

γ -氨基丁酸对植物生长发育和抗逆性的调节作用

张海龙¹, 陈迎迎¹, 杨立新², 沈应柏^{1,*}

¹北京林业大学生物科学与技术学院, 北京100083

²中国林学会, 北京100091

摘要: 植物生长发育和抗性反应受多种因素的调节。 γ -氨基丁酸(GABA)是一种普遍存在于动物、植物和微生物体内的非蛋白质游离氨基酸, 在植物生长发育和抗性反应中发挥着重要作用, 已成为近些年来的研究热点。本文系统综述了GABA在植物体内的合成和代谢途径、在组织器官中的分布、对生长发育和抗逆性的调节作用; 重点阐述了GABA对植物根、茎、叶、花、果实生长发育的作用, 以及在抗逆反应中GABA与植物激素之间的相互作用; 指出了研究中存在的问题, 并对未来的研究方向和重点科学问题提出了建议, 以期为植物科学领域与GABA相关的研究提供参考。

关键词: γ -氨基丁酸; 生物合成; 生长发育; 抗逆性; 植物激素

植物在生长发育中常遭受多种生物与非生物胁迫, 外源调节剂的使用可以有效地减少胁迫伤害, 同时还可以改善植物正常生长条件下的生长发育, 提高产量和质量。 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质氨基酸, 是含有氨基和羧基的两性离子(Shelp等1999)。近年来国内外对GABA开展了大量研究, 主要有以下3方面的发现: (1) GABA在生物体内存在的普遍性。GABA自1949年首次在马铃薯(*Solanum tuberosum*)块茎中发现以来, 相继在人、动物、植物和微生物中都有发现(Kokáš等2016); 高等植物胚、子叶、根、茎、叶、花、果实和种子中都含有GABA (Ramesh等2016)。(2) GABA对人和动物的药理性。GABA对人类癫痫、抑郁、失眠等多种疾病有治疗作用(Möhler 2012), 还能够减缓大鼠(*Rattus norvegicus*)慢性神经性疼痛(Meuwissen等2019)。GABA可提高植物对干旱、盐碱等多种非生物胁迫的抗性(Ramesh等2016)。(3) GABA功能的多样性。GABA在动物、植物和微生物体内既是一种信号物质, 也是生理代谢调节物质和营养物质(Renault等2012)。这些研究结果表明, 正是GABA作用的多样性决定了GABA作用机理的复杂性。迄今为止, 对GABA在动物、植物、微生物中的作用机制尚缺乏深入的了解, 尤其是GABA在提高植物抗逆性作用机理方面的研究更为薄弱, GABA增强植物防御反应作用机理方面尚未见系统的研究报道。本文在国内外研究结

果的基础上, 以GABA对植物生长发育及抗逆性方面的作用和机理为重点, 较系统地总结了最新研究成果。

1 GABA的生物合成与代谢

GABA在植物体内的合成途径有谷氨酸(glutamic acid, Glu)脱羧途径和多胺(polyamines, DAM)降解途径两种。谷氨酸脱羧途径是植物体内GABA合成的主要途径, 该途径以 α -酮戊二酸(α -ketoglutaric acid, α -KGA)为起点, 经过一系列生化反应形成琥珀酸盐(succinate), 并加入到三羧酸(tricarboxylic acid, TCA)循环中, 因此该途径可看作三羧酸循环的一条支路, 称为GABA支路(GABA shunt)(Shelp等1999)(图1)。具体过程是 α -酮戊二酸经转氨酶(aminotransferase)或谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)催化反应生成谷氨酸, 谷氨酸在谷氨酸脱羧酶(glutamate decarboxylase, GAD)的作用下特异性反应生成GABA。多胺降解途径则以精胺(spermine)、亚精胺(spermidine)或腐胺(putrescine)为起点, 亚精胺在多胺氧化酶(polyamine oxidase, PAO)催化下直接生成 Δ^1 -吡咯啉(Δ^1 -pyrroline); 精胺在多胺氧化酶作用下首先生成1,3-二氨基丙烷(1,3-propanediamine), 再进一步生成 Δ^1 -吡咯啉; 腐胺则是需要二胺氧化酶(diamine oxidase, DAO)的

收稿 2019-11-09 修定 2019-12-05

资助 国家自然科学基金(31270655)。

* 通讯作者(ybshen@bjfu.edu.cn)。

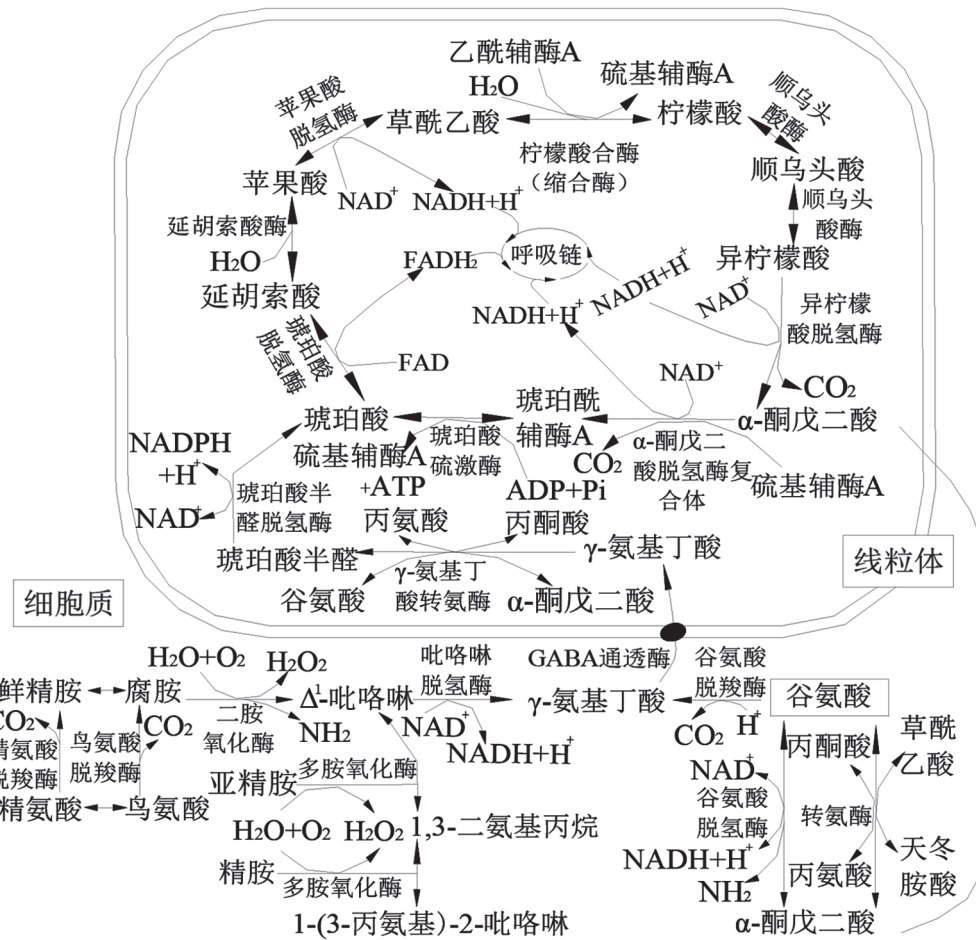


图1 GABA在植物体内的合成代谢及与呼吸作用的关系

Fig.1 The anabolism of GABA in plants and its relationship with respiration

参考Tiburcio等(1997)和Shelp等(1999)并作部分修改。

催化生成 Δ^1 -吡咯啉, 该过程所产生的 Δ^1 -吡咯啉在吡咯啉脱氢酶(pyrraline dehydrogenase)的催化作用下生成GABA (Shelp等1999; Tiburcio等1997) (图1)。

