

植物中 γ -氨基丁酸的代谢及富集机制

王姗姗, 刘小娇, 胡赟, 靳玉龙, 白婷, 朱明霞, 张玉红*

(西藏自治区农牧科学院农产品开发与食品科学研究所, 西藏拉萨 850000)

摘要 γ -氨基丁酸(GABA)由于功能多样, 日益受到人们的关注。简述了植物中 GABA 代谢途径及植物富集 GABA 的方法与作用机理。植物中 GABA 合成主要包括 GABA 支路和多胺降解途径, 分解代谢则是在 GABA-T 和 SSADH 的催化作用下生成琥珀酸。植物主要通过调节植物体内 GABA 的合成-分解代谢实现 GABA 累积。GABA 富集方式主要为浸泡、发芽, 并通过盐胁迫、缺氧胁迫、冷胁迫、热胁迫、高压、超声等手段的联合使用进一步增加富集量。GABA 富集机制包括增加底物含量, 如谷氨酸; 增强 GABA 合成关键限速酶活性, 如通过调节内环境 pH 或 Ca^{2+} 浓度, 增强 GAD 活性; 改变细胞内区室划分, 增强底物和酶的相互作用; 抑制 GABA 分解代谢。

关键词 γ -氨基丁酸; 代谢途径; 胁迫处理; 发芽; 富集机制

中图分类号 Q946 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)24-0009-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.24.003



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Metabolism and Enrichment Mechanism of γ -aminobutyric Acid in Plants

WANG Shan-shan, LIU Xiao-jiao, HU Yun et al (Institute of Food Science & Technology, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa, Tibet 850000)

Abstract Because of the various functions, γ -aminobutyric acid has attracted increasing attention. The GABA metabolic pathway in plants and the method and mechanism of GABA enrichment in plants were briefly described. The synthesis of GABA contained two pathways, GABA shunt and polyamine degradation. The catabolism of GABA to succinic acid was catalyzed by GABA-T and SSADH. The enrichment of GABA was mainly based on regulating the synthesis and catabolism of GABA in plants. The methods contained soak and germination, the more accumulation of GABA could be obtained by the additional processing, such as salt stress, hypoxia stress, cold stress, heat stress, high pressure, and ultrasound. The mechanism of GABA enrichment included: increasing substrate content, such as glutamic acid; enhancing the rate-limiting enzyme activity of GABA synthesis, such as enhancing GAD activity by adjusting the internal environmental pH or Ca^{2+} concentration; changing the compartmentalization of cells to enhance the interaction between substrates and enzymes; inhibiting the catabolism of GABA.

Key words γ -aminobutyric acid; Metabolic pathway; Stress treatment; Germination; Enrichment mechanism

γ -氨基丁酸(GABA)是一种广泛存在于植物、动物及微生物的四碳非蛋白质氨基酸^[1]。GABA 作为一种哺乳动物神经系统的神经递质, 在维持心理健康方面发挥着重要作用。临床研究表明, GABA 具有降压、降脂、降血糖、抗癌、利尿、镇定等功能^[2]。GABA 同样可以通过改善氧化应激反应, 减少高脂饮食小鼠的肥胖概率^[3]。由于 GABA 的功能多样性, 商场中存在部分富含 GABA 的产品, 如发芽糙米, 但种类较为单一, 难以满足消费者需求。

GABA 在植物中具有多种功效, 可调节植物机体 pH, 促进代谢生长发育, 提供三羧酸循环旁路的代谢产物, 抵御逆境等, 当植物体受到外界胁迫如热刺激、冷冻、机械损伤、盐胁迫、缺氧、浸泡和酸化等逆境胁迫或植物激素作用时, 植物体内 GAD 酶被激活而引起酶活力的增强, 导致 GABA 富集^[4]。GABA 存在于多种作物, 如谷物(糙米、大麦等)、豆类(大豆、绿豆等)、蔬菜(马铃薯、番茄等)、坚果等^[5]。不同的作物中, GABA 含量各不相同, 为 2~700 nmol/g^[6]。提升食品中 GABA 含量越加受到人们的关注, 了解植物中 GABA 的代谢及富集机制, 有利于高 GABA 含量产品生产工艺的确定, 丰富高 GABA 产品种类, 满足消费者需求。

