中国油料作物学报
Chinese Journal of Oil Crop Sciences
2026,48(4):204-214
doi:10.19802/j.issn.1007-9084.2025251

外源γ-氨基丁酸(GABA)对低氮胁迫下大豆幼苗的影响

卢敏嘉[1],段元昊[1],褚霈宇[2],吴耀坤[3],文思佳[1],张绪凡[1],金喜军[1*],王孟雪[1*]
(1.黑龙江八一农垦大学,黑龙江 大庆,163319;
2.黑龙江省科学院大庆分院,黑龙江 大庆,163319;
3.黑龙江省农业科学院大庆分院,黑龙江 大庆,163319)

摘要:为了探讨外源γ-氨基丁酸(GABA)对低氮胁迫下不同结瘤特性大豆幼苗生长的影响,本研究选用一对遗传背景相同、结瘤性状有差异的近等基因系(不结瘤材料WT和结瘤材料MT)为试验材料,通过采用沙培方法设置正常供氮(CK,营养液中氮素浓度为7.31 mmol·L^{-1})、低氮胁迫(LN,营养液中氮素浓度为2.11 mmol·L^{-1})及低氮胁迫下营养液中添加GABA(LN+GABA,GABA浓度为5 mmol·L^{-1})处理,对比分析了植株生长、抗氧化酶活性、活性氧含量、糖含量及蔗糖代谢关键酶活性。结果表明:与CK相比,LN处理显著抑制大豆幼苗生长。与LN处理相比,LN+GABA处理显著改善了两供试大豆地上部形态(株高、茎粗、叶面积)和根系生长(根长、根体积),显著提高了干物质积累,以及叶片和根系主要抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT、APX),并显著降低了O_2^-产生速率和H_2O_2含量。其中,MT叶片中上述酶活性提高幅度分别为18.09%、13.30%、16.10%、12.38%,O_2^-产生速率、H_2O_2分别降低了11.75%、10.36%,根系酶活性分别提高了9.78%、18.14%、24.87%、20.24%,O_2^-产生速率、H_2O_2含量分别降低了8.25%、10.50%;WT叶片中上述酶活性分别提高了17.62%、24.89%、36.12%、14.24%,O_2^-产生速率、H_2O_2含量则分别降低了9.10%、13.12%;根系酶活性分别提高了16.88%、33.09%、29.89%、16.07%,O_2^-产生速率、H_2O_2含量分别降低了10.75%、5.96%。此外,LN+GABA处理还显著提高了低氮胁迫下两供试大豆叶片和根系蔗糖、果糖、可溶性糖含量以及叶片和根系蔗糖代谢关键酶活性。Mantel分析结果显示,在MT中,抗氧化酶活性、活性氧含量、糖含量和蔗糖代谢关键酶活性与干物质均呈显著或极显著正相关关系,叶片和根系超氧化物歧化酶、过氧化氢、超氧阴离子产生速率、蔗糖、蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶与植株形态之间呈显著或极显著正相关关系;在WT中,除叶片果糖、转化酶(AI,NI)以及根系的抗坏血酸过氧化物酶、过氧化氢和可溶性糖与干物质积累无显著关联外,其他生理指标均与干物质呈显著或极显著正相关关系;同时,除根系过氧化氢酶外,所有生理指标均与植株形态呈显著或极显著正相关关系。综上所述,外源GABA通过协同增强抗氧化防御能力和调节蔗糖代谢途径,共同改善了低氮胁迫对大豆幼苗的抑制作用。

关键词:大豆;低氮胁迫;GABA;抗氧化酶;活性氧;蔗糖代谢
中图分类号:S565.1　　**文献标识码:**　　**文章编号:**1007-9084(2026)04-0204-11

Effects of exogenous γ - aminobutyric acid (GABA) on soybean seedlings under low nitrogen stress

LU Min-Jia[1], DUAN Yuan-hao[1], CHU Pei-yu[2], WU Yao-kun[3], WEN Si-jia[1], ZHANG Xu-fan[1],
JIN Xi-jun[1*], WANG Meng-xue[1*]
(1. *College of Agriculture, Bayi Agricultural and Reclamation University, Daqing* 163319, *China*; 2. *Daqing Branch of Heilongjiang Academy of Sciences, Daqing* 163319, *China*; 3. *Daqing Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Daqing* 163319, *China*)

Abstract: To explore the role of exogenous γ-aminobutyric acid (GABA) on the growth of soybean seedlings with different nodulation characteristics under low nitrogen stress, a pair of near-isogenic lines (non-nodulating WT and nodulating MT) was employed as experimental materials. The plant growth, antioxidant enzyme activity, active

收稿日期:2025-11-14
基金项目:国家重点研发计划(2022YFD1000105-3);黑龙江省"双一流"学科协同创新成果建设项目(LJGXCG2022-107)
作者简介:卢敏嘉(2000-),女,硕士研究生,主要从事大豆高产栽培研究,E-mail: 1448933932@qq.com
* 通讯作者:金喜军(1979-),男,副教授,博士,主要从事大豆高产栽培研究,E-mail: shaoxiang1979@163.com;shaoxiang1979@163.com;
王孟雪(1978-),女,副教授,博士,主要从事农业生态节水研究,E-mail: wangmengxue1978@163.com

oxygen content, sugar content and key enzyme activities of sucrose metabolism were compared and analyzed under normal nitrogen supply (CK, nitrogen concentration in nutrient solution of 7.31 mmol·L^{-1}), low nitrogen stress (LN, nitrogen concentration in nutrient solution of 2.11 mmol·L^{-1}) and low nitrogen stress with 5 mmol·L^{-1} GABA (LN+GABA). The results showed that compared with CK, LN treatment significantly inhibited the growth of soybean seedlings. Compared with LN treatment, LN+GABA treatment significantly improved the aboveground morphology (plant height, stem diameter, leaf area) and root growth (root length, root volume), increased dry matter accumulation, and the activities of major antioxidant enzymes (SOD, POD, CAT, APX) in leaves and roots, and significantly reduced the O_2^- production rate and H_2O_2 content. Specifically, in the leaves of MT, these enzyme activities increased by 18.09%, 13.30%, 16.10%, and 12.38% respectively, while the superoxide anion (O_2^-) production rate and hydrogen peroxide (H_2O_2) content decreased by 11.75% and 10.36% respectively; in the roots of MT, the enzyme activities increased by 9.78%, 18.14%, 24.87%, and 20.24% respectively, and the O_2^- production rate and H_2O_2 content decreased by 8.25% and 10.50% respectively. In the leaves of WT, these enzyme activities increased by 17.62%, 24.89%, 36.12%, and 14.24% respectively, while the O_2^- production rate and H_2O_2 content decreased by 9.10% and 13.12% respectively; in the roots of WT, the enzyme activities increased by 16.88%, 33.09%, 29.89%, and 16.07% respectively, and the O_2^- production rate and H_2O_2 content decreased by 10.75% and 5.96% respectively.In addition, LN+GABA treatment also significantly increased the contents of sucrose, fructose, soluble sugar and the activities of key enzymes of sucrose metabolism in leaves and roots of the two tested soybeans under low nitrogen stress. Mantel analysis results showed that in MT, antioxidant enzyme activities, reactive oxygen species (ROS) content, sugar contents, and key enzyme activities involved in sucrose metabolism were all significantly or extremely significantly positively correlated with dry matter accumulation; SOD, H_2O_2, O_2^-, SUC, SUS, and SPS in leaves and roots were significantly or extremely significantly positively correlated with plant morphology. In WT, except for fructose, invertase (AI, NI) in leaves, APX, hydrogen peroxide (H_2O_2) and soluble sugar (SS) in roots were not significantly correlated with dry matter accumulation, most other physiological indexes were significantly or extremely significantly positively correlated with dry matter accumulation; At the same time, except root CAT, all physiological indexes were significantly or extremely significantly positively correlated with plant morphology. In conclusion, exogenous GABA alleviated the inhibition of low nitrogen stress on Soybean Seedlings by synergistically enhancing antioxidant defense ability and regulating sucrose metabolism pathway.