经上述途径合成的GABA可与 α -酮戊二酸反应生成琥珀酸半醛(succinic semialdehyde, SSA)和谷氨酸, 也可与丙酮酸(Pyruvate)反应生成琥珀酸半醛和丙氨酸(alanine)。GABA生成琥珀酸半醛的过程由 γ -氨基丁酸转氨酶(γ -aminobutyrate transaminase, GABA-T)催化完成; 琥珀酸半醛再经琥珀酸半醛脱氢酶(succinic semialdehyde dehydrogenase, SSADH)催化生成琥珀酸(succinic acid)进入三羧酸循环, 该过程消耗 NAD^+ 生成 NADH 和 H^+ (Shelp等1999)。目前的研究显示, 在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)细胞中几乎所有来源的GABA都通过单

一线粒体GABA转氨酶(GABA-T)对琥珀酸半醛进行分解。

GABA支路是植物体内GABA合成与代谢的主要途径, 由GAD、GABA-T和SSADH三种酶调控。谷氨酸脱羧酶是磷酸吡哆醛(pyridoxal phosphate, PLP)和蛋白质的复合物, 定位于细胞质中 (Shelp等1995), 含有一个pH感应位点和一个钙调蛋白结合结构域(calmodulin binding domain, CaMBD), 能够感知胞质环境pH的变化, 并与钙调蛋白CaM结合, 通过 Ca^{2+} /CaM调节酶的活性影响植物内源GABA的合成与积累 (Johnson等1997; Faitd等2011)。低氧和水涝等逆境胁迫引起植物体内GABA大量积累, 一定程度是因为细胞质中pH减小而促进了GAD活性 (Shelp等1999)。

GABA-T是催化植物体内GABA代谢的首要限速酶,由*GABA-Ts/POP2*基因编码(Palanivelu等2003),编码基因在细胞质、线粒体基质和质体中均有表达。GABA-T的活性受pH影响较大,其最适pH范围为8.6~9.0。SSADH催化琥珀酸半醛分解成琥珀酸是GABA代谢的最后一步,琥珀酸半醛脱氢酶具有底物特异性,其活性受 NAD^+/NADH 和胞质pH调控。SSADH主要以 NAD^+ 为辅助因子, NADH 对其活性有抑制作用(杨泽伟等2014)。ATP的反馈调节也会影响SSADH活性(Bouche等2003),AMP、ADP和ATP分别是 NAD^+ 与SSADH互作的竞争性、复合竞争性和非竞争性抑制剂(Fait等2005)。此外,外源GABA可以提高低氧胁迫下东北山樱(*Cerasus sachalinensis*)根系的ATP含量的研究说明(贾璐婷2018),GABA也有可能参与调节呼吸作用的光合电子传递。

GABA合成基因*GADs*和代谢基因*GABA-Ts/POP2*在分子水平上对GABA的水平起着至关重要的调节作用。拟南芥基因组中含有5个*GAD*同源基因(*GAD1*~5),其中*GAD1*在拟南芥根中特异表达(Bouche等2003)。*GAD2*在拟南芥的各个组织中普遍分布,*GAD3*~5在拟南芥的各个组织中表达水平较低(Miyashita和Good 2008)。超表达水稻(*Oryza sativa*) *GAD2*基因能大幅提升水稻内源GABA含量(Shimajiri等2013),而当*GAD1*突变以后,拟南芥根系GABA含量比野生型显著下降,这也进一步说明*GAD*基因在植物内源GABA水平调控上起着重要作用。

2 GABA在植物细胞中的分布

GABA在植物的胚、子叶、根、茎、叶、花、果实和种子中都有分布,且在不同组织和器官中的含量存在差异(Ramesh等2016)。热害、冷冻、机械损伤、病虫害、酸碱、高盐、低氧、水涝、激素刺激等胁迫都会引起GABA大量积累,但不同的胁迫会引起细胞内酶活表达的分布差异,表明GABA在植物细胞中具有多区域分布的可能(Ramesh等2016; Seifikalhor等2019)。如前所述,谷氨酸脱羧途径是GABA在植物体内合成代谢的主要途径,该途径主要在细胞质和线粒体中共同完成。GABA多胺合成途径的研究结果显示,GABA

的合成代谢也存在于过氧化物酶体和质体当中(Shelp等2012; Shelp和Zarei 2017)。

Shelp和Zarei (2017)提出了GABA在拟南芥亚细胞中分布的最新模型(Shelp等2017) (图2),较为全面地解释了GABA在植物细胞中的分布情况。他们对该模型的解释如下: GABA在*Ataldh10a8*和*Ataldh10a9*的单突变体中积累,引起根生长对盐过度敏感,表明从多胺到GABA的途径在应激反应中发挥作用。拟南芥的五种多胺氧化酶(PAO1~5)催化精胺和亚精胺向腐胺的转化,其中PAO2~4定位于过氧化物酶体。精胺和亚精胺经多胺氧化酶转化成腐胺,含铜胺氧化酶(CuAO)催化腐胺转化为4-氨基丁醛(4-aminobutyraldehyde, ABAL)。过氧化物酶醛脱氢酶(peroxidase aldehyde dehydrogenase, ALDH10A9)通过将4-氨基丁醛转化为GABA来催化拟南芥中腐胺氧化。拟南芥中CuAO2和CuAO3已经被证实定位于过氧化物酶体中,因此可以确定,该途径在过氧化物酶体中完成。另外,计算机分析预测显示,拟南芥中3个CuAOs (*At1g31670*、*At1g31710*和*At4g12290*)可能定位于质体中。与ALDH10A9具有相似功能的蛋白质ALDH10A8可以从细胞质转移到质体中参与应激诱导的翻译后修饰,催化ABAL向GABA的转换(图2)。这也说明GABA经腐胺的合成途径也存在于质体中。由此可见,细胞质中GABA分别来源于过氧化物酶体中的多胺降解、质体中的多胺代谢和细胞质中的谷氨酸脱羧反应,因此推测在过氧化物酶体和质体的膜上存在GABA外向转运体,而每种转运体是根据植物生长的不同阶段和遭受的不同环境来发挥作用的(Shelp和Zarei 2017)。高亲和力质子偶联的GABA转运蛋白定位于拟南芥的细胞质和线粒体膜上,这对于碳氮相互作用非常重要。*AtProTs* (一类存在于拟南芥质膜上的脯氨酸转运蛋白)等转运蛋白仍然有可能参与了GABA的转运。阳离子氨基酸转运蛋白CAT家族定位于拟南芥液泡膜,参与细胞质中GABA向液泡的运输。细胞质中的GABA也可以穿过质膜进入质外体,而协调GABA在质体内外分布,这有助于调控铝激活的苹果酸转运蛋白(ALMT)的活性并促进从细胞中输出碳(图2)。

值得注意的是,GABA作为一种可能的信号物

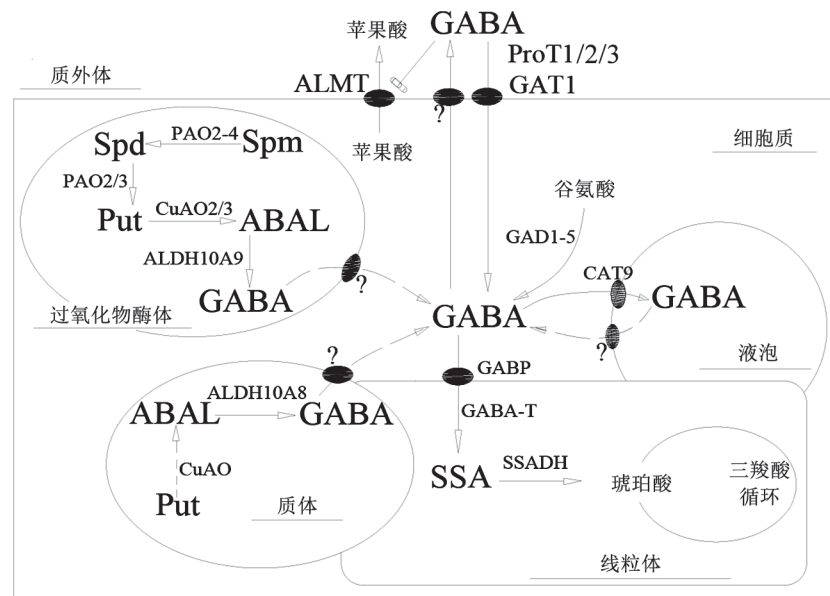


图2 GABA代谢的亚细胞分布

Fig.2 Subcellular distribution of GABA metabolism

虚线箭头和问号表示尚未研究的酶和转运蛋白; ABAL: 4-氨基丁醛; ALDH: 醛脱氢酶; ALMT: 铝激活的苹果酸转运蛋白; CuAO: 铜胺氧化酶; GABA: γ -氨基丁酸; GAD: 谷氨酸脱羧酶; GABP: GABA通透酶; GABA-T: GABA转氨酶; GAT: GABA转运蛋白; PAO: 多胺氧化酶; ProT: 脯氨酸转运蛋白; CAT: 碱性氨基酸转运体; Put: 腐胺; SSA: 琥珀酸半醛; SSADH: 琥珀酸半醛脱氢酶; Spd: 亚精胺; Spm: 精胺。参考Shelp和Zarei (2017)并作部分修改。

