

# 外源 $\gamma$ 氨基丁酸 (GABA) 对小麦苗期耐涝性的影响

王晓冬<sup>1</sup>, 解备涛<sup>2</sup>, 李建民<sup>1</sup>, 段留生<sup>1</sup>

(1 中国农业大学 农学与生物技术学院 农业部农作制度重点开放实验室, 北京 100193 2 山东省农业科学院 作物所, 山东 济南 250100)

摘要: 以冬小麦京都 40 和春小麦辽春 17 为材料, 用 0(对照 CK) 50 500 mg/L 3 个浓度的  $\gamma$ 氨基丁酸 (GABA) 浸种处理, 小麦幼苗高约 10 cm 后进行涝害胁迫, 持续 3 d 研究外源 GABA 对小麦幼苗耐涝性的影响。结果表明, 适当浓度的 GABA 处理可以明显提高小麦幼苗的耐涝性。在涝害条件下, 50 mg/L GABA 处理能使辽春 17 株高增加 17.5%, 京都 40 增加 28.8%, 根系总长度分别增加 46.58% 和 11.9%。同时叶绿素含量及 Fv/Fm DPH 活性氧清除能力均能维持较高水平, 膜脂过氧化水平减轻, MDA 积累量降低。GABA 可能通过调节光合叶绿素系统和抗氧化酶系统来减少涝害胁迫引起的生长抑制现象, 从而增强小麦耐涝性。

关键词:  $\gamma$ 氨基丁酸 (GABA); 小麦; 幼苗; 耐涝性

中图分类号: S512.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2010)01-0155-06

## Effects of Exogenous GABA on Waterlogged Tolerance in Wheat Seedlings

WANG Xiao-dong<sup>1</sup>, XIE Bei-tao<sup>2</sup>, LI Jian-min<sup>1</sup>, DUAN Liu-sheng<sup>1</sup>

(1. Key Laboratory of Crop Cultivation and Farming System of the Ministry of Agriculture  
College of Agronomy and Biotechnology China Agricultural University Beijing 100193 China  
2. Crop Research Institute Shandong Academy of Agricultural Sciences Jinan 250100 China)

Abstract: Spring wheat (*Triticum aestivum* L.) Liaochun 17 and winter wheat (*Triticum aestivum* L.) Jingdu 40 was chose to research effect of exogenous gamma aminobutyric acid (GABA) on waterlogged tolerance for wheat seedlings. Wheat seeds were drenched with 0, 50 and 500 mg/L GABA solution and seedlings of 10 cm in height were treated with flood for 3 days. Results showed that the treatment of GABA at favorable concentration enhanced the waterlogged tolerance of wheat seedlings. After the flood, the seedlings height of Liaochun 17 and Jingdu 40 at 50 mg/L GABA were increased by 17.5% and 28.8% respectively compared with non-GABA treatment. And the total roots length were increased by 46.58% and 11.9% in Liaochun 17 and Jingdu 40 respectively. The content of chlorophyll and Fv/Fm, DPH radical scavenging activity were also increased, but the MDA content in leaves was reduced. The above results indicated that exogenous GABA regulated the content of chlorophyll and antioxidant enzyme, enhanced the growth and tolerance of waterlogged.

Key words:  $\gamma$ -aminobutyric acid; Wheat Seedling; Waterlogged tolerance

随着全球气候变暖和生态自然条件的恶化, 各种环境胁迫现已成为限制农业生产的重要因素。小麦作为一种重要的粮食作物, 也经常受到干热风、干旱、涝害、冷(冻)害、土壤盐碱化等逆境的影响, 从而导致严重减产。由于降雨量、地势等原因, 全球每年大约有 1 000 万  $\text{hm}^2$  小麦会遭受到严重的涝害影响<sup>[1]</sup>。Boyer 的统计表明, 在美国大约有 12% 的农业用地存在涝害问题<sup>[2]</sup>。在密西西比河下游流域, 冬小麦从苗期就受到涝害的困扰<sup>[3]</sup>。在英国, 也有 40% 的谷类作物会遇到涝害<sup>[4]</sup>。我国长江中下游

以及华南华北等地区小麦生产也存在不同程度的涝害问题, 最终造成减产<sup>[5]</sup>。据统计, 涝害会导致冬小麦减产 20% ~ 50%<sup>[6-7]</sup>。

