

# $\gamma$ -氨基丁酸对低氧胁迫下甜瓜幼苗氮代谢及矿质元素含量的影响

宋锁玲, 李敬蕊, 高洪波\*, 李青云, 杨丽文, 弓瑞娟

(河北农业大学园艺学院, 河北保定 071000)

**摘要:** 以甜瓜‘西域 1 号’为材料, 采用营养液水培方法, 研究了低氧胁迫下外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对幼苗根系无机氮代谢及矿质元素含量的影响。试验结果表明, 低氧胁迫下甜瓜根系中硝酸还原酶 (NR)、亚硝酸还原酶 (NiR) 活性显著提高, 硝态氮 ( $\text{NO}_3^-$ -N)、亚硝态氮 ( $\text{NO}_2^-$ -N)、铵态氮 ( $\text{NH}_4^+$ -N) 以及谷氨酸、氨基酸、总氮含量显著增加, 而可溶性蛋白含量显著降低, 同时  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 含量显著降低, Mn、Fe、Cu 含量大幅提高, 根系生长受到严重抑制; 低氧胁迫下添加外源 GABA 处理的甜瓜根系中  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NO}_2^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N、谷氨酸、氨基酸、可溶性蛋白质、总氮、 $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 含量以及 NR、NiR 活性显著高于低氧胁迫处理, 而 Mn、Fe、Cu 含量显著降低, 缓解了低氧胁迫对根系生长的抑制; 低氧胁迫下同时添加 GABA 和钨酸钠处理的根系 NR 活性显著降低, 同时 NiR 活性和  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N、谷氨酸、氨基酸、可溶性蛋白质、总氮含量和根系干质量均显著降低。说明低氧胁迫下外源 GABA 可以通过诱导 NR 活性的提高促进硝酸盐的吸收和转化, 通过提高  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 的吸收和减少 Mn、Fe、Cu 的吸收, 缓解低氧胁迫甜瓜根系的伤害。

**关键词:** 甜瓜; 低氧胁迫;  $\gamma$ -氨基丁酸; 无机氮代谢; 矿质元素

**中图分类号:** S 652

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 04-0695-10

## Effects of Exogenous $\gamma$ -aminobutyric Acid on Inorganic Nitrogen Metabolism and Mineral Elements Contents of Melon Seedling Under Hypoxia Stress

SONG Suo-ling, LI Jing-rui, GAO Hong-bo\*, LI Qing-yun, YANG Li-wen, and GONG Rui-juan

(College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001, China)

**Abstract:** Melon ‘Xiyu 1’ was used to investigate the effect of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on the inorganic nitrogen metabolism and mineral elements contents under hypoxia stress in hydroponics culture. The result showed that the activities of nitrate reductase (NR), nitrite reductase (NiR) and the contents of nitrate ( $\text{NO}_3^-$ -N), nitrite ( $\text{NO}_2^-$ -N), ammonium ( $\text{NH}_4^+$ -N), glutamic acid, amino acids, total nitrogen as well as Mn, Fe, Cu significantly increased in roots of melon seedlings under hypoxia stress, however the contents of soluble protein and  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ , Zn obviously decreased, as a result the growth of roots was inhibited; Compared with hypoxia stress, the contents of  $\text{NO}_3^-$ -N,  $\text{NO}_2^-$ -N,  $\text{NH}_4^+$ -N, glutamic acid, amino acids, soluble protein and activities of NR, NiR in roots were

收稿日期: 2011-11-09; 修回日期: 2012-03-08

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30900994)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hongbogao@hebau.edu.cn)

significantly increased when melon seedlings were grown in the nutrient solution of applying GABA under hypoxia stress, meanwhile the mineral elements contents in roots such as total nitrogen,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ , Zn were significantly increased, but the contents of Mn, Fe, Cu were significantly decreased, which relieved the inhibition of hypoxia to roots in melon seedlings. However, exogenous GABA and sodium tungstate application aggravated the harm of hypoxia stress to melon seedlings through inhibiting NR activity and decreasing contents of  $NO_3^-$ -N,  $NH_4^+$ -N, glutamic acid, amino acids, soluble protein, total nitrogen and dry weight in roots. The result indicated that exogenous GABA might alleviate the damage of melon seedlings from hypoxia stress via enhancing NR activity and improving nitrate absorption and transformation, meanwhile increasing  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ , Zn contents and decreasing Mn, Fe, Cu contents in the roots.

**Key words:** melon; hypoxia stress; GABA; inorganic nitrogen metabolism; mineral element

低氧胁迫已成为影响园艺作物生产的主要逆境因素之一, 可造成植株叶片光合色素含量下降, 导致光合作用受到抑制 (Gibbs & Greenway, 2003; 刘义玲 等, 2009); 造成植株根系和叶片的生长速率、表面积和质量显著降低 (生利霞和束怀瑞, 2008; 米银法 等, 2009)。研究证明, 低氧胁迫对植物伤害主要是由于细胞内氧化磷酸化电子传递受阻, ATP 和  $NADP(H)^+$  生成减少, 细胞内能荷降低 (Fukao & Bailey-Serres, 2004); 无氧呼吸的启动导致细胞质酸化, 造成有害的  $Fe^{2+}$  和  $Cu^{2+}$  等低价阳离子过量积累 (Blokhina & Fagerstedt, 2010); 植物根系对矿质元素的吸收能力减弱 (Huang et al., 2003; Horchani et al., 2009); 以及利用  $NO_3^-$  代替  $O_2$  作为电子传递的最终受体, 造成植物体氮代谢发生变化 (Guo et al., 1998)。进一步研究证明外源添加腐胺 (Shi et al., 2008)、硝态氮 (生利霞 等, 2009)、 $Ca^{2+}$  (Gao et al., 2011) 等, 均可通过对氮代谢的调节缓解低氧胁迫对植株的伤害。

$\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 是植物体内普遍存在的一种非蛋白质氨基酸, 还是一种重要的胞内信号分子 (Bouche et al., 2003), 可通过调节植物体内 pH 值、参与活性氧代谢、诱导乙烯合成等, 提高植物对逆境胁迫的抗性 (Fait et al., 2008), 但国内外关于 GABA 对逆境胁迫下无机氮代谢及矿质元素含量的研究报道尚少。

