

金天,徐月美,周高峰,等. γ -氨基丁酸对枳幼苗生长及矿质元素吸收的影响[J]. 华中农业大学学报, 2023, 42(6): 116-126.
DOI: 10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.06.015

γ -氨基丁酸对枳幼苗生长及矿质元素吸收的影响

金天¹, 徐月美¹, 周高峰^{1,2}, 管冠^{1,2}, 姚锋先^{1,2}, 刘桂东^{1,2}

1. 赣南师范大学生命科学学院, 赣州 341000; 2. 国家脐橙工程技术研究中心, 赣州 341000

摘要 为明确外源 γ -氨基丁酸(GABA)对枳幼苗生长发育与矿质元素吸收的调控作用, 采用营养液培养方式, 设置G1(0.01 mmol/L)、G2(0.05 mmol/L)、G3(0.1 mmol/L)、G4(0.5 mmol/L)、G5(1 mmol/L)5个GABA浓度梯度处理, 分析不同浓度下GABA对枳幼苗生长、根系形态及矿质营养吸收的影响。结果显示, 低浓度GABA(0.01、0.05、0.1 mmol/L)对枳幼苗株高、总根长和生物量积累无明显影响, 但根系形态发生明显变化, 根表面积和根体积增加; 高浓度GABA(0.5、1 mmol/L)则对枳幼苗生长及根系发育起抑制作用, 0.5 mmol/L GABA浓度时总根长、主根长及侧根长显著降低, 浓度高至1 mmol/L时会进一步抑制株高和生物量的积累, 并显著降低根表面积。低浓度的GABA能促进枳幼苗根系中N、P、Ca、B、Mo含量, 提高茎中K含量和叶中P含量, 并提高N、P、K、Mo的单株积累量; 而高浓度GABA会减少枳幼苗各器官矿质元素(N除外)含量, 抑制枳幼苗的养分积累。以上结果表明, 外源GABA对枳幼苗根系生长及矿质营养元素吸收的影响呈“低浓度促进, 高浓度抑制”趋势, 适宜浓度的GABA能够促进枳幼苗根系发育, 增加根系养分吸收面积, 有利于矿质元素的积累与向上运输, 其中最适浓度为0.05~0.1 mmol/L; 浓度过高时则使枳幼苗的正常生长及矿质元素吸收受阻。

关键词 枳; GABA; 矿质元素; 根系生长; 柑橘

中图分类号 S666 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)06-0116-11

柑橘是世界上广泛栽培的重要经济果树之一, 自改革开放以来, 我国柑橘产业迅速发展, 目前种植面积及产量均居世界首位^[1]。中国柑橘主要种植于南方红壤丘陵地区, 立地条件相对较差, 加之柑橘在生长过程中时常遭受高温、季节性干旱、病虫害等胁迫, 严重影响其正常生长发育, 对柑橘产量与品质造成负面影响^[2-3]。柑橘通常采用嫁接繁殖, 选择具有良好性状的砧木可以促进柑橘的生长发育、提高产量并增强抗逆性^[4]。而外源施用调节物质可以有效促进植物的发育、养分吸收以及提高逆境耐受性, 且该手段简便、低成本, 在果树生产中广泛应用^[5]。枳 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] 是中国柑橘栽培常用的砧木之一, 因此, 探究外源调节物质对枳生长发育规律和养分吸收的调节, 对提高柑橘产量、促进柑橘产业发展具有一定的理论意义和实际价值。

γ -氨基丁酸(γ -aminobutyric acid, GABA)是一种普遍存在于生物体内的四碳非蛋白氨基酸, 70多年前首次于马铃薯中被发现^[6]。植物中的GABA主

要是由谷氨酸(glutamate, Glu)经谷氨酸脱羧酶(glutamate decarboxylase, GAD)脱羧合成, 随后进入线粒体在GABA转氨酶(GABA-transaminase, GABA-T)作用下生成琥珀酸半醛(succinic-semialdehyde, SSA), SSA再由琥珀酸半醛脱氢酶(SSA dehydrogenase, SSADH)催化生成琥珀酸进入三羧酸(tricarboxylic-acid, TCA)循环或电子传递链^[7-8]。GABA是重要的逆境响应物质, 可作为代谢物或信号分子来调节植物生理过程以响应胁迫。Ji等^[9]的研究表明, 短期NaCl和CdCl₂胁迫可以激活植物中的GABA支路, 同时上调多种氨基酸水平, 从而增加细胞渗透势, 减轻TCA循环受损导致的代谢紊乱。GABA还能调节保卫细胞中的阴离子转运蛋白ALMT9, 从而影响气孔开合, 降低水分蒸散, 提高植物水分利用效率和抗旱性^[10]。此外, 越来越多的研究发现, GABA对植物的生长发育也有一定的调控作用。Palanivelu等^[11]发现, 低浓度的GABA能刺激花粉管的伸长, 高浓度的GABA则起相反作用; 不仅

收稿日期: 2023-09-28

基金项目: 国家自然科学基金项目(32160746); 江西省自然科学基金重点项目(20212ACB205008)

金天, E-mail: 1211016004@gnnu.edu.cn

通信作者: 刘桂东, E-mail: liuguidong@gnnu.edu.cn

如此,花粉管中形成的GABA梯度对花粉管的导向也具有重要作用。内源性GABA的积累可以通过影响代谢、激素稳态和信号级联响应,负调控杨树不定根的形成和生长^[12]。Molina-Rueda等^[13]的研究则表明,GABA在松树幼苗的茎中主要分布于维管组织,并在新分化的木质部细胞中呈现梯度分布,这可能与木质部细胞的分化程度有关;该研究还表明,GABA可能通过调节根的细胞内外pH平衡而抑制根细胞伸长。

矿质营养元素是植物生长发育过程中所必需的基本物质,其在植物体内发挥着多种生理功能,如参与构成细胞结构、调节酶的活性、维持电化学平衡、影响光合作用和能量代谢、合成激素等^[14]。GABA可通过影响植物对矿质元素的吸收,从而调控植株生长发育。Yang等^[15]的研究表明,添加GABA可以增加枇杷幼苗中的N、P、K含量,提高植株的养分吸收能力,促进植株生长。外源GABA处理也能减轻根际酸化,促进过量 NH_4^+ 条件下水稻对Ca、Mg、Fe、Zn吸收,缓解 NH_4^+ 中毒症状^[16]。此外,对不同植物而言,促进生长及缓解胁迫的最适GABA浓度有所不同,如缓解干旱胁迫下玉米幼苗生长的最适GABA浓度为1 mmol/L^[17],而对于垂穗披碱草而言,0.5 mmol/L GABA处理对促进NaCl胁迫下的种子萌发和幼苗生长效果最佳^[18],然而,前人的研究多集中于GABA在植物抗逆中的积极作用,且大多数研究对象为玉米、水稻、大麦等草本作物,有关外源施用GABA对正常生长条件下的多年生木本植物生长发育影响的报道却很少,不同浓度GABA对柑橘砧木生长发育和矿质营养吸收的调控效应更是未见报道。因此,本研究以实生枳幼苗为研究材料,设置不同浓度的GABA处理,对枳幼苗生长指标及不同部位矿质元素含量进行测定,明确不同浓度GABA对枳幼苗生长发育的影响,以期为GABA应用于柑橘生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本试验以枳 [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] 实生幼苗为试验材料。选取当年新鲜饱满的枳种子在纯水中浸泡过夜,用5%的次氯酸钠消毒15 min,75%乙醇消毒90 s,去离子水冲洗干净后播撒于湿润纱布上,置于温度为28℃的黑暗培养箱中催芽。种子露白后移入0.6%的琼脂块中于恒温光照培养箱(光合