Key words: soybean; low nitrogen stress; GABA; antioxidant enzymes; reactive oxygen species; sucrose metabolism

大豆(Glycine max L.)作为全球重要的粮油兼用作物,其产量与品质的形成在很大程度上依赖于充足的氮素供应[1]。然而,在实际生产中,土壤瘠薄及施肥不均等因素常导致植株遭受低氮胁迫,成为制约大豆产量潜力发挥的关键限制因子之一[2]。氮素匮乏不仅直接阻碍氮代谢过程[3],更会引发光合产物积累与转运受阻[4]、活性氧(ROS)过量积累导致氧化损伤[5]等一系列次级胁迫,最终造成生长抑制与产量下降[6]。豆科作物虽能通过根瘤固氮适应低氮环境,但幼苗期固氮有效性不足且效率易受环境制约,植株在生育前期仍易受低氮抑制[7]。因此,通过外源调控提高植株自身胁迫耐性,对保障大豆苗期生长具有重要意义。

在探索提高作物耐低氮能力的途径中,运用外源生理活性物质进行调控已成为一个重要的研究方向。已有研究发现,褪黑素[8]、赤霉素[9]、油菜素内酯[10]、精氨酸[11]等能在不同程度上缓解低氮对作物生长的抑制。其中,γ-氨基丁酸(GABA)是一种四碳非蛋白氨基酸,作为内源信号分子在植物逆境响应中发挥重要作用。研究揭示,GABA能够快速感知胁迫信号[12],并通过其代谢支路直接串联三羧酸循环与氨基酸代谢,在碳氮平衡中发挥关键作用[13];同时,它还能有效激活抗氧化防御系统,并与植物激素信号协同,启动综合抗逆响应[14]。这些集信号感知、代谢枢纽与防御启动于一体的多重功能,使得GABA在增强植物对干旱、盐碱、重金属及养分胁迫等多种逆境的适应性中发挥着关键作用[15-17]。特别在应对氮缺乏方面,研究表明GABA可通过调控

碳氮代谢与降低氧化损伤来缓解杨树幼苗的低氮抑制[18]。然而,目前关于GABA如何通过其核心的抗氧化防御与碳代谢(尤其是蔗糖代谢)调节功能协同作用,从而系统性地增强大豆低氮适应性的生理机制,尚缺乏深入解析。

本课题组前期研究证实,外源GABA可通过提高氮同化关键酶活性、促进氮素积累与改善光合性能,有效缓解低氮对大豆幼苗生长的抑制[19]。然而,低氮胁迫引发的生理损伤是系统性的,涉及ROS累积与碳流受阻等障碍[20]。GABA作为一种已知的多功能信号与代谢分子,其促生作用是否及如何通过协同调控活性氧稳态与蔗糖代谢这一关键途径来实现,仍有待阐明。为此,本研究在前期工作基础上,以低氮胁迫下更易受损的氧化还原稳态与碳分配系统为切入点,旨在揭示GABA是否通过协同强化上述生理过程来系统提高大豆的耐低氮能力。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2024年在黑龙江省大庆市高新技术开发区国家杂粮工程技术研究中心试验基地进行。试验材料为遗传背景相同但结瘤性状有别的近等基因系L-4858及其自然突变结瘤品系,分别命名为WT和MT,每个处理设65盆。试验采用高33 cm、直径30 cm的塑料圆桶,桶底设5个直径1 cm的排水孔并铺纱网,以防积水和根系外伸。装桶前,河砂经自来水和蒸馏水清洗去杂。播种前,向桶内浇蒸馏水使砂子湿润,然后将9粒种子均匀摆放,覆盖2 cm砂层。所有试验桶置于遮雨棚内,避免降水影响。

营养液成分在1/2倍Hoagland的基础上有所改动,正常氮浓度营养液氮源为$Ca(NO_3)_2$和KNO_3,二者浓度分别为328 mg·L^{-1}和252 mg·L^{-1};低氮胁迫营养液中二者的浓度分别为65.64 mg·L^{-1}和50.55 mg·L^{-1},为平衡钾离子浓度,向低氮营养液中添加33.55 mg·L^{-1}的KCl。上述两种营养液中其它元素浓度相同,即包括53.49 mg·L^{-1}的$(NH_4)_2SO_4$,120.37 mg·L^{-1}的$MgSO_4$,1 ml·L^{-1}的Fe-EDTA(1 L的Fe-EDTA包含5.57 g的$FeSO_4·7H_2O$和7.45 g的Na_2EDTA),8.6 mg·L^{-1}的$ZnSO_4·7H_2O$,6.2 mg·L^{-1}的H_3BO_3,0.08mg·L^{-1}的$CuSO_4·5H_2O$,22.3 mg·L^{-1}的$MnSO_4$,0.025 mg·L^{-1}的$Na_2MoO_4·H_2O$。

1.2 试验设计

从播种到真叶期,每日浇灌一次蒸馏水,每桶500 mL。至真叶完全展开时,每桶保留3株长势相近的大豆幼苗定苗。至V1期去除子叶,避免子叶中存留的氮对试验产生影响,按照试验设计每日每桶淋浇1次500 mL不同氮浓度的营养液。于V2期将大豆幼苗随机分为三组,其中第一组材料淋浇正常氮浓度(硝态氮浓度为91 mg·L^{-1})营养液,作为对照(CK);第二组材料淋氮浓度为对照1/5的营养液,作为低氮胁迫处理(LN);第三组材料在低氮胁迫处理的基础上于V2期淋浇含有5 mmol·L^{-1}GABA的低氮营养液,连续处理3d后恢复正常低氮营养液,作为低氮胁迫下淋浇GABA处理(LN+GABA)。为防止盐分积累,每5天用3 L蒸馏水淋洗1次盆栽用桶。将淋浇GABA当天(即V2期)记为第0 d,第30 d试验结束。

1.3 取样时间

分别在第0 d、20 d和30 d取样大豆植株,分别用于形态和干物质的测定;分别在5 d、10 d、20 d和30 d取样部分大豆幼苗叶片和根系,液氮冷冻后保存于-80℃冰箱用于生理指标测定。

1.4 测定项目及方法

1.4.1 *形态和干物质相关指标的测量* 大豆株高与根长采用直尺测量,茎粗则采用游标卡尺测定第1节中部直径(子叶痕定义为第0节)。根体积通过EPSONScan 2.2扫描仪(SEIKO EPSON CORPORATION)进行图像采集,随后利用WinRHIZOPro 2016a分析系统进行根系体积的量化分析。将大豆植株分离为叶、茎、根三个部分,并装入信封后先于105℃下杀青30分钟,再于80℃下烘干至恒重,最终使用高精度天平测定干物质质量。

1.4.2 *抗氧化酶活性的测定* 参照Sülüs等[21]方法测定SOD活性(氮蓝四唑法);POD活性测定采用Soliman等[22]的愈创木酚法;CAT与APX活性测定则分别采用Hayat等[23]和Tripathi等[24]方法。