本研究中以耐低氧性较弱的甜瓜品种‘西域 1 号’为试材, 分析低氧胁迫下外源 GABA 对甜瓜根系无机氮代谢以及矿质元素含量的影响, 探讨 GABA 诱导甜瓜耐低氧性的生理机制, 为利用 GABA 解决水培生产中低氧伤害和培育抗低氧甜瓜品种提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料 with 处理

试验于 2010 年 12 月—2011 年 6 月在河北农业大学智能温室中进行。以耐低氧性较弱的‘西域 1 号’甜瓜品种 (高洪波和郭世荣, 2005) 为材料。

种子浸种、催芽后, 播于装有石英砂的塑料盘中育苗, 温室昼温  $27 \sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 夜温  $16 \sim 18\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。幼苗长至三叶一心时, 选取生长良好、整齐一致的植株定植于装有 Hoagland 营养液 [ $pH(6.3 \pm 0.1)$ , EC 值  $2.0 \sim 2.2\text{ mS} \cdot \text{cm}^{-1}$ ] 的水培槽中, 用气泵正常通气。培养至四叶一心时, 将植株分成 5 组 (每组 20 株), 定植于装有 18 L Hoagland 营养液的塑料盆中进行以下处理。(1) 通气对照: 用气泵正常通气 ( $30\text{ min} \cdot \text{h}^{-1}$ ), 维持营养液溶氧浓度 (DO) 为  $8.0\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  左右; (2) 通气对照 + GABA 处理: 在正常通气的营养液中添加  $5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GABA; (3) 低氧胁迫处理: 向营养液中通入纯净的  $N_2$ ,

用在线溶氧分析仪 (Pisco DO500 型, 德国) 控制营养液 DO 值为  $(2 \pm 0.2) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ; (4) 低氧胁迫 + GABA 处理: 在低氧胁迫的营养液中添加  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GABA; (5) 低氧胁迫 + GABA + 钨酸钠处理, 在低氧胁迫处理的营养液中同时添加  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GABA 和  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$  硝酸还原酶抑制剂钨酸钠 ( $\text{Na}_2\text{WO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ )。GABA 和钨酸钠 (均为 Sigma 公司提供) 均于处理当天一次性直接加入营养液。分别于处理后 0、2、4、6、8 d 选取幼苗根系进行无机氮代谢和矿质元素含量的测定, 并于处理后 8 d 选取 10 株幼苗进行根系形态指标及鲜质量和干质量的测定。重复 3 次。

## 1.2 幼苗根系生长指标的测定

根长以整株最长根系为准, 根数以长度大于 0.5 cm 为准。用蒸馏水将植株根系冲洗干净, 用吸水纸擦干表面水分后称鲜质量, 于  $115^\circ\text{C}$  烘箱中杀青 15 min 后转至  $75^\circ\text{C}$  烘箱烘干, 称干质量, 取 10 株幼苗的平均值表示。

## 1.3 氮代谢相关指标的测定

根系中硝态氮 ( $\text{NO}_3^- \text{-N}$ )、铵态氮 ( $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ ) 含量参照吕伟仙等 (2004) 的方法测定; 亚硝态氮 ( $\text{NO}_2^- \text{-N}$ ) 含量采用盐酸萘乙二胺比色法测定; 硝酸还原酶 (Nitrate reductase, NR) 和亚硝酸还原酶 (Nitrite reductase, NiR) 活性分别参照 Foyer 等 (1998) 和 Takahashi 等 (2001) 的方法测定, 酶活性定义为 1 g 甜瓜根系 1 h 内生成或还原  $\text{NO}_2^-$  的微摩尔数 ( $\mu\text{mol} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$ ); 氨基酸含量采用氨基酸自动分析仪测定 (Gao et al., 2011); 可溶性蛋白含量按照 Bradford (1976) 的方法测定。

## 1.4 矿质元素含量的测定

根系样品用去离子水洗净后用吸水纸吸干水分,  $105^\circ\text{C}$  下杀青 15 min, 于  $70 \sim 80^\circ\text{C}$  烘干, 磨碎过筛 (30 目) 后称取 0.1 g 样品放入硝煮管中, 加入 5 mL  $\text{HNO}_3 - \text{HClO}_4$  (5:1) 放置过夜, 使样品充分被氧化。再逐滴加入 30%  $\text{H}_2\text{O}_2$  后于硝煮炉硝煮, 直至溶液由黑色变为无色清亮透明溶液为止。将溶液转移到 50 mL 容量瓶中, 用重蒸水定容。溶液稀释后用日立 Z2000 原子吸收分光光度计测定  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  以及微量元素 Mn、Zn、Fe、Cu 的含量, 全氮含量按照半微量凯式定氮法测定。

采用 SAS8.1 软件邓肯氏多重比较法进行数据统计分析。

# 2 结果与分析

## 2.1 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系生长的影响

如表 1 所示: 与通气对照相比, 通气 + GABA 处理对根系生长的促进作用不明显; 低氧处理的甜瓜根系长度、鲜质量和干质量显著降低, 而根系干物质含量显著升高, 表明低氧胁迫明显抑制了甜瓜根系的生长和水分吸收。低氧 + GABA 处理的根系生长指标比低氧处理的显著提高, 根长、鲜质量、干质量分别提高 44.14%、37.68% 和 15.38%, 而根系含水量降低 16.19%, 但低氧 + GABA + 钨酸钠处理后显著降低了根系干质量。

