

刘 阳, 张 婧, 高晓萍, 等. 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝生长及品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2023, 39(9): 1927-1937.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2023.09.015

外源 γ -氨基丁酸对芥蓝生长及品质的影响

刘 阳, 张 婧, 高晓萍, 常有麟, 刘思恬, 杨 滢, 韩康宁, 颜建明
(甘肃农业大学园艺学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 为揭示 γ -氨基丁酸(GABA)对芥蓝(*Brassica alboglabra* L.H.Bailey)生长与品质影响的生理机制, 本研究采取盆栽试验的方式, 研究叶面喷施不同浓度 GABA(0 mmol/L、25 mmol/L、50 mmol/L、75 mmol/L、100 mmol/L、125 mmol/L)对芥蓝生长、营养品质、光合特性及内源激素影响。结果表明, 不同浓度的 GABA 均能不同程度地提高芥蓝叶片叶绿素含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)以及 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m), 降低非光化学淬灭系数(NPQ)。适宜浓度 GABA(75 mmol/L)显著增加芥蓝的株高、茎粗、鲜质量和干质量, 显著增加叶片中可溶性糖、维生素 C、可溶性蛋白质、游离氨基酸、总硫代葡萄糖苷、总酚及类黄酮含量, 显著增加花茎中可溶性糖、维生素 C、游离氨基酸及总硫代葡萄糖苷含量, 显著降低叶片及花茎中硝酸盐含量, 显著增加芥蓝叶片中玉米素(ZT)、赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)和脱落酸(ABA)等内源激素含量。同时, 外源喷施 GABA 可以显著诱导芥蓝叶片和花茎中内源 GABA 和谷氨酸的积累, 提高谷氨酸脱羧酶(GAD)的活性。本研究结果将为提高芥蓝产量和品质的化控技术运用提供理论参考。

关键词: γ -氨基丁酸; 芥蓝; 生物量; 内源激素; 营养品质

中图分类号: S635.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2023)09-1927-11

Effects of exogenous γ -aminobutyric acid on growth and quality of Chinese kale

LIU Yang, ZHANG Jing, GAO Xiao-ping, CHANG You-lin, LIU Si-tian, YANG Yan, HAN Kang-ning, XIE Jian-ming

(College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: To reveal the physiological mechanism of γ -aminobutyric acid (GABA) in influencing the growth and quality of Chinese kale (*Brassica alboglabra* L.H.Bailey), pot experiment was adopted to study the effects of different concentrations of GABA (0 mmol/L, 25 mmol/L, 50 mmol/L, 75 mmol/L, 100 mmol/L, 125 mmol/L) on growth, nutritional quality, photosynthetic characteristics and endogenous hormone of Chinese kale by foliar spraying. The results showed that under different concentrations of GABA, the chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of PS II of the Chinese kale leaves could be enhanced inordinately, and the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) could be reduced. Compared with CK, appropriate concentration of GABA (75 mmol/L) could increase plant height, stem thickness, fresh weight and dry weight of Chinese kales significantly, and could significantly increase contents of soluble

sugars, vitamin C, soluble proteins, free amino acids, total glucosinolates, total phenols and flavonoids in leaves. Besides, contents of soluble sugars, vitamin C, free amino acids and total glucosinolates in the flower stalks were significantly increased, while nitrate contents in the leaves and flower stalks were significantly reduced, contents of endogenous hormones such as zeatin (ZT), gibberellin3

收稿日期: 2022-10-31

基金项目: 甘肃省农业科技创新项目(GNCX-2013-37); 甘肃省引导
科技创新发展专项(2018ZX-02); 甘肃农业大学盛彤笙创
新基金项目(GSAU-STS-2021-29)

作者简介: 刘 阳(1997-), 女, 云南曲靖人, 硕士研究生, 主要从事
设施蔬菜栽培与生长调控研究。(E-mail) 3219595227@
qq.com

通讯作者: 颜建明, (E-mail) xiejianminggs@126.com

(GA₃), auxin (IAA) and abscisic acid (ABA) in Chinese kale leaves were significantly increased. Exogenous spraying of GABA could significantly induce the accumulation of endogenous GABA and glutamic acid in Chinese kale leaves and flower stalks and enhance the activity of glutamic acid decarboxylase (GAD). The study results will provide theoretical reference for the application of chemical control technology used to improve the yield and quality of Chinese kale.

Key words: γ -aminobutyric acid; Chinese kale; biomass; endogenous hormones; nutritional quality

芥蓝 (*Brassica alboglabra* L.H.Bailey) 是十字花科芸薹属蔬菜, 富含硫代葡萄糖苷、游离氨基酸、类胡萝卜素、维生素 C 和酚类化合物等多种营养物质, 并且含有少量有机碱及金鸡纳霜, 有益于消化, 还具有解毒清热的功效^[1-3]。

γ -氨基丁酸 (γ -Aminobutyric acid, GABA) 是细胞游离氨基酸库中重要的组成部分^[4-5], 其广泛存在于植物的各器官中, 可为植物提供营养元素、调节碳氮代谢, 影响植物生长发育、形态建成、物质积累和作物产量形成等各种生理生化过程^[6-9]。Hijaz 等^[10]发现, GABA 与植物激素协同作用, GABA 的外源性应用增加了柑橘类植物中大多数植物激素的含量, 促进植株生长。Li 等^[11]将 GABA 作用于低温弱光下的辣椒幼苗, 发现其显著提高光合能力和内源 GABA 含量, 增强抗氧化酶活性。研究表明, 外源添加 GABA 可显著提高番茄植株中酚类物质和内源 GABA 含量^[12]。Nayyar 等^[13]发现, 添加 GABA 可以在一定程度上减轻光合损伤, 缓解高温胁迫对玉米幼苗的伤害。外源 GABA 处理显著促进番茄幼苗体内可溶性蛋白质和可溶性糖的积累, 降低活性氧产生速率, 从而缓解干旱胁迫对幼苗生长的抑制作用^[14]。此外, Ma 等^[15]发现, 外源 GABA 诱导大麦幼苗合成内源 GABA 和其他游离氨基酸。近年来 GABA 对植物生理代谢影响的研究多数集中在提高植物对盐胁迫、低温胁迫等抗逆性方面, 且多数是针对苗期开展试验研究, 而对 GABA 在芥蓝生长和品质等方面作用的研究鲜有报道。本试验研究外源 GABA 对芥蓝植株生长及产品品质的影响, 探索芥蓝高产高质栽培的新途径。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试芥蓝品种为农宝, 其抗逆性和抗病性强, 丰产性好, 品质优。芥蓝种子于 50~55 ℃ 浸种 15 min 后, 用蒸馏水漂洗 3~5 次, 将消毒处理后的种子置于恒温摇床 (摇床转速为 180 r/min), 在 28 ℃ 黑暗条件下振荡培养 2 d, 每 12 h 更换 1 次超纯水, 待 80%

