

β -氨基丁酸对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃光合特性和抗氧化系统的影响

徐倩¹, 李华雄², 鲜小林^{1,3}, 林玲², 陈睿³, 宋伟²,
付伟¹, 潘远智^{1*}

(1. 四川农业大学风景园林学院, 四川 成都 611130; 2. 四川省内江市农业科学院, 四川 内江 641000;
3. 四川省农业科学院园艺研究所, 四川 成都 610066)

摘要: [目的] 为了探讨 β -氨基丁酸 (BABA) 能否诱导杜鹃抵御 NaHCO_3 胁迫。 [方法] 以杜鹃‘神州齐’2年生扦插苗为试材, 采用营养液沙培, 研究了不同浓度 (0、50、100、200、400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) BABA 预处理对 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaHCO_3 胁迫下杜鹃植株光合特性和抗氧化系统的影响。 [结果] 结果表明: 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaHCO_3 显著减小了杜鹃植株的生物量, 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源 BABA 能显著增加杜鹃植株的生物量; 外源 BABA 增加了 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片的叶绿素 a (Chla), 叶绿素 b (Chlb) 和类胡萝卜素 (Car) 含量, 显著提高植株净光合速率 (Pn), 减小气孔导度 (Gs) 和胞间 CO_2 浓度 (Ci), 提高超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽还原酶 (GR)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 和脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR) 等抗氧化酶活性, 降低 NaHCO_3 胁迫诱导的活性氧积累和膜脂过氧化反应。 [结论] 表明 100 ~ 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的外源 BABA 可以有效缓解 NaHCO_3 胁迫对杜鹃植株的伤害。

关键词: 杜鹃; 碱胁迫; β -氨基丁酸; 光合作用; 活性氧

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)02-0133-08

Effects of BABA on Photosynthetic Characteristics and Antioxidative System in *Rhododendron* under NaHCO_3 Stress

XU Qian¹, LI Hua-xiong², XIAN Xiao-lin^{1,3}, LIN Ling², CHEN Rui³, SONG Wei², FU Wei¹, PAN Yuan-zhi¹

(1. College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China;

2. Neijiang Academy of Agricultural Sciences, Neijiang 641000, Sichuan, China;

3. Horticulture Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, Sichuan, China)

Abstract: [Objective] To investigate whether β -aminobutyric acid (BABA) could protect *Rhododendron* from NaHCO_3 stress. [Method] 2-year-old *Rhododendron* ‘shen zhou qi’ cuttage seedlings were subjected to sandy culture in nutrient solution to study the effects of different concentrations of BABA (0, 50, 100, 200, and 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) on photosynthetic characteristics and antioxidative system of *Rhododendron* leaves under 50 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHCO_3 stress. [Result] The biomass of *Rhododendron* significantly reduced under NaHCO_3 stress. Exogenous BABA of 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ significantly improved the biomass. Exogenous BABA increased chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid content in *Rhododendron* leaves under NaHCO_3 stress, and significantly increased net photosynthetic rate, reduced stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration. Application of BABA could increase activities of some antioxidant enzymes including superoxide dismutase, peroxidase, catalase, glutathione reductase, ascorbate

收稿日期: 2017-10-10

作者简介: 徐倩, 四川农业大学风景园林专业在读硕士研究生, 研究方向: 园林植物的培育与应用. E-mail: 471017936@qq.com.

* 通讯作者: 潘远智, E-mail: scpyzls@163.com

peroxidase and dehydroascorbate reductase under NaHCO_3 stress, resulting in significant lower reactive oxygen species accumulation and membrane lipid peroxidation in alkali-treated *Rhododendron* leaves. [**Conclusion**] It is suggested that $100 - 200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ exogenous BABA can effectively alleviate the harm of *Rhododendron* under NaHCO_3 stress.

Keywords: *Rhododendron*; alkali stress; β -aminobutyric acid; photosynthesis; active oxygen