## 2.2 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系 NR 和 NiR 活性的影响

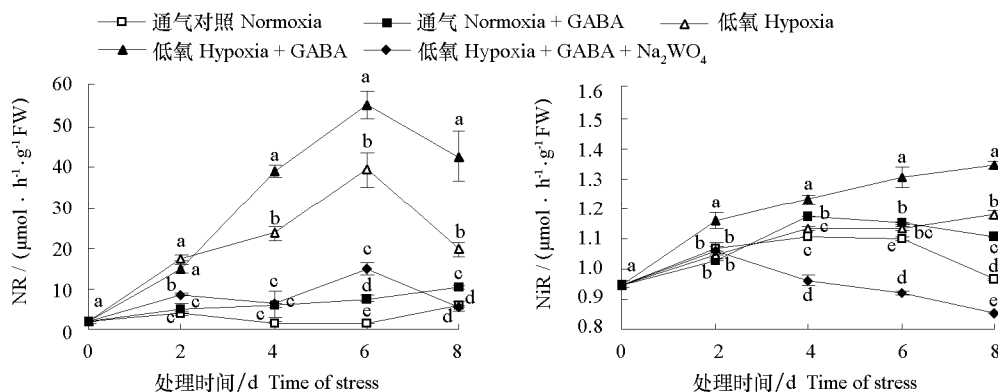
由图 1 可知, 通气 + GABA 处理的根系 NR 和 NiR 活性比对照显著提高; 低氧处理的 NR 活性在处理 2 ~ 8 d 均显著高于对照, 而 NiR 活性仅在处理 8 d 时显著提高。低氧 + GABA 处理的 NR 和 NiR 活性比低氧处理显著提高, 在处理 6 d 时分别比低氧处理提高 40.55%、15.56%, 而低氧 + GABA + 钨酸钠处理 NR 和 NiR 活性则比低氧处理显著降低。

表 1 外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对低氧胁迫下甜瓜根系生长的影响Table 1 Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on the root growth of melon seedlings under hypoxia stress

处理 Treatment	根长/cm Root length	鲜质量/(g·plant <sup>-1</sup> ) Fresh weight of roots	干质量/(g·plant <sup>-1</sup> ) Dry weight of roots	干物质含量/% Dry matter content
通气对照 Normoxia	25.68 ± 0.57 a	3.64 ± 0.19 a	0.19 ± 0.02 a	5.22 ± 0.26 b
通气 + GABA Normoxia + GABA	26.07 ± 0.31 a	3.76 ± 0.21 a	0.19 ± 0.02 a	5.05 ± 0.31 b
低氧 Hypoxia	14.25 ± 0.48 c	2.07 ± 0.14 c	0.13 ± 0.01 c	6.28 ± 0.22 a
低氧 + GABA Hypoxia + GABA	20.54 ± 0.65 b	2.85 ± 0.16 b	0.15 ± 0.01 b	5.26 ± 0.22 b
低氧 + GABA + 钨酸钠 Hypoxia + GABA + Na <sub>2</sub> WO <sub>4</sub>	18.46 ± 0.39 b	2.41 ± 0.17 bc	0.14 ± 0.01 c	5.81 ± 0.32 ab

注：同列不同字母表示差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。

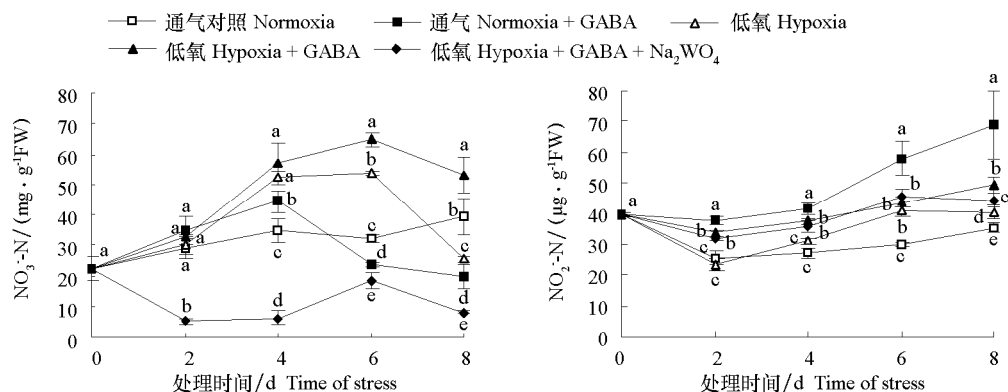
Note: Data followed by different letters within the same column are significantly different ( $P < 0.05$ ).

图 1 低氧胁迫下外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对甜瓜根系 NR 和 NiR 活性的影响Fig. 1 Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on NR and NiR activities in roots of melon seedlings under hypoxia stress

### 2.3 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系 $\text{NO}_3^-$ -N 和 $\text{NO}_2^-$ -N 含量的影响

图 2 表明, 与对照处理相比, 通气 + GABA 处理 4 d 后根系  $\text{NO}_3^-$ -N 含量显著提高, 而 6 ~ 8 d 显著降低; 低氧处理的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量在处理 4 ~ 6 d 显著提高, 而 8 d 时显著降低; 低氧 + GABA 处理的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量进一步提高, 且在处理 6 ~ 8 d 达显著水平, 而低氧 + GABA + 钨酸钠处理的  $\text{NO}_3^-$ -N 含量始终维持最低水平。

通气 + GABA 处理的根系  $\text{NO}_2^-$ -N 含量比对照显著增加; 低氧处理在 6 和 8 d 分别比对照提高 36.84% 和 14.15%; 低氧 + GABA 处理比低氧处理显著提高, 而与添加钨酸钠处理无显著差异。

图 2 外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对低氧胁迫下甜瓜根系  $\text{NO}_3^-$ -N 和  $\text{NO}_2^-$ -N 含量的影响Fig. 2 Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on contents of  $\text{NO}_3^-$ -N and  $\text{NO}_2^-$ -N in roots of melon seedlings under hypoxia stress

## 2.4 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和谷氨酸含量的影响

由图 3 可以看出, 通气 + GABA 和低氧处理的根系  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和谷氨酸含量均显著高于对照, 但低氧处理的  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  含量低于低氧 + GABA 处理, 而谷氨酸含量高于低氧 + GABA 处理。低氧 + GABA 处理的  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和谷氨酸含量均在处理前期显著低于低氧处理, 而在处理后期显著提高, 在低氧胁迫 6 d 时分别比低氧处理提高 58.67%、41.27%; 而低氧 + GABA + 钨酸钠处理的  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和谷氨酸含量较低, 仅显著高于通气对照处理。