有效辐射为200~220 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,光暗时间为16 h/8 h,温度30℃)中生长。

1.2 试验设计

试验于赣南师范大学温室进行。待恒温光照培养箱中的幼苗长至3~5片真叶后,选取长势一致的幼苗移入1 L塑料水培盒中进行水培。正式处理前,以1/2全营养液对枳幼苗进行为期10 d的预培养,使其适应水培环境。水培营养液组成为:1.5 mmol/L KNO_3 、1 mmol/L $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 、0.5 mmol/L MgSO_4 、0.14 mmol/L Na_2HPO_4 、0.32 mmol/L NaH_2PO_4 、4.5 $\mu\text{mol}/\text{L}$ MnCl_2 、0.8 $\mu\text{mol}/\text{L}$ ZnSO_4 、0.15 $\mu\text{mol}/\text{L}$ CuSO_4 、0.1 $\mu\text{mol}/\text{L}$ Na_2MoO_4 、25 $\mu\text{mol}/\text{L}$ EDTA-Fe和10 $\mu\text{mol}/\text{L}$ H_3BO_3 ,用NaOH或HCl调节营养液pH维持在5.8~6.2。

预培养结束后开始正式处理,试验设GABA 0.01 mmol/L (G1)、0.05 mmol/L (G2)、0.1 mmol/L (G3)、0.5 mmol/L (G4)和1 mmol/L (G5)5个浓度处理,以不加GABA的纯营养液作为对照(CK)。所用水培盒容积为1 L,每个处理3盒重复,每盒5株幼苗。气泵每2 h通气20 min,每3 d更换营养液1次,处理30 d后取样测定相关指标。

1.3 测定指标与方法

1) 生长指标测定。每个处理随机选取12株幼苗用于测定生长指标。将幼苗分为根、茎、叶3个部分,用超纯水清洗干净,擦干表面水分后称鲜质量。用直尺测定株高和主根长度,根系扫描仪(Expression 10000XL 1.0, Epson Corporation, Japan)扫描根系图像并用WinRhizo Pro(S) v. 2009c软件对总根长、根表面积、根体积、平均直径及根尖数进行分析。

2) 幼苗形态观察。对每个处理幼苗整体生长状况、幼苗单株及根系形态进行拍照;并切取1 cm幼苗根尖置于体式显微镜下,观察不同处理下的根尖形态。

3) 矿质元素含量测定。将样品放入烘箱中烘干并磨碎。称取干样0.10 g左右于坩埚中,置于电炉上碳化直至无黑烟,再转入马弗炉中550℃灰化6 h,待冷却后加入5 mL 5% HNO_3 溶解,用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS, Agilent 7900, USA)测定P、K、Ca、Mg、B、Cu、Fe、Zn、Mn、Mo含量。全氮采用 H_2SO_4 - H_2O_2 消煮,全自动智能化学分析仪(Smartchem200, FR)测定N含量。

1.4 数据处理

使用SPSS 22.0统计软件进行差异显著性分析,

采用Microsoft Excel 365绘制图表。

2 结果与分析

2.1 外源 GABA 对枳幼苗生长的影响

对枳幼苗进行不同浓度的 GABA 处理 30 d 后, 整体生长情况如图 1A 所示, 可以看出低浓度 GABA 处理下的枳幼苗整体生长与 CK 相比差异不大, 但高浓度 (G4、G5) 处理下幼苗根系发达程度显著降低。从生长指标上来看 (图 1B、C、D、E), 低浓度的 GA-

BA 处理对枳幼苗的株高、总根长及总鲜质量无明显影响, 总干质量则在 G2 处理下与 CK 相比显著增加了 9.3%; 而 GABA 浓度达 G4 处理 (0.5 mmol/L) 时, 枳幼苗总根长开始显著降低, 当浓度继续升高至 G5 处理时, 枳幼苗的株高、总根长、总鲜质量及总干质量均显著降低, 与 CK 相比分别降低了 8.5%、37.9%、20.7% 和 19.2%。由此可见, 低浓度的外源 GABA 处理对枳幼苗生长无明显影响, 而浓度过高时则会起抑制作用, 尤其抑制了总根长度。

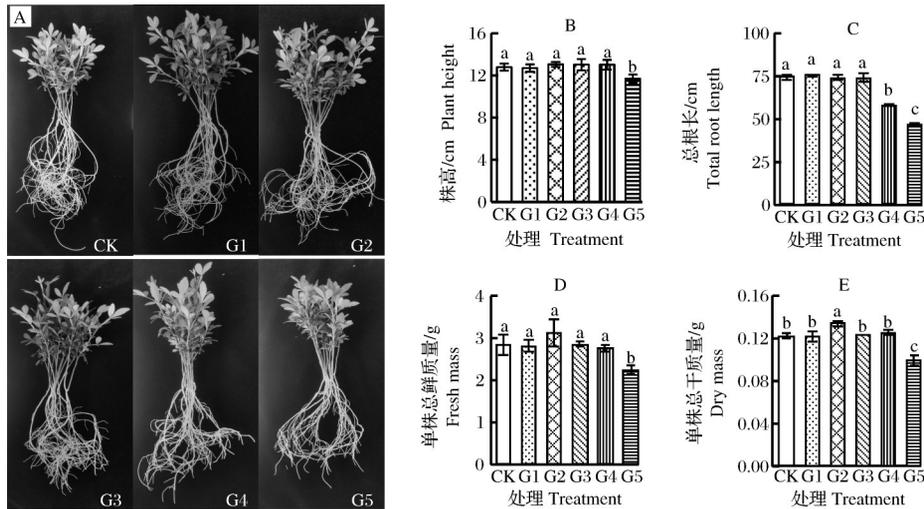


图 1A 中用于形态拍照的幼苗株数为每处理 12 株。The number of plants used for photography was 12 plants per treatment. 不同小写字母表示枳幼苗在不同处理下存在显著差异 ($P < 0.05$), 下同。Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between different treatments. The same as below.

图 1 不同浓度外源 GABA 处理下枳幼苗生长情况

Fig.1 Growth of trifoliate orange seedlings treated with different concentrations of exogenous GABA

2.2 外源 GABA 对枳幼苗根系形态的影响

外源添加 GABA 明显改变了枳幼苗的根系形态。由图 2A 可知, 从 G2 处理开始, 随着 GABA 浓度的升高, 主根长度逐渐缩短, 但直径明显增加, 且侧根发生位置更加向根尖靠近。根系形态指标的测量结果表明, G4、G5 处理的幼苗主根长和侧根长与 CK 相比显著下降, 主根长分别降低了 24.5%、26.0%; 侧根长则分别降低了 21.2%、43.2%, 说明 GABA 抑制了根系的伸长生长, 这种抑制作用随着 GABA 浓度的升高逐渐增强 (图 2B、C)。低浓度的 GABA 提高了根表面积、根体积, 且于 G2 处理下增幅达到最大, 之后逐渐降低 (图 2D、E); 各浓度 GABA 处理均增加了根平均直径 (图 2F), 这说明 GABA 通过促进根系增粗提高了根表面积和根体积, 但同时由于高浓度 GABA 对根系长度的抑制, 导致 G4、G5 处理的根表面积和根体积呈下降趋势。从根尖数来看, 除 G3 处理的根尖数与 CK 相比无显著差异外, 其余处理