作物化学控制技术在农业生产上已发挥重要作用<sup>[8]</sup>, 通过调节植物内源激素等的变化, 来调节作物抗逆性的报道很多<sup>[9]</sup>。 $\gamma$ 氨基丁酸 (GABA) 是一种四碳的非蛋白氨基酸, 在动物神经系统中是重要的神经传导介质, 对中枢神经系统有抑制作用。在植物体中, 对 GABA 的研究主要是其代谢途径, 在逆境中的积累机制及其功能。经研究发现, 在高温、

收稿日期: 2009-12-08

基金项目: 霍英东教育基金会高等院校青年教师基金 (101026); 新世纪优秀人才支持计划资助 (NCET-06-0103)

作者简介: 王晓冬 (1983-) 女, 内蒙古乌兰察布人, 在读博士, 主要从事小麦逆境生理与调控研究。

通讯作者: 段留生 (1969-) 男, 山东东明人, 教授, 博士生导师, 主要从事作物生理与化学调控研究。

干旱、缺氧等逆境条件下,植物体内 GABA 含量大幅度上升<sup>[10-11]</sup>。试验证明,逆境条件下, GABA 的这种积累与植物生长发育、pH 调节、N 素储存、逆境下植物体内渗透平衡及诱导逆境乙烯的产生等生理生化过程有关<sup>[12]</sup>,但具体的作用机理研究甚少。高洪波<sup>[13]</sup>研究证明,外源 GABA 可以通过改变网纹甜瓜的抗氧化酶活性增强植株耐低氧能力。外源 GABA 还可增加芹菜、向日葵的抗逆性,增加植物组织中 GABA 和脯氨酸的含量<sup>[14-15]</sup>。有研究者提出,在植物体内 GABA 不仅是一种保护性物质,也可能是一种细胞内或者细胞间的长距离信号物质<sup>[16-19]</sup>。本研究以强春性小麦辽春 17 和强冬性小麦京都 40 为材料,探讨了涝害条件下外源 GABA 对小麦苗期生长的影响及可能的生理机理。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验材料

冬小麦 (*Triticum aestivum* L.) 品种为京都 40,由中国农业科学院作物科学研究所提供;春小麦品种为辽春 17,由辽宁省农科院提供。

## 1.2 试验方法

取小麦种子分别用浓度为 0 50 500 mg/L 的 GABA 溶液浸种 24 h 挑选整齐露白的种子播种于直径为 12 cm 的圆形塑料花盆中,土壤基质为营养土和蛭石 (7:3) 混合物。每个处理设 4 次重复。在人工生长室中培养,温度 25℃,相对湿度 60%,每日光照时间 12 h 光照强度为 400 μmol/(m<sup>2</sup>·s)。在小麦苗大约 10 cm 左右,进行涝害处理,处理方法为保持土壤表面有 2~3 cm 的水层,持续 3 d 设正常生长对照。胁迫结束后取样进行相关测定分析。

1.2.1 植株地上部和根系生长测量 每处理分别取 10 株测定总苗长。采用根系扫描仪 (EU-35 Seiko Epson Corp Japan) 获取根系图像,并用软件 (WinRHIZO2004 Regent Instruments Inc., USA) 进行根系总长度、表面积、直径等参数分析。

1.2.2 根系活力测定 用 TTC 法测定,用单位质量鲜根对四氮唑的还原强度 (mg/(g·h)) 来表示根系活力<sup>[20]</sup>。

1.2.3 叶绿素含量及叶绿素荧光测定 叶绿素含量用甲醇法测定。用叶绿素荧光仪 PAM-2100 测定幼苗第二片叶的光系统 II 的原初光能转化效率 Fv/Fm (测定前暗适应 20 min)。

1.2.4 抗氧化酶活性、DPPH 自由基清除率及丙二醛 (MDA) 含量测定 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性用氮蓝四唑光还原法<sup>[13]</sup>测定,以每单位时间内抑制

光化还原 50% 的氮蓝四唑 (NBT) 为一个酶活力单位 (U)。过氧化物酶 (POD) 活性测定用愈创木酚比色法<sup>[13]</sup>,以每分钟每单位质量的 OD<sub>470</sub> 变化值表示酶活。过氧化氢酶 (CAT) 活性采用紫外吸收法测定<sup>[13]</sup>,以每分钟减少 0.1 个 OD<sub>240</sub> 值所需的酶量为 1 个酶活力单位 (U)。