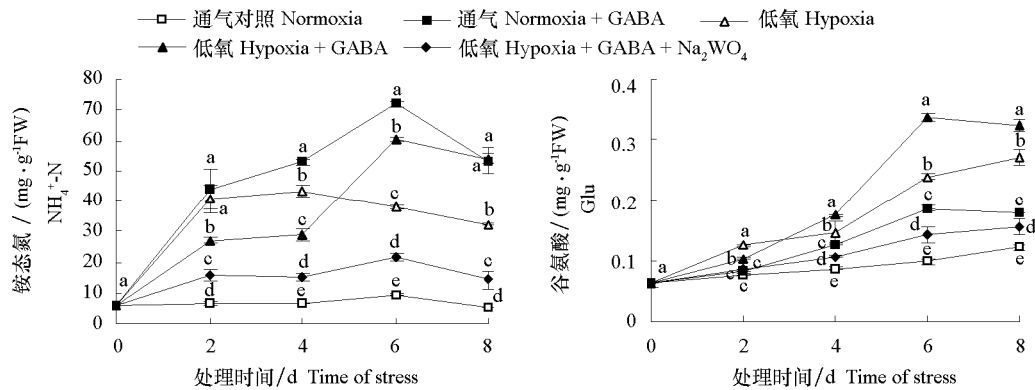


图 3 低氧胁迫下外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对甜瓜根系  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  和谷氨酸含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on contents of  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and Glu in roots of melon seedlings under hypoxia stress

## 2.5 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系氨基酸和可溶性蛋白质含量的影响

由图 4 可知, 与通气对照处理相比, 低氧处理的根系氨基酸含量显著提高; 外源添加 GABA 处理显著提高了氨基酸含量, 并且低氧 + GABA 提高效果显著高于通气 + GABA 处理; 而低氧 + GABA + 钨酸钠处理的氨基酸含量仍显著高于低氧处理。

通气 + GABA 处理诱导根系可溶性蛋白质含量提高, 但仅在处理 4 d 显著高于对照; 低氧胁迫导致根系可溶性蛋白质含量急剧显著降低, 并在整个处理过程中均显著低于对照, 而低氧 + GABA 处理显著缓解了可溶性蛋白质下降水平, 但添加钨酸钠处理降低了缓解效果。

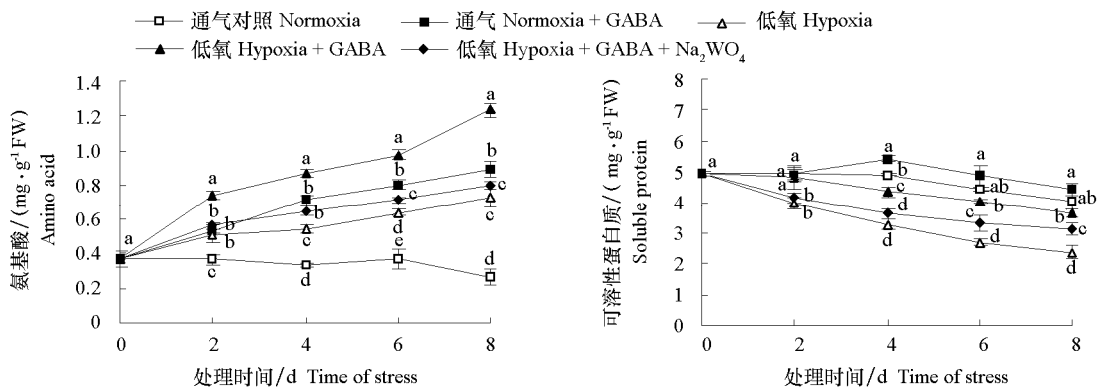


图 4 低氧胁迫下外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对甜瓜根系氨基酸和可溶性蛋白质含量的影响

Fig. 4 Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on contents of amino acid and soluble protein in roots of melon seedlings under hypoxia stress

## 2.6 外源 GABA 对低氧胁迫下甜瓜根系矿质元素含量的影响

如图 5 所示：通气 + GABA、低氧处理的根系全氮含量均比对照显著增加，但以通气 + GABA 处理提高幅度最大；低氧 + GABA 处理显著提高了低氧胁迫下根系全氮含量，而添加钨酸钠处理则降低了低氧胁迫下根系全氮含量。

通气 + GABA 处理的根系  $Mg^{2+}$ 、Zn 含量比对照显著增加，而  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$  含量与对照差异不明显；低氧胁迫下根系  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  和 Zn 含量均不同程度的减少，但低氧 + GABA 处理的下降幅度减少，在胁迫 8 d 时低氧 + GABA 处理的  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  和 Zn 含量分别比低氧处理提高 18.22%、15.43%、16.59% 和 51.66%，但添加钨酸钠处理对  $K^+$ 、 $Ca^{2+}$ 、 $Mg^{2+}$  和 Zn 含量影响不大。