1.4.3 *活性氧含量的测定* 超氧阴离子产生速率采用Lin等[25]方法测定:称取0.5 g样品,用5 mL pH 7.8磷酸缓冲液冰浴研磨,10 000 *g*、4°C离心15 min;取0.1 mL上清液与盐酸羟胺反应液混合,25°C反应20~30 min后,加入磺胺和α-萘胺显色剂,再于25°C显色20~30 min,最后测定530 nm吸光值,通过标准曲线计算O_2^-含量。

过氧化氢含量测定采用Alexieva等[26]碘化钾法测定:取0.25 g鲜样用3 mL 0.1% TCA(含20% PVPP)4°C提取24 h,3000 r·min^{-1}离心15 min后,将

0.2 mL上清液与0.2 mL 100 mmol·L^{-1}磷酸钾缓冲液(pH 7.5)及0.8 mL 1 mol·L^{-1}碘化钾溶液混合,冰浴黑暗反应1 h,390 nm测定吸光度,根据标准曲线计算H_2O_2浓度。

1.4.4 关键糖含量的测定 可溶性糖测定基于蒽酮-硫酸比色法原理[27],准确称取0.1 g样品,加入5 mL蒸馏水,80℃水浴提取30 min,冷却后4000 r·min^{-1}离心10 min,取1 mL上清液加入4 mL蒽酮试剂,沸水浴反应10 min,冷却后于620 nm测定吸光度。

蔗糖和果糖含量采用Cao等[28]方法测定,称取0.1 g样品,加5 mL蒸馏水混匀,80℃水浴提取30 min。冷却后,4000 r·min^{-1}离心10 min分离上清液。取1 mL上清液,分别向两份上清液中加入2 mL间苯二酚试剂与5 mL浓盐酸(用于果糖测定),或2 mL间苯二酚试剂与5 mL浓硫酸(用于蔗糖测定)。将上述混合液置于沸水浴反应10 min,冷却后480 nm(果糖)和620 nm(蔗糖)测定吸光度,并按照标曲计算含量。

1.4.5 蔗糖代谢关键酶活性的测定 蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性参照Chopra等[29]方法测定,称取0.1 g样品,分别加入蔗糖合酶(pH 7.0)或磷酸蔗糖合成酶(pH 7.5)反应缓冲液,于37℃水浴中反应30 min后,加入DNS试剂终止反应,再经沸水浴加热5 min显色,冷却至室温,测定540 nm波长下的吸光值。酶活性通过标准曲线计算,以单位时间产生的还原糖量表示,单位为μmol·min^{-1}·g^{-1} FW。

酸性转化酶和中性转化酶活性参照Tsai等[30]方法测定,称取0.1 g样品,分别加入pH 4.6(酸性)或pH 7.0(中性)磷酸缓冲液,37℃水浴反应30 min。加入DNS终止反应后沸水浴5 min,冷却至室温在540 nm测定吸光值,酶活性依据标准曲线计算,以单位时间还原糖生成量表示,单位同上。

1.5 数据处理与绘图

采用Microsoft Excel 2020进行数据的录入、整理,用Rstudio进行数据整理与绘图。

2 结果与分析

2.1 外源GABA对低氮胁迫下大豆幼苗生长的影响

由表1可知,与正常氮水平对照(CK)相比,低氮胁迫(LN)抑制了两个大豆材料幼苗生长,且低氮胁迫对不结瘤大豆的抑制较结瘤大豆相比更为严重。在低氮胁迫下淋浇γ-氨基丁酸(LN+GABA)能显著缓解这种生长抑制,促进幼苗生长,但各指标仍未能恢复至CK水平。与LN处理相比,LN+GABA处理后显著提高了两个大豆材料第20 d和30 d大豆幼苗株高、茎粗、叶面积、根长、根体积以及叶、茎、根干重,其中结瘤大豆(MT)上述指标平均提高幅度为95.73%、36.36%、80.99%、37.19%、105.78%、42.77%、94.78%、46.63%,不结瘤大豆(WT)上述指标平均提高幅度为53.59%、47.24%、110.65%、39.61%、99.18%、104.05%、123.43%、74.46%。

2.2 外源GABA对低氮胁迫下大豆抗氧化酶活性的影响

表1 外源GABA对低氮胁迫下大豆幼苗生长的影响

Table 1 Effects of exogenous GABA on soybean seedling growth under low nitrogen stress

处理后天数 Days after treatment	品种 Variety	处理 Treatment	株高 Plant height /cm	茎粗 Stem diameter /mm	叶面积 Total leaf area /cm^2	根长 Root length /cm	根体积 Root volume /cm^3	叶干重 Leaf weight /g	茎干重 Stem weight /g	根干重 Root weight /g
20 d	MT	CK	21.89±1.2a	6.36±0.51a	201.66±1.73a	31.69±1.87a	9.19±1.11a	1.11±0.07a	0.92±0.07a	0.85±0.04a
		LN	7.83±1.17c	3.46±0.73c	76.06±0.89c	17.08±0.12c	4.02±0.49c	0.60±0.05c	0.27±0.03c	0.36±0.03c
		LN+GABA	16.76±0.53b	4.43±0.53b	146.37±0.98b	25.48±0.21b	7.81±0.93b	0.83±0.06b	0.56±0.03b	0.50±0.06b
	WT	CK	15.63±0.8a	4.99±0.29a	158.89±7.12a	27.87±0.11a	8.88±0.52a	0.78±0.08a	0.47±0.06a	0.65±0.04a
		LN	6.92±0.2c	2.26±0.12c	41.51±3.52c	14.99±0.5c	4.39±0.2c	0.23±0.02c	0.12±0.02c	0.26±0.03c
		LN+GABA	11.6±0.77b	3.97±0.4b	79.23±2.34b	22.67±0.68b	7.72±0.75b	0.59±0.01b	0.25±0.06b	0.48±0.03b
30 d	MT	CK	27.86±1.33a	8.25±0.43a	277.12±0.12a	47.38±1.63a	18.5±1.2a	2.27±0.08a	1.95±0.05a	1.22±0.02a
		LN	16.03±0.75b	4.89±0.36c	152.38±2.53c	29.09±0.13c	6.59±0.72c	0.95±0.02c	0.51±0.03c	0.63±0.02c
		LN+GABA	28.45±0.97a	7.07±0.25b	258.37±6.76b	36.42±0.09b	14.34±0.88b	1.41±0.09b	0.93±0.03b	0.95±0.02b
	WT	CK	22.47±0.02a	6.99±0.6a	260.83±9.18a	42.3±3.84a	17.88±0.52a	1.66±0.03a	1.39±0.08a	1.07±0.04a
		LN	11.63±0.01b	4.26±0.22c	73.48±2.43c	27.4±1.93c	6.01±0.13c	0.74±0.04c	0.24±0.05c	0.54±0.03c
		LN+GABA	16.32±0.01a	5.06±0.31b	169.33±10.76b	35.06±0.21b	13.38±0.2b	1.13±0.05b	0.60±0.02b	0.88±0.04b

注:不同字母表示处理间竖向比较达到显著差异(P<0.05)。下同

Note: Different letters indicate significant differences in vertical comparison between treatments (P<0.05). Same as below