自由基清除率测定采用 Kang 等的方法稍加修改,以表示总抗氧化能力。DPPH (1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl, Sigma 公司) 体系以无水乙醇配制。丙二醛 (MDA) 含量测定采用巴比妥酸显色法,以每克鲜质量所含的 MDA (μmol) 表示。

## 1.3 数据分析

试验数据用 SAS 8.0 软件进行差异显著性统计分析。

# 2 结果与分析

## 2.1 涝害条件下 GABA 对小麦苗期生长量的影响

如表 1 所示,涝害胁迫 3 d 后,小麦苗期生长量受到明显抑制,辽春 17 和京都 40 的株高均显著下降,分别下降了 13.5% 和 21.3%。在正常生长条件下, GABA 处理对小麦苗期生长影响不大。涝害条件下, 50 mg/L GABA 处理与未处理相比,辽春 17 株高增加了 17.5%,叶片也分别增长了 23.1% 和 16.01%,京都 40 株高也增加了 28.8%,均达差异显著水平。

涝害胁迫后,植株的叶片含水量也明显降低,辽春 17 由 85.02% 降低到 82.87%,京都 40 则由 84.94% 降低到 83.58%, GABA 处理后,则使含水量恢复到接近正常生长的水平, 500 mg/L GABA 处理后能分别上升到 84.11% 和 84.50%。

## 2.2 涝害条件下 GABA 对小麦苗期根系生长的影响

如表 2 所示,在正常条件下, GABA 处理能促进根系生长。与正常条件相比,涝害胁迫下辽春 17 总根长降低了 38.5%,京都 40 降低了 12.47%,但是对根总表面积的影响不大。在涝害条件下, 50 mg/L GABA 处理使辽春 17 根长增加了 46.58%,京都 40 增加了 11.9%。

涝害条件胁迫会使根系平均直径增加,这一现象在使用 GABA 处理后更加明显,两品种分别增加到 0.393 mm 和 0.413 mm 并且与对照相比差异达显著水平。

同时,如图 1-a b 所示,涝害胁迫后,两个品种小麦根系活力 (以鲜质量计) 比正常条件下均明显下降, 50 mg/L 和 500 mg/L GABA 处理后均能使根

系活力水平有所增加, 50 mg/L GABA使根系活力 分别恢复 48. 89%和 11. 06%。

表 1 涝害条件下 GABA对小麦苗期地上部生长的影响

Tab 1 Effects of GABA on seedlings growth under waterlogged									
品种 Cultivar	GABA浓度 /(mg/L) GABA concentration	株高 /cm Seedlings		第一叶 /cm 1st leaf		第二叶 /cm 2nd leaf		叶片含水量 % Water content	
		CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood
辽春 17 Liaochun17	0	27. 11a	23. 44b	8. 18a	6. 94b	15. 70a	14. 49b	85. 02a	82. 87d
	50	27. 76a	27. 55a	8. 45a	8. 54a	19. 13a	16. 81a	84. 47ab	84. 29b
	500	27. 45a	24. 21b	8. 70a	7. 23b	14. 89a	13. 46a	84. 62ab	84. 11bc
京都 40 Jingdu40	0	24. 14a	19. 00b	8. 35a	7. 58a	13. 92a	13. 10b	84. 94a	83. 58c
	50	21. 93a	24. 47a	7. 81a	7. 65a	12. 40a	12. 80b	84. 40ab	83. 55c
	500	22. 09a	24. 18a	8. 22a	8. 98a	13. 87a	16. 48a	84. 06bc	84. 50ab

注: 不同字母表示在 0. 05水平上差异显著。下同。  
Note: Values with different letters are significant at the 0. 05 level. The same followed.

表 2 涝害条件下 GABA对小麦苗期根系生长的影响

Tab 2 Effects of GABA on roots of wheat seedlings under waterlogged							
品种 Cultivar	GABA 浓度 /(mg/L) GABA concentration	总根长 /cm Total roots length		根总表面积 /cm <sup>2</sup> Total surface area		根系平均直径 /mm Average roots diameter	
		CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood
辽春 17 Liaochun17	0	212. 03a	130. 33b	21. 99a	19. 74a	0. 330c	0. 355bc
	50	216. 33a	176. 91ab	20. 71a	20. 01a	0. 303c	0. 393a
	500	187. 82ab	173. 45ab	17. 83a	17. 63a	0. 304c	0. 326c
京都 40 Jingdu40	0	169. 03ab	147. 94ab	18. 05a	17. 30a	0. 339bc	0. 360b
	50	192. 21ab	165. 58ab	17. 71a	21. 86a	0. 341bc	0. 413a
	500	193. 36ab	134. 20b	19. 19a	17. 29a	0. 316c	0. 416a