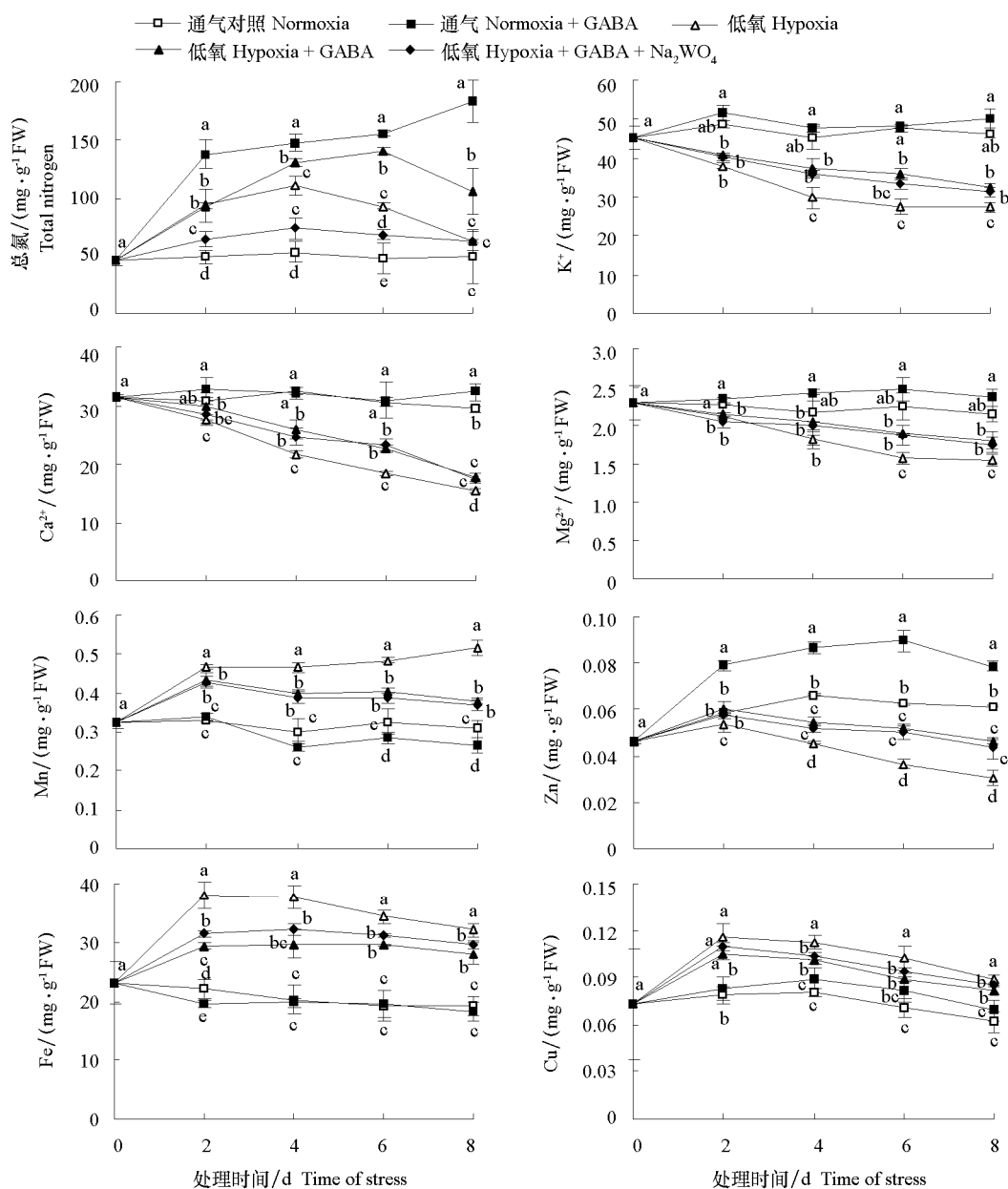


图 5 低氧胁迫下外源  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对甜瓜根系矿质元素含量的影响

Fig. 5 Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) on contents of mineral elements in roots of melon seedlings under hypoxia stress

与对照处理相比, 通气 + GABA 处理显著降低了根系 Mn 含量, 而对 Fe、Cu 含量影响不大; 但低氧处理造成根系 Mn、Fe、Cu 含量大幅提高, 并显著高于对照; 但低氧 + GABA 处理的根系 Mn、Fe、Cu 含量提高幅度减少, 在胁迫 8 d 时分别比低氧处理下降 26.99%、12.25%、7.28%, 但添加钨酸钠处理对 Mn、Fe、Cu 含量影响不大。

### 3 讨论

氮素是植物生长的重要养分元素, 同时也是对通气条件反应最敏感的元素。研究表明, 在缺氧条件下, 植物细胞可以利用硝酸离子 ( $\text{NO}_3^-$ ) 作为末端电子受体, 通过一系列的生理生化代谢反应, 以适应或缓解低氧胁迫所带来的伤害 (高洪波 等, 2004; Bailey-Serres & Voesenek, 2008)。NR 是植物氮同化过程中的关键酶, 在低氧胁迫下, 植物根系细胞内 NR 被激活,  $\text{NO}_3^-$  代替  $\text{O}_2$  成为电子受体, 使线粒体和细胞质中 NADH 氧化生成  $\text{NAD}^+$  以传递电子, 并将  $\text{NAD}^+$  补充至糖酵解途径, 保证糖酵解途径顺利进行, 减轻低氧胁迫对番茄 (Allègre et al., 2004)、烟草 (Stoimenova et al., 2003)、樱桃 (冯立国 等, 2010) 等作物的危害; 同时 NR 活性的提高也促进了植物对  $\text{NO}_3^-$  的吸收和还原, 最终生成  $\text{NH}_4^+$  和各种含氮化合物 (Datta & Sharma, 1999)。本试验结果表明, 低氧胁迫下甜瓜根系 NR 和 NiR 活性显著提高, 同时  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NO}_2^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N 以及谷氨酸、氨基酸、总氮含量显著增加, 而可溶性蛋白含量显著降低, 根系生长受到严重抑制, 表明低氧胁迫诱导甜瓜根系代谢途径发生变化, 无机氮代谢增强、 $\text{NO}_3^-$ -N 消耗量加大, 同时可溶性蛋白质降解, 抑制根系生长发育。

进一步研究证明, 低氧胁迫下植物细胞内  $\text{H}^+$  含量的增加, 可以激活 GAD 酶的活性, 催化 L-谷氨酸向 GABA 的转化, 此过程可缓解低氧胁迫造成的细胞质酸化 (Crawford et al., 1994), 而且细胞内积累的 GABA 可以通过 GABA 支路为 TCA 循环供应 NADH 和琥珀酸等反应底物, 也可以作为临时氮源参与氮的储存与运输, 提高植物的抗逆性 (Kinnersley & Turano, 2000)。