的种子露白后播于穴盘中。待芥蓝幼苗长到五叶一心, 选取生长一致且无病虫害的植株移入花盆, 每盆 1 株。

1.2 试验设计

试验采用随机区组设计, 设置 6 个不同浓度的 GABA 溶液, 分别为: 0 mmol/L (CK)、25 mmol/L (T1)、50 mmol/L (T2)、75 mmol/L (T3)、100 mmol/L (T4)、125 mmol/L (T5), 其中 CK 以等量清水替代, 所有处理中均加入 0.1% 吐温 80。芥蓝幼苗定植 15 d 后, 于 9:00 对芥蓝叶片正反面均匀喷施 GABA 溶液, 每 3 d 处理 1 次, 共 4 次。处理结束后, 第 6 d 对芥蓝的可食用器官 (叶片和花茎) 进行取样, 测定相关指标。每处理 9 株, 重复 3 次。

1.3 测定指标及测定方法

1.3.1 形态指标测定 测定植株茎粗 (用游标卡尺测量)、株高 (用直尺测量)、地上和地下部干质量及鲜质量。

1.3.2 品质指标测定 可溶性糖含量测定采用蒽酮比色法, 维生素 C 含量测定采用 2,6-二氯酚靛酚钠比色法, 可溶性蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝比色法, 硝酸盐含量测定采用磺基水杨酸比色法, 游离氨基酸含量测定采用茚三酮比色法, 总酚含量测定采用福林酚比色法, 类黄酮含量测定采用比色法^[16], 总硫代葡萄糖苷含量测定采用氯化钼比色法^[17]。

1.3.3 叶绿素含量测定 参照李静^[18]的方法测定植株叶片叶绿素含量。

1.3.4 光合参数测定 用 CIRAS-2 便携式光合仪 (美国 PP SYSTEM 公司产品), 于晴天 9:00–11:30 测定植株的净光合速率 (P_n)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r)。

1.3.5 叶绿素荧光参数测定 用 IMAGING-PAM 调制叶绿素荧光成像系统 (德国 WALZ 公司产品) 测定植株叶片的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光能转换效率 (Φ_{PSII})、光化学淬灭系数 (qP) 和非光化学淬灭系数 (NPQ)。

1.3.6 内源激素测定 参照 Mao 等^[19]的方法并稍作

修改,用 Aglient series 1100 高效液相色谱仪测定植株叶片玉米素(ZT)、赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)和脱落酸(ABA)含量。色谱条件:ZORBAX SB-C18 色谱柱(色谱柱直径和长度分别为 4.6 mm 和 250.0 mm;进样通道的直径:5 μm);流动相为甲醇和 0.1%磷酸溶液(1:9,体积比);流速为 0.1 ml/min;检测波长为 254 nm;柱温为 30 $^{\circ}C$;进样量为 10 μl 。

1.3.7 内源 GABA 相关指标测定 GABA 含量测定参照 Hu 等^[20]的方法并稍加修改,谷氨酸含量测定参照 Kennedy 等^[21]的方法,谷氨酸脱羧酶(GAD)活性测定参照 Bartyzell 等^[22]的方法并稍加修改。

1.4 数据统计分析

采用 Excel 2021 进行数据处理与作图,试验数据的统计分析采用 SPSS 20.0,并采用 Duncan's 检

验对显著性进行多重比较($\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 外源 GABA 对芥蓝生长的影响

从表 1 可以看出,与 CK 相比,大部分浓度 GABA 处理均可增加芥蓝生物量。T3、T4、T5 处理芥蓝的株高均显著高于 CK,分别增加 21.19%、12.78%和 6.43%。T1~T5 处理均显著增加芥蓝的茎粗,较 CK 分别增加 14.48%、21.41%、41.59%、23.34%和 16.72%。T2、T3、T4 处理的地上部鲜质量和干质量显著高于 CK,其中 T3 处理最高,较 CK 分别增加 38.57%和 50.21%,T1~T3 处理的地下部鲜质量和干质量均显著高于 CK,T3 处理最高,较 CK 分别增加 97.87%和 63.16%。

表 1 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝生长的影响

Table 1 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on growth of Chinese kale

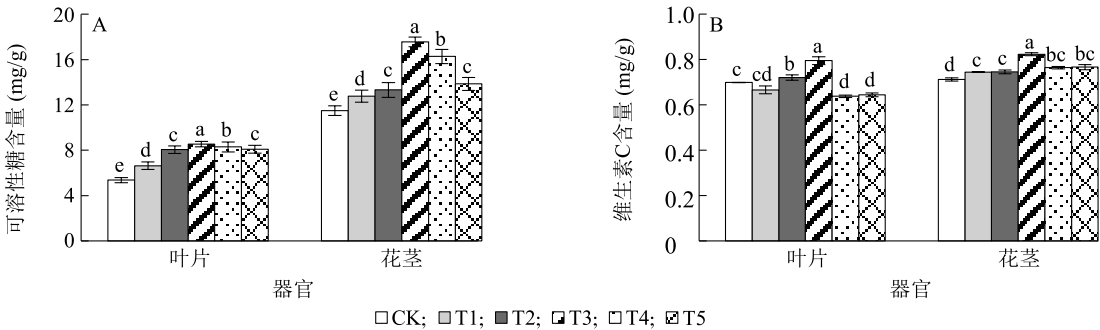
处理	株高 (cm)	茎粗 (mm)	鲜质量 (g)		干质量 (g)	
			地上部	地下部	地上部	地下部
CK	14.63 \pm 0.26d	9.81 \pm 0.12d	27.33 \pm 0.22d	1.41 \pm 0.04d	2.33 \pm 0.07c	0.19 \pm 0.01d
T1	14.83 \pm 0.09d	11.23 \pm 0.16c	28.17 \pm 0.16c	1.57 \pm 0.02c	2.63 \pm 0.07bc	0.21 \pm 0.01c
T2	15.20 \pm 0.12cd	11.91 \pm 0.31bc	33.20 \pm 0.26b	2.73 \pm 0.01a	3.20 \pm 0.10a	0.24 \pm 0.01b
T3	17.73 \pm 0.19a	13.89 \pm 0.03a	37.87 \pm 0.46a	2.79 \pm 0.23a	3.50 \pm 0.12a	0.31 \pm 0.01a
T4	16.50 \pm 0.17b	12.10 \pm 0.41b	35.43 \pm 0.19b	1.74 \pm 0.06b	2.77 \pm 0.23b	0.18 \pm 0.01d
T5	15.57 \pm 0.27c	11.45 \pm 0.20bc	28.50 \pm 0.25c	1.07 \pm 0.10d	2.50 \pm 0.12c	0.13 \pm 0.01e

CK、T1、T2、T3、T4、T5 分别表示 GABA 的处理浓度为 0 mmol/L、25 mmol/L、50 mmol/L、75 mmol/L、100 mmol/L、125 mmol/L。同一列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

2.2 外源 GABA 对芥蓝品质的影响

2.2.1 外源 GABA 对芥蓝可溶性糖和维生素 C 含量的影响 外源 GABA 处理后芥蓝叶片和花茎中可溶性糖含量呈先增加后降低趋势,维生素 C 含量表现出相似的趋势(图 1)。芥蓝叶片和花茎中可溶

性糖含量在 GABA 处理下均显著高于 CK,其中 T3 处理可溶性糖含量分别提高 59.37%和 52.84%。与 CK 相比,T2、T3 处理显著增加芥蓝叶片和花茎中维生素 C 含量,T3 处理含量最高,分别提高 13.83%和 15.61%。