的根尖数均显著减少 (图 2G)。结合对根系的观察结果, GABA 主要促进了根系下端 (靠近根尖位置) 侧根的萌发, 但整体的侧根数有所减少。

2.3 外源 GABA 对枳幼苗根矿质元素含量的影响

由图 3 可知, 不同浓度外源 GABA 处理均能显著提高枳幼苗根中的 N 含量, 与 CK 相比分别增加了 10.9%、11.7%、14.5%、47.1%、51.8%。P 和 Mo 在根中的含量随着 GABA 浓度的增加而上升, 到 G3 处理时达到最高值, 较 CK 分别增加了 23.8% 和 98.7%, 之后逐渐降低; K 和 Mn 含量同样呈现随 GABA 浓度“先升高后降低”的规律, 但最高值出现在 G2 处理, 较 CK 分别增加了 9.2% 和 24.0%。当 GABA 浓度达到 0.5 mmol/L (G4 处理) 后, 大部分矿质元素含量均呈降低趋势, 但 Ca、Mg、Cu、B、Zn 含量在 G5 处理下又重新升高。

2.4 外源 GABA 对枳幼苗茎矿质元素含量的影响

茎中不同矿质元素含量对外源 GABA 的响应有

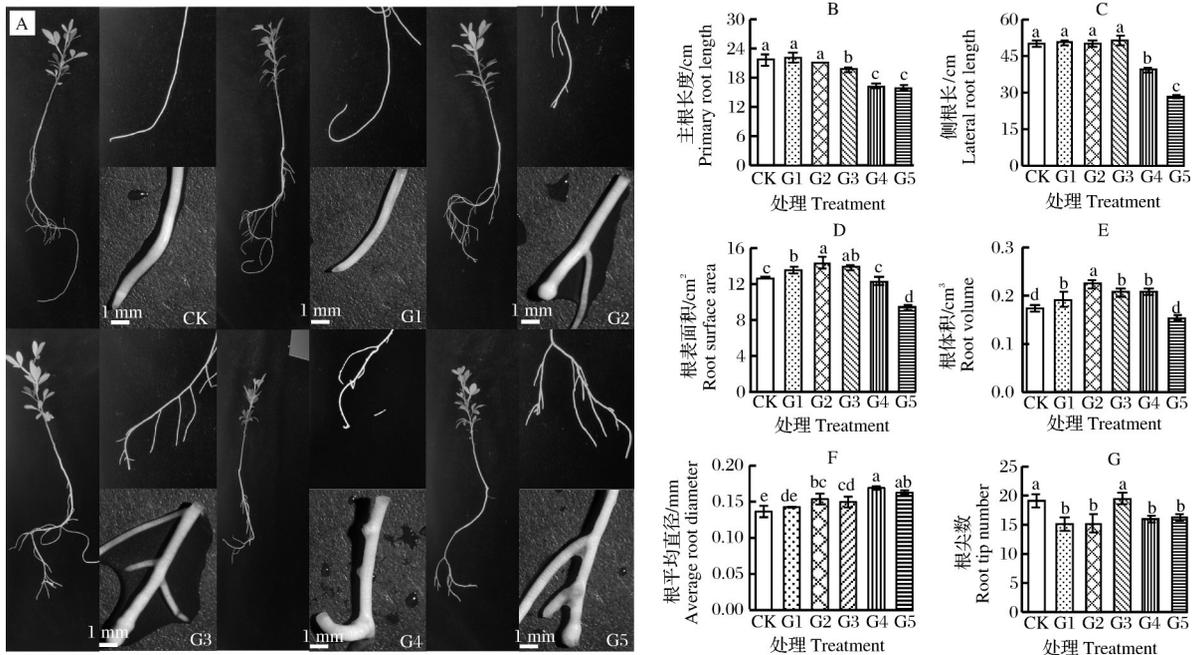


图2 不同浓度外源GABA处理下枳幼苗根系形态变化

Fig.2 Morphological changes of roots of trifoliate orange seedlings treated with different concentrations of exogenous GABA

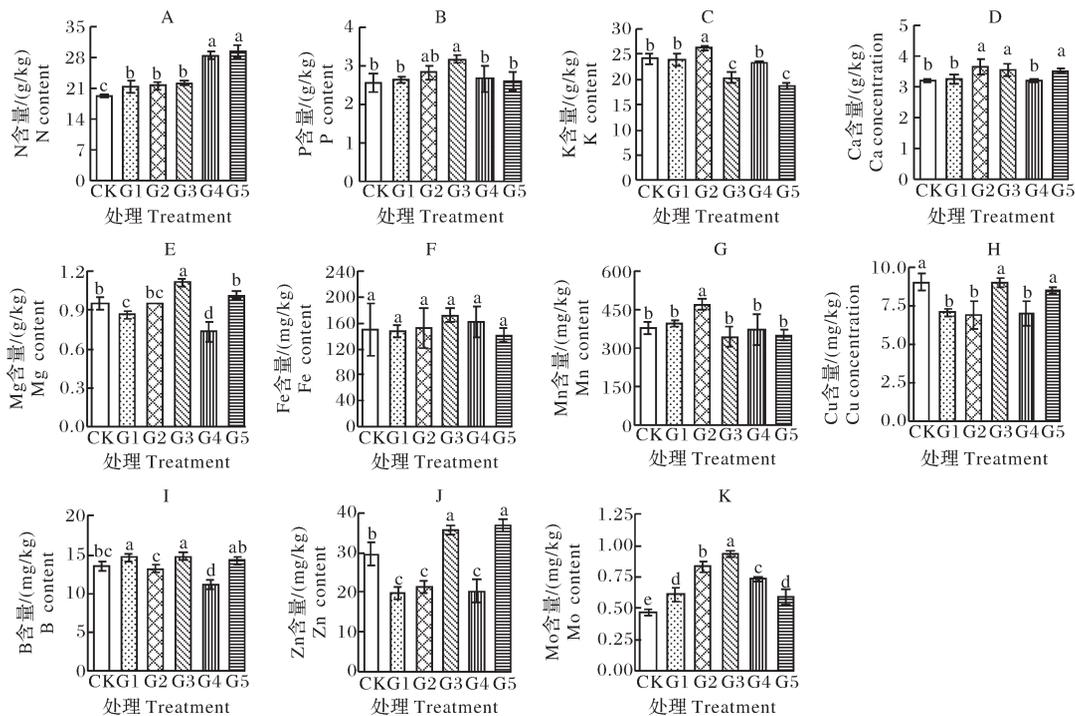


图3 不同浓度外源GABA处理下根中矿质元素含量

Fig.3 Content of mineral elements in roots treated with different concentrations of exogenous GABA

所差异。由图4可知,G1—G3处理显著促进了茎中K含量,与对照相比分别增加了9.9%、10.5%、4.7%;G2处理促进了Mo含量,G3处理则显著提高了N、P、B含量。Fe、Cu、Zn则随着GABA浓度的升高而先下降后增加,其中Fe含量在G2处理下降幅最大,

与CK相比降低了35.0%;Cu和Zn含量在G3处理时降低最多,较CK分别降低了56.8%和31.9%。Ca和Mg含量在G1—G3处理下变化不大,但当GABA浓度继续升高,即G4、G5处理时显著降低;Mn含量对GABA浓度的增加更为敏感,除G1处理下的Mn含