1 植物中 GABA 代谢途径

植物中 GABA 代谢途径主要包括 GABA 支路和多胺降解途径。目前对于植物 GABA 富集的研究主要集中在 GABA 支路, 对于多胺降解富集 GABA 缺乏系统研究。

1.1 GABA 支路 植物中, GABA 支路是指由谷氨酸脱氢酶(GAD)催化谷氨酸形成 GABA 和 CO_2 , 然后 GABA 通过 GABA 转氨酶(GABA-T)催化形成琥珀酸半醛(SSA), 随后 SSA 由琥珀酸半醛脱氢酶(SSADH)氧化生成琥珀酸进入柠檬酸循环(TCA 循环)^[7]。

植物 GAD 基因于 1993 年首次由 Baum 等^[8]在矮牵牛中分离定义, 随后在很多物种中发现了其同源序列, 如拟南芥、水稻、玉米等。不同于动物和细菌中的 GAD 结构, 植物中的 GAD 通常在 C-末端具有一个 Ca^{2+} /CaM 结合域(CaMBD)。低 pH 和正常生理条件下 CaMBD 结合 Ca^{2+} /CaM 均可导致 GABA 的富集, 因此 GAD 通过 CaMBD 结合或缺失 Ca^{2+} /CaM 进行活性调控, Ca^{2+} /CaM 缺失抑制 GAD 活性, 结合 Ca^{2+} /CaM 则消除抑制作用^[9]。拟南芥基因组包括 5 个编码 GAD 的基因, 其中 GAD1、GAD2 和 GAD4 C-末端包含有 CaMBD, 而 GAD3 和 GAD5 C-末端不具有 CaMBD, 其蛋白产物 GAD3 和 GAD5 的活性不受 Ca^{2+} 调控^[10]。拟南芥中, GAD1 基因主要在根中表达, GAD2 基因在所有的器官中均有表达, GAD4 和 GAD5 基因在花中表达, GAD3 和 GAD4 基因在幼嫩的叶片、萼片、心皮及不成熟的果实中有表达^[11-14]。

不同的 GAD 基因在不同的生长时期和生长条件下, 其表达水平各不相同。拟南芥中普遍表达的 GAD2 基因在衰

基金项目 西藏自治区财政项目(XZKNY-2018-C-007, XZKNY-2019-C-049); 西藏自治区科技重大专项(XZ201901NA04)。

作者简介 王姗姗(1990—), 女, 河北衡水人, 助理研究员, 硕士, 从事青稞品质分析与加工研究。* 通信作者, 研究员, 硕士, 从事青稞品质分析与加工研究。

收稿日期 2019-12-16; **修回日期** 2020-05-18

老过程中和高盐条件下表达上调,在缺氧条件下表达下调,而 *GAD1* 基因表达水平不受缺氧条件影响。这表明不同的生长条件和胁迫方式对 *GAD* 基因的调控不同,如 *GAD* 基因在冷胁迫条件下表达上调,在缺氧条件下表达下调^[15]。

植物中,*GABA* 最初主要在细胞质中积累,然后转运到线粒体中。*GABA* 的分解代谢为 *TCA* 循环和电子传递链提供了底物,因此可以作为有用的代谢底物,在胁迫条件下提供能量和碳架^[16]。*GABA* 代谢的关键是通过 *GABA* 转氨酶 (*GABA-T*) 转化为琥珀酸半醛 (*SSA*)。根据结构的不同,*GABA-T* 可以分为 *GABA-TK* 和 *GABA-TP* 2 种类型。*GABA-TK* 以 α -酮戊二酸为氨基受体生成谷氨酸,*GABA-TP* 以丙酮酸为氨基受体生成丙氨酸,*GABA-TP* 同样具有 *GABA-TG* 活性,即以乙醛酸为氨基受体生成甘氨酸^[17]。*GABA-TK* 存在于细菌、酵母、真菌、动物中,而 *GABA-TP* 在植物中均有发现,虽然仅分离出了 *GABA-TP*,如番茄中同时存在 *GABA-TK* 和 *GABA-TP*^[18]。虽然之前的研究表明 *GABA-TK* 的活性小于 *GABA-TP*,但 Akihiro 等^[19] 研究发现番茄破色期后,*GABA-TK* 的活性显著高于 *GABA-TP*。在番茄果实发育过程中,*GABA* 含量与 *GABA-TK* 活性呈显著负相关。在番茄中共分离鉴定出 3 个 *GABA-T* 基因,分别为 *SIGABA-T1*、*SIGABA-T2* 和 *SIGABA-T3*^[20]。在拟南芥中只分离出一个 *GABA-T* 基因——*POP2*。