土壤盐碱化已经成为人类面临的主要生态危机,中国盐碱土地资源总额约 $9\ 913 \times 10^4 \text{hm}^2$ [1]。盐碱胁迫会对植物产生诸多不利的影响,包括碱性盐造成的渗透胁迫 [2]、过量的活性氧积累和光合作用下降 [3],此外,高 pH 还会增加根际 Na^+ 的吸收,增强细胞内 Na^+ 的毒害效应 [4-5],影响离子对的形成并沉淀金属离子,造成严重的养分胁迫 [6],从而影响植物的生长发育,使盐碱地难于建立植被,严重制约了城市景观建设。城市园林绿化是城市建设不可缺少的一部分,而盐碱地绿化是城市绿化中的一个难点。素有“花中西施”的杜鹃花作为世界四大花卉之一,因其具有株型丰富、开花繁茂的特点,成为园林绿化、庭院美化不可或缺的花灌木。然而,杜鹃花属于典型的喜酸性植物,在土壤 pH 为 4~6 时生长良好,稍遇弱碱,叶片就会焦枯脱落,以致植株停止生长而死亡。我国不少城市土壤呈中性偏碱或者碱性,杜鹃花很难实现露地栽培 [7]。日益加剧的土壤盐碱化严重限制了杜鹃花的大量推广应用。因此,研究杜鹃耐盐碱的生理途径具有重要的意义。

β -氨基丁酸 (β -aminobutyric acid, BABA) 是一种非蛋白质氨基酸,在自然界中稀少存在 [8]。一直以来,BABA 在提高植物抗病能力中得到广泛研究 [9]。最近的研究表明,它在诱导植物抵御非生物胁迫中也发挥着重要作用。外源 BABA 可以缓解 Cd 胁迫下菊花叶片丙二醛 (MDA) 含量的增加和相对电导率的升高,促进 Cd 胁迫下根系对 Cd 的吸收及其向地上部的转运,从而改善 Cd 胁迫下菊花的生长 [10]。BABA 还能诱导植物适应盐胁迫 [11]。大麦种子经 BABA 处理过后,可以增加盐胁迫下种子的鲜质量、干质量和相对含水量,上调抗氧化蛋白和病程相关蛋白,增强大麦对盐胁迫的耐受性 [12]。在调控植物适应高温、干旱和低钾胁迫等方面 [13-15], BABA 也发挥着重要作用。但关于 BABA 调控植物缓解 NaHCO_3 胁迫的研究尚未见报道,研究外源 BABA 对碱胁迫下杜鹃生长的影响,可为利用外源物质提高杜鹃的耐碱性奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为杜鹃品种‘神州齐’,同一批次的 2 年生扦插苗,由四川省农业科学院园艺研究所提供。

1.2 试验设计

盆栽试验于 2016 年 7—9 月在四川省成都市锦江区园艺所科研基地进行。2016 年 7 月下旬选择生长健壮、长势基本一致的无病虫害植株,平均苗高 29.2 cm,平均冠幅 17.5 cm,从塑料营养袋中取出,剪除老叶,用清水洗净根系,剪去烂根,定植于上口直径 18 cm,下口直径 13 cm,高度 18 cm 的塑料营养袋中,每盆定植 3 株。用 $4 \text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的盐酸将河沙浸泡 5 h,再用蒸馏水反复浸洗至 pH 为 7.0 ± 0.2 ,去离子水冲洗 3 次后烘干,每盆装 1.6 kg 细沙。用适合杜鹃无土栽培的 1/4 营养液 (pH5.5, EC1.2) 进行培养 [16],其中所含大量元素为: NH_4NO_3 240.1 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 K_2SO_4 17.4 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 KNO_3 283.1 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 KH_2PO_4 136.1 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 K_2HPO_4 17.4 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 147.9 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ 614.0 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 NaCl 701.3 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{Na}_2 \cdot \text{EDTA}$ 37.3 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ 27.8 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。每 3 d 浇灌 1 次,每次 500 mL。

2016 年 8 月 6 日,待植株缓苗后开始进行 BABA 处理 (表 1),先将 BABA 溶于 1/4 营养液中进行浇灌,处理 3 d 后进行 NaHCO_3 胁迫处理,参照萨如拉 [17]、刘建新 [18] 等人的方法, NaHCO_3 处理液以每天递增 $10 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 至 $50 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$,然后每次以含 $50 \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaHCO_3 的营养液浇灌,浇灌量为细沙持水量的 2 倍,每 3 d 浇 1 次。每处理 4 盆,每盆 3 株,试验重复 3 次。