另外, 外源 GABA 作为氨基酸态氮源也可以被植物根系直接吸收, 通过显著提高植物根系对硝酸盐的吸收 (Beuve, 2004), 提高植物体内抗氧化酶活性, 维持较高的光合作用, 从而提高了植物对逆境胁迫的抗性 (高洪波和郭世荣, 2004; 罗黄颖 等, 2011), 而 GABA 转氨酶抑制剂显著降低了 GABA 对逆境胁迫的缓解效果 (夏庆平 等, 2011)。本试验中, 外源 GABA 处理缓解了低氧胁迫对甜瓜根系生长的抑制作用, 而且 NR、NiR 的活性以及  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NO}_2^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N、谷氨酸、氨基酸、可溶性蛋白质和总氮含量均显著高于低氧胁迫处理; 而添加钨酸钠处理后根系 NR 活性显著降低, 同时 NiR 活性和  $\text{NO}_3^-$ -N、 $\text{NH}_4^+$ -N、谷氨酸、氨基酸、可溶性蛋白质、总氮含量和根系干质量显著降低。这可能是因为低氧条件下, 外源 GABA 处理通过诱导 NR 活性的提高, 促进了甜瓜根系对  $\text{NO}_3^-$ -N 的吸收, 通过产生更多的  $\text{NAD}^+$  维持植株正常的生理代谢功能, 而且生成的  $\text{NO}_2^-$ -N 可以在 NiR 作用下生成  $\text{NH}_4^+$ -N, 通过生成较多的谷氨酸延缓了低氧胁迫下可溶性蛋白质的分解过程, 从而缓解了低氧胁迫对甜瓜根系造成的伤害, 而添加钨酸钠处理通过抑制硝酸还原酶活性显著降低了 GABA 的缓解作用, 证明外源 GABA 提高甜瓜幼苗耐低氧性的能力与 NR 活性的提高以及硝酸盐的吸收和转化密切相关。

根际氧缺乏导致植物根系细胞 ATP 合成受阻, 导致植物通过主动吸收的元素如钾、钙、镁等吸收量和利用率降低; 其次, 低氧胁迫下细胞质 pH 值降低, 硫酸根离子被还原成  $\text{H}_2\text{S}$ , 导致锌、铜、钙形成不溶性的亚硫酸化合物, 可溶性显著降低 (Mustroph & Albercht, 2003); 同时, 低氧胁迫对植物的伤害也与一些元素过量毒害有关, 如锰的氧化物 (主要是  $\text{Mn}^{4+}$ ) 作为第 2 位电子受体, 在 pH 为 5 左右的土壤中, 代替  $\text{O}_2$  作为电子受体的硝酸盐减少, 仅仅淹水 3 d 即可导致紫花苜蓿叶中 Mn 含量达到高毒害水平; 而且淹水土壤中 Fe 利用率提高, 植物往往因吸收过量 Fe 而遭受 Fe 过剩

毒害(汪天等, 2006), 因此低氧胁迫对植物生长的抑制与矿质营养元素的吸收有关。研究表明氧不足导致玉米幼苗植株体内  $\text{Ca}^{2+}$  含量降低,  $\text{Ca}^{2+}$  不能从老叶向幼叶运输, 同时影响到 N、P、K 的吸收, 植物生长发育受到影响 (Atwell & Steer, 1990); 低氧显著影响了葡萄对  $\text{K}^+$  的吸收, 正常通气条件下根系过渡区的  $\text{K}^+$  通量为  $30 \text{ pmol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 低氧处理 4 h  $\text{K}^+$  通量降为  $5 \text{ pmol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Mancuso & Marras, 2006); 低氧胁迫显著抑制了黄瓜植株的生长, 植株体内(根系、茎、上位叶、下位叶)  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$  含量均显著降低(王长义等, 2010)。进一步研究证明低氧胁迫下, 植物通过启动 GABA 支路代谢, 通过降低细胞酸度可调节矿质元素的吸收 (Bouche & Fromm, 2004)。研究发现  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GABA 处理后浮萍其生长量增加 2~3 倍, 并且伴随着矿质元素的吸收量增加 (Alan & Fang, 2000); 盐胁迫处理也会导致玉米幼苗地上部分 Na 含量增加及  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比值减小, 外源添加  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GABA 处理后地上部分  $\text{Na}^+$  含量增加幅度减小,  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  比值有所增加(周翔, 2004)。本试验结果表明, 低氧胁迫处理的甜瓜根系  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 含量显著降低, 而 Mn、Fe、Cu 含量大幅提高; 同时外源添加 GABA 处理缓解了低氧胁迫下甜瓜根系  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 含量的下降幅度以及 Mn、Fe、Cu 含量的提高幅度, 而添加钨酸钠处理对矿质元素的吸收影响效果较小; 通气条件下外源 GABA 对矿质元素含量影响小于低氧胁迫处理。这可能是由于低氧胁迫下外源 GABA 被植物吸收后, 通过促进根系对硝酸盐的吸收和利用, 提高了体内能荷水平, 缓解了细胞质的酸化, 保持矿质元素的吸收平衡, 通过促进  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 的吸收, 缓解 Mn、Fe、Cu 的毒害作用, 缓解了低氧胁迫对甜瓜根系的伤害。

本试验结果表明, 低氧胁迫影响甜瓜根系正常的氮素代谢和矿质影响吸收, 抑制了植株根系的正常生长发育。低氧胁迫下, 外源 GABA 的施用通过诱导 NR 活性的提高, 有效促进了硝酸盐的吸收和转化, 通过提高体内氨基酸含量延缓了可溶性蛋白质的分解, 而且提高了  $\text{K}^+$ 、 $\text{Ca}^{2+}$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 、Zn 的吸收和减少了 Mn、Fe、Cu 的吸收, 从而缓解了低氧胁迫对甜瓜根系的伤害。