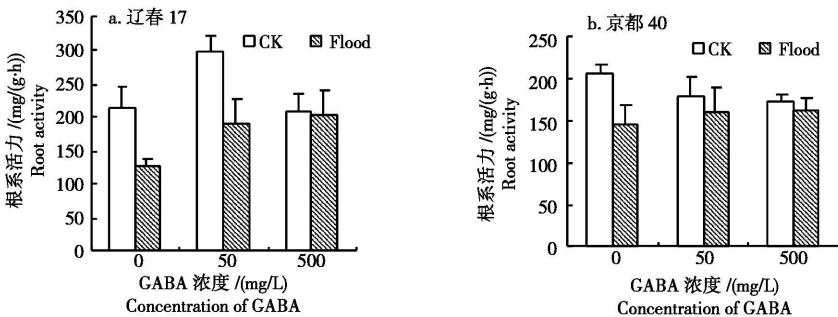


图 1 涝害条件下 GABA对辽春 17和京都 40根系活力的影响

Fig 1 Effects of GABA on root activity of Liaochun17 and Jingdu 40 under waterlogged

2.3 涝害条件下 GABA对小麦叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响

如表 3所示, 正常条件下, GABA处理对小麦叶片叶绿素含量影响不大。涝害胁迫降低了辽春 17和京都 40的叶绿素 a叶绿素 b以及总叶绿素含量(均以鲜质量计), 少量增加了叶绿素 a/b值。辽春 17和京都 40叶片中叶绿素 a含量分别下降 29. 4%

和 8%, 均达到显著水平。在涝害胁迫条件下, GABA处理增加了辽春 17和京都 40的叶绿素 a b和总叶绿素的含量, 其中辽春 17叶绿素含量增加达到显著水平。

Fm是最大荧光产量, 是 PSII (光系统 II )完全关闭时的荧光产量; Fo是初始荧光值, 代表 PSII 完全开放时的荧光产量; Fv=Fm-Fo Fv/Fm则代表

表 3 涝害条件下 GABA对小麦叶片叶绿素含量的影响

Tab 3 Effect of GABA on Chbrophyll in wheat leaves under waterlogged									
品种 Cultivar	GABA浓度 /(mg/L) GABA concentration	叶绿素 a/(mg/g) Chbrophylla		叶绿素 b/(mg/g) Chbrophyllb		叶绿素 a/b/(mg/g) Chbrophylla/b		总叶绿素 /(mg/g) Chlorophylla+b	
		CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood
辽春 17 Liaochun17	0	1. 63a	1. 15b	0. 53a	0. 35b	3. 09b	3. 29a	2. 15a	1. 49b
	50	1. 52b	1. 22b	0. 47b	0. 37ab	3. 24ab	3. 31a	1. 99a	1. 59b
	500	1. 45b	1. 31a	0. 44b	0. 40a	3. 35a	3. 31a	1. 89b	1. 70a
京都 40 Jingdu40	0	1. 25ab	1. 15b	0. 38a	0. 33b	3. 26a	3. 52a	1. 63a	1. 47b
	50	1. 20b	1. 24ab	0. 38a	0. 37a	3. 19a	3. 35a	1. 58b	1. 61ab
	500	1. 62a	1. 27ab	0. 50a	0. 39a	3. 25a	3. 29a	2. 12a	1. 65ab

了 PSII 最大光化学效率。如表 4所示,涝害胁迫处理对小麦 Fm影响不大,却使两个品种的 Fo值有所增加,导致了 最终 Fv/Fm值减少,光化学效率减少。

表 4 涝害条件下 GABA对小麦叶片叶绿素荧光参数的影响  
Tab 4 E ffect of GABA on Fv/Fm at wheat leaves under water logged

品种 Cultivar	GABA浓度 / (mg/L) GABA concentration	Fo		Fv/Fm		Fm	
		CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood	CK	涝害胁迫 Flood
辽春 17 Liaochun17	0	0.282a	0.334a	0.805a	0.759b	1.442a	1.442a
	50	0.370a	0.313a	0.801a	0.771a	1.858a	1.377a
	500	0.280a	0.308a	0.806a	0.780a	1.441a	1.350a
京都 40 Jingdu40	0	0.296a	0.269a	0.801a	0.784a	1.489a	1.246a
	50	0.273a	0.293a	0.794a	0.780a	1.323a	1.321a
	500	0.270a	0.283a	0.809a	0.768a	1.409a	1.221a