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著($P<0.05$)。

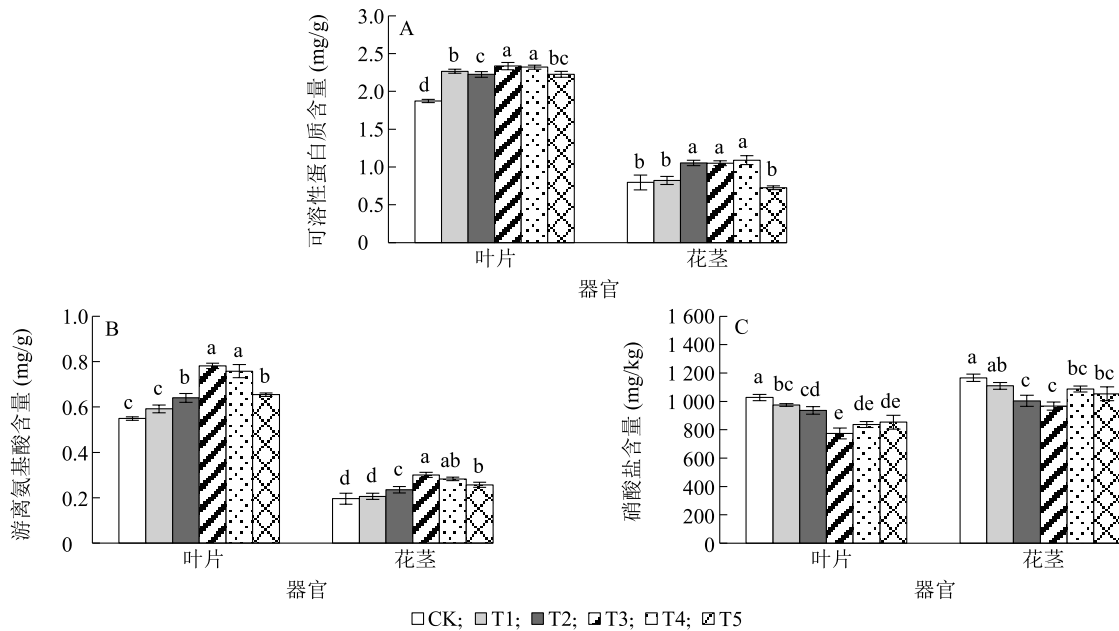
图 1 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝可溶性糖和维生素 C 含量的影响

Fig.1 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on soluble sugar and vitamin C contents of Chinese kale

2.2.2 外源 GABA 对芥蓝可溶性蛋白质、游离氨基酸和硝酸盐含量的影响 适宜浓度的 GABA 处理可促进芥蓝叶片和花茎中可溶性蛋白质和游离氨基酸的积累,叶片中可溶性蛋白质和游离氨基酸含量均显著高于花茎。如图 2A 所示,T1~T5 处理芥蓝叶片中可溶性蛋白质含量均显著高于 CK,T3 处理最高,较 CK 提高 24.73%,部分处理间差异显著;T2、T3 和 T4 处理花茎的可溶性蛋白质含量均显著高于 CK,处理间无显著差异。T2、T3、T4、T5 处理芥

蓝叶片和花茎中游离氨基酸含量均显著高于 CK,其中 T2、T3、T4、T5 处理叶片游离氨基酸含量较 CK 分别增加 16.58%、42.22%、38.04%、19.21%,T2、T3、T4、T5 处理花茎游离氨基酸含量较 CK 分别增加 20.07%、53.67%、44.42%和 31.32%(图 2B)。

外源 GABA 处理均能降低芥蓝叶片和花茎中硝酸盐含量(图 2C)。与 CK 相比,T2、T3、T4、T5 处理均显著降低了芥蓝叶片和花茎中硝酸盐含量,其中 T3 处理分别降低 24.69%和 17.11%。



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

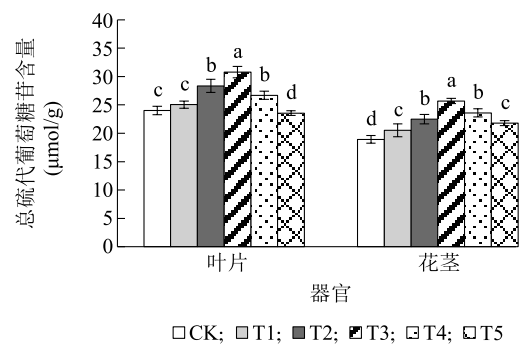
图 2 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝可溶性蛋白质、游离氨基酸和硝酸盐含量的影响

Fig.2 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on soluble protein, free amino acid and nitrate contents of Chinese kale

2.2.3 外源 GABA 对芥蓝总硫代葡萄糖苷含量的影响 不同浓度 GABA 处理均能促进芥蓝叶片和花茎中总硫代葡萄糖苷的积累,且随 GABA 处理浓度的增加呈先上升后下降的趋势(图 3)。与 CK 相比,T2、T3、T4 处理芥蓝叶片和花茎中总硫代葡萄糖苷含量均显著增加,其中 T3 处理总硫代葡萄糖苷的含量最高,分别增加 28.15%和 35.79%。

2.2.4 外源 GABA 对芥蓝总酚和类黄酮含量的影响

由图 4 可看出,芥蓝总酚和类黄酮含量随 GABA 浓度的增加呈先增后减趋势。T2、T3 处理芥蓝总酚含量均显著增加,叶片中总酚含量在 T3 处理最高,较 CK 增加 12.44%,花茎中总酚含量在 T2 处理最高,较 CK 增加 43.06%(图 4A)。如图 4B 所示,T3 处理显著增加芥蓝叶片和花茎中类黄酮含量,较 CK 分别增

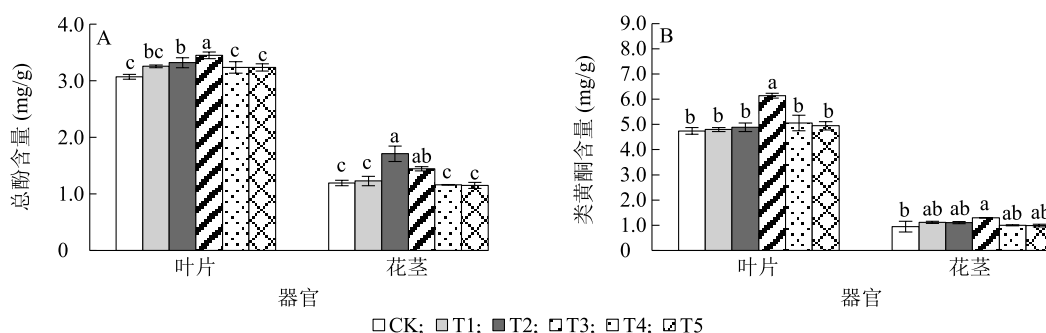


CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 3 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝总硫代葡萄糖苷含量的影响

Fig.3 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on total glucosinolate content of Chinese kale

加 29.55%和 38.03%,其他处理间无显著差异。



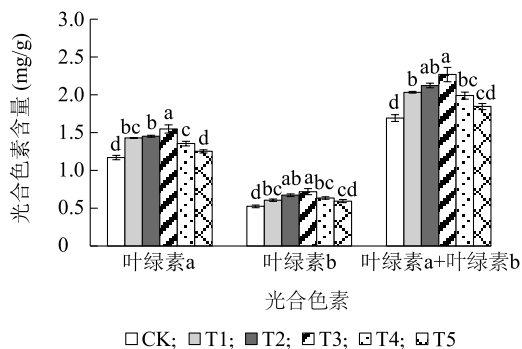
CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 4 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝总酚和类黄酮含量的影响