由图1可知,与正常氮水平对照(CK)相比,低氮胁迫(LN)提高了两个大豆材料抗氧化酶活性,在低氮胁迫下淋浇γ-氨基丁酸(LN+GABA)能进一步显著提高其活性。与LN处理相比,LN+GABA处理显著提高了两个大豆材料第5、10、20和30 d大豆叶片和根系SOD、POD、CAT、APX活性,其中结瘤大豆(MT)上述指标平均提高幅度为18.09%、13.30%、16.10%、12.38% 和 9.78%、18.14%、24.87%、20.24%,不结瘤大豆(WT)上述指标平均提高幅度为17.62%、24.89%、36.12%、14.24% 和16.88%、33.09%、29.89%、16.07%。

2.3 外源GABA对低氮胁迫下大豆活性氧含量的影响

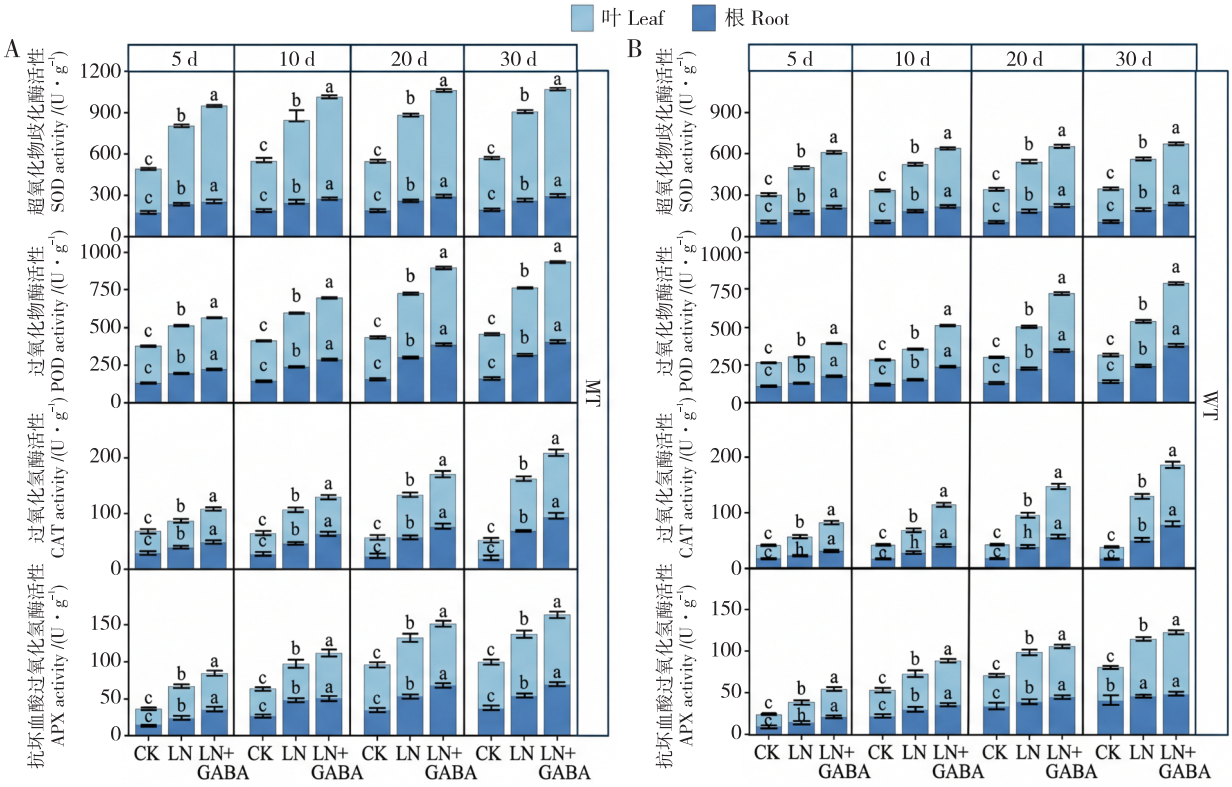
由图2可知,与正常氮水平对照(CK)相比,低氮胁迫(LN)提高了两个大豆材料超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量,在低氮胁迫下淋浇γ-氨基丁酸(LN+GABA)能显著降低其含量,但各指标仍未能恢复至CK水平。与LN处理相比,LN+GABA处理后显著降低了两个大豆材料第5、10、20和30d大豆叶片和根超氧阴离子产生速率和过氧化氢含量,其中结瘤大豆(MT)上述指标平均降低幅度为11.75%、10.36% 和 8.25%、10.50%,不结瘤大豆(WT)上述指标平均提高幅度为9.10%、13.12% 和10.75%、5.96%。

2.4 外源GABA对低氮胁迫下大豆植株糖含量的影响

由图3可知,与正常氮水平对照(CK)相比,低氮胁迫(LN)降低了两个大豆材料蔗糖含量,提高了果糖、可溶性糖含量,在低氮胁迫下淋浇γ-氨基丁酸(LN+GABA)能显著提高其含量。与LN处理相比,LN+GABA处理后显著提高了两个大豆材料第5、10、20和30 d大豆叶片和根系蔗糖、果糖、可溶性糖含量,其中结瘤大豆(MT)上述指标平均提高幅度为40.84%、19.09%、17.09% 和 31.97%、20.06%、13.65%,不结瘤大豆(WT)上述指标平均提高幅度为40.28%、23.72%、17.24% 和 28.30%、20.78%、16.08%。

2.5 外源GABA对低氮胁迫下大豆蔗糖代谢关键酶活性的影响

由图4可知,与正常氮水平对照(CK)相比,低氮胁迫(LN)降低了两个大豆材料蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性,提高了酸性和中性转化酶活