胁迫处理 14 d 后取杜鹃枝条上第 4~6 片功能叶放入液氮中速冻后,于 -80°C 下保存,用于生理指标的测定。

1.3 测定指标与测定方法

1.3.1 生物量的测定 2016 年 8 月 23 日,每个处理 12 盆中随机选 3 盆,每盆取 1 株,用蒸馏水将植

株上附着的杂质洗净,用吸水纸将植株表面的水分吸干,将植株分为地上、地下两部分,称鲜质量;在105℃烘箱内杀青30 min,再在75℃下烘干至恒质量,称取干质量。

表1 试验因素与水平

Table 1 The factors and levels of this experiment

编号 Serial number	试验设计 Experimental design
CK	1/4 营养液
T1	50 mmol · L ⁻¹ NaHCO ₃ + 1/4 营养液
T2	50 μmol · L ⁻¹ BABA + 50 mmol · L ⁻¹ NaHCO ₃ + 1/4 营养液
T3	100 μmol · L ⁻¹ BABA + 50 mmol · L ⁻¹ NaHCO ₃ + 1/4 营养液
T4	200 μmol · L ⁻¹ BABA + 50 mmol · L ⁻¹ NaHCO ₃ + 1/4 营养液
T5	400 μmol · L ⁻¹ BABA + 50 mmol · L ⁻¹ NaHCO ₃ + 1/4 营养液

注: BABA 处理3d后再进行NaHCO₃胁迫处理。

Note: plants were pretreated with water or BABA for 3 days, and then growth with or without NaHCO₃.

1.3.2 光合参数和光合色素含量的测定 于2016年8月20日—8月22日(晴朗无云)上午9:00~11:00,每个处理随机选取9盆,每盆取1株,共9株植株,自顶端向下第4~6片功能叶,用Li-6400便携式光合仪测定叶片净光合速率(photosynthetic rate, Pn, μmolCO₂ · m⁻² · s⁻¹)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr, mmolH₂O · m⁻² · s⁻¹)、胞间二氧化碳浓度(intercellular CO₂ concentration, Ci, μmolCO₂ · mol⁻¹)、气孔导度(conductance to H₂O, Gs, molH₂O · m⁻² · s⁻¹)。测定时光照强度为(1 000 ± 10) μmol · m⁻² · s⁻¹, CO₂浓度为(400 ± 10) μmol · mol⁻¹。光合色素的测定参照施海涛^[19]的方法。

1.3.3 生理指标的测定 抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性测定参照汤章城^[20]的方法,超氧化物歧

化酶(SOD)含量的测定参照Giannopolitis等^[21]的方法,过氧化物酶(POD)活性的测定参照张志良和翟伟菁^[22]的方法,过氧化氢酶(CAT)活性、过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(MDA)含量的测定参照李和生^[23]的方法,脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)活性的测定参照Ma和Cheng^[24]的方法,谷胱甘肽还原酶(GR)活性参照Milosevic^[25]等人的方法测定。

1.4 数据处理与统计分析

利用Excel2007对试验数据进行初步计算,采用SPSS19.0软件进行单因素方差分析、Duncan's多重比较分析,采用Excel2007软件作图。

2 结果与分析

2.1 外源BABA对NaHCO₃胁迫下杜鹃花生物量的影响

表2显示,未经BABA预处理(T1处理)杜鹃植株的鲜质量和干质量显著降低,BABA预处理能显著增加杜鹃植株地上部鲜质量,而对地上部干质量、地下部鲜质量、干质量均无显著影响。未经BABA预处理的杜鹃植株地上部和地下部鲜质量较CK分别下降66.3%和42.0%,干质量较CK分别下降48.1%和34.1%。经BABA预处理后,随着处理浓度的增大,杜鹃植株各部分生物量先增大后减小,200 μmol · L⁻¹BABA处理(T4处理)杜鹃植株地上部和地下部鲜质量、地上部干质量分别较T1处理增加了52.4%、36.6%和34.7%,100 μmol · L⁻¹BABA处理(T4处理)杜鹃植株地下部干质量较T1处理增加了23.8%。可见,在NaHCO₃胁迫下,添加外源BABA可以缓解碱胁迫对植株生长的抑制。

表2 不同浓度BABA对NaHCO₃胁迫下杜鹃花生物量的影响Table 2 Effects of BABA treatment with different concentrations on biomass in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO₃ stress

处理 Treatment	生物量 Biomass/(g · plant ⁻¹)			
	地上部鲜质量 Shoot fresh weight	地下部鲜质量 Root fresh weight	地上部干质量 Shoot dry weight	地下部干质量 Root dry weight
CK	8.92 ± 1.01a	4.00 ± 0.65a	3.16 ± 0.54a	3.31 ± 1.14a
T1	3.01 ± 0.97c	2.32 ± 1.86a	1.64 ± 0.44b	2.18 ± 0.38a
T2	4.98 ± 1.08bc	4.46 ± 1.12a	2.09 ± 0.45ab	2.75 ± 0.94a
T3	4.28 ± 1.90bc	2.25 ± 2.00a	1.46 ± 0.66b	2.86 ± 0.81a
T4	6.33 ± 1.68ab	3.66 ± 0.76a	2.51 ± 0.74ab	2.36 ± 0.80a
T5	4.4 ± 2.32bc	2.03 ± 1.04a	2.19 ± 0.89ab	2.73 ± 1.38a

注:表中数据为平均值 ± 标准差。同列不同字小写字母表示差异显著(P < 0.05),下同。

Note: Different lowercase letters indicated significant difference at 0.05 level, the same as below.