## References

- Alan M K, Fang L. 2000. Receptor modifiers indicate that 4-aminobutyric acid (GABA) is a potential modulator of ion transport in plants. *Plant Growth Regulation*, 32: 65 - 76.
- Allègre A, Silvestre J, Morard P, Kallerhoff J, Pinelli E. 2004. Nitrate reductase regulation in tomato roots by exogenous nitrate: A possible role in tolerance to long term root anoxia. *Journal of Experimental Botany*, 55: 2625 - 2634.
- Atwell B J, Steer B T. 1990. The effect of oxygen deficiency on uptake and distribution of nutrients in maize plants. *Plant and Soil*, 122: 1 - 8.
- Bailey-Serres J, Voesenek L. 2008. Flooding stress: Acclimations and genetic diversity. *Annual Reviews of Plant Biology*, 59: 313 - 339.
- Beuve N. 2004. Putative role of  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) in up-regulation of nitrate uptake in *Brassica napus* L. *Plant Cell and Environment*, 27: 1035 - 1041.
- Blokhina O, Fagerstedt K V. 2010. Oxidative metabolism, ROS and NO under oxygen deprivation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 359 - 373.
- Bouche N, Fromm H. 2004. GABA in plants: Just a metabolite? *Trends in Plant Science*, 9: 110 - 115.
- Bouche N, Lacombe B, Fromm H. 2003. GABA signaling: A conserved and ubiquitous mechanism. *Trends in Cell Biology*, 13: 607 - 610.
- Bradford M M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72: 248 - 254.
- Crawford L A, Bown A W, Breitzkreuz K E, Guinel F C. 1994. The synthesis of  $\gamma$ -aminobutyric acid in response to treatments reducing cytosolic pH. *Plant Physiology*, 104: 865 - 871.
- Datta R, Sharma R. 1999. Temporal and spatial regulation of nitrate reductase and nitrite reductase in greening maize leaves. *Plant Science*, 144: 77 - 83.
- Fait A, Fromm H, Walter D, Galili G, Fernie A R. 2008. Highway or byway: The metabolic role of the GABA shunt in plants. *Trends in Plant*



- Science, 13: 14 - 19.
- Feng Li-guo, Sheng Li-xia, Shu Huai-rui. 2010. Effects of exogenous  $\text{NO}_3^-$  on cherry root function and enzyme activities related to nitrogen metabolism under hypoxia stress. Chinese Journal of Applied Ecology, 21 (12): 3282 - 3286. (in Chinese)
- 冯立国, 生利霞, 束怀瑞. 2010. 低氧胁迫下外源硝态氮对樱桃根系功能及氮代谢相关酶活性的影响. 应用生态学报, 21 (12): 3282 - 3286.
- Foyer C H, Valadier M H, Migge A, Becker T W. 1998. Drought-induced effects on nitrate reductase activity and mRNA and on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves. Plant Physiology, 117: 283 - 292.
- Fukao T, Bailey-Serres J. 2004. Plant responses to hypoxia - is survival a balancing act? Trends in Plant Science, 9: 449 - 456.
- Gao H B, Jia Y X, Guo S R, Lv G Y, Wang T, Li J. 2011. Exogenous calcium affects nitrogen metabolism in root-zone hypoxia-stressed muskmelon roots and enhances short-term hypoxia tolerance. Journal of Plant Physiology, 168: 1217 - 1225.
- Gao Hong-bo, Guo Shi-rong. 2004. Effects of exogenous  $\gamma$ -aminobutyric acid on antioxidant enzyme activity and reactive oxygen content in muskmelon seedlings under nutrient solution hypoxia stress. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 30 (6): 651 - 659. (in Chinese)
- 高洪波, 郭世荣. 2004. 外源  $\gamma$ -氨基丁酸对营养液低氧胁迫下网纹甜瓜幼苗抗氧化酶活性和活性氧含量的影响. 植物生理与分子生物学报, 30 (6): 651 - 659.
- Gao Hong-bo, Guo Shi-rong. 2005. Effect of hypoxia stress on polyamines contents of muskmelon seedlings with hydroponics. Acta Horticulturae Sinica, 32 (1): 121 - 123. (in Chinese)
- 高洪波, 郭世荣. 2005. 低氧胁迫对无土栽培网纹甜瓜幼苗多胺含量的影响. 园艺学报, 32 (1): 121 - 123.
- Gao Hong-bo, Guo Shi-rong, Wang Tian. 2004. Effect of root-zone hypoxia on  $\text{NO}_3^-$ -N,  $\text{NH}_4^+$ -N and protein contents of muskmelon seedling. Acta Horticulturae Sinica, 31 (2): 236 - 238. (in Chinese)
- 高洪波, 郭世荣, 汪天. 2004. 根际低氧胁迫对网纹甜瓜硝态氮、铵态氮和蛋白质含量的影响. 园艺学报, 31 (2): 236 - 238.
- Gibbs J, Greenway H. 2003. Mechanisms of anoxia tolerance in plants I growth, survival and anaerobic catabolism. Functional Plant Biology, 30: 1 - 47.
- Guo S R, Nada K, Taehibana S. 1998. A role for nitrate reductase in the high tolerance of cucumber seedlings to root-zone hypoxia. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 67: 613 - 618.
- Horchani F, Khayati H, Raymond P, Brouquisse R, Aschi-Smiti S. 2009. Contrasted effects of prolonged root hypoxia on tomato root and fruit (*Solanum lycopersicum*) metabolism. Journal of Agronomy and Crop Science, 195: 313 - 318.
- Huang S, Greenway H, Colmer T D. 2003. Responses of coleoptiles of intact rice seedlings to anoxia:  $\text{K}^+$  net uptake from the external solution and translocation from the caryopses. Annual of Botany, 91: 271 - 278.
- Kinnersley A M, Turano F J. 2000. Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. Critical Review of Plant Science, 19: 479 - 509.
- Liu Yi-ling, Li Tian-lai, Sun Zhou-ping, Chen Ya-dong. 2009. Effects of root-zone hypoxia stress on the photosynthesis, yield and quality of muskmelon. Acta Horticulturae Sinica, 36 (10): 1465 - 1472. (in Chinese)
- 刘义玲, 李天来, 孙周平, 陈亚东. 2009. 根际低氧胁迫对网纹甜瓜光合作用、产量和品质的影响. 园艺学报, 36 (10): 1465 - 1472.
- Luo Huang-ying, Gao Hong-bo, Xia Qing-ping, Gong Bin-bin, Wu Xiao-lei. 2011. Effects of exogenous GABA on reactive oxygen species metabolism and chlorophyll fluorescence parameters in tomato under NaCl stress. Scientia Agricultura Sinica, 44 (4): 753 - 761. (in Chinese)
- 罗黄颖, 高洪波, 夏庆平, 宫彬彬, 吴晓蕾. 2011.  $\gamma$ -氨基丁酸对盐胁迫下番茄活性氧代谢及叶绿素荧光参数的影响. 中国农业科学, 44 (4): 753 - 761.
- Lü Wei-xian, Ge Ying, Wu Jian-zhi, Chang Jie. 2004. Study on the method for the determination of nitric nitrogen ammoniacal nitrogen and total nitrogen in plant. Spectroscopy and Spectral Analysis, 24 (2): 204 - 206. (in Chinese)
- 吕伟仙, 葛滢, 吴建之, 常杰. 2004. 植物中硝态氮、氨态氮、总氮测定方法的比较研究. 光谱学与光谱分析, 24 (2): 204 - 206.
- Mancuso S, Marras A. 2006. Adaptative response of *Vitis* root to anoxia. Japanese Society for Plant Physiology, 47: 401 - 409.
- Mi Yin-fa, Ma Feng-wang, Ma Xiao-wei. 2009. Effects of root-zone hypoxia stress on growth and endogenous hormones in young kiwifruit seedlings with different resistant ability. Acta Horticulturae Sinica, 36 (2): 163 - 170. (in Chinese)
- 米银法, 马锋旺, 马小卫. 2009. 根际低氧对不同抗性猕猴桃幼苗生长和内源激素的影响. 园艺学报, 36 (2): 163 - 170.