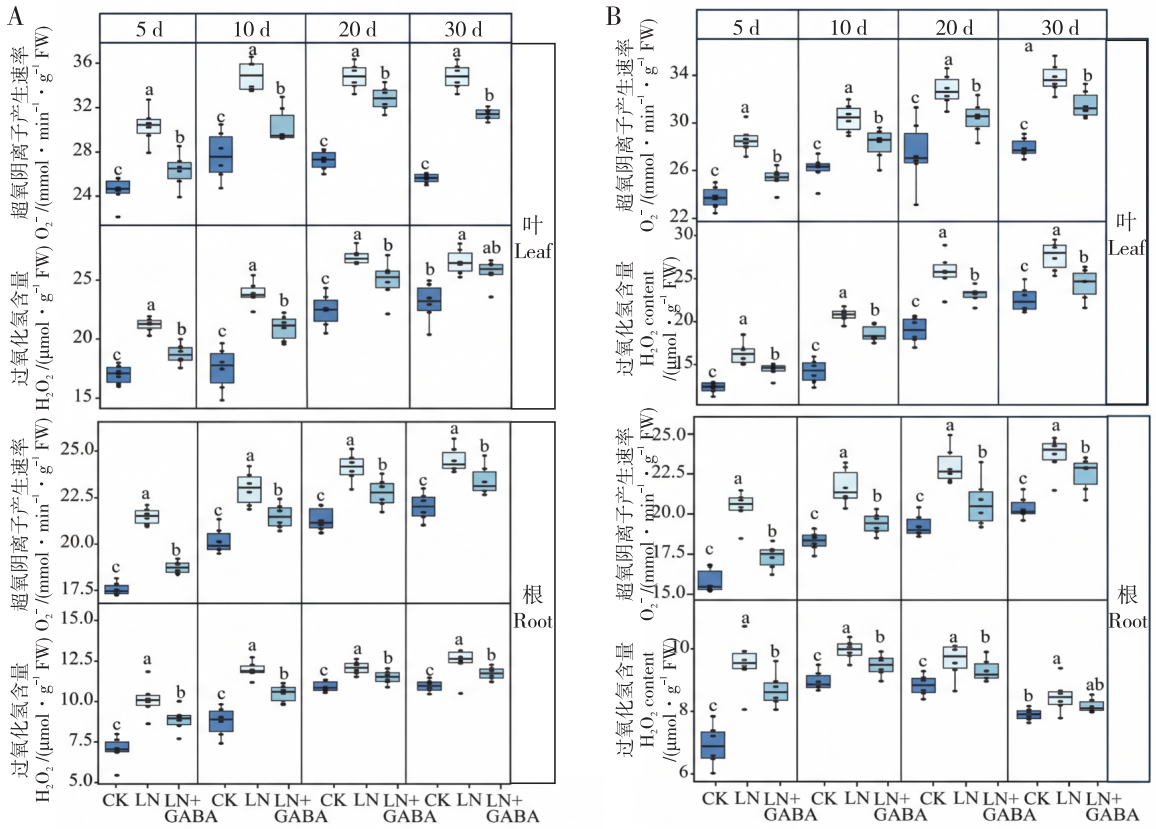


注:A:结瘤大豆,B:不结瘤大豆;SOD:超氧化物歧化酶活性;POD:过氧化物酶活性;CAT:过氧化氢酶活性;APX:抗坏血酸过氧化物酶活性

Note: A: nodulated soybean, B: non-nodulated soybean; SOD: Superoxide dismutase activity; POD: peroxidase Activity; CAT: catalase activity; APX: ascorbate peroxidase activity

图1 外源GABA对低氮胁迫下大豆抗氧化酶活性的影响

Fig. 1 Effects of exogenous GABA on antioxidant enzyme activity of soybean under low nitrogen stress

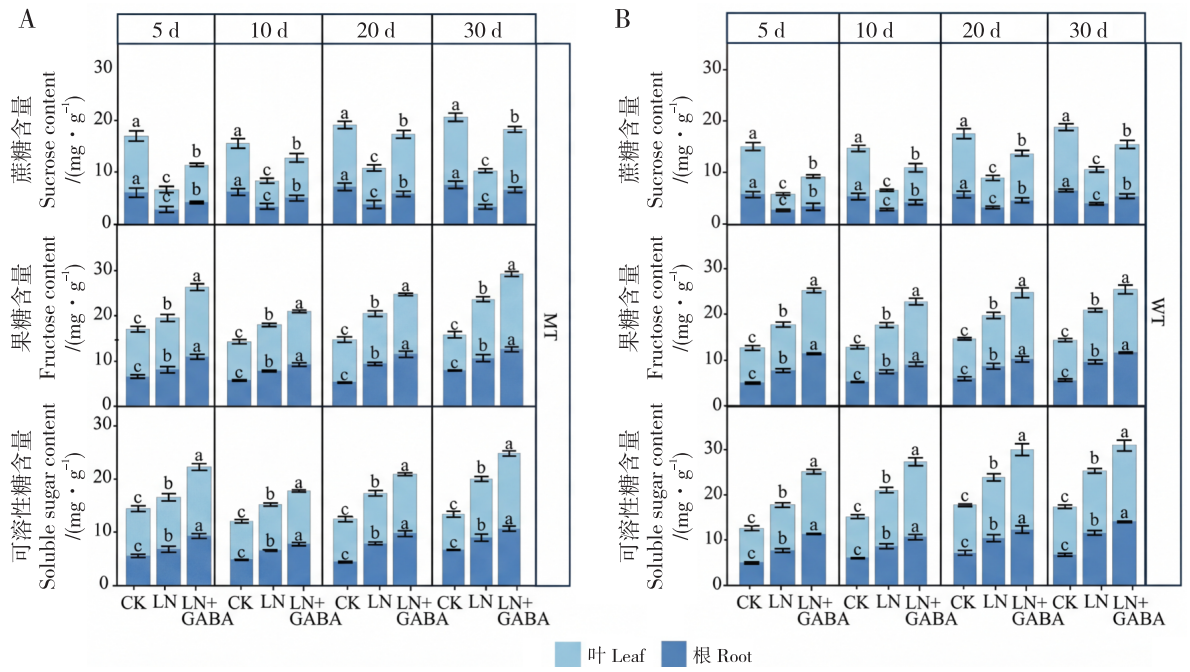


注:A:结瘤大豆;B:不结瘤大豆

Note: A: nodulated soybean; B: non-nodulated soybean

图 2 外源 GABA 对低氮胁迫下大豆活性氧含量的影响

Fig. 2 Effects of exogenous GABA on reactive oxygen species content of soybean under low nitrogen stress



注:A:结瘤大豆;B:不结瘤大豆

Note: A: nodulating soybeans; B: non-nodulating soybeans

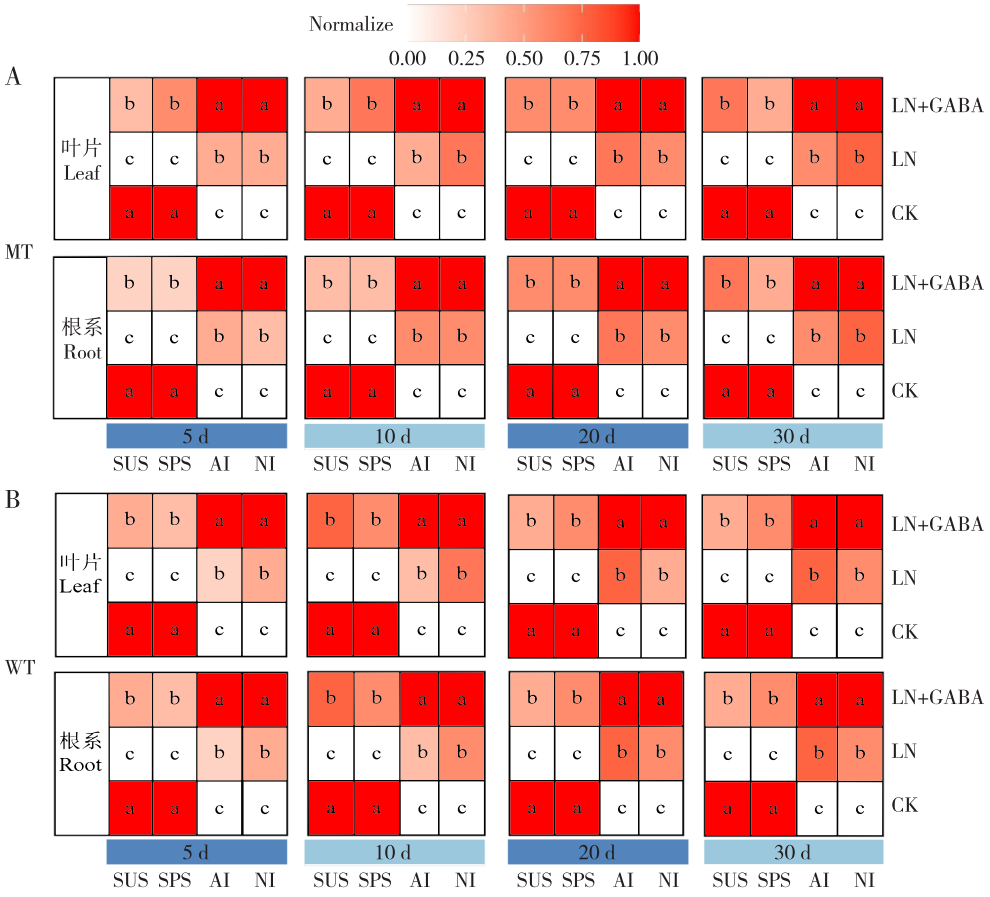
图 3 外源 GABA 对低氮胁迫下大豆糖含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous GABA on sugar content of soybean under low nitrogen stress