质, 在植物中的受体研究中长期空缺。TaALMT蛋白家族中的TaALMT1与动物中的GABA_A受体有相似序列, TaALMT1蛋白含有GABA调节所必需的基序(Ramesh等2015), GABA和苹果酸盐(malate)以复杂的方式与ALMTs相互作用, 以调节彼此的转运, 说明TaALMT1可能作为一种质膜上的GABA受体存在。随后的研究中, ALMTs在植物体内作为GABA的受体被确定(Ramesh等2018)。虽然ALMTs目前可以确定为植物体内的一种GABA转运体, 但是并未在GABA转运过程中发挥特异性, 且受到pH和阴离子浓度等因素的影响只在特定条件下发挥作用(Ramesh等2018); GABA在植物体内功能多样, 在植物的所有器官以及细胞质、液泡、质体、过氧化物酶体等多种细胞器中均有分布, 同时, 其作用发挥也受环境等因素的影响, 加之代谢转运及作用过程十分复杂, 因此对其受体仍需进一步深入研究。

3 GABA对植物生长发育的调节

GABA与植物的生长发育有着密切的关系, 在

植物的各个组织和器官的生长发育中都发挥着一定作用。但是GABA对植物生长发育调节的报道大多数集中在GABA对植物逆境响应的研究中, GABA在正常生长条件下对植物生长发育的调节报道较少。根据现有报道, 正常生长条件下GABA对植物根、茎和花粉管生长的调节似乎表现出一种低浓度促进生长高浓度抑制生长, 极低浓度又会抑制生长的现象。另外, GABA在调节果实成熟和响应叶片衰老过程中也发挥重要的作用。

3.1 GABA对植物茎生长的作用

在烟草(*Nicotiana tabacum*)中超表达GAD基因(Baum等1996), 构建不含钙调蛋白结合区域的GAD基因超表达突变体gadΔc和含有全长GAD基因的超表达突变体gad, 发现gadΔc烟草植株矮小, 茎节间变短, 茎韧皮部和木质部细胞极度缩短, 而gad与野生型没有太大差别。同时相对于野生型, gadΔc体内GABA含量增加7倍, 占植株体内游离氨基酸的47%, 而谷氨酸大量减少; 但是gad体内的GABA和谷氨酸只有轻微的变化。用GABA处理向日葵被切除的子叶, 发现外源GABA可以通过诱

导乙烯(ethylene, ETH)生物合成、1-氨基环丙基-1-羧酸合酶(1-aminocyclopropyl-1-carboxylic acid synthase, ACC)和ACC氧化酶(1-aminocyclopropyl-1-carboxylic acid synthase oxidase) (Kathiresan等1997)相关基因表达变化, 刺激乙烯的产生。外源GABA浓度在 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 以下可促进长须银柴胡(*Stellaria longipes*)茎的伸长, 但是GABA浓度的进一步增加却抑制了茎的伸长(Kathiresan等1998); 而在最适GABA浓度($250\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)下培养的植株内源GABA水平比对照植株高6倍。氨氧乙烯基甘氨酸(aminooxyethylene glycine, AVG)和硫代硫酸银(silver thiosulfate, STS)分别是乙烯的合成和作用抑制剂。高浓度的GABA ($750\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)显著诱导乙烯的生成, 较低浓度的GABA ($500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)可以在AVG或STS存在下促进节间伸长, 同时较高的GABA浓度($750\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)对茎伸长的抑制作用因AVG或STS的存在显著降低。以上研究表明, 内源GABA含量可能是影响植株茎生长的一个重要因素, 低浓度促进茎伸长, 高浓度起抑制作用。可能原因是过多的GABA引起细胞激素水平变化、渗透势或pH等的变化, 从而影响茎的生长。另一方面, GABA会调节乙烯水平而影响茎的生长。

3.2 GABA对植物花粉管发育的作用

通过野生型拟南芥和*pop2*突变体研究(Palanivelu等2003), 发现GABA对花粉管的调节或者抑制作用在花粉的体外培养和体内生长的观察中表现出同样的结果: 低浓度GABA促进花粉管的生长与诱导, 高浓度GABA则起抑制作用。这与Kathiresan等人(1998)在茎中的研究结果相似。研究表明, *POP2*突变引起拟南芥内源GABA含量过高, 从而导致花粉管伸长生长、定向诱导、受精等生理功能缺陷(Palanivelu等2003)。外源施加GABA后, *pop2*突变体虽然表现与野生型相同的响应, 但响应却更灵敏(Palanivelu等2003)。将*pop2*突变体的花粉移植在GABA浓度较低的野生型植株的雌蕊上, 花粉可以正常生长, *pop2*突变体的花粉管却在体外添加GABA浓度较高的*pop2*突变体的雌蕊中长度受到抑制, *pop2*突变体的雌蕊中大量积累GABA, 使得部分花粉管的延伸受到抑制; 说明花粉管的正常生长与延伸受GABA浓度的影响。该结论在

GABA合成抑制剂3-巯基丙酸(3-mercaptopropionic acid, 3-MP)对云杉(*Picea wilsonii*)花粉萌发和花粉管延伸的研究中被再次证明(Ling等2013)。3-MP引起肌动蛋白紊乱、细胞壁成分定位错误以及花粉管生长受阻, 而外源施加GABA和钙离子可解除3-MP的抑制作用, 说明花粉管的生长发育与钙离子和GABA关系密切。另外, GABA与钙离子也表现出相同的作用, 暗示着GABA的信号功能。

3.3 GABA对根系生长的作用

外源GABA可以从矿质代谢、酶活、氨基酸代谢和基因表达等多方面影响植物根系生长。在MS培养基上外源施加GABA可抑制拟南芥幼苗根的伸长, 但用1/8MS培养基培养下可促进根系伸长(Barbosa等2010), 进一步研究显示, 生长抑制或促进之间的控制与培养基中硝酸盐的水平有关; 当MS培养基中硝酸根离子浓度低于 $40\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 生长培养基中添加GABA促进根系生长, 而在硝酸根离子浓度高于 $40\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时, 生长培养基中添加GABA抑制了根的伸长。这主要是由于GABA在硝酸根浓度较低时促进硝酸根的吸收, 而在硝酸根浓度较高时抑制硝酸根的吸收。外源GABA还能够调控硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)、谷氨酸合成酶(glutamic acid synthase, GOGAT)、异柠檬酸脱氢酶(isocitrate dehydrogenase, ICDH)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)等多种参与碳氮代谢的酶的活性, 在1/8MS培养基中添加 $50\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ GABA, 除异柠檬酸脱氢酶活性外, 其余酶活性均有提高。然而, 在MS培养基上, GABA除了对根和茎组织中的谷氨酰胺合成酶和茎组织中的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶活性有抑制作用外, 对其他酶的活性并没有表现出抑制作用, 但是外源GABA增加了硝酸还原酶蛋白的数量, 而不是其在组织中的活化状态。说明GABA可能作为一种信号分子, 参与调节氮代谢和硝酸盐吸收, 进而影响拟南芥的生长; 但也不排除在低氮条件下GABA作为一种氮素补充的营养物质发挥作用的可能。另有研究发现外源GABA能引起拟南芥内源GABA含量的显著升高, 高水平的GABA对下胚轴和初生根生长具有抑制作用, 并引