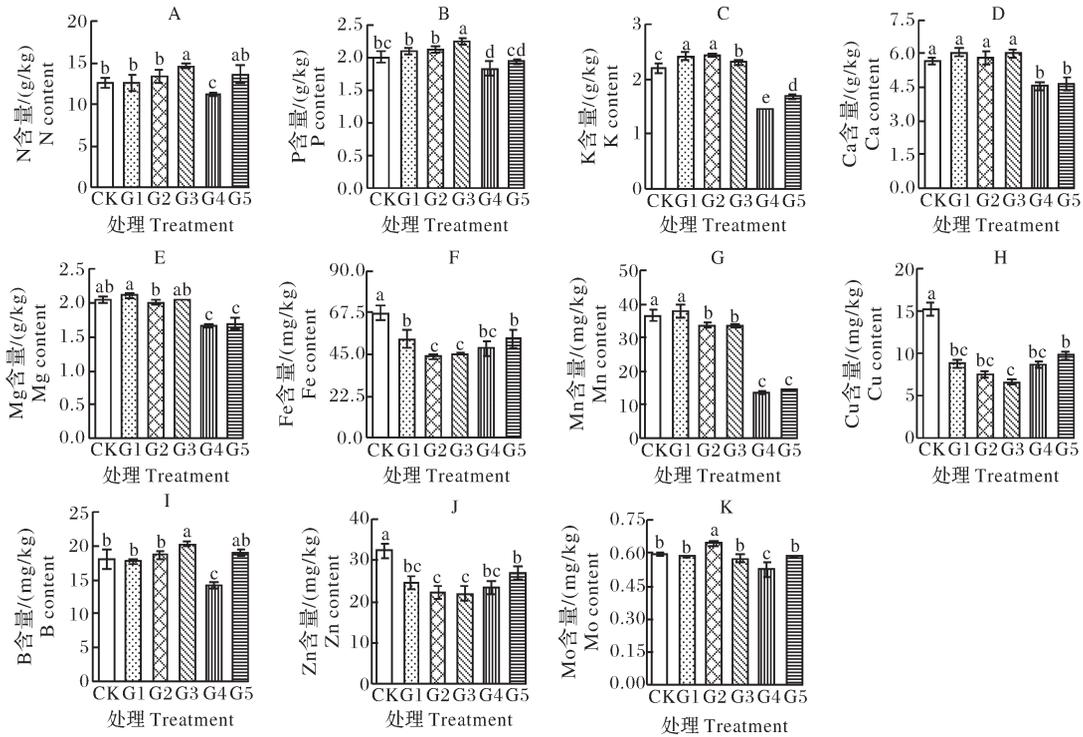


图4 不同浓度外源GABA处理下茎中矿质元素含量

Fig.4 Content of mineral elements in stems treated with different concentrations of exogenous GABA

量与CK无显著差异外,其余GABA处理均显著降低了茎中Mn含量,且在G4、G5处理时,Mn含量急剧下降,较CK分别降低了63.0%和60.5%。

2.5 外源GABA对枳幼叶矿质元素含量的影响

由图5可知,外源GABA在低浓度时对叶中多数矿质元素含量的影响不大,但在高浓度时起明显

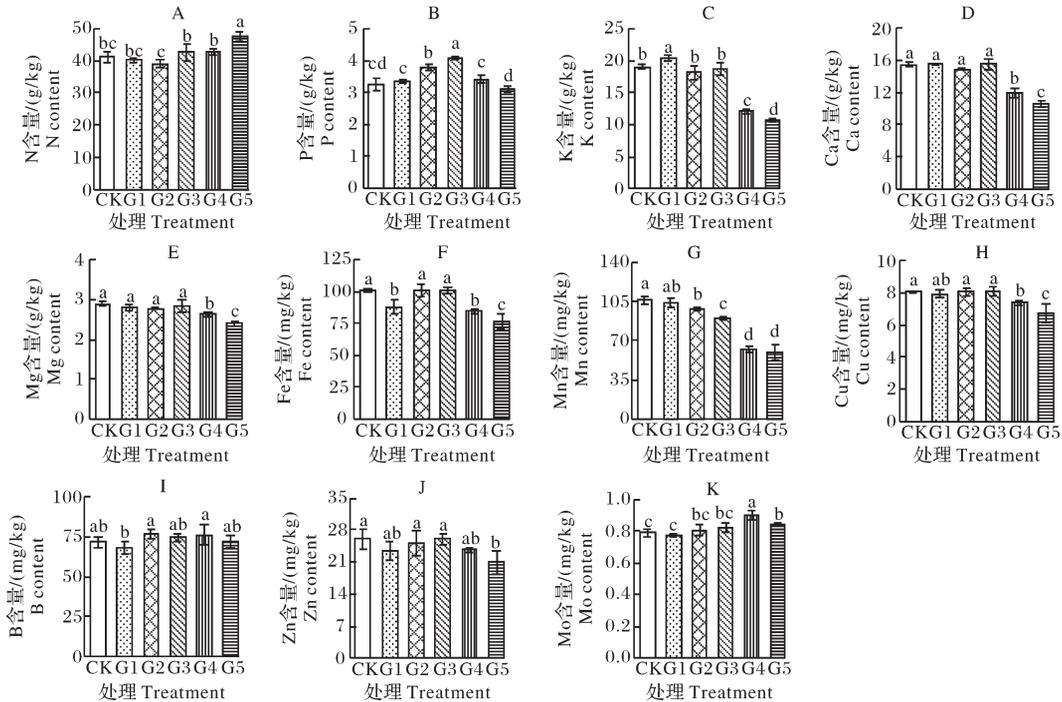


图5 不同浓度外源GABA处理下枳幼叶矿质元素含量

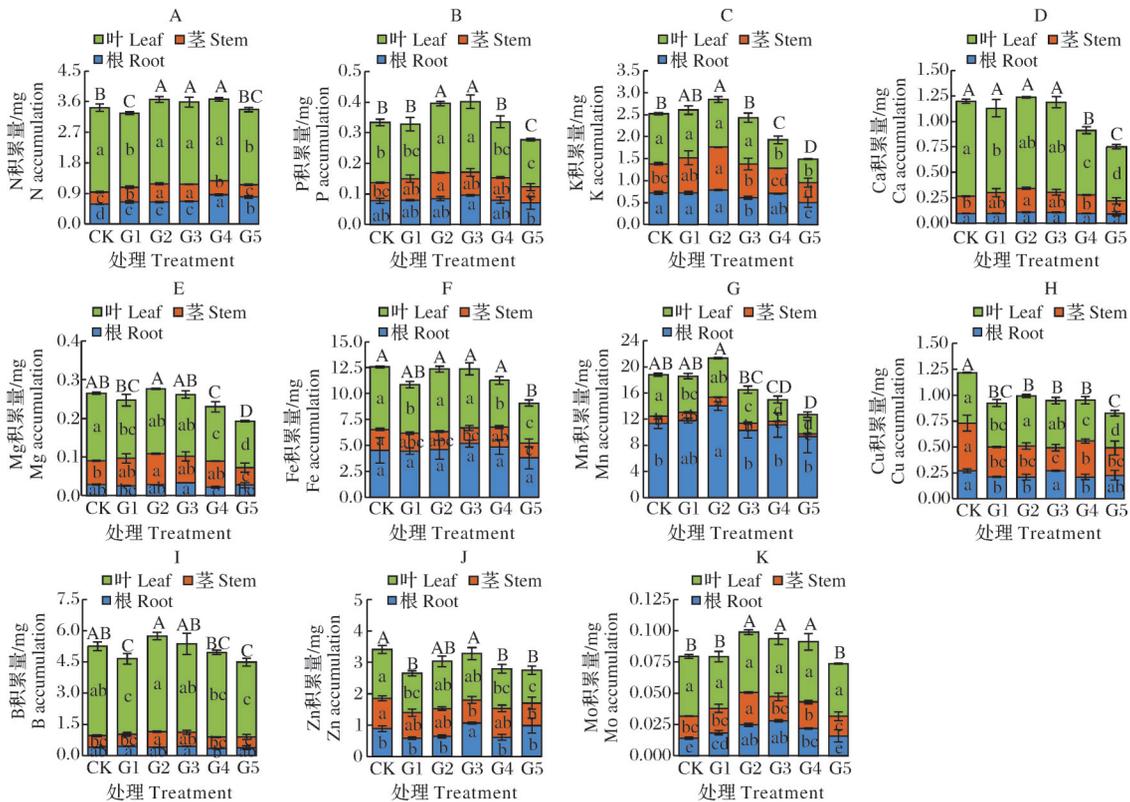
Fig.5 Content of mineral elements in leaves treated with different concentrations of exogenous GABA