性,在低氮胁迫下淋浇γ-氨基丁酸(LN+GABA)能显著提高其活性。与LN处理相比,LN+GABA处理后显著提高了两个大豆材料第5、10、20和30 d大豆叶片和根系蔗糖代谢关键酶活性(SUS、SPS、AI、NI),结瘤大豆(MT)上述指标平均提高幅度为20.26%、9.27%、24.28%、21.55%和16.18%、11.73%、14.52%、16.21%,不结瘤大豆(WT)上述指标平均提高幅度为19.59%、23.90%、16.75%、15.02%和20.25%、23.95%、18.37%、18.59%。

2.6 综合分析

由图5所示,分析了结瘤大豆(MT,图5A)与不结瘤大豆(WT,图5B)在植株干物质积累、形态特征以及抗氧化酶活性和蔗糖代谢关键指标间的相关关系。其中,对于结瘤大豆(MT),叶片和根系抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT、APX)之间呈极显著正相关关系,与叶片和根系O_2^-、H_2O_2、FRU、SS、AI、NI呈显著或极显著正相关关系;叶片和根系O_2^-和H_2O_2、AI、NI呈显著正相关关系;叶片和根系SUC与蔗糖代谢关键酶活性中SUS和SPS均呈极显著正相关关系,与其他指标呈负相关关系;Mantel结果显示,仅叶片和根系FRU与干物质呈显著相关关系,其他指标包括叶片和根系抗氧化酶活性、活性氧含量、SUC、SS、蔗糖代谢关键酶活性与干物质呈极显著正相关关系;同时,植株形态与叶片和根系SOD、H_2O_2、O_2^-、SUC、SUS、SPS之间呈显著或极显著正相关关系。对于不结瘤大豆(WT),除根系APX、叶片和根系SUC、SUS、SPS以外,其他指标之间均呈显著或极显著正相关关系;叶片和根系O_2^-和H_2O_2呈显著正相关关系;Mantel结果显示,除叶片FRU、AI、NI和根系APX、H_2O_2、SS与干物质呈无显著关系外,其余指标均与干物质呈显著或极显著正相关关系;同时,仅根系CAT与植株形态呈无显著关系,其他所有指标包括抗氧化酶活性、活性氧含量、糖含量、蔗糖代谢关键酶活性与植株形态呈显著或极显著正相关关系。

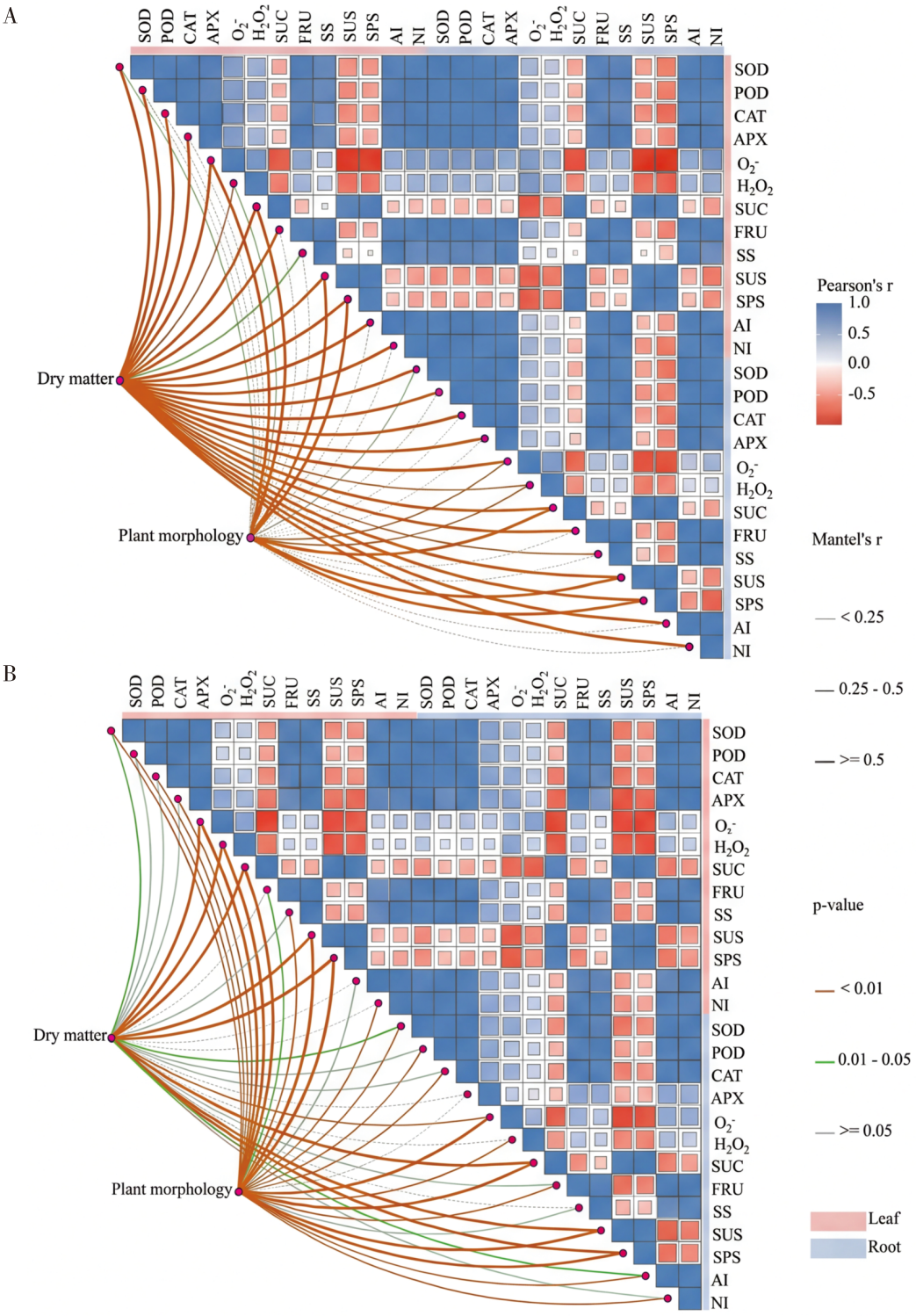


注:A:结瘤大豆;B:不结瘤大豆;SUS:蔗糖合成酶;SPS:蔗糖磷酸合成酶;AI:酸性转化酶;NI:中性转化酶。对应数据通过标准化处理后做热图

Note: A: nodulating soybeans; B: non-nodulating soybeans. SUS: sucrose synthase; SPS: sucrose phosphate synthase; AI: acid invertase; NI: neutral invertase. The corresponding data were standardized for heatmap construction

图4 外源GABA对低氮胁迫下大豆蔗糖代谢关键酶活性的影响

Fig. 4 Effects of exogenous GABA on activities of key enzymes in sucrose metabolism of soybean under low nitrogen stress



注:A:结瘤大豆;B:不结瘤大豆;SOD:超氧化物歧化酶;POD:过氧化物酶;CAT:过氧化氢酶;APX:抗坏血酸过氧化物酶;O_2^-:超氧阴离子产生速率;H_2O_2:过氧化氢;SUC:蔗糖;FRU:果糖;SS:可溶性糖;SUS:蔗糖合成酶;SPS:蔗糖磷酸合成酶;NI:中性转化酶;AI:酸性转化酶