起叶片萎黄(Renault等2012)。不同于Baum (1996)和Kathiresan等(1997, 1998)的研究, 该研究中外源GABA的加入并没有引起谷氨酸等初级代谢产物含量的显著变化, 因此可以确定该结果主要由高GABA水平导致, 进而更有力地说明GABA对植物生长发育的调节机理。他们通过微阵列数据分析表明, 编码细胞壁分泌相关蛋白基因的表达在植物组织中响应GABA而降低, *pop2-1*突变体中表达减少的基因种类与外源GABA处理野生型植物中表达减少的基因种类相似。由于细胞生长与新蛋白质、壁和膜材料的缺失密切相关(Hepler等2001; Refrégier等2004), 因此说明GABA对这些类型基因表达的影响可能会影响细胞的伸长从而使根系变短; 同时该研究还发现, GABA在不同发育条件下对编码分泌蛋白的基因有特定的影响。此外, GABA还能促进植物菌根形成。GABA能够提高豆科植物的固氮能力并有助于根瘤的形成(Jin等1990)。GABA还可在慢生型大豆根瘤菌, 苜蓿中华根瘤菌和豌豆根瘤菌中大量积累(White等2009), 而且是众多根瘤氨基酸中含量相对较多的一种(Suliman和Schulze 2010a, b)。

3.4 GABA调节果实成熟的作用

果实成熟往往伴随着一系列复杂的生理生化过程, 其中大部分生理生化反应受乙烯触发和调控, 果实成熟中产生的乙烯会被一系列受体感知, 通过信号级联调控下游乙烯相关基因, 引起后续氨基酸代谢等生化反应(Busatto等2017)。GABA可通过自身积累或调节乙烯水平对果实成熟产生一定的影响。已有研究表明, GABA能诱导乙烯合成前体ACC合酶合成基因表达上调从而促进乙烯合成(Kathiresan等1997), 对番茄(*Lycopersicon esculentum*)组织GAD基因表达水平分析发现, GAD基因在番茄果实中表达量最高(Gallego等1995), 二氧化碳抑制GAD基因表达的同时也抑制乙烯合成, 延缓果实成熟(Rothan等1997); GAD是合成GABA的关键酶, *MaACSI*的表达是香蕉(*Musa balbisiana*)果实采后成熟过程中启动成熟乙烯生物合成酶的关键基因(杨晓颖等2008), 胡伟(2009)研究发现GABA能诱导香蕉果实成熟并能诱导*MaGADI*基因的表达, 而*MaGADI*与*MaACSI*呈正调控关系调控乙烯生物合

成过程, GABA的处理虽然引起香蕉果实硬度、淀粉含量和可溶性总糖含量三种重要的果实品质指标发生变化, 但并未超出正常变化范围和趋势, 说明GABA处理虽能加快香蕉成熟, 但是没有引起香蕉果实品质的变化。以上结果说明在果实成熟过程中GABA积累可以促进乙烯合成从而加快果实成熟。对于GABA与乙烯相互作用调节果实成熟的关系, 胡伟(2009)综合前人研究总结如图3。

GABA在果实成熟过程的氨基酸代谢中也发挥着重要的作用。GABA在GABA-T和SSADH的作用下分解为琥珀酸盐进入三羧酸循环加快循环进程, 可以促进柠檬酸的降解从而降低果实酸度(Cercós等2006); 在该过程中GAD基因与果实成熟其他相关基因相比上调表达明显(Jin等2009); Takahashi等(2008)发现番茄在绿果期受GAD基因表达上调和GAD活性增强会大量积累GABA, 随着果实的不断成熟, 在红果期GABA转氨酶合成基因开始上调表达且酶活性增加, GABA快速降解(Takahashi等2008)。GAD在柑橘(*Citrus reticulata*)成熟的早期阶段活性较高, SSADH从中期到后期均保持较高活性, 而GABA-T在后期活性较高。但是GABA含量并未发生显著变化(Katz等2011); 外源施加GABA可显著提高柑橘果实内源GABA、谷氨酸、天冬

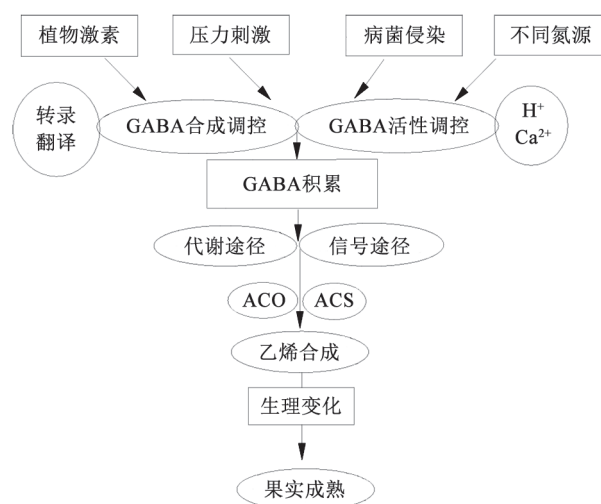


图3 GABA调节乙烯促进果实成熟的作用

Fig.3 The role of GABA in regulating ethylene and promoting fruit ripening

参考胡伟(2009)并作部分修改。

氨酸(aspartic acid, Asp)、丝氨酸(serine, Ser)、缬氨酸(valine, Val)和脯氨酸(proline, Pro)等氨基酸含量,并激活GAD基因,提高果实柠檬酸含量,增强果实中抗氧化酶(antioxidase)活性和ATP的含量(盛玲2017)。与促进果实成熟不同,廖云霞等(2017)在研究GABA对水蜜桃(*Prunus persica*)冷藏的影响时发现, GABA参与调节冷藏期间细胞壁代谢及内源激素水平变化, GABA处理可以抑制水蜜桃果实脱落酸(abscisic acid, ABA)和乙烯含量,降低果实脱落酸和赤霉素比例,从而促进细胞壁中胶层中原果胶的水解,减少果实冷害,延长冷藏时间。然而, GABA与果实成熟相关的所有研究结果并非全部一致, Cercós等(2006)研究结果表明GABA可以加快柑橘果实柠檬酸(citric acid)分解,但是盛玲(2017)的研究结果却与之相反;在GABA诱导乙烯合成方面胡伟(2009)与廖云霞等(2017)研究结果也不一致,这可能与实验材料以及实验条件不同有着密切的关系。这也正如Takahashi等(2008)和Katz等(2011)研究结果所示, GABA支路相关基因表达与酶活在果实成熟的不同阶段表现具有差异。由此可见,果实成熟过程中,氨基酸受相关基因表达提高和酶活增加的调控而代谢加快。GABA支路受内源代谢机制的影响和外源GABA的刺激被激活,一方面以GABA作为氨基酸代谢的中间物质,参与果实成熟过程中氨基酸代谢的调节;另一面积累的GABA也可以通过代谢和信号途径诱导乙烯生成,加快果实的呼吸作用,从而促进淀粉和有机酸等物质的分解。值得注意的是,在所有关于GABA与果实成熟的研究中,除了诱导乙烯合成以外, GABA含量似乎与果实成熟并没有显示出重要的相关性,但是GAD、GABA-T和SSADH活性以及基因表达却都表现出不同程度的变化,因此推测, GABA对果实成熟的调节在氨基酸代谢方面表现为临时氮库,起到调节C/N平衡的作用。

3.5 GABA与叶片衰老和叶片节律性运动的调节

衰老是叶片发育过程的最后一步,它通过有肌物降解和降解产物再循环的方式,导致器官死亡。在衰老过程中,叶片中合成的蛋白质、脂质和核酸等营养物质被降解并重新分配到生长部位和生殖器官,发育成果实和种子(Ansari等2014)。