抑制作用,如K、Ca、Mg、Cu、Zn、Fe含量在G4、G5处理下显著降低。P含量先随GABA浓度的升高而增加,于G3处理时增幅最大,之后逐渐减少至与CK无显著差异。叶中Mn含量与茎中Mn含量的变化相似,均于G2处理开始减少至与CK具显著差异。N和Mo含量则与其他元素不同,随着GABA浓度的升高呈逐渐增加趋势。叶中B含量无明显变化。

2.6 外源GABA对枳幼苗矿质元素积累和分配的影响

由图6可知,G2—G4处理显著提高了N在枳幼苗中的积累量,并于G4处理时单株积累量达最

高,较CK增加了7.3%。低浓度的GABA对枳幼苗P、K、Mn单株积累量有一定的促进作用,其中P单株积累量在G3处理下最高,较CK增加了20.2%;K和Mn单株积累量则在G2处理下达到最高值,与CK相比分别增加了13.0%和13.3%。G1处理下的Ca、Mg、Fe、Cu、B、Zn、Mo单株积累量有不同程度的下降,Cu、B、Zn单株积累量与CK相比差异达显著水平,Ca、Mg、Mn、Mo的积累量下降不明显;之后随着GABA浓度的升高,这些元素的单株积累量又逐渐增加,而当GABA浓度过高,即G5处理时,除Mo以外的微量元素单株积累量又会显著降低。



柱外不同大写字母表示单株元素积累量处理间差异显著 ($P < 0.05$); 柱上不同小写字母表示同一部位元素积累量处理间差异显著 ($P < 0.05$)。Different capital letters outside the columns indicate significant difference in element accumulation of individual plant between treatments ($P < 0.05$); different lowercase letters on the columns indicate significant difference in the amount of element accumulation in the same organ ($P < 0.05$).

图6 不同浓度外源GABA处理下枳幼苗单株矿质元素的积累和分配

Fig.6 Accumulation and distribution of mineral elements in trifoliate orange seedlings treated with different concentrations of exogenous GABA

从各处理枳幼苗不同器官的元素积累量来看,除Mn主要在枳幼苗根系中积累外,N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、B、Zn、Mo在叶中积累量最大。进一步分析元素的分配特征,发现低浓度GABA处理减少了根系中K的分配比,而高浓度(G4和G5)处理则促进了

K向根中的分配;N、P、Ca、Mg、Fe、Mn在根系中的分配比在各浓度GABA处理下都有所升高;Cu和Zn在G1、G2处理下根系分配比例降低,G3处理下增加,G4处理时再次下降,G5处理下又升高;B根系分配比例在G1、G3、G4处理下升高,G2、G5处理时降

低;Mo则随着GABA浓度的增加,在根中的分配比例也随之升高,并于G3处理下达到最高,之后降低。各浓度GABA处理都促进了P、K、Ca、Mg向茎中的分配,但对Fe、Mn、Cu向茎中的分配起抑制作用;茎中N、B、Zn、Mo的分配比则随着GABA浓度的增加呈先上升后下降的趋势。各浓度GABA处理下的N、P、K、Ca、Mg、Mn、B、Zn向叶中的分配比均有所减少,但促进了Cu向叶中的分配;G1、G2处理下的Mo在叶中的分配比例减少,但从G3处理开始呈上升趋势。

2.7 枳幼苗不同部位矿质元素的主成分分析

为进一步明确外源GABA处理下枳幼苗各部位的元素组成差异,分别对根、茎、叶的矿质元素进行主成分分析(图7)。根中第一主成分(PC1)和第二主成分(PC2)累积贡献率为61.3%,其中PC1能够解释总体数据37.6%的变异,非常明显地将G3处理与

其余处理区分开,其中G3与G4处理分布距离最远,差异最大;PC2则解释了总体数据23.7%的变异,将G2处理与其他处理区分开。茎中PC1能够解释总体数据51.4%的变异,明显把G1、G2、G3与G4处理区分开;PC2解释了总体数据27.6%的变异,把CK与GABA处理区分开;其中G1、G2、G3处理分布范围有所重叠,G4、G5处理分布范围距离较近。叶中PC1和PC2累积贡献率为80.2%,其中PC1能够解释总体数据64.7%的变异,将G4、G5处理与其他处理区分开;PC2则解释了总体数据15.5%的变异,把G1与G2—G4处理明显区分开。此外,除根中G5处理与CK分布范围有所重合外,各部位中都能明显将GABA处理与CK区分开来。上述结果表明,外源GABA处理导致枳幼苗不同部位的矿质元素含量均出现差异性变化,且不同浓度的GABA产生的影响也有所不同。