Note: A: nodulating soybeans; B: non-nodulating soybeans. SOD: superoxide dismutase; POD: peroxidase; CAT: catalase; APX: ascorbic acid peroxidase; O_2^-: superoxide anion production rate; H_2O_2: Content-hydrogen peroxide; SUC: sucrose; FRU: fructose; SS: soluble sugar; SUS: sucrose synthase; SPS: sucrose phosphate synthase; NI: neutral invertase; AI: acid invertase

图5 大豆植株生长、干物质积累与关键生理指标Mantel分析

Fig. 5 Mantel analysis of plant growth, dry matter accumulation and key physiological indexes of soybean

3 讨论

土壤氮素缺乏是限制作物生长与产量的关键因素之一,其成因复杂,涉及土壤本身瘠薄、淋溶损失、气候异常以及不当的农田管理措施等[31]。本研究结果显示,低氮胁迫显著抑制了两个大豆材料幼苗的生长,具体体现为株高降低、茎秆变细、叶面积减小和植株干物质积累大幅度减少,同时根系的生长也受到限制。这可能是因为氮素作为蛋白质、核酸、叶绿素以及多种关键酶与内源激素的结构组分[32],其供应不足导致植株矮化、限制根细胞的伸长与分裂,导致根长和根体积发育不良[33]。

植株形态和干物质积累的形成由内在生理状态决定,而抗氧化防御和蔗糖代谢最为基础且关键。本研究发现,低氮胁迫引起了大豆叶片和根系O_2^-产生速率与H_2O_2含量的上升,同时提高了SOD、POD、CAT、APX等抗氧化酶活性,说明低氮诱导了氧化胁迫。外源GABA进一步显著增强了抗氧化酶活性,并有效降低了活性氧的积累。在WT根系中,CAT与APX活性提升尤为显著,这可能与非结瘤品种在低氮下面临更严重的氧化损伤有关。Shelp等[12]综述指出,GABA在多种环境胁迫下均能增强植物的抗氧化防御,与本研究结果一致,并在大豆低氮胁迫中验证了该作用。GABA在缓解氧化胁迫的同时,也同步调控了糖含量和蔗糖代谢关键酶的活性。本研究结果表明低氮胁迫导致大豆叶片与根系中蔗糖含量下降,而果糖与可溶性糖含量上升,这反映了碳分配在氮匮乏条件下的适应性变化。外源GABA处理显著提高了蔗糖、果糖与可溶性糖含量,并同步提高了蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶、酸性转化酶与中性转化酶的活性。这表明GABA参与调节了蔗糖的合成、分解与转运过程。在非结瘤品种中,GABA对转化酶活性的提升更为显著,表明其在缺乏根瘤氮供应时,可能通过强化蔗糖分解以维持碳骨架供应。这与王春恒等[34]在葡萄上研究结果一致,表明GABA可同步提升蔗糖代谢相关酶活性并促进糖分积累。Mantel分析表明,结瘤品种与非结瘤品种在碳氮相关生理指标与生长性状的相关性上存在明显差异。在结瘤品种中,蔗糖含量及其合成相关酶与干物质积累关系密切;而在非结瘤品种中,果糖与可溶性糖与生长的相关性更强。这说明不同氮获取方式的材料在低氮胁迫下可能采用了不同的碳利用策略:结瘤品种偏向于维持蔗糖代谢流的稳定,而非结瘤品种则更依赖可溶性糖的快速积累与利用。这一发现与Zhang等[35]研究结果有类似之处,结瘤特性显著影响了碳代谢路径的响应模式,这为理解不同基因型作物对低氮与GABA调控的适应性提供了新视角。此外,与一些研究认为GABA直接作为氮源或碳骨架的观点不同,本研究结果更支持GABA作为一种调节信号,通过同步激活抗氧化系统与蔗糖代谢关键酶,协同维持低氮下碳平衡,其作用路径与作物自身的氮获取策略密切相关。

本研究表明了结瘤和非结瘤大豆材料对低氮胁迫及外源GABA调控的响应差异。缺乏生物固氮能力的非结瘤材料(WT)在低氮下遭受更严重的生长抑制,但其生理对外源GABA的响应也更为敏感,表现为抗氧化酶活性与蔗糖代谢关键酶活性的协同提升更为显著。Mantel分析从统计学上证实,非结瘤材料的形态、干物质与这些生理过程关联更为紧密。综上所述,这些结果共同阐明:在生物固氮途径缺失的情况下,GABA作为一种有效的调节信号,通过协同增强抗氧化防御与优化蔗糖代谢(尤其是强化分解以供碳骨架)这一核心协同机制,更有效地缓解了低氮诱导的氧化胁迫与碳失衡,从而显著改善大豆的耐低氮能力。

4 结论

本研究结果表明,外源GABA能够有效缓解低氮胁迫对大豆幼苗生长的抑制作用,其生理机制主要涉及抗氧化防御系统与蔗糖代谢的协同调控。具体而言,表现为GABA处理显著调控了抗氧化酶活性、活性氧含量和蔗糖代谢关键酶活性,促进蔗糖、果糖和可溶性糖在叶片与根系中的积累,从而促进植株形态恢复与干物质积累。

参考文献:

[1] 赵锐, 郝小雨, 刘晓燚, 等. 我国大豆固氮、氮素吸收与产量间关系及其对施氮的响应[J]. 植物营养与肥料学报, 2025, 31(10): 1945-1954. DOI: 10.11674/zwyf.2025173.

[2] Wysokinski A, Wysokińska A, Noulas C, et al. Optimal nitrogen fertilizer rates for soybean cultivation[J]. Agronomy, 2024, 14(7): 1375. DOI: 10.3390/agronomy14071375.

[3] Asad M A U, Guan X Y, Zhou L J, et al. Involvement of plant signaling network and cell metabolic homeostasis in nitrogen deficiency-induced early leaf senescence[J]. Plant Sci, 2023, 336: 111855. DOI: 10.1016/j.plantsci.2023.111855.

[4] Asad M A U, Guan X Y, Zhang Y, et al. Nitrogen defi-

ciency accelerates rice leaf senescence through ABA signaling and sugar metabolic shifts [J]. Physiol Plant, 2025, 177(1): e70124. DOI:10.1111/ppl.70124.

[5] 孟妍君, 马鑫颖, 宋晨, 等. 水氮调控对棉花生理性状及产量的影响[J]. 中国生态农业学报: 中英文, 2023, 31 (9): 1379-1391. DOI: 10.12357/cjea.20230002.

[6] 胥雅馨, 郜全同, 薛丽华, 等. 施氮量对膜下滴灌春大豆氮素积累量及产量的影响[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(7): 81-95. DOI:10.11841/j.issn.1007-4333.2025.07.07.

[7] Wang H M, Ren C Y, Cao L, et al. Exogenous melatonin modulates physiological response to nitrogen and improves yield in nitrogen-deficient soybean (*Glycine max* L. merr.)[J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 865758. DOI: 10.3389/fpls.2022.865758.

[8] 李易玲, 陈平, 付智丹, 等. 光信号和光合产物调控豆科植物根瘤形成发育的研究进展[J]. 中国生态农业学报: 中英文, 2023, 31(1): 21-30. DOI:10.12357/cjea.20220415.