Fig.4 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on total phenolics and flavonoid contents of Chinese kale

2.3 外源 GABA 对芥蓝生理特性的影响

2.3.1 外源 GABA 对芥蓝叶片光合色素含量的影响 不同浓度 GABA 处理均可不同程度地提高芥蓝叶片光合色素含量,且随 GABA 浓度的增加呈先增后减的趋势(图 5)。T1、T2、T3 和 T4 处理下芥蓝叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a+叶绿素 b 含量均显著高于 CK,其中 T3 处理的含量最高,较 CK 分别增加 32.62%、37.25%和 34.05%。



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 5 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝叶片光合色素含量的影响

Fig.5 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on photosynthetic pigment contents of Chinese kale leaves

2.3.2 外源 GABA 对芥蓝叶片光合气体交换参数的影响 外源 GABA 对芥蓝叶片光合特性的影响如图 6 所示, P_n 、 G_s 和 T_r 随 GABA 处理浓度的增加呈先增后减的趋势,而 C_i 呈现降低的趋势。T1、T2、T3、T4 处理叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 均显著高于 CK,其中 T3 处理下芥蓝叶片的 P_n 和 T_r 最高,较 CK 分别增加 52.06%和 51.11%。叶片 G_s 在 T2 处理下最大,较 CK 增加 92.75%。不同浓度 GABA 处理均显著降

低了叶片的 C_i ,其中 T3 处理最低,较 CK 降低了 15.41%。

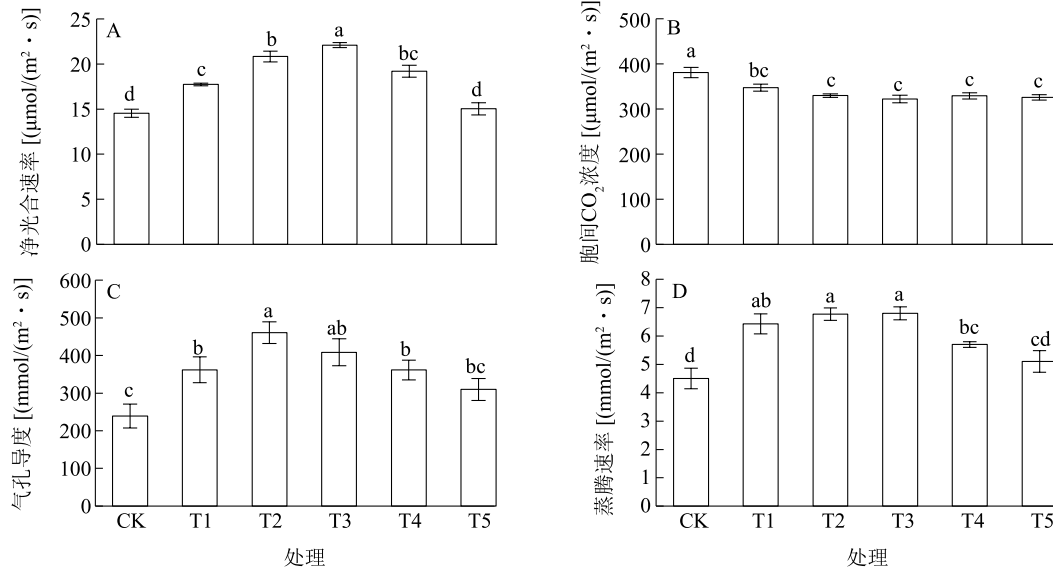
2.3.3 外源 GABA 对芥蓝叶片叶绿素荧光参数的影响 不同浓度 GABA 处理对芥蓝叶片叶绿素荧光参数的影响如表 2 所示, F_v/F_m 随 GABA 浓度增加呈现先上升后下降的趋势, $\Phi PS II$ 和 qP 在一定范围内呈逐渐上升的趋势,而 NPQ 则在一定范围内呈现下降的趋势。T1~T5 处理芥蓝叶片中 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 和 qP 均显著高于 CK, F_v/F_m 以 T3 处理最大,较 CK 提高 4.35%, $\Phi PS II$ 和 qP 分别以 T4、T2 处理最大,较 CK 分别增加 24.34%和 21.40%。T2、T3、T4、T5 处理均可显著降低芥蓝叶片 NPQ ,较 CK 分别降低了 15.84%、25.51%、29.91%和 17.89%。

2.3.4 外源 GABA 对芥蓝叶片内源激素的影响 芥蓝叶片中 ZT、 GA_3 、IAA 和 ABA 等内源激素含量随 GABA 处理浓度的增加呈先增后减的趋势。如图 7A 所示, T1、T2、T3 处理均显著增加叶片中 ZT 含量,较 CK 分别增加 16.11%、66.31%和 72.41%。如图 7B、图 7C 所示, T1~T4 处理叶片中 GA_3 和 IAA 含量均显著高于 CK,其中 T3 处理 GA_3 和 IAA 含量最高,较 CK 分别增加 98.68%和 84.37%。不同浓度 GABA 处理叶片的 ABA 含量均显著高于 CK,其中 T3 处理较 CK 提高 38.72%(图 7D)。

2.3.5 外源 GABA 对芥蓝 GABA 代谢的影响 外源 GABA 处理对芥蓝的内源 GABA 含量、谷氨酸含量的影响均呈先增后减的趋势。如图 8A 所示, T2、T3、T4、T5 处理下芥蓝叶片和花茎内源 GABA 含量显著高于 CK,其中 T3 处理最大,较 CK 分别增加 39.26%和 60.29%,各处理表现为 T3>T4>T5>T2>T1>CK,且叶片中内源 GABA 含量显著高于花茎。

T2、T3、T4、T5 处理下芥蓝叶片和花茎中谷氨酸含量均显著高于 CK, 其中 T3 处理谷氨酸含量最高, 较 CK 分别增加 32.41% 和 14.28% (图 8B)。芥蓝叶片和花茎中谷氨酸脱羧酶活性随 GABA 浓度的增

加呈现先增加后降低的趋势, T2、T3、T4 和 T5 处理 GAD 活性均显著高于 CK, 在 T3 处理下 GAD 活性达到最大值, 较 CK 分别增加 56.13% 和 66.53% (图 8C)。



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 6 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝叶片光合参数的影响

Fig.6 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on photosynthetic parameters of Chinese kale leaves

表 2 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of Chinese kale

处理	PS II 最大光化学效率	实际光能转换效率	光化学淬灭系数	非光化学淬灭系数
CK	0.736±0.001d	0.493±0.036b	0.715±0.046b	0.341±0.004a
T1	0.752±0.001c	0.571±0.006a	0.817±0.009a	0.307±0.001ab
T2	0.759±0.002bc	0.609±0.008a	0.870±0.009a	0.287±0.002b
T3	0.768±0.003a	0.610±0.008a	0.858±0.014a	0.254±0.064d
T4	0.763±0.001ab	0.613±0.003a	0.868±0.005a	0.239±0.002e
T5	0.754±0.001c	0.572±0.015a	0.811±0.021a	0.280±0.003bc

CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。同一列数据后不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

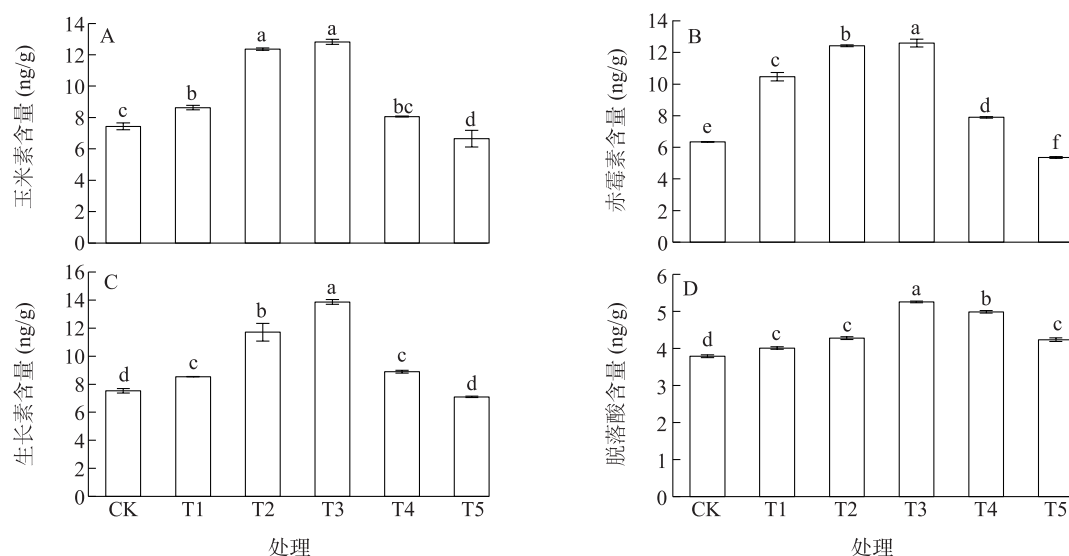
2.4 芥蓝生长、品质及生理特性的相关分析

由表 3 可以看出, 除 C_i 和硝酸盐含量外, 其他生长、品质及生理特性指标之间均表现出正相关关系, 且部分指标间达到极显著正相关。鲜质量与可溶性糖含量、可溶性蛋白质含量、总硫代葡萄糖苷含量、谷氨酸含量、 P_n 、 F_v/F_m 、IAA 含量和 ABA 含量均呈显著正相关 ($P < 0.05$); P_n 与可溶性蛋白质含量、总硫代葡萄糖苷含量、总酚含量、谷氨酸含量、叶绿素含量、 G_s 、 T_r 、 F_v/F_m 、ZT 含量、 GA_3 含量和 IAA 含量均呈显著正相关; 内源激素与生长生理指标之间

的相关性较强; 内源 GABA 含量与可溶性糖和游离氨基酸含量呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与株高、 F_v/F_m 和 ABA 含量均呈显著正相关。

3 讨论

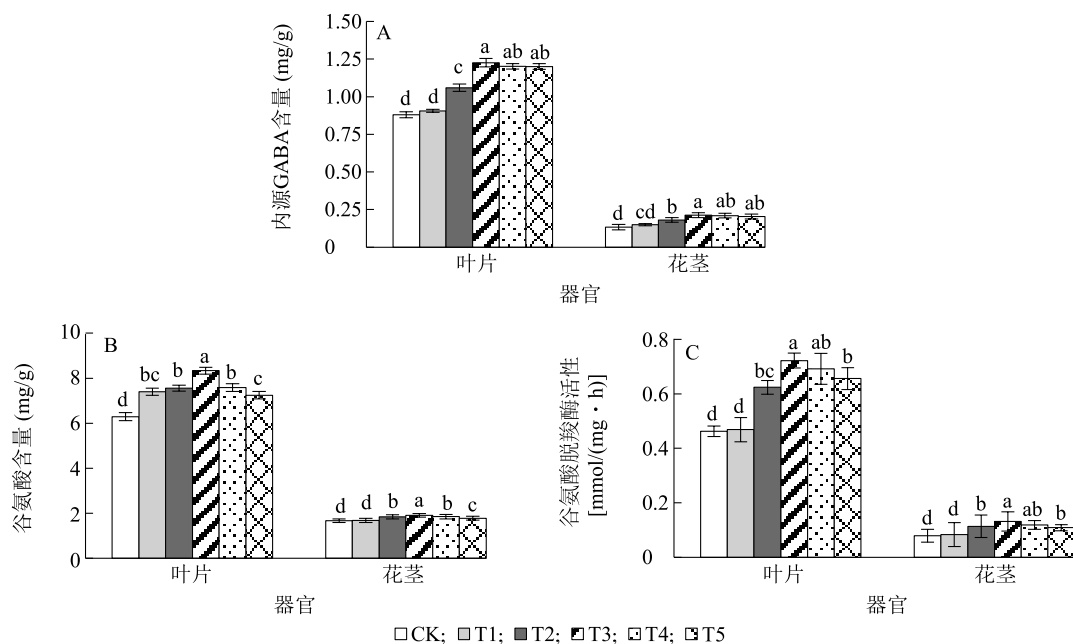
GABA 是一种新发现的参与植物生长、发育和多种生理代谢的信号分子^[23]。黄娟等^[24]的研究结果表明, 外源 GABA 能促进高温胁迫下黄瓜幼苗的生长, 增强黄瓜叶片的光合作用。本研究, 外源喷施不同浓度 GABA 均能增加芥蓝的株高、茎粗、鲜



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 7 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝叶片内源激素水平的影响

Fig.7 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on endogenous hormone level in leaves of Chinese kale



CK、T1、T2、T3、T4、T5 见表 1 注。不同小写字母表示各处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 8 外源 γ -氨基丁酸对芥蓝内源 γ -氨基丁酸代谢的影响

Fig.8 Effect of exogenous γ -aminobutyric acid on endogenous γ -aminobutyric acid metabolism of Chinese kale

质量和干质量,表明 GABA 处理能促进芥蓝生长和生物量的积累。光合作用能将光能转化为有机物并放出能量,是植物干物质积累和产量形成的基础,提高光合能力有助于植物生长发育及生物量积累。叶绿素含量与光合能力密切相关,是反映植物生长状况的重要指标,还可以反映蔬菜的色泽等外观品质。叶绿素荧光参数反映不同环境下植株光合电子转换

过程的变化^[25]。叶面喷施 GABA 可改善生菜的光合功能,调控植株的生长^[26]。本研究发现,不同浓度 GABA 均可在不同程度上提高芥蓝叶片的叶绿素含量,从而提高光合效率。同时,GABA 处理能有效提高芥蓝叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s ,增强芥蓝叶片的光合能力,显著降低 C_i ,提高叶片对 CO_2 的利用率,促进光合物质的积累,这与李武等^[27]的研究结果相

表 3 芥蓝生长、品质及生理特性指标的相关性

Table 3 Correlation of Chinese kale growth, physiological characteristics and quality