2.4 涝害条件下 GABA 对小麦苗期叶片抗氧化酶活性及 DPPH 总活性氧清除能力的影响

如图 2所示,受涝害胁迫影响,辽春 17和京都 40叶片的 CAT活性 (以鲜质量计 )明显下降。GABA处理后,CAT活性增加,并且辽春 17增加了 13.6%(图 2-a)。涝害胁迫对小麦叶片 POD活性的影响,因品种差异而表现不同,胁迫后春小麦辽春 17叶片 POD活性 (以鲜质量计 )增加 (图 3-a),冬小

GABA处理后,辽春 17的 Fv/Fm值增加,并达到显著水平;对京都 40的 Fv/Fm值影响不显著。

麦京都 40降低 (图 3-b)。但 GABA处理后,与未处理相比,POD活性均有所下降,50 mg/L GABA处理后,分别使辽春 17 POD活性下降 46%,京都 40 POD活性下降 17.4%。从图 4可以看到,在涝害胁迫下,GABA处理增加了辽春 17的 SOD活性 (以鲜质量计 ),并且随着处理浓度的升高而升高 (图 4-a);降低了京都 40的 SOD活性,且随着浓度升高而降低 (图 4-b)。

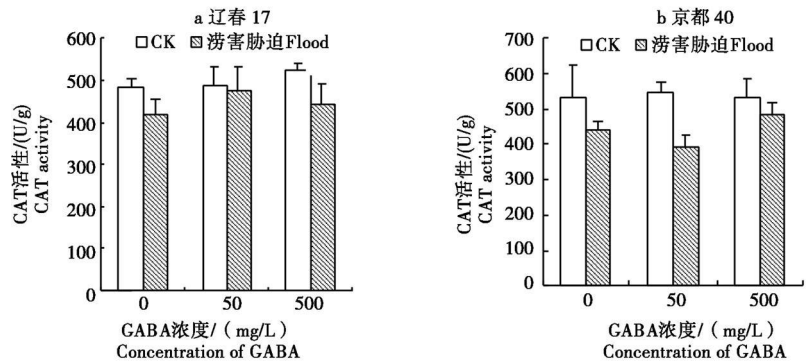


图 2 涝害条件下 GABA 对辽春 17和京都 40叶片 CAT活性的影响  
Fig 2 E ffect of GABA on CAT activity in leaves of Liaochun17 and Jingdu 40 under water logged

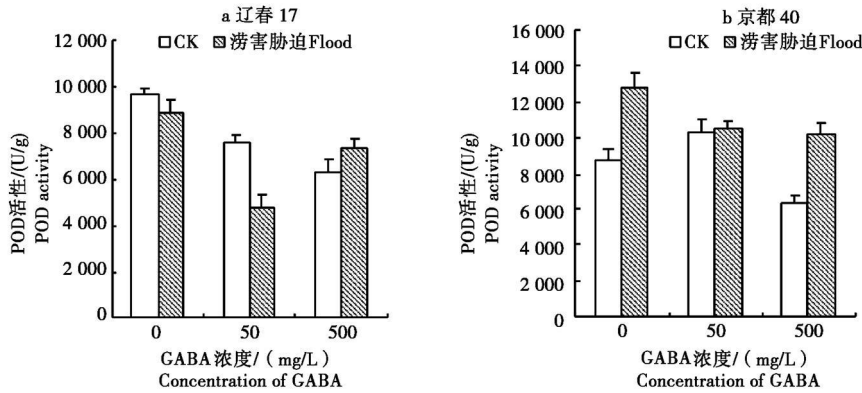


图 3 GABA 对辽春 17和京都 40叶片 POD活性的影响  
Fig 3 E ffect of GABA on POD activity in Leaves of Liaochun17 and Jingdu 40 under waterlogged

DPPH 活性氧清除率是衡量非酶促反应对活性氧总体清除能力的一个重要指标,这种分析法被认为是快速、简便、灵敏评价植物抗氧化活性的可行方法<sup>[20]</sup>,广泛应用于植物材料总体抗氧化活性的评价