POP2-1和POP2-3突变一方面迅速降低了叶片光合作用效率、叶绿素含量、GABA含量、GABA-T和GAD活性,另一方面增加了质膜离子外排和丙二醛(malondialdehyde, MDA)水平(Jalil等2017)。过氧化氢抑制细胞活力的台盼蓝染色结果显示,与野生型相比, *pop2-1*和*pop2-3*突变体叶片在胁迫条件下表现出过度敏感(Jalil等2017)。表明在胁迫条件下, GABA转氨酶基因功能的缺失导致拟南芥叶片提前衰老。植物70%的氮储存在叶绿体中,氮是衰老叶片中最重要的代谢养分, GABA支路氮循环过程在水稻叶片衰老过程中有非常重要的作用。一旦叶片开始衰老,大分子即开始降解并重新分配到生长部位。部分蛋白质在蛋白酶的帮助下会转化成 α -氨基酸并在转氨酶的作用下将转 α -氨基酸化为谷氨酸、 α -酮戊二酸和氨气释放,部分谷氨酸在GAD的作用下转化为GABA, GABA经代谢转换进入三羧酸循环,从而为植物生长部位提供代谢物质(Shelp等1999);另一方面,若蛋白质合成受阻, GABA还会转换成谷氨酸,为蛋白质合成提供原料(Narayan和Nair 1990)。可见GABA在叶片衰老过程中通过氨基酸代谢进入三羧酸循环,对有机物的再分配起到重要作用,该过程离不开GABA-T。

植物虽然不能像动物一样随意移动,但是植物的某些组织器官却能够随着环境因子周期性变化表现出规律的运动,称为生物节律。叶片是植物响应光周期等因子发生节律变化最主要的植物器官。植物叶片的节律性运动会受到氨基酸代谢、糖代谢和活性氧等多种代谢和物质的调节(Farré和Weise 2012)。拟南芥叶片GABA的含量会随着明暗12 h光周期交替发生变化, GABA在拟南芥幼叶中表现出光生长后期积累,暗生长后期浓度降低的现象;谷氨酸含量表现为光生长前期积累,暗生长前期下降。说明光周期变化会引起拟南芥叶片由谷氨酸为起点的GABA代谢。外源施加GABA能显著提高野生型拟南芥叶片节律性运动的振幅, *gad*和*pop*突变体拟南芥中叶片的节律性运动的振幅显著减小,且*pop2*突变体未表现出伴随光周期的变化。利用叶片运动表现为非节律性的生物节律核心元件基因的突变体研究发现, GABA可以在一定程度上恢复单突变体的叶片节律运动,但无法恢

复双突变体的叶片运动节律, 却能够增加双突变体的叶片节律运动的振幅, 意味着GABA参与了植物叶片运动的调节, 且与植物叶片运动的振幅的调节密切相关。生物节律核心元件基因的突变体的研究结果说明, GABA虽然能够改变叶片运动的幅度, 但是却无法改变叶片非节律性运动模式(陈意等2018)。此外, 外源GABA可以显著提高番茄叶片叶绿素 a/b 的比率、光合电子传递速率、光系统II实际量子效率和光化学淬灭系数(罗黄颖等2011), 并促进玉米(*Zea mays*)幼苗生长和生物量的积累, 提高玉米幼苗叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等光合指标(Wu等2016)。

4 GABA在植物逆境调节中的作用及与植物激素的相互关系

植物在生长发育过程中常遭受多种生物胁迫与非生物胁迫(张庆花等2019)。生物胁迫包括病害、虫害还有其他植物的竞争等; 非生物胁迫包括冷害、冻害、热害、干旱、水涝、低氧、盐碱、重金属、矿物质缺乏、紫外线辐射、机械损伤等。为适应各种胁迫, 植物进化出多种抵抗与忍耐外界胁迫的能力, 形成抗逆性。GABA是植物在胁迫状态下产生的重要抗性调节物质之一, 在多种胁迫响应中发挥作用。

4.1 GABA对植物生物与非生物胁迫的调节

GABA在植物各种生物防御与非生物胁迫中几乎都发挥作用。在生物防御反应中GABA在植物虫害和微生物胁迫中都能够引起直接防御和间接防御反应(Bown和Shelp 2016)。GABA作为一种神经抑制剂, 在植物体内的积累会直接影响昆虫取食的选择性, 过多取食会抑制取食昆虫的生长发育(Mithöfer和Boland 2012; 罗水田2017)。反式-2-己烯醛(*trans*-2-hexenal)是一种绿叶植物遭遇昆虫取食后产生的挥发物, 对植物生长有毒害作用, 高水平的GABA积累能够缓解反式-2-己烯醛积累所引起的毒性效应(Mirabella等2008)。植物体内钙离子会快速响应昆虫取食等机械损伤(Kiep等2015), 引起植物系统性GABA含量增加。另外, GABA生物合成水平升高的烟草植株对农杆菌入侵表现出更强的耐受性(Chevrot等2006)。外源添

加稻瘟病菌(*magnaporthe grisea*)细胞壁诱导剂后, 水稻细胞GABA水平显著增加(Takahashi等2008)。GABA还会引起小麦(*Triticum aestivum*)颖枯壳多孢菌(*polysporum gluteum of wheat*)对环境刺激以及无性发育和分化的显著响应(Oliver等2013)。说明GABA在植物遭受微生物胁迫中也起到防御作用, 但是到目前为止GABA在植物中与微生物相互作用的研究较少, 机理研究也不深入。

GABA合成代谢途径作为呼吸作用三羧酸循环的一条支路, 对植物生长环境氧气含量的变化较为敏感, 低氧会引起GAD基因表达上调, 促进GABA积累(Miyashita和Good 2008), GABA的应用能够通过降低活性氧中间体(reactive oxygen intermediates, ROIs)酶活性、激活抗氧化防御系统、改善叶绿体超微结构和光合特性, 促进玉米幼苗在涝渍条件下的生长(Akram等2019)。热胁迫会使植物的物候、形态、生理、生物化学和基因表达发生显著变化, 从而影响植物的生长发育, 最终抑制植物的生产潜力。GABA可以提高热胁迫下绿豆(*Vigna radiata*)植株的细胞膨压, 增强二氧化碳吸收和转换效率, 并提高呼吸作用相关酶活, 从而保护生殖功能的正常发育(Priya等2019)。GABA还可以增强植物对砷、铬、硒等重金属以及盐胁迫的耐受性(Bor等20019; Kumar等2017; Mahmud等2017)。此外, GABA在植物遭受低氧胁迫、盐胁迫、冷害、冻害、干旱、机械损伤等多种逆境胁迫中都发挥着重要的调节作用(Ramesh等2016; Seifikalhor等2019)。

4.2 GABA与植物激素在抗逆反应中作用的相互关系

植物激素是植物生长发育过程中必不可少的内源物质。植物激素之间的相互作用以及激素与其他多种物质的相互作用, 是促进植物生长发育和维持植物生理稳态重要的生理代谢过程。GABA与植物生长与抗性反应的关系, 既是GABA与各种植物激素之间相互调节的关系, 也是GABA引起多种植物激素之间相互作用的结果。乙烯是最早被发现与GABA引起的生长相关的植物激素, GABA能够激活乙烯合成前体ACC基因表达, 从而促进乙烯合成, 但是乙烯诱导的根系生长也需要