GABA 分解代谢的最后一步是 *SSA* 通过以 NAD^+ 为辅酶的 *SSA* 脱氢酶 (*SSADH*) 氧化为琥珀酸,进入 *TCA* 循环,将 *GABA* 支路与呼吸代谢结合起来。*SSA* 同样可以被位于胞浆和叶绿体的 *SSA* 还原酶 (*SSR*) 还原为 γ -羟基丁酸 (*GHB*),也被称为 *GHB* 脱氢酶 (*GHBHDH*)。*SSADH* 的活性与线粒体内的能量状态相关。在胁迫条件下 $\text{NAD}^+:\text{NADH}$ 比值较低,*SSADH* 活性受到抑制,导致 *SSA* 累积,进而抑制 *GABA-T* 的活性和 *GABA* 的分解代谢,促进 *GABA* 的累积^[21]。胁迫条件能促进 *SSA* 还原生成 *GHB*,通过 *SSA* 的解毒作用适应胁迫环境。在番茄中共分离出 1 个 *SSADH* 基因 (*SISSADH*) 和 2 个 *SSR* 基因 (*SISSR1* 和 *SISSR2*)^[19]。*SISSADH* 在番茄果实的整个生育期具有表达,且与 *GABA* 含量无相关性。*SISSR1* 在成熟期的表达水平略高于破色期,而 *SISSR2* 在破色期的表达水平略高^[22]。

1.2 多胺降解途径 关于 *GABA* 代谢途径的研究主要集中于 *GABA* 支路(谷氨酸通路),研究发现,在胁迫条件下,*GABA* 可以通过多胺途径进行合成。如多胺降解途径对于发芽过程中 *GABA* 富集的贡献率高达 39%^[23]。

植物中的多胺主要包括腐胺、精胺和亚精胺。腐胺可以由鸟氨酸通过鸟氨酸脱羧酶 (*ODC*) 催化生成,或由精氨酸通过精氨酸脱羧酶 (*ADC*) 催化生成。多胺降解主要通过氧化反应,如腐胺通过二胺氧化酶 (*DAO*) 催化生成 4-氨基丁醛,而精胺和亚精胺则由多胺氧化酶 (*PAO*) 催化。4-氨基丁醛通过氨基醛脱氢酶 (*AMADH*) 催化生成 *GABA*,在 *GABA-T* 和 *SSADH* 的催化作用下进入 *TCA* 循环,实现 *GABA* 的降解代谢^[24]。

DAO 和 *PAO* 均属于胺类氧化酶,其中 *DAO* 可以氧化腐胺、精胺和亚精胺,分布于豆科等双子叶植物;*PAO* 可以氧化精胺和亚精胺,分布于禾谷类等单子叶植物^[25]。*DAO* 的 2 个亚基中均含有 Cu^{2+} ,因此 Cu^{2+} 处理可导致 *DAO* 活性显著提高,而 *EDTA* 处理可导致 *DAO* 活性的降低,如以 *EDTA* 处理豇豆出生叶片,可降低 80% 的 *DAO* 活力^[26]。*PAO* 以黄素腺嘌呤二核苷酸 (*FAD*) 为辅酶,导致奎叮因可强烈抑制 *PAO* 活性。