类别	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	W	X	Y	Z
A	1.00	*	*	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	**	*	*
B	0.91	1.00	*	*	*	*	*	*	**	**	*	*	*	**	*	*	*	*	*	**	**	*	*	*	**	**
C	0.87	0.90	1.00	*	*	*	*	*	*	**	*	*	*	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*	**	*	*
D	0.71	0.89	0.90	1.00	*	*	*	*	**	**	*	*	*	**	**	**	*	*	*	*	**	*	**	*	*	*
E	0.89	0.90	0.85	0.69	1.00	*	*	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	**	*	*	**	*	*	*
F	0.76	0.81	0.75	0.87	0.57	1.00	*	*	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
G	0.72	0.86	0.88	0.78	0.84	0.48	1.00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	**	*	*	*	*	*
H	0.96	0.89	0.87	0.66	0.97	0.59	0.82	1.00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
I	-0.92	-0.95	-0.81	-0.78	-0.96	-0.72	-0.77	-0.91	1.00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
J	0.87	0.95	0.98	0.95	0.84	0.84	0.86	0.85	-0.87	1.00	*	*	*	**	*	**	*	*	*	*	*	*	**	*	*	*
K	0.39	0.68	0.69	0.91	0.50	0.71	0.63	0.38	-0.60	-0.77	1.00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	**	*	*	*	*	*
L	0.90	0.90	0.80	0.83	0.70	0.95	0.60	0.76	-0.81	0.88	0.58	1.00	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
M	0.60	0.85	0.77	0.91	0.59	0.72	0.83	0.57	-0.68	0.85	0.82	0.74	1.00	**	**	**	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*
N	0.77	0.95	0.90	0.96	0.83	0.78	0.90	0.78	-0.88	0.96	0.85	0.80	0.93	1.00	**	**	*	*	*	**	*	*	*	*	*	*
O	0.67	0.90	0.83	0.94	0.68	0.75	0.86	0.65	-0.76	0.90	0.84	0.77	0.99	0.97	1.00	**	*	*	**	*	*	*	*	*	*	*
P	0.67	0.86	0.92	0.96	0.69	0.73	0.90	0.67	-0.71	0.94	0.85	0.73	0.93	0.95	0.95	1.00	*	*	*	*	*	*	**	*	*	*
Q	-0.67	-0.83	-0.66	-0.63	-0.90	-0.43	-0.81	-0.80	-0.91	-0.71	-0.55	-0.54	-0.65	-0.82	-0.71	-0.63	1.00	*	*	**	*	*	*	*	*	*
R	0.41	0.72	0.72	0.85	0.60	0.51	0.84	0.48	-0.63	0.76	0.91	0.47	0.88	0.89	0.90	0.90	-0.72	1.00	*	**	*	*	*	*	*	*
S	0.43	0.74	0.67	0.86	0.49	0.60	0.79	0.43	-0.57	0.75	0.86	0.58	0.97	0.88	0.96	0.90	-0.62	0.94	1.00	*	*	**	*	*	*	*
T	0.82	0.95	0.87	0.80	0.93	0.59	0.95	0.90	-0.92	0.89	0.63	0.71	0.81	0.93	0.87	0.84	-0.93	0.79	0.75	1.00	*	*	*	*	*	**
U	0.49	0.71	0.77	0.95	0.46	0.82	0.63	0.41	-0.57	0.83	0.96	0.70	0.85	0.85	0.86	0.90	-0.43	0.83	0.84	0.61	1.00	**	*	*	*	*
V	0.42	0.68	0.70	0.91	0.37	0.74	0.66	0.35	-0.48	0.77	0.90	0.65	0.93	0.83	0.91	0.91	-0.40	0.85	0.94	0.60	0.95	1.00	*	*	*	*
W	0.68	0.83	0.87	0.99	0.60	0.91	0.70	0.59	-0.70	0.92	0.90	0.84	0.87	0.90	0.90	0.93	-0.50	0.78	0.81	0.70	0.97	0.92	1.00	*	*	*
X	0.97	0.91	0.92	0.72	0.92	0.66	0.84	0.98	-0.87	0.89	0.42	0.81	0.64	0.80	0.70	0.75	-0.72	0.51	0.49	0.89	0.50	0.45	0.67	1.00	*	*
Y	0.82	0.77	0.68	0.49	0.96	0.44	0.67	0.92	-0.91	0.68	0.30	0.59	0.37	0.66	0.47	0.46	-0.87	0.40	0.26	0.82	0.24	0.12	0.39	0.83	1.00	*
Z	0.74	0.98	0.87	0.88	0.88	0.73	0.91	0.85	-0.92	0.93	0.71	0.82	0.89	0.97	0.93	0.88	-0.88	0.80	0.82	0.98	0.71	0.72	0.80	0.86	0.74	1.00

A: 株高; B: 茎粗; C: 鲜质量; D: 干质量; E: 可溶性糖含量; F: 维生素 C 含量; G: 可溶性蛋白含量; H: 游离氨基酸含量; I: 硝酸盐含量; J: 总硫代葡萄糖苷含量; K: 总酚含量; L: 类黄酮含量; M: 叶绿素 a 含量; N: 叶绿素 b 含量; O: 叶绿素 a+叶绿素 b 含量; P: 净光合速率; Q: 胞间 CO₂ 浓度; R: 气孔导度; S: 蒸腾速率; T: PS II 最大光化学效率; U: 玉米素含量; V: 赤霉素含量; W: 生长素含量; X: 脱落酸含量; Y: 内源 γ-氨基丁酸含量; Z: 谷氨酸含量。* 表示在 0.05 水平显著相关; ** 表示在 0.01 水平显著相关。

似。此外,外源 GABA 处理能够提高芥蓝叶片 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 和 qP ,显著降低 NPQ 值,说明 GABA 能提高芥蓝对光能的捕获和利用效率,减少能量的耗散,有利于把所捕获的光能尽可能地用于光合作用^[28],从而促进芥蓝生长。植物激素对植物的生长发育具有重要的调控作用。GABA 与生长素、脱落酸、赤霉素、细胞分裂素(CTK)之间具有相互调控的关系^[29]。一般情况下,赤霉素和生长素能促进植株的生长和发育^[30-31];玉米素能抑制叶绿素分解,促进气孔开放、叶片生长及叶绿体发育,延缓植株衰老^[32]。在植物生长发育的不同时期,各激素相互作用,共同调节植物生长发育及生理过程^[29]。研究结果表明,外源 GABA 可显著提高植物 IAA、茉莉酸(JA)、ABA、玉米素核苷(ZR)等内源激素的含量^[33]。本研究中,经 GABA 处理的芥蓝叶片中 ZT 含量、ABA 含量和 IAA 含量均有不同程度的增加,说明外源 GABA 处理可以增加芥蓝内源激素含量,从而促进芥蓝生长;而 125 mmol/L GABA 处理的 GA_3 含量显著低于 CK,表明较高浓度的 GABA 处理抑制芥蓝内 GA_3 的积累。