生长素(3-indoleacetic acid, IAA)的生物合成、转运、信号传递和响应(Stepanova等2007)。生长素和脱落酸能够相互作用增强植物抗逆反应,与GABA在植物抗逆反应中具有很多相似之处(Podlešáková等2019);表明GABA可能通过调节乙烯含量间接调控生长素水平从而调控植物生长。*AGP*基因编码一种阿拉伯半乳糖蛋白,能够提升拟南芥根中脱落酸反应的速率,脱落酸可以介导拟南芥初生根的生长发育,并调控拟南芥根分生组织区表皮细胞的生长模式(Van Hengel和Roberts 2003; Van Hengel等2004),在GABA处理后的*pop2-1*突变体种子幼苗中,*AGP30*基因表达被抑制(Renault等2012),说明GABA可能负调控脱落酸的反应速率。14-3-3蛋白由14-3-3基因编码,通常以磷酸化的方式与多种蛋白相互作用调节植物碳代谢,GABA能够下调拟南芥中14-3-3基因家族中的大部分成员,但依赖于乙烯和脱落酸的信号通路(Lancien和Roberts 2010);而脱落酸诱导气孔关闭过程中引起胞质钙离子的大量增加,刺激GAD激活,加快GABA合成而积累(Mori和Schroeder 2004; Viridi等2015; Singh等2017);此外,在盐胁迫下的番茄植株中,乙烯的产生与脱落酸浓度以及茎与根之间养分的分配调节有关(Albacete等2008),这些研究暗示脱落酸从激素水平对GABA的作用发挥中起着至关重要的作用。

在玉米中超表达大麦细胞分裂素脱氢酶1(cytokinin dehydrogenase1, CKX1)可以促进玉米侧根发生和长度,同时*GAD*、*ALMT*相关基因表达上调(Pospíšilová等2016);GABA或6-苄氨基嘌呤处理的拟南芥根系长度显著降低,分子机理研究发现,两者处理引起的下调和上调基因高度重叠;锌胁迫下烟草GABA和细胞分裂素调控胁迫耐受的相互作用证实:带有*IPT*基因的SAG12启动子转化植株的锌耐受性与脯氨酸、甲硫氨酸(methionine)和GABA的积累有关(Pavliková等2014)。说明细胞分裂素和GABA在调节植物生长中可能具有协同作用,或GABA也可能是细胞分裂素效应的促进因子。但干旱引起新西兰辐射松(*Radiata pine*)GABA、生长素和脱落酸积累,细胞分裂素含量却下降(Diego等2015),这可能与GABA在不同胁迫条件下表现出

不同的生理调节作用有关。过表达赤霉素代谢抑制基因,引起赤霉素积累的同时GABA也大量积累(Busov等2006),且外源赤霉素应用也可以增加水稻种子和葡萄(*Vitis vinifera*)果实中GABA的内源含量(Zhang等2014; Jung等2017),而在盐胁迫下,GABA处理可以提高内源性高水平的赤霉素和生长素活性,增强决明子(*Cassia tora*)的耐盐性,说明GABA和赤霉素之间也具有相互调控的关系。

以上总结说明,在植物生长发育过程中GABA可以通过调控乙烯而间接调控生长素,也可直接调节细胞分裂素、脱落酸、赤霉素水平。反之,细胞分裂素、脱落酸、赤霉素又能对GABA水平起到一定的调节作用。GABA与生长素、脱落酸、乙烯、细胞分裂素、赤霉素之间都具有相互调控关系,但是这些相互作用之间的机理研究还不深入。且GABA与部分激素的关系研究还处于空白阶段。生长素是植物生长发育必不可少的激素之一,但到目前为止,没有关于直接研究GABA与生长素相互作用调节植物生长的报道;GABA与独脚金内酯(strigolactone, SL)和油菜素内酯(brassinolide, BR)之间是否存在相互关系,也未见报道。

5 结语与展望

综上所述,GABA作为一种游离态非蛋白质氨基酸,在植物生长发育和抗逆反应中发挥着重要作用。现有的研究结果表明,GABA主要的合成代谢途径是三羧酸循环的一条支路,GABA作为该途径氨基酸代谢的中间产物对氨基酸代谢起到重要的调节作用。GABA在植物的各组织中普遍存在,可以以信号分子、营养物质或代谢调节物质发挥功能对不同环境下植物根、茎、叶、花、果实、种子等各个器官的生长发育起到调节作用。植物激素在植物生长发育中至关重要,且相互关系错综复杂,GABA与植物激素之间相互调控也是影响植物生长发育和代谢调节重要的一方面。

尽管对于GABA在植物中的研究已经取得了不错的进展,但是仍然还有许多亟待解决的问题:GABA多胺降解合成途径研究还不深入;GABA与激素相互作用的关系缺少系统性研究;GABA与氨基酸代谢和激素相互作用的分子机理有待证明;

GABA的信号功能有待进一步验证; 缺少生产上实际应用GABA的成功案例。对这些问题的深入研究将进一步丰富人们对GABA作用机理的认识, 为探索GABA用于植物生长调节和提高植物抗逆性提供理论参考。

参考文献(References)

- Albacete A, Ghanem ME, Martinez-Andujar C, et al (2008). Hormonal changes in relation to biomass partitioning and shoot growth impairment in salinized tomato (*Solanum lycopersicum* L.) plants. *J Exp Bot*, 59 (15): 4119–4131
- Ansari MI, Hasan S, Jalil SU (2014). Leaf senescence and GABA shunt. *Bioinf*, 10 (12): 734–736
- Barbosa JM, Singh NK, Cherry JH, et al (2010). Nitrate uptake and utilization is modulated by exogenous γ -aminobutyric acid in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Physiol Biochem*, 48 (6): 443–450
- Baum G, Levyadun S, Fridmann Y, et al (1996). Calmodulin binding to glutamate decarboxylase is required for regulation of glutamate and GABA metabolism and normal development in plants. *EMBO J*, 15 (12): 2988–2996
- Bor M, Seckin B, Ozgur R, et al (2009). Comparative effects of drought, salt, heavy metal and heat stresses on gamma-aminobutyric acid levels of sesame (*Sesamum indicum* L.). *Acta Physiol Plant*, 31 (3): 655–659
- Bouche N, Fait A, Bouchez D, et al (2003). Mitochondrial succinic-semialdehyde dehydrogenase of the gamma-aminobutyrate shunt is required to restrict levels of reactive oxygen intermediates in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, 100 (11): 6843–6848
- Bown AW, Shelp BJ (2016). Plant GABA: not just a metabolite. *Trends Plant Sci*, 21 (10): 811–813
- Busatto N, Tadiello A, Trainotti L, et al (2017). Climacteric ripening of apple fruit is regulated by transcriptional circuits stimulated by cross-talks between ethylene and auxin. *Plant Signal Behav*, 12 (1): e1268312
- Busov V, Meilan R, Pearce DW, et al (2006). Transgenic modification of *gai* or *rgl1* causes dwarfing and alters gibberellins, root growth, and metabolite profiles in *Populus*. *Planta*, 224 (2): 288–299
- Cercós M, Soler G, Iglesias DJ, et al (2006). Global analysis of gene expression during development and ripening of citrus fruit flesh. A proposed mechanism for citric acid utilization. *Plant Mol Biol*, 62 (4–5): 513–527
- Chen Y, Yue H, Xiang Y, et al (2018). Effects of γ -aminobutyric acid metabolism on leaf rhythmic movement in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol J*, 54 (8): 76–83 (in Chinese with English abstract) [陈意, 岳涵, 向宇等(2018). γ -氨基丁酸代谢影响拟南芥叶片节律性运动. 植物生理学报, 54 (8): 76–83]
- Chevrot R, Rosen R, Haudecoeur E, et al (2006). GABA controls the level of quorum-sensing signal in *Agrobacterium tumefaciens*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (19): 7460–7464
- Diego ND, Saiz-Fernández I, Rodríguez JL, et al (2015). Metabolites and hormones are involved in the intraspecific variability of drought hardening in *radiata pine*. *J Plant Physiol*, 188: 64–71
- Fait A, Nesi AN, Angelovici R, et al (2011). Targeted enhancement of glutamate-to- γ -Aminobutyrate conversion in *Arabidopsis* seeds affects carbon-nitrogen balance and storage reserves in a development-dependent manner. *Plant Physiol*, 157 (3): 1026–1042
- Fait A, Yellin A, Fromm H (2005). GABA shunt deficiencies and accumulation of reactive oxygen intermediates: insight from *Arabidopsis* mutants. *FEBS Lett*, 579 (2): 415–420
- Farré EM, Weise SE (2012). The interactions between the circadian clock and primary metabolism. *Curr Opin Plant Biol*, 15 (3): 293–300
- Gallego PP, Whotton L, Picton S, et al (1995). A role for glutamate decarboxylase during tomato ripening: the characterisation of a cDNA encoding a putative glutamate decarboxylase with a calmodulin-binding site. *Plant Mol Biol*, 27 (6): 1143–1151
- Hepler PK, Vidali L, Cheung AY (2001). Polarized cell growth in higher plants. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 17 (1): 159–187
- Jalil SU, Ahmad I, Ansari MI (2017). Functional loss of GABA transaminase (GABA-T) expressed early leaf senescence under various stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Curr Plant Biol*, 2 (1): 11–12
- Jia LT (2018). The metabolic characteristics and physiological regulation of GABA in *Cerasus sachalinensis* roots under waterlogging stress (dissertation). Shenyang: Shenyang Agricultural University, 25–50 [贾璐婷(2018). 水涝胁迫下东北山樱根系GABA代谢特征及其生理效应研究(学位论文). 沈阳: 沈阳农业大学, 25–50]
- Jin HN, Dilworth MJ, Glenn AR (1990). 4-aminobutyrate is not available to bacteroids of cowpea *Rhizobium* MNF2030 in snake bean nodules. *Arch Microbiol*, 153 (5): 455–462
- Jin ZQ, Xu BY, Liu JH, et al (2009). Identification of genes differentially expressed at the onset of the ethylene climacteric in banana. *Postharvest Biol Technol*, 52 (3): 307–309
- Johnson BS, Singh NK, Cherry JH, et al (1997). Purification and characterization of glutamate decarboxylase from cowpea. *Phytochemistry*, 46 (1): 39–44