AMADH 属于醛脱氢酶,最早发现于豆科和禾本科,它以 NAD^+ 为辅酶,在多胺降解途径中催化 4-氨基丁醛脱氢生成 *GABA*^[27]。不同物种中 *AMADH* 的结构各不相同,如豌豆中的 *AMADH* 是 230 kDa 的四聚体,而燕麦中的 *AMADH* 则是 55 kDa 的单聚体结构,表明 *AMADH* 的亚基结构并非其酶活所必须^[28-29]。

2 植物富集 *GABA* 的方法及作用机理

根据植物中 *GABA* 的合成代谢机理,通常通过生物胁迫(染病和虫害)及非生物胁迫(盐、低氧、干旱、热激、冷激等)促进 *GABA* 富集。通过籽粒中内源酶激活,提升籽粒的 *GABA* 含量及其他营养成分是常用的食品处理方式,主要包括浸泡、发芽及高压、超声、脉冲电场等新型加工方式。通过联合其他的处理同样可以提升 *GABA* 含量,如改变浸泡条件,包括添加外源谷氨酸、赤霉素、 Ca^{2+} 、调节浸泡液 pH 等。

2.1 盐胁迫 盐胁迫条件下,植物体不但通过增加脯氨酸、有机酸、可溶性糖等多种渗透调节物质的含量,提高 *SOD*、*CAT* 等抗氧化酶的活性以抵抗盐的渗透胁迫,还启动 *GABA* 代谢来提高植物体耐盐性。以 *NaCl* 对发芽小麦进行盐胁迫处理,发现 5 个品种小麦的 *gad* 基因表达上调,但品种间存在差异,品种 Um Qayes 的 *GAD* 表达量最多,*GABA* 积累最多^[30]。盐胁迫主要通过 Ca^{2+} 浓度增加,通过调控 $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$ 结合域结合 Ca^{2+} ,提升 *GAD* 活性,进而导致 *GABA* 富集。

2.2 低氧胁迫 低氧条件下,植物电子传递链被抑制,*TCA* 循环受到抑制,糖类代谢主要通过糖酵解途径,生成丙氨酸,进而累积乙酸和乳酸,导致细胞质酸化,pH 降低,而 *GABA* 合成词的关键限速酶 *GAD* 在酸性条件下激活,促进了 *GABA* 合成。低氧条件下,有氧呼吸作用受到抑制,导致 $\text{NAD}^+:\text{NADH}$ 比值较低,*SSADH* 活性受到抑制导致 *SSA* 累积,进而抑制 *GABA-T* 活性和 *GABA* 分解代谢,促进 *GABA* 累积。常用的低氧胁迫条件包括浸泡和 CO_2 处理。以 20% CO_2 对采摘后的草莓进行缺氧处理,*GAD* 活性无显著变化,但 *GABA-T* 活性显著降低,导致 *GABA* 降解代谢率下降,进而实现 *GABA* 的富集。对发芽期间的蚕豆进行缺氧处理,结果表明,蚕豆胚中的 *Glu* 和多胺含量显著增加,*GAD* 和 *DAO* 被激活,*GABA* 含量达到 16 mg/g,是对照组的 8.26 倍,且多胺降解途径的贡献约为 30%^[31]。

2.3 温度胁迫 植物体的温度胁迫包括低温胁迫和高温胁迫。低温胁迫包括冷害和冻害,其中冻害会使细胞内产生较大的冰晶体,对细胞膜系统具有显著的损害作用,使 Ca^{2+} 、 H^+ 等深入细胞质激活细胞中的 $\text{Ca}^{2+}/\text{CaM}$ 结合域,提高钙调蛋