- Mustroph A, Albercht G. 2003. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: Fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia. *Physiologia Plantarum*, 117: 508 – 520.
- Sheng Li-xia, Shu Huai-rui. 2008. Effects of hypoxia on the root activity, respiratory rate and the activities of enzyme involved in nitrogen metabolism in roots of *Malus hupehensis* Rehd. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (1): 7 – 12. (in Chinese)
- 生利霞, 束怀瑞. 2008. 低氧胁迫对平邑甜茶根系活力及氮代谢相关酶活性的影响. *园艺学报*, 35 (1): 7 – 12.
- Sheng Li-xia, Feng Li-guo, Shu Huai-rui. 2009. Effects of nitrogen on the activity of antioxidant enzymes and functions of mitochondria in cherry roots under hypoxia stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (11): 1575 – 1580. (in Chinese)
- 生利霞, 冯立国, 束怀瑞. 2009. 氮对低氧胁迫下樱桃根系抗氧化酶活性及线粒体功能的影响. *园艺学报*, 36 (11): 1575 – 1580.
- Shi K, Ding X T, Dong D K, Zhou Y H, Yu J Q. 2008. Putrescine enhancement of tolerance to root-zone hypoxia in *Cucumis sativus*: A role for increased nitrate reduction. *Functional Plant Biology*, 35: 337 – 345.
- Stoimenova M, Hnsch R, Mendel R, Gimmmler H, Kaiser W M. 2003. The role of nitrate reduction in the anoxic metabolism of roots. I. Characterization of root morphology and normoxic metabolism of wild type tobacco and a transformant lacking root nitrate reductase. *Plant and Soil*, 235: 145 – 153.
- Takahashi M, Sasaki Y, Ida S, Morikawa H. 2001. Nitrite reductase gene enrichment improves assimilation of NO<sub>2</sub> in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 126: 731 – 741.
- Wang Chang-yi, Guo Shi-rong, Cheng Yu-jing, Shu Sheng, Ma Yue-hua. 2010. Effects of exogenous calcium on K<sup>+</sup>, Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> content and ATPase activity in cucumber seedlings under root-zone hypoxic stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (5): 731 – 740. (in Chinese)
- 王长义, 郭世荣, 程玉静, 束 胜, 马月花. 2010. 外源钙对根际低氧胁迫下黄瓜植株钾、钙、镁离子含量和 ATPase 活性的影响. *园艺学报*, 37 (5): 731 – 740.
- Wang Tian, Wang Su-ping, Guo Shi-rong, Sun Yan-jun. 2006. Research advances about hypoxia-stress damage and hypoxia-stress-adapting mechanism in plants. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26 (4): 847 – 853. (in Chinese)
- 汪 天, 王素平, 郭世荣, 孙艳军. 2006. 植物低氧胁迫伤害与适应机理的研究进展. *西北植物学报*, 26 (4): 847 – 853.
- Xia Qing-ping, Gao Hong-bo, Li Jing-rui. 2011. Effects of  $\gamma$ -aminobutyric acid on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of muskmelon seedlings under hypoxia stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22 (4): 999 – 1006. (in Chinese)
- 夏庆平, 高洪波, 李敬蕊. 2011.  $\gamma$ -氨基丁酸 (GABA) 对低氧胁迫下甜瓜幼苗光合作用和叶绿素荧光参数的影响. *应用生态学报*, 22 (4): 999 – 1006.
- Zhou Xiang. 2004. The physiological role salt stress-induced GABA accumulation in *Zea mays* [M. D. Dissertation]. Beijing: China Agricultural University. (in Chinese)
- 周 翔. 2004. 盐胁迫诱导玉米幼苗 GABA 积累的生理作用 [硕士论文]. 北京: 中国农业大学.

## 征 订

# 《中国蔬菜品种志》

本书由中国农业科学院蔬菜花卉研究所主编, 已于 2002 年 9 月出版发行。全书分上、下卷, 1 ~ 6 章为上卷, 包括根菜类、白菜类、芥菜类、甘蓝类、绿叶菜类及葱蒜类, 计 2 263 个品种, 1 347 页; 7 ~ 12 章为下卷, 包括瓜类、茄果类、豆类、薯芋类、水生蔬菜类和多年生蔬菜类, 计 2 550 个品种, 1 177 页。入志的品种中, 地方品种占 90% 以上, 少量在全国栽培时间较长、种植面积较大的一代杂种也选入其中。本书较全面系统而又有重点地反映了中国丰富的蔬菜品种资源概貌、研究成果及育种水平, 可供蔬菜科研、教学、生产及种子公司、农业行政单位的人员参考。本书出版后受到读者普遍好评, 现尚有少量存书, 特以优惠价格 490 元 (上、下卷) 提供给读者 (原价 980 元)。

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街 12 号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部, 邮编 100081。