- Jung CJ, Hur YY, Moon JS, et al (2017). Pre-bloom application of gibberellin in 'Tamnara' grape increases γ -aminobutyric acid (GABA) production at full bloom. *Hortic Environ Biotechnol*, 58 (6): 568–575
- Kathiresan A, Miranda J, Chinnappa CC, et al (1998). γ -aminobutyric acid promotes stem elongation in *Stellaria longipes*: the role of ethylene. *Plant Growth Regul*, 26 (2): 131–137
- Kathiresan A, Tung P, Chinnappa CC, et al (1997). γ -aminobutyric acid stimulates ethylene biosynthesis in sunflower. *Plant Physiol*, 115 (1): 129–135
- Katz E, Boo KH, Kim HY, et al (2011). Label-free shotgun proteomics and metabolite analysis reveal a significant metabolic shift during citrus fruit development. *J Exp Bot*, 62 (15): 5367–5384
- Kiep V, Vadassery J, Lattke J, et al (2015). Systemic cytosolic Ca^{2+} elevation is activated upon wounding and herbivory in *Arabidopsis*. *New Phytol*, 207 (4): 996–1004
- Kokáš F, Vojta P, Galuszka P (2016). Dataset for transcriptional response of barley (*Hordeum vulgare*) exposed to drought and subsequent re-watering. *Data Brief*, 8: 334–341
- Kumar N, Dubey AK, Upadhyay AK, et al (2017). GABA accretion reduces *Lsi-1* and *Lsi-2* gene expressions and modulates physiological responses in *Oryza sativa* to provide tolerance towards arsenic. *Sci Rep*, 7 (1): 8786
- Lancien M, Roberts MR (2010). Regulation of *Arabidopsis thaliana* 14-3-3 gene expression by gamma-aminobutyric acid. *Plant Cell Environ*, 29 (7): 1430–1436
- Liao YX, Ran ZQ, Wang D, et al (2017). Effect of γ -aminobutyric acid treatments on cell wall metabolism and chilling injury in peaches during the refrigerated storage. *Food Sci Technol*, (11): 56–62 (in Chinese with English abstract) [廖云霞, 冉自强, 王丹等(2017). γ -氨基丁酸处理对桃果实冷藏期间细胞壁代谢及冷害的影响. *食品科技*, (11): 56–62]
- Ling Y, Chen T, Jing Y, et al (2013). γ -aminobutyric acid (GABA) homeostasis regulates pollen germination and polarized growth in *Picea wilsonii*. *Planta*, 238 (5): 831–843
- Luo HY, Gao HB, Xia QP, et al (2011). Effects of exogenous GABA on reactive oxygen species metabolism and chlorophyll fluorescence parameters in tomato under NaCl stress. *Sci Agr Sin*, 44 (4): 753–761 (in Chinese with English abstract) [罗黄颖, 高洪波, 夏庆平等(2011). γ -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]
- Luo ST (2017). Functional role of GABA in herbivory-induced defense response in *Arabidopsis thaliana* (dissertation). Beijing: Beijing Forestry University, 15–42 [罗水田(2017). γ -氨基丁酸在昆虫取食诱导的拟南芥防御反应中的作用研究(学位论文). 北京: 北京林业大学, 15–42]
- Mahmud JA, Hasanuzzaman M, Nahar K, et al (2017). γ -aminobutyric acid (GABA) confers chromium stress tolerance in *Brassica juncea* L. by modulating the antioxidant defense and glyoxalase systems. *Ecotoxicology*, 26 (5): 675–690
- Mead O, Thynne E, Winterberg B, et al (2013). Characterising the role of GABA and its metabolism in the wheat pathogen *Stagonospora nodorum*. *PLoS One*, 8 (11): e78368
- Meuwissen KPV, de Vries LE, Zhang TC, et al (2019). Burst and tonic spinal cord stimulation both activate spinal GABAergic mechanisms to attenuate pain in a rat model of chronic neuropathic pain. *Pain Pract*, 20 (1): 75–87
- Mirabella R, Rauwerda H, Struys EA, et al (2008). The *Arabidopsis her1* mutant implicates GABA in E-2-hexenal responsiveness. *Plant J*, 53 (2): 197–213
- Mithöfer A, Boland W (2012). Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annu Rev Plant Biol*, 63 (1): 431–450
- Miyashita Y, Good AG (2008). Contribution of the GABA shunt to hypoxia-induced alanine accumulation in roots of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (1): 92–102
- Möhler H (2012). The GABA system in anxiety and depression and its therapeutic potential. *Neuropharmacology*, 62 (1): 42–53
- Mori IC, Schroeder JI (2004). Reactive oxygen species activation of plant Ca^{2+} channels. A signaling mechanism in polar growth, hormone transduction, stress signaling, and hypothetically mechanotransduction. *Plant Physiol*, 135 (2): 702–708
- Narayan VS, Nair PM (1990). Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants. *Phytochemistry*, 29 (2): 367–375
- Palanivelu R, Brass L, Edlund AF, et al (2003). Pollen tube growth and guidance is regulated by *POP2*, an *Arabidopsis* gene that controls GABA levels. *Cell*, 114 (1): 47–59
- Pavliková D, Zemanová V, Procházková D, et al (2014). The long-term effect of zinc soil contamination on selected free amino acids playing an important role in plant adaptation to stress and senescence. *Ecotoxicol Environ Saf*, 100: 166–170
- Podlešáková K, Ugena L, Spíchal L, et al (2019). Phytohormones and polyamines regulate plant stress responses by altering GABA pathway. *New Biotechnol*, 48: 53–65
- Pospíšilová H, Jiskrová E, Vojta P, et al (2016). Transgenic barley overexpressing a cytokinin dehydrogenase gene shows greater tolerance to drought stress. *New Biotechnol*, 33 (5): 692–705