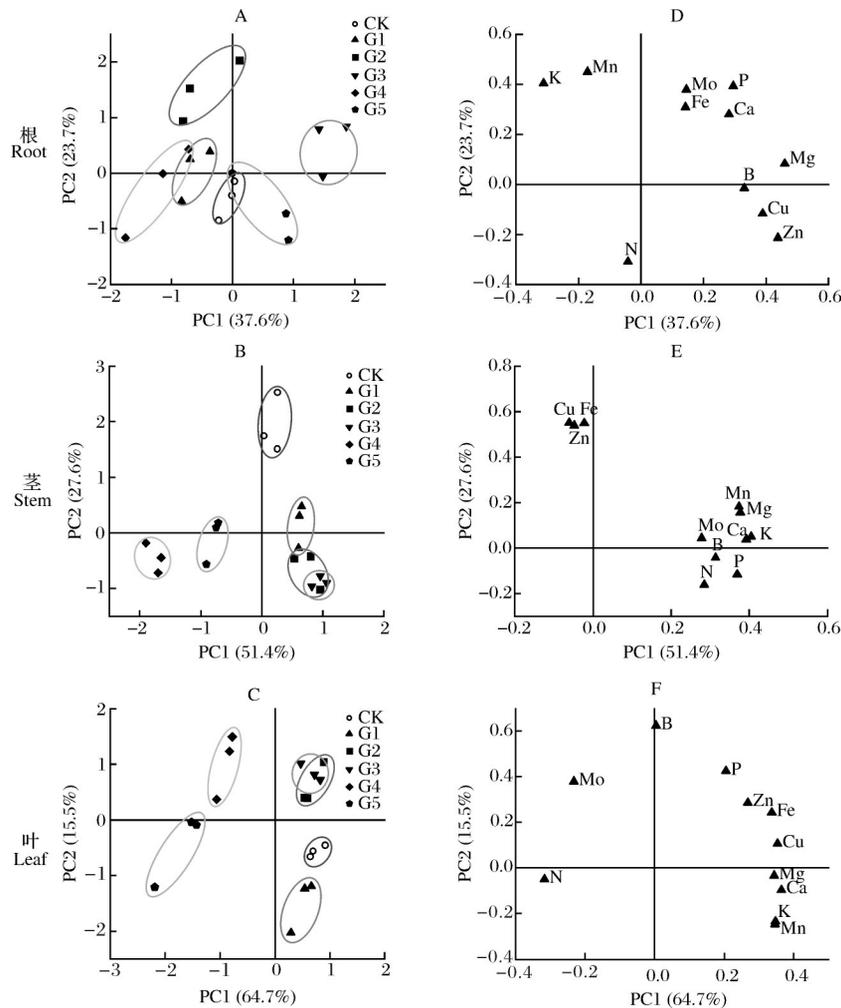


图7 不同浓度外源GABA处理矿质元素主成分分析得分图(A—C)与载荷图(D—F)

Fig.7 The score plot (A-C) and loading plot (D-F) from principal component analysis of the mineral elements in different concentrations of exogenous GABA treatments

3 讨论

植物的形态指标和生物量可以衡量植物的生长发育状况。本研究中,不同浓度GABA处理对枳幼苗地上部株高、根系形态及生物量积累的影响有所差异。测定结果表明,较低浓度的GABA处理对枳幼苗根系长度无明显影响,而高浓度会明显降低主根及侧根长度,这可能是由于过量积累的GABA影响了细胞壁相关基因表达,从而导致根系细胞伸长缺陷,主根伸长受阻^[19]。外源GABA处理还增加了枳幼苗根平均直径,根体积、根表面积则随着GABA浓度的升高呈先上升后下降的趋势,这说明外源GABA对根系增粗有促进作用,但由于根系伸长生长被抑制,导致在高浓度GABA处理时,尽管根直径增加,根表面积和根体积却有所降低,这与强斌斌等^[20]对大豆进行GABA处理后得出的研究结果相一致。此外,本研究还发现,经GABA处理后的枳幼苗根尖位置有侧根形成,这可能是GABA通过调节生长素合成、转运基因表达使生长素在根尖积累^[21],从而促进了根尖侧根原基的形成^[22]。Seifkalthor等^[23]的研究表明,25 $\mu\text{mol/L}$ GABA能够显著提高玉米茎和根的鲜、干质量,而50 $\mu\text{mol/L}$ GABA处理对玉米生物量积累的促进作用有所降低。本试验中,各处理下不同部位的鲜、干质量变化趋势大致相同,除根干质量在0.05 mmol/L GABA处理时降低外,枳幼苗根、茎、叶鲜质量和茎、叶干质量的积累在0.05 mmol/L处理下均有所增加,且茎和叶生物量的增幅更为明显。而高浓度的GABA(0.5和1 mmol/L)对枳幼苗的形态发育和生长都为抑制作用,这表明低浓度的GABA可能通过调节植物体内氨基酸和有机酸代谢等方式促进了植物生长^[24],而当GABA浓度过高时,则会造成植物代谢紊乱,起到抑制作用。

N、P、K是植物生长发育过程中最重要的三大矿质营养元素,其在植物体内的吸收与分配对植物新陈代谢及产量品质具有重要意义^[25]。N在植物体内占干质量的1%以上,是含量最高的矿质营养元素。N参与组成植物中蛋白质、叶绿素、激素等物质,还具有能量转化、信号转导等作用^[26-27]。P是植物体内许多重要有机化合物不可或缺的组分,在糖类代谢、蛋白质代谢和脂肪代谢中起重要作用^[28]。K在植物中并不直接参与构成组织或结构,但能活化多种生理过程中的酶活性,是重要的酶辅助因子,同时也是维持膜电位平衡的主要阳离子^[29]。本试验结果表明,

外源加入GABA处理明显促进了枳幼苗中N、P、K的积累,这说明外源添加GABA可作为氮源来提高枳幼苗中的N含量,而N含量的适当升高能够促进P、K的吸收和积累^[30],这与Yang等^[15]对枇杷的研究结果相一致。然而,杨志坚等^[31]的研究发现,当外源N输入过量时,会导致大量N滞留在植物体内,使植株处于“奢侈”状态,P吸收被抑制,并降低K的利用效率。本研究中高浓度GABA对枳幼苗P、K积累的抑制作用也证明了此结论。植物体内的Ca有助于稳定细胞膜、参与构成细胞壁,还能与钙调蛋白(CAM)结合从而起“第二信使”作用^[32]。Mg是叶绿素的组成成分之一,其含量与光合作用直接相关,还能激活多种酶的活性,影响植物的代谢进程^[33]。外源GABA处理对枳幼苗整株的Ca、Mg积累无明显影响,但0.05 mmol/L GABA处理显著提高了茎中Ca、Mg的积累量,这表明适宜浓度的GABA处理能够促进Ca、Mg向地上部分运输,以提高光合作用并促进地上部分的生长,这与生长指标的测定结果一致。

相较于大量元素,植物对微量元素的需求量很少,但微量元素在多种生物合成过程中承担着重要角色,参与多种催化剂和植物有效成分构成。GABA对植物微量元素的积累有明显影响。植物中的Fe通过可逆的氧化还原反应参与电子转移,是从呼吸到光合作用中的重要角色^[34];Zn是仅次于Fe的第二金属辅助因子,决定了近10%的蛋白质结构和催化功能的核心^[35]。本研究中,外源GABA对枳幼苗Fe和Zn的积累与分配产生的影响呈现一致性,这可能与Fe调节转运体与Zn调节转运体的活性之间存在一定的关系,与Fe、Zn存在明显的协同效应有关^[36]。此外,外源GABA处理下的枳幼苗Mo单株积累量显著增加,但Cu积累量显著降低,Mn积累量在GABA浓度高于0.1 mmol/L后也开始降低,这可能是由于GABA对铝活化的苹果酸转运蛋白(ALMT)起负调控作用,GABA含量的升高会使ALMT活性降低,苹果酸外排被抑制,从而导致根际pH上升,更有利于Mo的吸收^[37-38],而Mo与Cu、Mn间存在拮抗作用,因此Cu、Mn积累量随着Mo积累量的上升而降低;Mo和B之间的协同作用则促进了B的积累^[39]。

主成分分析结果进一步展现了各处理对枳幼苗不同部位元素含量的影响。根、茎、叶主成分分析中,G2、G3处理与其他处理明显区分开,而从元素含量的测定结果来看,G2、G3处理下大部分矿质元素

