 2009, 12(1): 29-36.
- [3] 杨文钰, 樊高琼, 任万军, 等. 烯效唑干拌种对小麦根叶生理功能的影响[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(7): 1339-1345.
YANG W Y, FAN G Q, REN W J, et al. Physiological effect of uniconazole waterless-dressed seeds on root and leaf of wheat [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(7): 1339-1345.
- [4] DE DORLODOT S, FORSTER B, PAGÈS L, et al. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops [J]. *Trends in Plant Science*, 2007, 12(10): 474-481.
- [5] KAPULNIK Y, RESNICK N, MAYZLISH-GATI E, et al. Strigolactones interact with ethylene and auxin in regulating root-hair elongation in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(8): 2915-2924.
- [6] RAMOS-RUIZ R, POIROT E, FLORES-MOSQUERA M. GABA, a non-protein amino acid ubiquitous in food matrices [J]. *Cogent Food & Agriculture*, 2018, 4(1): 1534323.
- [7] BOUCHÉ N, FROMM H. GABA in plants: just a metabolite? [J]. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(3): 110-115.
- [8] CARILLO P. GABA shunt in durum wheat [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 100.
- [9] LI W, LIU J H, ASHRAF U, et al. Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) application improved early growth, net photosynthesis, and associated physio-biochemical events in maize [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 919.
- [10] 李敬蕊, 田真, 吴晓蕾, 等. γ -氨基丁酸浸种对高氮处理下白菜生长及硝酸盐代谢的影响 [J]. *园艺学报*, 2016, 43(11): 2182-2192.
LI J R, TIAN Z, WU X L, et al. Regulation of γ -aminobutyric acid on growth and nitrate metabolism of pak-choi treated with high nitrogen application [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2016, 43(11): 2182-2192.
- [11] 李小方, 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 第五版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
LI X F, ZHANG Z L. *Plant physiology experimental guidance* [M]. 5th ed. Beijing: Higher Education Press, 2016.
- [12] 赵颖, 魏小红, 马文静, 等. 硝普钠(SNP)浸种对渗透胁迫下不同紫花苜蓿种子萌发生理特性的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2018, 36(6): 63-70.
ZHAO Y, WEI X H, MA W J, et al. Effects of sodium nitroprusside (SNP) on physiological characteristics of alfalfa seed germination under osmotic stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2018, 36(6): 63-70.
- [13] 韩延丽, 谭学林, 谭亚玲. 比色法测定稻米 γ -氨基丁酸含量的体系优化 [J]. *安徽农业科学*, 2013, 41(10): 4629-4630, 4635.
HAN Y L, TAN X L, TAN Y L. Optimization of determination γ -aminobutyric acid in brown rice by colorimetric method [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2013, 41(10): 4629-4630, 4635.
- [14] PODLEŠÁKOVÁ K, UGENA L, SPÍČHAL L, et al. Phytohormones and polyamines regulate plant stress responses by altering GABA pathway [J]. *New Biotechnology*, 2019, 48: 53-65.
- [15] ÇEKIÇ F. Exogenous GABA stimulates endogenous GABA and phenolic acid contents in tomato plants under salt stress [J]. *Celal Bayar University Journal of Science*, 2018, 14(1): 61-64.
- [16] 王春燕, 李敬蕊, 夏庆平, 等. 外源 γ -氨基丁酸(GABA)对低氧胁迫下甜瓜幼苗根系 GABA 代谢及氨基酸含量的影响 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(7): 2011-2018.
WANG C Y, LI J R, XIA Q P, et al. Influence of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on GABA metabolism and amino acid contents in roots of melon seedling under hypoxia stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(7): 2011-2018.
- [17] 王骁. 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺种子萌发及幼苗生长的影响 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2020.
WANG X. Effects of exogenous GABA on seed germination and seedling growth of *Nitraria sibirica* under salt stress [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2020.
- [18] 赵旭, 陈仕勇, 刘伟, 等. NaCl 胁迫及外源 GABA 对垂穗披碱草种子萌发的影响 [J]. *种子*, 2021, 40(7): 39-44.