- Priya M, Sharma L, Kaur R, et al (2019). GABA (γ -aminobutyric acid), as a thermo-protectant, to improve the reproductive function of heat-stressed mungbean plants. *Sci Rep*, 9 (1): 7788
- Ramesh SA, Tyerman SD, Gilliam M, et al (2017). γ -aminobutyric acid (GABA) signalling in plants. *Cell Mol Life Sci*, 74 (9): 1577–1603
- Ramesh SA, Kamran M, Sullivan W, et al (2018). Aluminium-activated malate transporters can facilitate GABA transport. *Plant Cell*, 30 (5): 1147–1164
- Ramesh SA, Tyerman SD, Xu B, et al (2015). GABA signalling modulates plant growth by directly regulating the activity of plant-specific anion transporters. *Nat Commun*, 6: 7879
- Refrégier G, Pelletier S, Jaillard D, et al (2004). Interaction between wall deposition and cell elongation in dark-grown hypocotyl cells in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 135 (2): 959–968
- Renault H, Amrani AE, Palanivelu R, et al (2012). GABA accumulation causes cell elongation defects and a decrease in expression of genes encoding secreted and cell wall-related proteins in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 52 (5): 894–908
- Rothan C, Duret S, Chevalier C, et al (1997). Suppression of ripening-associated gene expression in tomato fruits subjected to a high CO₂ concentration. *Plant Physiol*, 114 (1): 255–263
- Salah A, Zhan M, Cao C, et al (2019). γ -aminobutyric acid promotes chloroplast ultrastructure, antioxidant capacity, and growth of waterlogged maize seedlings. *Sci Rep*, 9 (1): 484
- Seifikalhor M, Aliniaieifard S, Hassani B, et al (2019). Diverse role of γ -aminobutyric acid in dynamic plant cell responses. *Plant Cell Rep*, 38 (8): 847–867
- Shelp BJ, Bown AW, McLean MD, et al (1999). Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid. *Trends Plant Sci*, 4 (11): 446–452
- Shelp BJ, Mullen RT, Waller JC (2012). Compartmentation of GABA metabolism raises intriguing questions. *Trends Plant Sci*, 17 (2): 57–59
- Shelp BJ, Walton CS, Snedden WA, et al (1995). Gaba shunt in developing soybean seeds is associated with hypoxia. *Physiol Plant*, 94 (2): 219–228
- Shelp BJ, Zarei A (2017). Subcellular compartmentation of 4-aminobutyrate (GABA) metabolism in *Arabidopsis*: an update. *Plant Signal Behav*, 12 (5): e1322244
- Sheng L (2017). Mechanism of gamma-aminobutyric acid shunt regulating citrate metabolism in citrus fruit (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University, 15–89 [盛玲(2017). GABA支路调控柑橘果实柠檬酸代谢的机理研究(学位论文). 武汉: 华中农业大学, 15–89]
- Shimajiri Y, Oonishi T, Ozaki K, et al (2013). Genetic manipulation of the γ -aminobutyric acid (GABA) shunt in rice: overexpression of truncated glutamate decarboxylase (*GAD2*) and knockdown of γ -aminobutyric acid transaminase (*GABA-T*) lead to sustained and high levels of GABA accumulation in rice kernels. *Plant Biotechnol J*, 11 (5): 594–604
- Singh R, Parihar P, Singh S, et al (2017). Reactive oxygen species signaling and stomatal movement: current updates and future perspectives. *Redox Biol*, 11: 213–218
- Stepanova AN, Yun J, Likhacheva AV, et al (2007). Multilevel interactions between ethylene and auxin in *Arabidopsis* roots. *Plant Cell*, 19 (7): 2169–2185
- Suliman S, Schulze J (2010a). The efficiency of nitrogen fixation of the model legume *Medicago truncatula* (Jemalong A17) is low compared to *Medicago sativa*. *J Plant Physiol*, 167 (9): 683–692
- Suliman S, Schulze J (2010b). Phloem-derived γ -aminobutyric acid (GABA) is involved in upregulating nodule N₂ fixation efficiency in the model legume *Medicago truncatula*. *Plant Cell Environ*, 33 (12): 2162–2172
- Takahashi H, Matsumura H, Kawai-Yamada M, et al (2008). The cell death factor, cell wall elicitor of rice blast fungus (*Magnaporthe grisea*) causes metabolic alterations including GABA shunt in rice cultured cells. *Plant Signal Behav*, 3 (11): 945–953
- Tiburcio AF, Altabella T, Borrell A, et al (1997). Polyamine metabolism and its regulation. *Physiol Plant*, 100 (3): 664–674
- Van Hengel AJ, Roberts K (2003). AtAGP30, an arabinogalactan-protein in the cell walls of the primary root, plays a role in root regeneration and seed germination. *Plant J*, 36 (2): 256–270
- Van Hengel AJ, Barber C, Roberts K (2004). The expression patterns of arabinogalactan-protein *AtAGP30* and *GLA-BRA2* reveal a role for abscisic acid in the early stages of root epidermal patterning. *Plant J*, 39 (1): 70–83
- Virdi AS, Singh S, Singh P (2015). Abiotic stress responses in plants: roles of calmodulin-regulated proteins. *Front Plant Sci*, 6: 809
- Wei Hu (2009). Cloning of a gene encoding glutamate decarboxylase from banana (*Musa* spp.) and its roles in postharvest ripening (dissertation). Haikou: Hainan University, 10–58 [胡伟(2009). 香蕉谷氨酸脱羧酶基因克隆及对采后成熟的调控研究(学位论文). 海口: 海南大学, 10–58]
- White JP, Prell J, Ramachandran VK, et al (2009). Characterization of a γ -aminobutyric acid transport system of *Rhizobium leguminosarum* bv. viciae 3841. *J Bacteriol*, 191

- (5): 1547–1555
- Wu L, Jianhua L, Umair A, et al (2016). Exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) application improved early growth, net photosynthesis, and associated physio-biochemical events in maize. *Front Plant Sci*, 7: 919
- Yang X, Liu J, Xu B, et al (2008). Isolation and expression characterization of a MADS-box gene from banana. *Mol Plant Breed*, 6 (4): 781–786 (in Chinese with English abstract) [杨晓颖, 刘菊华, 徐碧玉等(2008). 香蕉Mu-MADS2的克隆、序列分析和表达分析. 分子植物育种, 6 (4): 781–786]
- Yang ZW, Wang LH, Zhu L, et al (2014). Research on the mechanism of γ -aminobutyric acid shunt in plant response to adversity stresses. *Curr Biotechnol*, 4 (2): 77–84 (in Chinese with English abstract) [杨泽伟, 王龙海, 朱莉等(2014). γ -氨基丁酸代谢旁路在植物响应逆境胁迫中的作用机制研究. 生物技术进展, 4 (2): 77–84]
- Zhang Q, Xiang J, Zhang L, et al (2014). Optimizing soaking and germination conditions to improve gamma-aminobutyric acid content in japonica and indica germinated brown rice. *J Funct Foods*, 10: 283–291
- Zhang QH, Chen YY, Zhang HL, et al (2019). The role of 1-penten-3-one in plant defense responses. *Plant Physiol J*, 55 (3): 5–11 (in Chinese with English abstract) [张庆花, 陈迎迎, 张海龙等(2019). 1-戊烯-3-酮在植物防御反应中的作用. 植物生理学报, 55 (3): 5–11]

Regulation of γ -aminobutyric acid on plant growth and development and stress resistance

ZHANG Hailong¹, CHEN Yingying¹, YANG Lixin², SHEN Yingbai^{1,*}

¹College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

²Chinese Society of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract: Plant growth and development and resistance responses are regulated by a variety of factors. γ -aminobutyric acid (GABA) is a non-protein free amino acid commonly found in animals, plants and microorganisms. It plays an important role in plant growth and development and resistance, and has become a research hotspot in recent years. The paper systematically reviews the synthesis and metabolic pathways of GABA in plants, its distribution in tissues and organs, and its regulation of growth and development and stress resistance. The effects of GABA on the growth and development of plant roots, stems, leaves, flowers and fruits were also highlighted, as well as the interaction between GABA and phytohormone in the stress response. It also points out the problems in the research and puts forward suggestions for future research directions and key scientific issues. It would provide reference for the research related to GABA in the field of plant science.

Key words: γ -aminobutyric acid; biosynthesis; growth and development; stress resistance; plant hormone

Received 2019-11-09 Accepted 2019-12-05

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31270655).

*Corresponding author (ybshen@bjfu.edu.cn).