白表达水平,从而激活谷氨酸脱羧酶(GAD)活性催化L-谷氨酸降解形成GABA,促进GABA积累。细胞膜系统的损害同样可以打破区域化的阻碍作用,使谷氨酸和GAD的相互作用更加完善。对萌发大豆进行冻融培养时发现,经过冻融培养的大豆新芽中GAD、DAO活性提高,GABA含量增加,达2.34 mg/g,是未进行冻融培养嫩芽的7.21倍^[32]。高温胁迫是指环境温度高于植物正常生长温度所造成的一种植物应激现象,主要有短时间处理即热激和长时间处理即干燥。拟南芥突植株在42℃热激0.5 h,GABA开始富集,热激2 h,GABA含量得到显著性增加^[33]。干燥大豆籽粒经浸泡、冷冻及解冻处理后,GABA含量达1.9 mg/g,较未处理大豆籽粒增加26倍^[34]。小麦行粒发芽3 h于120℃蒸汽下热激处理30 s可使其GABA含量提高16.24%^[35]。咖啡豆30℃干燥至含水量为43%时其GABA含量最高,随后即迅速下降;40℃干燥,含水量为39%时,GABA含量最高,40℃干燥条件下的最高GABA含量低于30℃干燥条件下的最高GABA含量^[36]。Suzuki等^[37]分别以40℃干燥20 h和70℃干燥7 h处理荞麦叶,发现低温长时间干燥的荞麦叶中GABA含量显著高于高温短时间干燥,因此干燥温度和时间对于GABA具有显著影响,在食品加工过程中应提高关注。

2.4 发芽处理 发芽过程是一个典型的生理活化过程。谷物中含有大量的酶,以结合态的方式储存于谷物干谷粒中。在适宜的温度条件下,当谷粒中的水分增加到一定程度时,许多处于休眠状态的酶被激活,由结合态转变成游离态,从而发生酶解作用。发芽过程中,内源酶被激活,物质代谢速率加快,蛋白质水解导致GABA支路的关键反应底物L-谷氨酸含量增加,进而导致GABA富集。

Ohtsubo等^[38]研究发现糙米中GABA含量96 h的发芽过程中不断大幅度上升,GABA的含量从60.4 mg/kg上升至1 490 mg/kg。为提升GABA的富集效率,针对GABA合成及降解的代谢机制,通过调节酶活、底物浓度进一步提升GABA含量。Ohtsubo等^[38]发现发芽期间用谷氨酸和壳聚糖混合液浸泡糙米能进一步提高GABA的含量,并且发芽后GABA含量增加了13倍。

2.5 新型加工方式 高压、脉冲电场、超声波等新型加工方式在不影响原有营养成分、加工特性、结构特点的条件下造成GABA的富集,更符合现代人健康、安全兼具功能性的要求^[39]。Kim等^[40]通过发芽和高压协同处理,可显著增强糙米GABA的富集,高压发芽2 d(30 MPa,48 h)的种子GABA含量最高,可达1 212.1 mg/kg。Dellarosa等^[41]研究发现脉冲电场处理可通过三羧酸循环影响谷氨酸和GABA含量,其中脉冲电场强度为250 V/cm时可显著提高GABA富集量。超声前处理水稻,同样可提升发芽稻米GABA富集水平,GABA含量随处理时间的延长呈现先上升后下降的趋势,15 min达到峰值^[42]。高压造成GABA富集的可能机制包括:①通过改变GAD三级结构和构象,提升GAD活性;②GAD结合Ca²⁺可促进其活性,高压可能通过Ca离子通道的结构改变,提升细胞内Ca²⁺含量,激活GAD,促进GABA合成;③酸性或

高H⁺浓度条件下,GAD被激活,高压通过细胞器破裂,增强H⁺释放,降低细胞内pH,提升GAD活性;④高压可以通过激活纤维素酶或机械作用,破坏细胞结构,促进GAD与底物L-谷氨酸之间的相互作用,进而导致GABA富集^[39]。超声和脉冲电场虽然可以导致GABA的富集,但其作用机制鲜有涉及。针对超声处理的作用机制,推测主要包括破碎、腐蚀、毛细效应、声孔效应、剪切应力和细胞结构的摧毁。脉冲电场主要是通过其电穿孔效应,影响膜传导作用,增加底物与酶的相互作用,进而促进GABA富集。针对脉冲电场处理因素的设计需综合考虑脉冲强度、脉冲时间及脉冲类型等。