GABA 也是植物体内普遍存在的一种氨基酸,能直接被吸收利用,可为植株提供氮源,调节体内氮代谢,减少硝酸盐含量。GABA 通过降低氨基酸合成所用能量,提高可溶性糖、可溶性蛋白质和维生素 C 等的含量,从而改善蔬菜的营养品质^[29, 34]。本研究发现,外源 GABA 处理可明显提高芥蓝的品质,但存在一定的浓度效应。可溶性糖、可溶性蛋白质、维生素 C 和总硫代葡萄糖苷含量等是衡量芥蓝品质的重要指标。可溶性糖是植物光合作用的直接产物^[35],通过检测植株可溶性糖含量的变化,可以部分了解叶片光合产物的积累情况。外源 GABA 处理可显著增加芥蓝叶片和花茎中可溶性糖含量,随着处理浓度的增加,可溶性糖含量呈先增后减趋势,但均高于 CK,与张换焕等^[36]的研究结果相似。同时,植株叶片中约有 50% 的可溶性蛋白质是光合作用的关键酶^[35]。在本研究中,外源 GABA 喷施处理可提高芥蓝可溶性蛋白质含量,可溶性蛋白质含量提高时,可间接增强光合关键酶的活性,增强植株的光合能力。芥蓝叶片和花茎中维生素 C 含量在 50 mmol/L 和 75 mmol/L GABA 处理下均明显提高。外源 GABA 处理也可促进游离氨基酸在芥蓝叶片和花茎中的积累,芥蓝叶片中的游离氨基酸含量均高

于花茎,且 75 mmol/L 和 100 mmol/L GABA 处理下游离氨基酸积累量相对其他处理较高,弓瑞娟等^[37]研究发现外源 GABA 促进芥蓝中游离氨基酸的积累,与本研究结果相似。此外,不同浓度 GABA 处理降低芥蓝叶片和花茎中硝酸盐含量,这与李敬蕊等^[38]的研究结果相似。本研究还发现芥蓝中硝酸盐含量与游离氨基酸含量变化趋势相反,这主要是因为 GABA 加速了硝态氮的还原与转化,将植株体内积累的硝态氮转化为铵态氮以合成氨基酸^[39]。硫苷是一组含氮含硫的次级代谢物,其降解产物不仅与蔬菜的风味形成有关,还能降低癌症发生率^[40]。外源氨基酸处理能显著提高芥蓝中总硫代葡萄糖苷含量,促进维生素 C 和可溶性蛋白质的积累^[41]。本研究中,外源 GABA 处理显著提高芥蓝叶片和花茎中总硫代葡萄糖苷含量,75 mmol/L 和 100 mmol/L GABA 处理效果显著优于其他处理,这与周芷亦^[42]的研究结果相似,氨基酸是硫苷的合成前体,因此 GABA 中的碳氮骨架有助于硫苷的形成,但随 GABA 浓度的增加,硫苷含量逐渐下降,表明高浓度 GABA 可能抑制了芥蓝叶片和花茎中硫苷的积累。总酚和类黄酮是评价蔬菜品质的重要指标,但也能够起到清除自由基的作用^[43]。植物中多酚含量越高,自由基清除能力越强^[44]。在本研究中,随 GABA 浓度增加,芥蓝中类黄酮和总酚含量先增加后减少,不同浓度 GABA 处理均能不同程度地增加类黄酮和总酚含量,表明 GABA 处理能有效促进总酚和类黄酮的合成,多酚含量的增加可能是由于 GABA 促进了植物对必需营养元素吸收^[45]。

GABA 主要是谷氨酸在 GAD 催化下合成的, GABA 可通过分流进入三羧酸循环,作为替代呼吸底物参与植物能量供应^[46]。研究发现,内源性的 GABA 水平可以通过外源性 GABA 的应用来增加,但取决于 GABA 的浓度^[15]。在本研究中,外源 GABA 显著增加芥蓝叶片和花茎中内源 GABA 的浓度,75 mmol/L GABA 处理的芥蓝内源 GABA 浓度达到最大值。芥蓝中谷氨酸含量在多数浓度 GABA 处理下均显著高于对照,且 75 mmol/L GABA 喷施处理的效果较为显著。GAD 是 GABA 合成的关键酶,植株体内 GABA 水平受 GAD 活性的调节,外源 GABA 处理显著提高芥蓝叶片和花茎中 GAD 活性,随着处理浓度的增加,GAD 活性有所降低,可能是由于高浓度的 GABA 抑制 GAD 活性,进而抑制谷氨

酸转化为 GABA,此外,GAD 活性的增加促进芥蓝叶片和花茎中内源 GABA 的合成和积累,这与王贺^[47]的研究结果相似。因此,外源 GABA 条件下,GABA 支路中谷氨酸含量显著上升,提高 GAD 的活性,促使更多的谷氨酸合成 GABA,增强 GABA 支路的效率,进而调节植物的生长发育。此外,植物吸收的外源 GABA 通过 GAD 催化谷氨酸生成 α -酮戊二酸,从而为植物提供碳骨架,碳骨架与氮素合成氨基酸,从而提高蔬菜品质。

4 结 论

外源喷施适宜浓度 GABA (75 mmol/L) 可促进芥蓝生物量的积累,显著增加芥蓝叶片光合色素含量,增强光合作用,提高 ZT、GA₃、IAA、ABA 等内源激素含量,促进植株生长发育;显著促进叶片和花茎中维生素 C、可溶性糖、游离氨基酸及总硫代葡萄糖苷等的积累,促进酚类化合物的合成,降低硝酸盐含量,提高芥蓝的产量和品质;显著促进 GABA 和谷氨酸的积累,增强 GAD 活性,从而调控内源 GABA 代谢。

参考文献:

- [1] SUN B, LIU N, ZHAO Y T, et al. Variation of glucosinolates in three edible parts of Chinese kale (*Brassica alboglabra* Bailey) varieties [J]. Food Chemistry, 2011, 124(3): 941-947.
- [2] DENG M D, QIAN H M, CHEN L L, et al. Influence of pre-harvest red light irradiation on main phytochemicals and antioxidant activity of Chinese kale sprouts [J]. Food Chemistry, 2017, 222(5): 1-5.
- [3] 王 超. 甘蓝类蔬菜的营养与保健 [J]. 食品研究与开发, 2002, 23(5): 66-67.
- [4] RAMESH S A, TYERMAN S D, GILLIHAM M, et al. Gamma-Aminobutyric acid (GABA) signaling in plants [J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2016, 74(9): 1-29.
- [5] RASHMI D, ZANAN R, JOHN S, et al. γ -aminobutyric acid (GABA): biosynthesis, role, commercial production, and applications [J]. Studies in Natural Products Chemistry, 2018, 57: 413-452.
- [6] SHELPI B J, BOWN A W, ZAREI A. 4-Aminobutyrate (GABA): a metabolite and signal with practical significance [J]. Botany, 2017, 95: 1015-1032.
- [7] HIJAZ F, KILLINY N. Exogenous GABA is quickly metabolized to succinic acid and fed into the plant TCA cycle [J]. Plant Signaling & Behavior, 2019, 14(3): e1573096.
- [8] BATUSHANSKY A, KIRMA M, GRILLICH N, et al. Combined transcriptomics and metabolomics of *Arabidopsis thaliana* seedlings exposed to exogenous GABA suggest its role in plants is predominantly metabolic [J]. Molecular Plant, 2014, 7(6): 1065-1068.
- [9] SEFIKALHOR M, ALINIAEIFARD S, HASSANI B, et al. Diverse role of γ -aminobutyric acid in dynamic plant cell responses [J]. Plant Cell Reports, 2019, 38(8): 847-867.
- [10] HIJAZ F, NEHELA Y, KILLINY N. Application of gamma-aminobutyric acid increased the level of phytohormones in *Citrus sinensis* [J]. Planta, 2018, 248(4): 1-10.
- [11] LI Y F, FAN Y, MA Y, et al. Effects of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on photosynthesis and antioxidant system in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings under low light stress [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2017, 36(2): 436-49.
- [12] ÇEKİÇ F Ö. 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.
- [13] 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.
- [14] YANG L W, LI J R, GAO H B, et al. Effects of exogenous substances on active oxygen metabolism and photosynthesis in tomato seedlings under drought stress [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2012, 35(2): 18-24.
- [15] MA Y, WANG P, CHEN Z J, et al. GABA enhances physio-biochemical metabolism and antioxidant capacity of germinated hulless barley under NaCl stress [J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 231: 192-201.
- [16] 高俊凤. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [17] ZHANG Y T, JI J Z, SONG S W, et al. Growth, nutritional quality and health-promoting compounds in Chinese kale grown under different ratios of red: blue LED lights [J]. Agronomy, 2020, 10(9): 1248.
- [18] 李 静. 低温弱光下辣椒叶片中类胡萝卜素组分的变化及其品种耐性的关系研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- [19] MAO Y X, CHAI X R, ZHONG M, et al. Effects of nitrogen and magnesium nutrient on the plant growth, quality, photosynthetic characteristics, antioxidant metabolism, and endogenous hormone of Chinese kale (*Brassica alboglabra* Bailey) [J]. Scientia Horticulturae, 2022, 303: 111243.
- [20] HU X H, XU Z R, XU W N, et al. Application of γ -aminobutyric acid demonstrates a protective role of polyamine and GABA metabolism in muskmelon seedlings under Ca(NO₃)₂ stress [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, 92: 1-10.
- [21] KENNEDY A, BIVENS A. Method for analyzing underivatized amino acids using liquid mass spectrometry system [J]. Agilent Technol Appl Note, 2017, 12: 1-8.
- [22] BARTYZELL I, PELCZAR K, PASZKOWSKI A. Functioning of the γ -aminobutyrate pathway in wheat seedlings affected by osmotic

- stress [J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 47(2): 221-225.
- [23] KHANNA R R, JAHAN B, IQBAL N, et al. GABA reverses salt-inhibited photosynthetic and growth responses through its influence on NO-mediated nitrogen-sulfur assimilation and antioxidant system in wheat [J]. *Journal of Biotechnology*, 2021, 325: 73-82.
- [24] 黄 娟, 李兴发, 黄 山, 等. γ -氨基丁酸浸种对不同温度胁迫下黄瓜种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. *长江蔬菜*, 2014(12): 30-35.
- [25] LI X G, MENG Q W, JIANG G Q, et al. The susceptibility of cucumber and sweet pepper to chilling under low irradiance is related to energy dissipation and water-water cycle [J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(2): 259-265.
- [26] KALHOR M S, ALINIAEIFARD S, SEIF M, et al. Enhanced salt tolerance and photosynthetic performance: implication of γ -amino butyric acid application in salt-exposed lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 130: 157-172.
- [27] 李 武, 涂攀峰, 李光玉, 等. 叶面喷施 γ -氨基丁酸对糯玉米产量形成及光合特性的影响 [J]. *南方农业学报*, 2021, 52(4): 916-923.
- [28] 赵会杰, 邹 琦, 于振文. 叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用 [J]. *河南农业大学学报*, 2000, 34(3): 248-251.
- [29] 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.
- [30] KIM J I, MURPHY A S, BAEK D, et al. *YUCCA6* over-expression demonstrates auxin function in delaying leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62: 3981-3992.
- [31] RODRIGUES C, VANDENBERGHE L P D, OLIVEIRA J D, et al. New perspectives of gibberellic acid production: a review [J]. *Crit Rev Biotechnology*, 2011, 32: 263-273.
- [32] HA S, VANKOVA R, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, et al. Cytokinins: metabolism and function in plant adaptation to environmental stresses [J]. *Trends Plant Science*, 2012, 17: 172-179.
- [33] 王泳超, 郑博元, 顾万荣, 等. γ -氨基丁酸对盐胁迫下玉米幼苗根系氧化损伤及内源激素的调控 [J]. *农药学报*, 2018, 20(5): 607-617.
- [34] 高洪波, 李敬蕊, 章铁军, 等. 甘氨酸和谷氨酸与钼配施对生菜品质的影响 [J]. *西北植物学报*, 2010, 30(5): 968-973.
- [35] 付 蓉. γ -氨基丁酸对作物幼苗生长发育的影响 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [36] 张换换, 白明月, 夏秀英. γ -氨基丁酸对玻璃化胁迫下越橘试管苗生长及生理代谢的影响 [J]. *植物生理学报*, 2021, 57(3): 623-632.
- [37] 弓瑞娟, 卢凤刚, 夏庆平, 等. γ -氨基丁酸对生菜硝酸盐含量和营养品质的影响 [J]. *河北农业大学学报*, 2012, 35(3): 31-35.
- [38] 李敬蕊, 王 祥, 田 真, 等. 外源喷施不同浓度 γ -氨基丁酸对韭菜生长及氮代谢的影响 [J]. *浙江农业学报*, 2015, 27(9): 1563-1568.
- [39] 田 真, 李敬蕊, 王 祥, 等. 生菜硝酸盐还原酶基因的克隆及高氮水平下外源 γ -氨基丁酸对其表达和叶片硝酸盐含量的影响 [J]. *西北植物学报*, 2015, 35(6): 1098-1105.
- [40] 姚小桐, 张润芝, 许 宁, 等. 不同品种芸薹属蔬菜中硫代葡萄糖苷含量的比较分析 [J]. *北方园艺*, 2018(21): 30-36.
- [41] 林海鸣, 郑晓鹤, 周 军, 等. 硫代葡萄糖苷及异硫氰酸酯的抗癌和抗氧化作用进展 [J]. *中国现代应用药学*, 2015, 32(4): 520-528.
- [42] 周芷亦. GABA 联合 NaCl 调控西兰花芽苗叶黄素积累的研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021.
- [43] 何 锐, 谭 星, 高美芳, 等. 添加不同浓度海藻肥对水培芥蓝生长及品质的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2020, 26(11): 2051-2059.
- [44] SOKÓŁ-ŁETOWSKA A, OSZMIANSKI J, WOJDYLEO A. Antioxidant activity of the phenolic compounds of hawthorn, pine and skullcap [J]. *Food Chemistry*, 2007, 103(3): 853-859.
- [45] THIRUVENGADAM M, KIM S H, CHUNG L M. Influence of amphetamine, γ -aminobutyric acid, and fosmidomycin on metabolic, transcriptional variations and determination of their biological activities in turnip (*Brassica rapa* ssp. *rapa*) [J]. *South African Journal of Botany*, 2016, 103: 181-192.
- [46] JI J, SHI Z, XIE T T, et al. Responses of GABA shunt coupled with carbon and nitrogen metabolism in poplar under NaCl and CdCl₂ stresses [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 193: 110322.
- [47] 王 贺. 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺多胺, 脯氨酸代谢和 GABA 支路的调控作用 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2021.

(责任编辑:陈海霞)