和抗氧化剂的筛选。从图 5可以看到,正常条件下,不同浓度 GABA处理的小麦叶片活性氧自由基清除率无明显差异。在涝害胁迫后,小麦叶片的 DPPH 活性氧清除率显著提高。50 mg/L GABA 处理

后,分别使辽春 17和京都 40叶片的活性氧自由基清除率进一步提高到 39.69%和 36.67%, 分别比未用 GABA处理对照提高了 10.38%和 4.18%。

### 2.5 涝害条件下 GABA对小麦苗期叶片 MDA含量的影响

如图 6所示,正常条件下 GABA对小麦叶片

MDA含量(以鲜质量计)没有明显影响。涝害胁迫增加了辽春 17和京都 40叶片内 MDA含量, GABA处理后叶片 MDA含量都显著降低。50 mg/L GABA处理,辽春 17MDA含量降低了 9.6%,京都 40降低了 27.5%,有效减轻了涝害胁迫造成的膜脂过氧化反应。

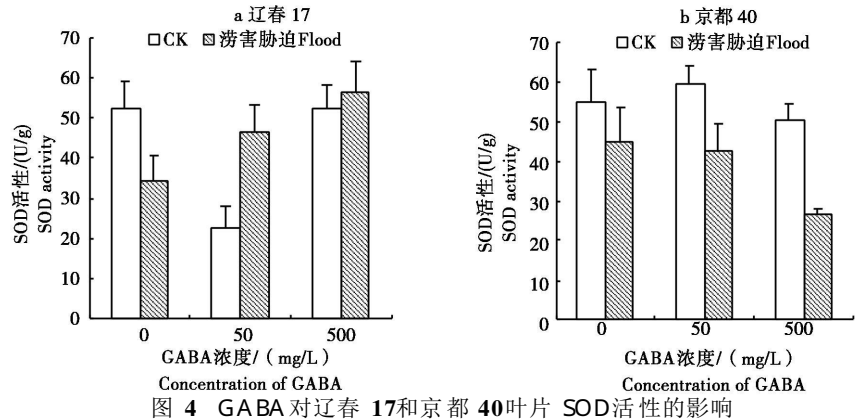


图 4 GABA对辽春 17和京都 40叶片 SOD活性的影响

Fig 4 Effect of GABA on SOD activity in leaves of Liaochun17 and Jingdu 40 under waterlogged

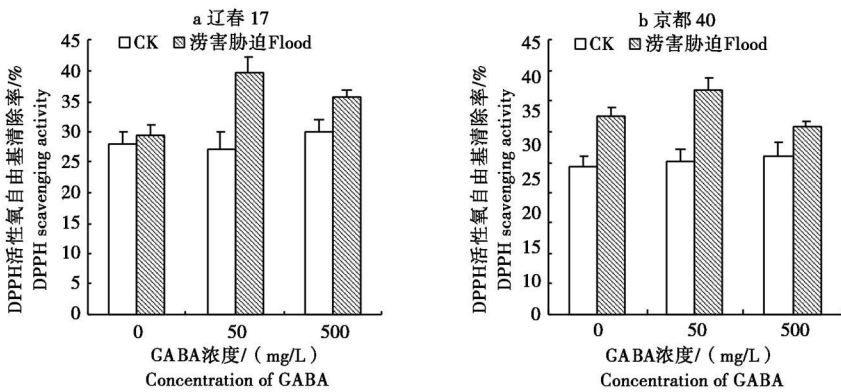


图 5 涝害条件下 GABA对辽春 17和京都 40叶片活性氧自由基清除率的影响

Fig 5 Effect of GABA on DPPH scavenging activity in leaves of Liaochun17 and Jingdu 40 under waterlogged

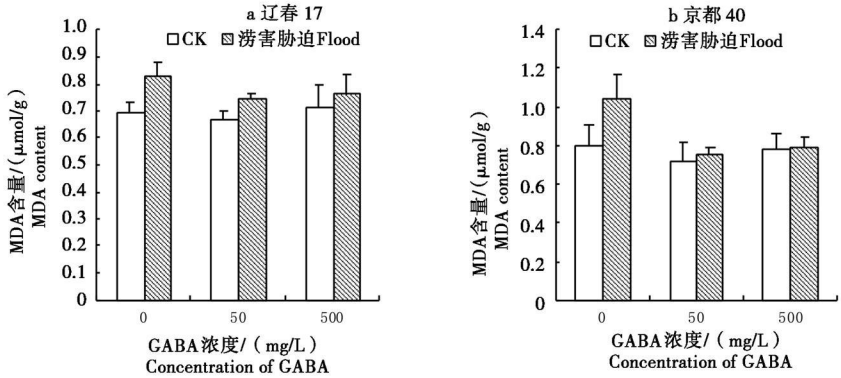


图 6 涝害条件下 GABA对辽春 17和京都 40叶片 MDA含量的影响

Fig 6 Effect of GABA on content of MDA in leaves of Liaochun17 and Jingdu 40 under waterlogged