[9] Liu J, Lyu M, Liu C, et al. Exogenous GA3 alleviates low nitrogen stress by enhancing leaf nitrogen assimilation and limiting the transport of photosynthates to roots in apple plants[J]. Fruit Research, 2025, 5(1): e018. DOI: 10.48130/frures-0025-0009

[10] Wang T, Li M J, Yang J Z, et al. Brassinosteroid transcription factor BES1 modulates nitrate deficiency by promoting NRT2.1 and NRT2.2 transcription in *Arabidopsis* [J]. Plant J, 2023, 114 (6): 1443-1457. DOI: 10.1111/tpj.16203.

[11] Chen Q, Wang Y P, Zhang Z J, et al. Arginine increases tolerance to nitrogen deficiency in *Malus hupehensis via* alterations in photosynthetic capacity and amino acids metabolism[J]. Front Plant Sci, 2022, 12: 772086. DOI:10.3389/fpls.2021.772086.

[12] Shelp B J, Aghdam M S, Flaherty E J. γ-aminobutyrate (GABA) regulated plant defense: mechanisms and opportunities [J]. Plants, 2021, 10 (9): 1939. DOI: 10.3390/plants10091939.

[13] Hu Y X, Huang X, Xiao Q L, et al. Advances in plant GABA research: biological functions, synthesis mechanisms and regulatory pathways [J]. Plants, 2024, 13 (20): 2891. DOI:10.3390/plants13202891.

[14] Islam S N U, Kouser S, Hassan P, et al. Gamma-aminobutyric acid interactions with phytohormones and its role in modulating abiotic and biotic stress in plants [J]. Stress Biol, 2024, 4 (1): 36. DOI: 10.1007/s44154-024-00180-y.

[15] Dabravolski S A, Isayenkov S V. The role of the γ-aminobutyric acid (GABA) in plant salt stress tolerance[J]. Horticulturae, 2023, 9(2): 230. DOI:10.3390/horticulturae9020230.

[16] Cetin S, Tiryaki I. GABA-mediated modulation of drought stress tolerance and seed morphology during flax (*Linum usitatissimum* L.) germination *via* image analysis [J]. Sci Rep, 2025, 15: 38383. DOI:10.1038/s41598-025-22277-8.

[17] Chen W, Meng C, Ji J, et al. Exogenous GABA promotes adaptation and growth by altering the carbon and nitrogen metabolic flux in poplar seedlings under low nitrogen conditions [J]. Tree Physiol, 2020, 40 (12): 1744-1761. DOI:10.1093/treephys/tpaa101.

[18] Chen X, Tian Y C, Xie Y M, et al. GABA responds to low phosphorus stress by interfering with endogenous auxin levels in apple [J]. Plant Soil, 2023, 490 (1): 435-450. DOI:10.1007/s11104-023-06088-2.

[19] 李家欣, 周伟鑫, 褚霈宇, 等. 外源γ-氨基丁酸促进低氮胁迫大豆幼苗生长及氮素吸收的生理途径[J]. 植物营养与肥料学报, 2025, 31(9): 1877-1891. DOI:10.11674/zwyf.2024585.

[20] Liu Z W, Ren Z P, Zhang J, et al. Role of ROS and nutritional antioxidants in human diseases[J]. Front Physiol, 2018, 9: 477. DOI:10.3389/fphys.2018.00477.

[21] Sülüs S, Leblebici S. Effect of boric acid application on antioxidant enzymes activity and gene expression in safflower (*Carthamus* tinctorius L.) cultivars[J]. Braz Arch Biol Technol, 2022, 65: e22200702. DOI: 10.1590/1678-4324-2022200702.

[22] Soliman M H, El-Mohamedy R S R. Induction of defense-related physiological and antioxidant enzyme response against powdery mildew disease in okra (*Abelmoschus esculentus* L.) plant by using chitosan and potassium salts [J]. Mycobiology, 2017, 45(4): 409-420. DOI:10.5941/MYCO.2017.45.4.409.

[23] Hayat U, Din K U, Haider A, et al. Salicylic acid-induced antioxidant defense system alleviates cadmium toxicity in wheat[J]. J Soil Sci Plant Nutr, 2024, 24(2): 3068-3086. DOI:10.1007/s42729-024-01732-x.

[24] Tripathi A, Pandey P, Tripathi S N, et al. Plant growth-promoting endophytic consortium improved artemisinin biosynthesis *via* modulating antioxidants, gene expression, and transcriptional profile in *Artemisia annua* (L.) under stressed environments [J]. Plant Stress, 2025, 15: 100757. DOI:10.1016/j.stress.2025.100757.

[25] Lin Y X, Xu H J, Yin G K, et al. Dynamic changes in membrane lipid metabolism and antioxidant defense during soybean (*Glycine* max L. merr.) seed aging[J]. Front Plant Sci, 2022, 13: 908949. DOI: 10.3389/

fpls.2022.908949.

[26] Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, et al. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat[J]. Plant Cell Environ, 2001, 24 (12): 1337-1344. DOI: 10.1046/j. 1365-3040.2001.00778.x.

[27] Hu L P, Meng F Z, Wang S H, et al. Changes in carbohydrate levels and their metabolic enzymes in leaves, phloem sap and mesocarp during cucumber (*Cucumis sativus* L.) fruit development[J]. Sci Hortic, 2009, 121 (2): 131-137. DOI:10.1016/j.scienta.2009.01.023.

[28] Cao L, Jin X J, Zhang Y X. Melatonin confers drought stress tolerance in soybean (*Glycine max* L.) by modulating photosynthesis, osmolytes, and reactive oxygen metabolism[J]. Photosynthetica, 2019, 57(3): 812-819. DOI:10.32615/ps.2019.100.

[29] Chopra J, Kaur N, Gupta A K. Ontogenic changes in enzymes of carbon metabolism in relation to carbohydrate status in developing mungbean reproductive structures [J]. Phytochemistry, 2000, 53 (5): 539-548. DOI: 10.1016/S0031-9422(99)00545-2.

[30] Tsai C Y, Salamini F, Nelson O E. Enzymes of carbohydrate metabolism in the developing endosperm of maize [J]. Plant Physiol, 1970, 46 (2): 299-306. DOI: 10.1104/pp.46.2.299.

[31] Ladha J K, Tirol-Padre A, Reddy C K, et al. Global nitrogen budgets in cereals: a 50-year assessment for maize, rice, and wheat production systems[J]. Sci Rep, 2016, 6: 19355. DOI:10.1038/srep19355.

[32] Chu C C, Wang Y, Wang E T. Improving the utilization efficiency of nitrogen, phosphorus and potassium: current situation and future perspectives[J]. Sci Sin-Vitae, 2021, 51(10): 1415-1423. DOI: 10.1360/ssv-2021-0163.

[33] Kavanová M, Lattanzi F A, Schnyder H. Nitrogen deficiency inhibits leaf blade growth in *Lolium perenne* by increasing cell cycle duration and decreasing mitotic and post-mitotic growth rates[J]. Plant Cell Environ, 2008, 31(6): 727-737. DOI:10.1111/j.1365-3040.2008.01787.x.

[34] 王春恒, 韩爱民, 张立梅, 等. 外源γ-氨基丁酸对蛇龙珠葡萄叶片碳氮代谢的影响[J]. 果树学报, 2023, 40(7): 1386-1398. DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20220698.

[35] Zhang R, Wang C, Teng W Z, et al. Accumulation and distribution of fertilizer nitrogen and nodule-fixed nitrogen in soybeans with dual root systems[J]. Agronomy, 2020, 10(3): 397. DOI:10.3390/agronomy10030397.

(责任编辑:胡志勇)