3 结论

植物中GABA代谢途径主要包括GABA支路和多胺降解途径。GABA支路是指由谷氨酸脱羧酶(GAD)催化谷氨酸形成GABA和CO₂,然后GABA通过GABA转氨酶(GABA-T)催化形成琥珀酸半醛(SSA),随后SSA由琥珀酸半醛脱氢酶氧化生成琥珀酸进入柠檬酸循环(TCA循环)。多胺降解主要通过二胺氧化酶(DAO)和多胺氧化酶(PAO)催化腐胺、精胺和亚精胺生成4-氨基丁醛,再通过氨基醛脱氢酶(AMADH)催化4-氨基丁醛生成GABA,在GABA-T和SSADH的催化作用下进入TCA循环,实现GABA的降解代谢。不同作物中,GABA支路和多胺降解途径对于GABA富集的贡献率各不相同,如在禾本科植物中,主要通过GABA支路实现GABA的富集,而在豆科植物中,多胺降解途径的贡献率可达到39%。针对GABA的功能多样性,提升食物中的GABA含量成为功能食品的一种发展方向。现有的提高产品GABA含量的加工方式主要为浸泡、发芽,并通过盐、缺氧、冷激、热激、高压、超声等手段的联合使用进一步促进GABA富集。GABA富集的机制主要是根据植物体内GABA的合成-分解代谢机制,通过促进GABA合成代谢,抑制分解代谢,实现GABA的累积,其可能机制包括:①增强底物含量,如以谷氨酸溶液对种子进行浸泡或发芽,可促进GABA富集。②增强GABA合成关键限速酶活性,GABA合成的关键限速酶为GAD,通过调节内环境pH及Ca²⁺浓度,增强GAD活性,也是多种胁迫环境导致GABA累积的主要作用方式,如盐胁迫。③改变细胞内区室划分,增强底物和酶的相互作用。植物体中GABA的合成和分解代谢及底物与酶位于细胞内的不同部位,反应过程中涉及膜转运,因此GABA累积受膜转运速率控制,改变细胞内区室划分,增强膜的通透性有利于促进GABA合成。④降低GABA分解代谢,如低氧条件下,有氧呼吸作用受到抑制,导致NAD⁺:NADH比值较低,SSADH活性受到抑制导致SSA累积,进而抑制GABA-T活性和GABA分解代谢,促进GABA累积。

参考文献

- [1] NIKMARAM N, DAR B N, ROOHINEJAD S, et al. Recent advances in γ -aminobutyric acid (GABA) Properties in pulses: An overview [J]. J Sci Food Agric, 2017, 97(9): 2681-2689.
- [2] SUWANMANON K, HSIEH P C. Effect of γ -aminobutyric acid and nattokinase-enriched fermented beans on the blood pressure of spontaneously hypertensive and normotensive Wistar-Kyoto rats [J]. J Food Drug Anal, 2014, 22: 485-491.