ZHAO X, CHEN S Y, LIU W, et al. Effects of NaCl stress and exogenous GABA on seed germination of *elymus nutans* [J]. *Seed*, 2021, 40(7): 39-44.
- [19] 施征, 史胜青, 钟传飞, 等. 外源 Glu 和 GABA 对梭梭种子萌发及呼吸速率的影响 [J]. *西北植物学报*, 2008, 28(7): 1455-1460.
Shi Z, Shi S Q, Zhong C F, et al. Effect on germination and respiration of *Haloxylon ammodendron* seeds by the application of exogenous Glu and GABA [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(7): 1455-1460.
- [20] 刁倩楠, 范红伟, 张文献, 等. 外源物质对低温下甜瓜种子萌发和幼苗生理特性的影响 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18(21): 7209-7216.
DIAO Q N, FAN H W, ZHANG W X, et al. Exogenous substances on seed germination, physiological characteristics of melon under chilling stress [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2020, 18(21): 7209-7216.
- [21] ANJUM S A, ASHRAF U, KHAN I, et al. Chromium and aluminum phytotoxicity in maize: morpho-physiological responses and metal uptake [J]. *Clean-Soil, Air, Water*, 2016, 44(8): 1075-1084.

- [22] NAYYAR H, KAUR R, KAUR S, et al. γ -aminobutyric acid (GABA) imparts partial protection from heat stress injury to rice seedlings by improving leaf turgor and upregulating osmoprotectants and antioxidants [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2014, 33 (2): 408-419.
- [23] KRISHNAN S, LASKOWSKI K, SHUKLA V, et al. Mitigation of drought stress damage by exogenous application of a non-protein amino acid γ -aminobutyric acid on perennial ryegrass [J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2013, 138 (5): 358-366.
- [24] 丁羽萱, 王尧, 姚羿安, 等. 外源 γ -氨基丁酸对发芽大豆酚类物质富集及抗氧化能力的影响 [J]. *食品科学*, 2021, 42(13): 72-78. DING Y X, WANG Y, YAO Y A, et al. Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on the accumulation of phenolics and antioxidant capacity in germinated soybean [J]. *Food Science*, 2021, 42(13): 72-78.
- [25] BARBOSA J M, SINGH N K, CHERRY J H, et al. Nitrate uptake and utilization is modulated by exogenous γ -aminobutyric acid in *Arabidopsis thaliana* seedlings [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(6): 443-450.
- [26] CHENG B Z, LI Z, LIANG L L, et al. The γ -aminobutyric acid (GABA) alleviates salt stress damage during seeds germination of white clover associated with Na^+/K^+ transportation, dehydrins accumulation, and stress-related genes expression in white clover [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(9): 2520.
- [27] 黄玉梅, 张杨雪, 刘庆林, 等. 水杨酸对盐胁迫下百日草种子萌发及幼苗生理特性的影响 [J]. *草业学报*, 2015, 24(7): 97-105. HUANG Y M, ZHANG Y X, LIU Q L, et al. Effects of salicylic acid on seed germination and seedling physiological characteristics of *Zinnia elegans* under salt stress [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(7): 97-105.
- [28] 张海龙, 陈迎迎, 杨立新, 等. γ -氨基丁酸对植物生长发育和抗逆性的调节作用 [J]. *植物生理学报*, 2020, 56(4): 600-612. ZHANG H L, CHEN Y Y, YANG L X, et al. Regulation of γ -aminobutyric acid on plant growth and development and stress resistance [J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(4): 600-612.
- [29] 王立红, 李星星, 孙影影, 等. 外源水杨酸对 NaCl 胁迫下棉花幼苗生长生理特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2017, 37(1): 154-162. WANG L H, LI X X, SUN Y Y, et al. Effects of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics and growth of cotton seedlings under NaCl stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(1): 154-162.
- [30] STEPANOVA A N, YUN J, LIKHACHEVA A V, et al. Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(7): 2169-2185.