含量显著升高,这表明0.05和0.1 mmol/L GABA能促进枳幼苗各部位对矿质元素的吸收,有利于植株生物量的积累并促进植株发育;G4和G5处理的分布区域相距较近甚至有所重叠,说明0.5及1 mmol/L GABA作为高浓度处理对枳幼苗养分吸收起抑制作用,因此,影响了植株尤其是根系的正常生长,而根系养分吸收能力的降低则会进一步阻碍枳幼苗对矿质元素的吸收。此外,高浓度GABA处理下茎和叶中矿质元素含量的下降较根更为明显,说明高浓度GABA对枳幼苗矿质元素的影响主要体现在抑制根系养分的向上运输,而非抑制根系的吸收能力,这与Zhu等^[40]在水稻中的研究结果相一致。综上所述,外源施用低浓度的GABA能增加枳幼苗根表面积和根体积,促进根系发育,并能提高枳幼苗对部分必需矿质元素的吸收与积累,其中0.05~0.1 mmol/L GABA的促进效果最佳;高浓度GABA则会抑制枳幼苗对矿质元素的吸收和积累,这可能是导致植株生长受阻的重要原因之一。

参考文献 References

- [1] 郭文武,叶俊丽,邓秀新. 新中国果树科学研究70年:柑橘[J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1264-1272. GUO W W, YE J L, DENG X X. Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Citrus [J]. Journal of fruit science, 2019, 36(10): 1264-1272 (in Chinese with English abstract).
- [2] 万继锋,李娟,杨为海,等. 柑橘果实响应高温、强光胁迫的活性氧代谢研究[J]. 福建农业学报, 2019, 34(8): 920-924. WAN J F, LI J, YANG W H, et al. ROS metabolism of citrus fruits in response to high-temperature-intense-light stress [J]. Fujian journal of agricultural sciences, 2019, 34(8): 920-924 (in Chinese with English abstract).
- [3] YOU J E, LEE J. Offline mobile diagnosis system for citrus pests and diseases using deep compression neural network [J]. IET computer vision, 2020, 14(6): 370-377.
- [4] GARCÍA-SÁNCHEZ F, PEREZ-PEREZ J G, BOTIA P, et al. The response of young mandarin trees grown under saline conditions depends on the rootstock [J]. European journal of agronomy, 2006, 24(2): 129-139.
- [5] 单皓,张虎,崔爱民,等. 外源生长调节物质对盐胁迫下玉米种子萌发的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(8): 82-90. SHAN H, ZHANG H, CUI A M, et al. Effect of exogenous growth regulator on seed germination of maize under salt stress [J]. Journal of agricultural science and technology, 2018, 20(8): 82-90 (in Chinese with English abstract).
- [6] STEWARD F C. γ -Aminobutyric acid: a constituent of the potato tuber? [J]. Science, 1949, 110: 439-440.
- [7] FAIT A, FROMM H, WALTER D, et al. Highway or by-way: the metabolic role of the GABA shunt in plants [J]. Trends in plant science, 2008, 13(1): 14-19.
- [8] LI L, DOU N, ZHANG H, et al. The versatile GABA in plants [J/OL]. Plant signaling & behavior, 2021, 16(3): 1862565 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.1080/15592324.2020.1862565>.
- [9] 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/OL]. Ecotoxicology and environmental safety, 2020, 193: 110322 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.110322>.
- [10] XU B, LONG Y, FENG X Y, et al. GABA signalling modulates stomatal opening to enhance plant water use efficiency and drought resilience [J/OL]. Nature communications, 2021, 12(1): 1952 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21694-3>.
- [11] PALANIVELU R, BRASS L, EDLUND A F, et al. Pollen tube growth and guidance is regulated by POP2, an Arabidopsis gene that controls GABA levels [J]. Cell, 2003, 114(1): 47-59.
- [12] XIE T T, JI J, CHEN W, et al. GABA negatively regulates adventitious root development in poplar [J]. Journal of experimental botany, 2020, 71(4): 1459-1474.
- [13] MOLINA-RUEDA J J, PASCUAL M B, PISSARRA J, et al. A putative role for γ -aminobutyric acid (GABA) in vascular development in pine seedlings [J]. Planta, 2015, 241(1): 257-267.
- [14] HÄNSCH R, MENDEL R R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl) [J]. Current opinion in plant biology, 2009, 12(3): 259-266.
- [15] YANG Z, XU Y, SONG P, et al. Effects of gamma amino butyric acid (GABA) on nutrient uptake of loquat [*Eriobotrya japonica* (thunb.) lindl.] seedlings [J/OL]. Horticulturae, 2023, 9(2): 196 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9020196>.
- [16] MA X L, ZHU C H, YANG N, et al. γ -Aminobutyric acid addition alleviates ammonium toxicity by limiting ammonium accumulation in rice (*Oryza sativa*) seedlings [J]. Physiologia plantarum, 2016, 158(4): 389-401.
- [17] 王泳超,张颖蕾,闫东良,等. 干旱胁迫下 γ -氨基丁酸保护玉米幼苗光合系统的生理响应[J]. 草业学报, 2020, 29(6): 191-203. WANG Y C, ZHANG Y L, YAN D L, et al. Physiological role of γ -aminobutyric acid in protecting the photosynthetic system of maize seedlings under drought stress [J]. Acta prataculturae sinica, 2020, 29(6): 191-203 (in Chinese with English abstract).
- [18] 宋建超,杨航,景媛媛,等. 外源GABA对NaCl胁迫下垂穗披碱草种子萌发及幼苗生理特性的影响[J]. 草地学报, 2022, 30(2): 403-411. SONG J C, YANG H, JING Y Y, et al. Effects of exogenous GABA on seed germination and physiologi-