## 3 讨论

涝渍环境下植物的伤害首先发生于根,然后引起地上部分伤害。从植物生理角度看,根系缺氧,  $O_2^-$  过量积累,酶保护系统受损导致质膜破坏,从而

引起生物代谢反应发生紊乱,这是涝害发生的主要危害。

同样小麦苗期发生的涝害胁迫,会导致根系窒息死亡,地上部生长受阻,影响灌浆期的持续时间和强度,最后造成减产。本研究中,外源 GABA 处理

能减轻试验中两个小麦品种苗期由涝害胁迫造成的生长抑制,与未用 GABA 处理相比,辽春 17 株高增加 17.5%,京都 40 增加 28.8%。且 GABA 处理的叶片含水量也大幅回升,接近正常生长水平。小麦根系生长也由于涝害胁迫的影响受到抑制,并且根系活力下降。GABA 处理后,两个品种的总根长度增加 46.58% 和 11.9%,根系活力也得到提高。值得一提的是,涝害胁迫使小麦根系直径增加, GABA 处理后增加更明显,并达到显著水平。植物在淹水后,厌氧环境使根系容易诱发不定根和形成通气组织,从而补充根系呼吸代谢所需要的氧气,调节根际氧化势等<sup>[22-23]</sup>,因此推测根系直径增加与通气组织的大量形成有关。

淹水植株,不但表现在株高、叶色、含水量等变化上,而且多种生理生化指标都受到了明显影响<sup>[24]</sup>。有报道认为随着淹水时间的延长,羧化酶活性逐渐降低<sup>[25]</sup>,叶绿素含量下降,这一结论与本试验相符。同时叶绿素的降解影响到 PSII 的光能转化率,使光合作用受到抑制, GABA 处理后,这种抑制效果有所缓解,但品种间表现不同,辽春 17 效果显著,京都 40 不显著。

前人研究表明<sup>[26]</sup>,经过较长时间(3 d 以上)的淹水胁迫处理后,小麦叶片内的抗氧化酶活性都会出现先升高,后下降的趋势。其中 CAT 活性在涝害持续 3 d 后明显下降,本试验中,在涝害 3 d 后, CAT 活性比正常生长对照有明显下降,与前人研究结果吻合, GABA 处理后,比未处理对照 CAT 活性升高。陈龙和牛明功的研究中表明<sup>[27-28]</sup>,小麦涝害处理后 1~3 d 叶片内的 SOD 活性升高,持续处理 3 d 后开始下降。本研究中,涝害持续 3 d 后,辽春 17 叶片中 SOD 活性仍然比正常对照高,但由于品种差异,京都 40 叶片中 SOD 活性呈现下降水平。两者变化都随着 GABA 处理浓度变化而变化,表明外源 GABA 处理影响到植物体内抗氧化酶活性,从而影响到植株总体的活性氧清除能力,减少了活性氧积累,保护了细胞膜系统。丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的产物,它的含量与膜脂过氧化程度呈正相关。本试验中, GABA 处理有效的降低了涝害胁迫下小麦叶片中 MDA 的含量,说明外源 GABA 通过对光合叶绿素系统和抗氧化酶系统的调节,减缓了涝害胁迫造成的生长抑制和生理伤害,增加了小麦的耐涝性。

#### 参考文献:

- [1] Boru G, van Ginkel M, Kronstad W E et al. Expression and inheritance of tolerance to waterlogging stress in wheat [J]. *Euphytica* 2001, 117: 91-98
- [2] Boyer J S. Plant productivity and environment [J]. *Sci*