- [31] KOBAYASHI Y, KOBAYASHI Y, SUGIMOTO M, et al. Characterization of the complex regulation of AtALMT1 expression in response to phytohormones and other inducers [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162 (2): 732-740.
- [32] BEUVE N, RISPAIL N, LAINE P, et al. Putative role of γ -aminobutyric acid (GABA) as a long-distance signal in up-regulation of nitrate uptake in *Brassica napus* L [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(8): 1035-1046.
- [33] RENAULT H, EL AMRANI A, PALANIVELU R, et al. GABA accumulation causes cell elongation defects and a decrease in expression of genes encoding secreted and cell wall-related proteins in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(5): 894-908.

(上接第 68 页)

- [16] 李国良, 姚丽贤, 付长营, 等. 香蕉营养诊断的 DRIS 标准的初步研究 [J]. *中国土壤与肥料*, 2008, (3): 74-77, 86. LI G L, YAO L X, FU C Y, et al. Preliminary study on DRIS norms for banana foliar diagnosis of N, P, K, Ca, Mg and S [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2008, (3): 74-77, 86.
- [17] 梁智, 邹耀湘. 新疆南部石榴矿质营养 DRIS 诊断初步研究 [J]. *中国土壤与肥料*, 2010, (1): 41-44, 74. LIANG Z, ZOU Y X. Preliminary study on DRIS for pomegranate foliar diagnosis of mineral nutrition in Southern area of Xinjiang [J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2010, (1): 41-44, 74.
- [18] 花东来, 陈奇凌, 李铭. 干旱瘠薄地灰枣叶营养诊断方法研究 [J]. *新疆农垦科技*, 2013, 36(12): 10-12. HUA D L, CHEN Q L, LI M. Study on nutrition diagnosis method of Huizao leaves in drought and barren land [J]. *Xinjiang Farm Research of Science and Technology*, 2013, 36(12): 10-12.
- [19] 蒋万峰, 王雪花, 郑新疆, 等. 应用 DRIS 法评价哈密大枣营养状况 [J]. *黑龙江农业科学*, 2014, (8): 109-111. JIANG W F, WANG X H, ZHENG X J, et al. Foliar nutrition diagnosis of Hami jujube by DRIS [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2014, (8): 109-111.
- [20] 胡芳名, 谢碧霞, 王晓明. 枣树经济施肥与氮素营养诊断的研究 [J]. *林业科学*, 1992, 28(1): 12-21. HU F M, XIE B X, WANG X M. Economical fertilization and nitrogen nutritional diagnosis for common jujube trees [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1992, 28(1): 12-21.
- [21] 张宇胜, 王建军, 丛日武. 枣树经济施肥与氮素营养诊断的初探 [J]. *辽宁林业科技*, 2003, (5): 5-8, 44. ZHANG Y S, WANG J J, CONG R W. Economic fertilization of *Zizyphus jujuba* and nitrogen nutrition diagnosis [J]. *Liaoning Forestry Science and Technology*, 2003, (5): 5-8, 44.
- [22] 张彩红. 枣树营养元素循环规律的研究 [J]. *山西林业科技*, 2007, (4): 27-30. ZHANG C H. Study on circulating law of nutrient element in *Zizyphus jujuba* [J]. *Shanxi Forestry Science and Technology*, 2007, (4): 27-30.
- [23] 尹士采, 冯连富, 薛松龄. 冬枣叶片的主要营养元素含量与配方施肥 [J]. *落叶果树*, 2007, 36(6): 40-41. YIN S C, FENG L F, XUE S L. Jujube leaf contents of major nutrient elements and formula fertilization [J]. *Deciduous Fruits*, 2007, 36 (6): 40-41.
- [24] 全国土壤普查办公室. 中华人民共和国土壤酸碱度图 [M]. 西安: 西安地图出版社, 1996. The National Soil Survey Office. Soil pH map of the People's Republic of China [M]. Xi'an: Xi'an Map Publishing House, 1996.
- [25] MOURÃO FILHO F A A. DRIS: concepts and applications on nutritional diagnosis in fruit crops [J]. *Scientia Agricola*, 2004, 61(5): 550-560.