- cal characteristics of *Elymus nutans* under NaCl stress[J]. Acta agraria sinica, 2022, 30(2): 403-411 (in Chinese with English abstract).
- [19] 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.
- [20] 强斌斌, 金喜军, 周伟鑫, 等. γ -氨基丁酸对大豆种子萌发及根系形态建成的调控效应[J]. 干旱地区农业研究, 2023, 41(1): 69-77. QIANG B B, JIN X J, ZHOU W X, et al. Regulation effect of γ -aminobutyric acid on soybean seed germination and root morphogenesis[J]. Agricultural research in the arid areas, 2023, 41(1): 69-77 (in Chinese with English abstract).
- [21] 张海龙. 外源 GABA 对植物根系生长和低氧胁迫的调节作用[D]. 北京: 北京林业大学, 2020. ZHANG H L. Regulation of exogenous GABA on plant root growth and hypoxia stress [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [22] BOERJAN W, CERVERA M T, DELARUE M, et al. Super-root, a recessive mutation in *Arabidopsis*, confers auxin overproduction[J]. The plant cell, 1995, 7(9): 1405-1419.
- [23] SEIFIKALHOR M, ALINIAEIFARD S, BERNARD F, et al. γ -Aminobutyric acid confers cadmium tolerance in maize plants by concerted regulation of polyamine metabolism and antioxidant defense systems [J/OL]. Scientific reports, 2020, 10(1): 3356 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59592-1>.
- [24] HIJAZ F, KILLINY N. Exogenous GABA is quickly metabolized to succinic acid and fed into the plant TCA cycle[J/OL]. Plant signaling & behavior, 2019, 14(3): e1573096 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1573096>.
- [25] 储成才, 王毅, 王二涛. 植物氮磷钾养分高效利用研究现状与展望[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, 51(10): 1415-1423. CHU C C, WANG Y, WANG E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: current situation and future perspectives [J]. Scientia sinica (vitae), 2021, 51(10): 1415-1423 (in Chinese with English abstract).
- [26] SYLVESTER-BRADLEY R, KINDRED D R. Analysing nitrogen responses of cereals to prioritize routes to the improvement of nitrogen use efficiency[J]. Journal of experimental botany, 2009, 60(7): 1939-1951.
- [27] 施卫明, 李光杰, 艾超, 等. 中国植物营养生物学研究重要进展和展望[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(12): 2310-2323. SHI W M, LI G J, AI C, et al. Important progress and prospects of plant nutritional biology in China [J]. Journal of plant nutrition and fertilizers, 2022, 28(12): 2310-2323 (in Chinese with English abstract).
- [28] VANCE C P, UHDE-STONE C, ALLAN D L. Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource [J]. New phytologist, 2003, 157(3): 423-447.
- [29] 陆志峰, 鲁剑巍, 潘勇辉, 等. 钾素调控植物光合作用的生理机制[J]. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1773-1784. LU Z F, LU J W, PAN Y H, et al. Physiological mechanisms in potassium regulation of plant photosynthesis [J]. Plant physiology journal, 2016, 52(12): 1773-1784 (in Chinese with English abstract).
- [30] 张旭, 熊又升, 谢媛圆, 等. 灌溉方式与施氮量对鲜食玉米生育前期生长发育的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, 40(12): 54-60. ZHANG X, XIONG Y S, XIE Y Y, et al. Irrigation and nitrogen application affect early-stage growth and development of fruit corn [J]. Journal of irrigation and drainage, 2021, 40(12): 54-60 (in Chinese with English abstract).
- [31] 杨志坚, 冯金玲, 吴小慧, 等. 氮磷钾施肥对闽楠幼苗营养元素吸收与利用的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(4): 998-1011. YANG Z J, FENG J L, WU X H, et al. Effects of N, P, and K fertilization on nutrient uptakes and utilizations of *Phoebe bournei* seedlings [J]. Chinese journal of ecology, 2021, 40(4): 998-1011 (in Chinese with English abstract).
- [32] KARABOURNIOTIS G, HORNER H T, BRESTA P, et al. New insights into the functions of carbon-calcium inclusions in plants [J]. New phytologist, 2020, 228(3): 845-854.
- [33] 刘璟, 赵环宇, 王昱桁, 等. 不同钾镁比对缺镁土壤上两种柑橘砧木生长和养分吸收的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2023, 311(3): 7-16. LIU J, ZHAO H Y, WANG Y H, et al. Effects of different potassium-magnesium ratios on growth and nutrient uptake of two citrus rootstocks on magnesium-deficient soils [J]. Soil and fertilizer sciences in China, 2023, 311(3): 7-16 (in Chinese with English abstract).
- [34] KIM S A, GUERINOT M L. Mining iron: iron uptake and transport in plants [J]. FEBS letters, 2007, 581(12): 2273-2280.
- [35] STANTON C, SANDERS D, KRÄMER U, et al. Zinc in plants: integrating homeostasis and biofortification [J]. Molecular plant, 2022, 15(1): 65-85.
- [36] 张盼盼, 乔江方, 李川, 等. 氮锌配施对夏玉米籽粒矿质元素含量和累积量的影响[J]. 华北农学报, 2023, 38(3): 87-99. ZHANG P P, QIAO J F, LI C, et al. Effect of nitrogen and zinc application on the concentration and accumulation of mineral elements in the grain of summer maize [J]. Acta agriculturae boreali-sinica, 2023, 38(3): 87-99 (in Chinese with English abstract).
- [37] BOWN A W, SHEL P B J. Does the GABA shunt regulate cytosolic GABA? [J]. Trends in plant science, 2020, 25(5): 422-424.
- [38] 唐丽静, 王冬艳, 宋诚亮. 山东省沂源县耕层土壤营养元素有效态含量及其影响因素研究[J]. 山东农业科学, 2014, 46(8): 71-74. TANG L J, WANG D Y, SONG C L. Study on available content of nutrient elements in surface soil and influencing factors in Yiyuan County, Shandong Province [J]. Shan-

- dong agricultural sciences, 2014, 46 (8) : 71-74 (in Chinese with English abstract).
- [39] 刘鹏. 钼胁迫对植物的影响及钼与其它元素相互作用的研究进展[J]. 农业环境保护, 2002, 21(3) : 276-278. LIU P. Effects of stress of molybdenum on plants and interaction between molybdenum and other elements [J]. Agro-environmental protection, 2002, 21(3) : 276-278 (in Chinese with English abstract).
- [40] ZHU C H, QI Q, NIU H J, et al. γ -Aminobutyric acid suppresses iron transportation from roots to shoots in rice seedlings by inducing aerenchyma formation [J/OL]. International journal of molecular sciences, 2021, 22(1) : 220 [2023-09-28]. <https://doi.org/10.3390/ijms22010220>.

Effects of γ -aminobutyric acid on growth and mineral element uptake of trifoliolate orange seedlings

JIN Tian¹, XU Yuemei¹, ZHOU Gaofeng^{1,2}, GUAN Guan^{1,2}, YAO Fengxian^{1,2}, LIU Guidong^{1,2}

1. College of Life Sciences, Gannan Normal University, Ganzhou 341000, China;

2. National Navel Orange Engineering Research Center, Ganzhou 341000, China

Abstract The effects of different concentrations of γ -aminobutyric acid (GABA) on the growth, root morphology, and mineral nutrient uptake of trifoliolate orange [*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.] seedlings were studied to identify the regulatory effects of exogenous GABA on the growth and mineral nutrient uptake of trifoliolate orange seedlings. A nutrient solution hydroponic culture was conducted with a control and five concentration gradients of GABA including G1 (0.01 mmol/L), G2 (0.05 mmol/L), G3 (0.1 mmol/L), G4 (0.5 mmol/L), and G5 (1 mmol/L). The plant height, biomass, root morphology and the content of mineral elements in trifoliolate orange seedlings were measured after 30 days of treatment. The results showed that low concentrations of GABA including 0.01 mmol/L, 0.05 mmol/L, and 0.1 mmol/L had no significant effect on the plant height, total root length, and biomass accumulation of trifoliolate orange seedlings, but significantly changed the root morphology, increased the root surface area, and the root volume. High concentrations of GABA including 0.5 mmol/L and 1 mmol/L inhibited the growth and root development of trifoliolate orange seedlings. When the concentration of GABA reached 0.5 mmol/L, it significantly reduced the total root length, main root length, and lateral root length. When the concentration reached 1 mmol/L, it further inhibited the accumulation of plant height and biomass, and significantly reduced the root surface area. Low concentration of GABA promoted the content of N, P, Ca, B, and Mo in the roots of trifoliolate orange seedlings, increased the content of K in the stems and the content of P in the leaves, and increased the accumulation of N, P, K, and Mo per plant. However, high concentrations of GABA reduced the content of mineral elements (excluding N) in various organs of trifoliolate orange seedlings, and inhibited the nutrient accumulation of trifoliolate orange seedlings. It is indicated that the effects of exogenous GABA on the root growth and mineral nutrient absorption of trifoliolate orange seedlings had a trend of promoting at low concentrations and inhibiting at high concentrations. The appropriate concentration of GABA can promote the root development of trifoliolate orange seedlings, increase the root nutrient absorption area, and facilitate the accumulation and upward transportation of mineral elements. The optimal concentration is 0.05 mmol/L-0.1 mmol/L. When the concentration is too high, it hinders the normal growth and mineral element absorption of trifoliolate orange seedlings. It will provide a theoretical reference for the practical application of GABA in enhancing the growth of citrus seedlings.

Keywords trifoliolate orange seedlings; γ -aminobutyric acid (GABA); mineral elements; root growth; citrus

(责任编辑:葛晓霞)