- ence 1982, 218: 443-448
- [3] Musgrave M E. Waterlogging effect on yield and photosynthesis in eight winter wheat cultivars [J]. *Crop Science* 1994, 34: 1314-1318
- [4] Cannell R Q, Belford R K, Gales K et al. Effect of waterlogging at different stages of development on the growth and yield of winter wheat [J]. *J Science Food Agric* 1980, 31: 117-132
- [5] 刘玲,沙奕卓,白月明.中国主要农业气象灾害区域分布与减灾对策 [J]. *自然灾害学报*, 2003, 12(2): 92-97
- [6] Cannell R Q, Belford R K, Gales K et al. Effects of waterlogging and drought on winter wheat and winter barley grown on a clay and a sandy soil I [J]. *Crop growth and yield Plant Soil* 1984, 80: 53-66
- [7] Musgrave M E, Ding N. Evaluating wheat cultivars for waterlogging tolerance [J]. *Crop Science* 1998, 38: 90-97
- [8] 姜成后.生物化学调控技术 [J]. *作物杂志*, 1994, 3: 2-5
- [9] 段留生,田晓莉.作物化学控制原理与技术 [M].北京:中国农业大学出版社, 2005: 294-407
- [10] Satyanarayan V, Nair P M. Metabolism, enzymology and possible roles of 4-aminobutyrate in higher plants [J]. *Photochemistry* 1990, 29: 367-375
- [11] Shep B J, Cauwenbergh O R V, Bown A W. Gamma aminobutyrate: from intellectual curiosity to practical pest control [J]. *Canada Journal of Botany* 2003, 81: 1045-1048
- [12] Shep B J, Bown A W, McLean M D. Metabolism and functions of gamma-amino butyric acid [J]. *Trend in Plant Science* 1999, 4(11): 446-452
- [13] 高洪波,郭荣荣.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 [J]. *植物生理与分子生物学报*, 2004, 30(6): 651-659
- [14] Saranga Rhodes Janick. Changes in amino composition associated with tolerance to partial desiccation of celery somatic embryos [J]. *Journal of America Society Horticulture Science* 1992, 117: 2337-2341
- [15] Kathiresan A. Gamma-aminobutyric acid stimulates ethylene biosynthesis in sunflower [J]. *Plant Physiology* 1997, 115: 1129-1135
- [16] Beuve N, Rispaël L, Laine P. Putative role of  $\gamma$ -aminobutyric acid (GABA) as a long-distance signal in up-regulation of nitrate uptake in *Brassica napus* L [J]. *Plant Cell Environment* 2004, 27: 1035-1046
- [17] Bouche N, Lacombe B, Fromm H. GABA: signaling a conserved and ubiquitous mechanism [J]. *Trends in Cell Biology* 2003, 13(12): 607-610
- [18] Nicolas Bouche. GABA in plants: just a metabolite [J]. *Trends in Plant Science* 2004, 9(3): 110-115
- [19] 马兆武,杨旭红,余光辉.  $\gamma$  氨基丁酸对烟草 MAPK 和 ACS1 基因表达的分叉调节 [J]. *武汉植物学报*, 2008, 26(5): 520-523
- [20] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术 [M].第 2 版.北京:高等教育出版社, 2005: 118-119
- [21] 彭长连.用清除有机自由基 DPPH 法评价植物抗氧化能力 [J]. *生物化学与生物物理进展*, 2000, 27(6): 658-660
- [22] 时明芝,周保松.植物涝害和耐涝机理研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2006, 34(2): 209-210
- [23] 赵可夫.植物对水涝胁迫的适应 [J]. *生物学通报*, 2003, 38(12): 11-14
- [24] 王三根,何立人,侯磊,等.淹水对大麦与小麦若干生理生化特性影响的比较研究 [J]. *作物学报*, 1996, 22(3): 228-232
- [25] 魏凤珍,李金才,董琦.孕穗期至抽穗期湿害对耐湿性不同品种冬小麦光合特性的影响 [J]. *植物生理学通讯*, 2000, 36(2): 199
- [26] 陈大清,董登峰,刘伯韬,等.涝渍逆境下化学调节剂对苗期小麦生理特性的影响 [J]. *湖北农学院学报*, 1998, 18(2): 186-187
- [27] 陈龙,李季平,吴诗光等.灌浆期涝渍胁迫对小麦生理生化特性的影响 [J]. *河南农业科学*, 2006, 6: 8-9
- [28] 牛功明,王贤,殷贵鸿,等.干旱、渍涝和低温胁迫对小麦生理生化特性的影响 [J]. *种子*, 2003, 130(4): 19-21