- [3] XIE Z X, XIA S F, LE G W. Gamma-aminobutyric acid improves oxidative stress and function of the thyroid in high-fat diet fed mice [J]. *J Funct Foods*, 2014, 8: 76–86.
- [4] 何梦秀, 陈芳艳, 钟杨生, 等. γ -氨基丁酸富集方法的研究进展 [J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(15): 15–17, 77.
- [5] KIHARA M, OKADA Y, IIMURE T, et al. Accumulation and degradation of two functional constituents, GABA and β -glucan, and their varietal differences in germinated barley grains [J]. *Breed Sci*, 2007, 57: 85–89.
- [6] ROOHINEJAD S, MIRHOSSEINI H, SAARI N, et al. Evaluation of GABA, crude protein and amino acid composition from different varieties of Malaysian's brown rice [J]. *Aust J Crop Sci*, 2009, 3(4): 184–190.
- [7] SHEL P B J, BOZZO G G, ZAREI A, et al. Strategies and tools for studying the metabolism and function of γ -aminobutyrate in plants. II. Integrated analysis [J]. *Botany*, 2012, 90(9): 781–793.
- [8] BAUM G, CHEN Y, ARAZI T, et al. A plant glutamate decarboxylase containing a calmodulin binding domain. Cloning, sequence, and functional analysis [J]. *J Biol Chem*, 1993, 268: 19610–19617.
- [9] GUT H, DOMINICI P, PILATI S, et al. A common structural basis for pH- and calmodulin-mediated regulation in plant glutamate decarboxylase [J]. *J Mol Biol*, 2009, 392(2): 334–351.
- [10] SHEL P B J, ZAREI A. Subcellular compartmentation of 4-aminobutyrate (GABA) metabolism in Arabidopsis: An update [J]. *Plant Signal Behav*, 2017, 12(5): 1–3.
- [11] ZIK M, ARAZI T, SNEDDEN W A, et al. Two isoforms of glutamate decarboxylase in Arabidopsis are regulated by calcium/calmodulin and differ in organ distribution [J]. *Plant Mol Biol*, 1998, 37: 967–975.
- [12] TURANO F J, FANG T K. Characterization of two glutamate decarboxylase cDNA clones from Arabidopsis [J]. *Plant Physiol*, 1998, 117: 1411–1421.
- [13] MIYASHITA Y, GOOD A G. Contribution of the GABA shunt to hypoxia-induced alanine accumulation in roots of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(1): 92–102.
- [14] SCHMID M, DAIVSON T S, HENZ S R, et al. A gene expression map of *Arabidopsis thaliana* development [J]. *Nat Genet*, 2005, 37: 501–506.
- [15] ZAREI A, CHIU G Z, YU G H, et al. Salinity-regulated expression of genes involved in GABA metabolism and signaling [J]. *Botany*, 2017, 95: 621–627.
- [16] JACOBY R P, TAYLOR N L, MILLAR A H. The role of mitochondrial respiration in salinity tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2011, 16: 614–623.
- [17] BOUCHÉ N, FROMM H. GABA in plants: Just a metabolite? [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9: 110–115.
- [18] VAN CAUWENBERGHE O R, MAKHMOUDOVA A, MCLEAN M D, et al. Plant pyruvate-dependent gamma-aminobutyrate transaminase: Identification of an Arabidopsis cDNA and its expression in *Escherichia coli* [J]. *Can J Bot*, 2002, 80: 933–941.
- [19] AKIHIRO T, KOIKE S, TANI R, et al. Biochemical mechanism on GABA accumulation during fruit development in tomato [J]. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49(9): 1378–1389.
- [20] CLARK S M, DI LEO R, VAN CAUWENBERGHE O R, et al. Subcellular localization and expression of multiple tomato γ -aminobutyrate transaminases that utilize both pyruvate and glyoxylate [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(11): 3255–3267.
- [21] VAN CAUWENBERGHE O R, SHEL P B J. Biochemical characterization of partially purified gaba: Pyruvate transaminase from *Nicotiana tabacum* [J]. *Phytochemistry*, 1999, 52(4): 575–581.
- [22] DEEWATTHANAWONG R, ROWELL P, WATKINS C B. γ -Aminobutyric acid (GABA) metabolism in CO₂ treated tomatoes [J]. *Postharvest Biol Technol*, 2010, 57(2): 97–105.
- [23] SU G X, YU B J, ZHANG W H, et al. Higher accumulation of γ -aminobutyric acid induced by salt stress through stimulating the activity of diamine oxidases in *Glycine max* (L.) Merr. roots [J]. *Plant physiology and biochemistry*, 2007, 45(8): 560–566.
- [24] SHEL P B J, BOZZO G G, TROBACHER C P, et al. Hypothesis/review: Contribution of putrescine to 4-aminobutyrate (GABA) production in response to abiotic stress [J]. *Plant Sci*, 2012, 193/194: 130–135.
- [25] SHARMA S S, DIETZ K J. The relationship between metal toxicity and cellular redox imbalance [J]. *Trends in plant science*, 2009, 14(1): 43–50.
- [26] HE S G, HUANG X L, FU A R. Change of polyamine oxidase activity during cowpea seed germination and its influencing factors [J]. *Acta horticulturae sinica*, 2002, 29(2): 153–157.
- [27] FLORES H E, FILNER P. Polyamine catabolism in higher plants: Characterization of pyrroline dehydrogenase [J]. *Plant growth regulation*, 1985, 3(3/4): 277–291.
- [28] ŠEBELA M, BRAUNER F, RADOVÁ A, et al. Characterisation of a homogeneous plant aminoaldehyde dehydrogenase [J]. *Biochimica et biophysica acta*, 2000, 1480(1/2): 329–341.
- [29] LIVINGSTONE J, YOSHIDA I, TARUI Y, et al. Purification and properties of aminoaldehyde dehydrogenase from *Avena sativa* [J]. *Journal of plant research*, 2002, 115(5): 393–400.
- [30] AL-QURAAAN N A, SARTAWA F A B, QARYOUTI M M. Characterization of γ -aminobutyric acid metabolism and oxidative damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings under salt and osmotic stress [J]. *Journal of plant physiology*, 2013, 170(11): 1003–1009.
- [31] YANG R Q, GUO Q H, GU Z X. GABA shunt and polyamine degradation pathway on γ -aminobutyric acid accumulation in germinating fava bean (*Vicia faba* L.) under hypoxia [J]. *Food chemistry*, 2013, 136(1): 152–159.
- [32] YANG R Q, FENG L, WANG S F, et al. Accumulation of γ -aminobutyric acid in soybean by hypoxia germination and freeze-thawing incubation [J]. *Journal of the science of food and agriculture*, 2016, 96(6): 2090–2096.
- [33] AL-QURAAAN N A, AL-SHARE A T. Characterization of the γ -aminobutyric acid shunt pathway and oxidative damage in *Arabidopsis thaliana* pop2 mutants under various abiotic stresses [J]. *Biologia plantarum*, 2016, 60(1): 132–138.
- [34] YANG R Q, FENG L, WANG S F, et al. Accumulation of γ -aminobutyric acid in soybean by hypoxia germination and freeze-thawing incubation [J]. *Journal of the science of food & agriculture*, 2016, 96(6): 2090–2096.
- [35] YOUN Y S, PARK J K, JANG H D, et al. Sequential hydration with anaerobic and heat treatment increases GABA (γ -aminobutyric acid) content in wheat [J]. *Food chemistry*, 2011, 129(4): 1631–1635.
- [36] KRAMER D, BREITENSTEIN B, KLEINWÄCHTER M, et al. Stress metabolism in green coffee beans (*Coffea arabica* L.): Expression of dehydrins and accumulation of GABA during drying [J]. *Plant & cell physiology*, 2010, 51(4): 546–553.
- [37] SUZUKI T, WATANABE M, IKI M, et al. Time-course study and effects of drying method on concentrations of γ -aminobutyric acid, flavonoids, anthocyanin, and 2"-hydroxynicotianamine in leaves of buckwheats [J]. *J Agric Food Chem*, 2009, 57(1): 259–264.
- [38] OHTSUBO S, ASANO S, SATO K, et al. Enzymatic production of γ -aminobutyric acid using rice (*Oryza sativa*) germ [J]. *Food science and technology research*, 2000, 6(3): 208–211.
- [39] POOJARY M M, DELLAROSA N, ROOHINEJAD S, et al. Influence of innovative processing on γ -aminobutyric acid (GABA) contents in plant food materials [J]. *Comprehensive reviews in food science & food safety*, 2017, 16(5): 895–905.
- [40] KIM M Y, LEE S H, JANG G Y, et al. Effects of high hydrostatic pressure treatment on the enhancement of functional components of germinated rough rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Food chemistry*, 2015, 166: 86–92.
- [41] DELLAROSA N, TAPPI S, RAGNI L, et al. Metabolic response of fresh-cut apples induced by pulsed electric fields [J]. *Innovative food science & emerging technologies*, 2016, 38: 356–364.
- [42] ZHANG W, ZHAO T T, SHEN J L, et al. Study on effect of ultrasonic treatment on GABA accumulation and antioxidant capacity in germinated brown rice [J]. *Sci Technol Food Ind*, 2016, 37(2): 130–133, 137.