2.2 外源 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃光合特性和光合色素的影响

由表 3 可看出,NaHCO₃ 胁迫下,杜鹃叶片 Pn、Tr 和 Gs 显著降低,Ci 显著升高,BABA 预处理后,Pn 显著升高,Ci 显著降低,Tr 和 Gs 无显著变化。杜鹃叶片 Pn 和 Tr 随 BABA 处理浓度的增加先增大后减小,而 Ci 和 Gs 则相反。外源 BABA 显著缓解碱胁迫

表 3 不同浓度 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片气体交换参数的影响

Table 3 Effects of BABA treatment with different concentrations on gas exchange parameters in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO₃ stress

处理 Treatment	净光合速率 Pn($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Tr/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 Ci($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	气孔导度 Gs/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
CK	3.60 ± 0.50a	1.63 ± 0.66a	139.85 ± 47.41b	0.04 ± 0.015a
T1	1.51 ± 0.73c	0.48 ± 0.37b	435.20 ± 112.45a	0.01 ± 0.010b
T2	3.02 ± 0.76ab	0.56 ± 0.28b	205.00 ± 108.80b	0.02 ± 0.006b
T3	3.52 ± 0.44a	0.51 ± 0.29b	180.12 ± 42.77b	0.01 ± 0.008b
T4	2.24 ± 1.11bc	0.67 ± 0.36b	153.40 ± 84.29b	0.01 ± 0.009b
T5	1.62 ± 1.06c	0.62 ± 0.20b	179.69 ± 134.49b	0.02 ± 0.006b

表 4 不同浓度 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片光合色素含量的影响

Table 4 Effects of BABA treatment with different concentrations on photosynthetic pigment contents in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO₃ stress

处理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chl a content/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 b 含量 Chl b content/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	类胡萝卜素含量 Caro content/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	总叶绿素含量 Chl Content/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
CK	2.07 ± 0.23a	0.75 ± 0.26a	0.74 ± 0.13a	2.83 ± 0.41a
T1	0.98 ± 0.43b	0.29 ± 0.02c	0.19 ± 0.07c	1.26 ± 0.41b
T2	1.47 ± 0.3ab	0.44 ± 0.14bc	0.52 ± 0.19ab	1.92 ± 0.43ab
T3	1.51 ± 0.49ab	0.41 ± 0.12bc	0.44 ± 0.04b	1.92 ± 0.45ab
T4	1.80 ± 0.53ab	0.60 ± 0.14ab	0.52 ± 0.13ab	2.40 ± 0.64a
T5	1.67 ± 0.53ab	0.61 ± 0.10ab	0.47 ± 0.15b	2.29 ± 0.58a

从表 4 可以看出,碱胁迫下,杜鹃叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量均显著降低;外源 BABA 可以显著增加碱胁迫下叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素的含量,但对叶绿素 a 的含量无显著影响。NaHCO₃ 胁迫下,杜鹃叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素和总叶绿素含量分别比对照降低了 52.7%、61.3%、74.3% 和 55.5%;外源 BABA 可以略微增加 NaHCO₃ 胁迫下这些色素的含量,随着 BABA 浓度的增大,杜鹃叶片叶绿素 a 和总叶绿素含量先升高后降低,T4 处理最高,分别是 T1 处理的 1.8 和 1.9 倍;而杜鹃叶片叶绿素 b 和类胡萝卜素含量则随着 BABA 浓度的增大先略微降低再升高,分别在 T5 和 T4 处理时达到最大值,分别是 T1 处理的 2.1 和 2.7 倍,但仍低于 CK,说明 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片类胡萝卜素含量的减少有良好的缓解作用,而对叶绿素效果不明显。

迫对 Pn 的限制,T3 处理达到最大值,是 T1 处理的 2.3 倍;不同浓度的 BABA 能缓解 NaHCO₃ 胁迫对 Tr 的限制,其中,以 T4 处理效果最好,较 T1 处理增加了 39.6%;Ci 随外源 BABA 浓度的增大先降低后升高,在 T4 处理达到最低值,比 T1 处理减少了 64.8%;Gs 在 T3 处理时达到最小值,比 T1 处理减小了 58.8%。

2.3 外源 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量的影响

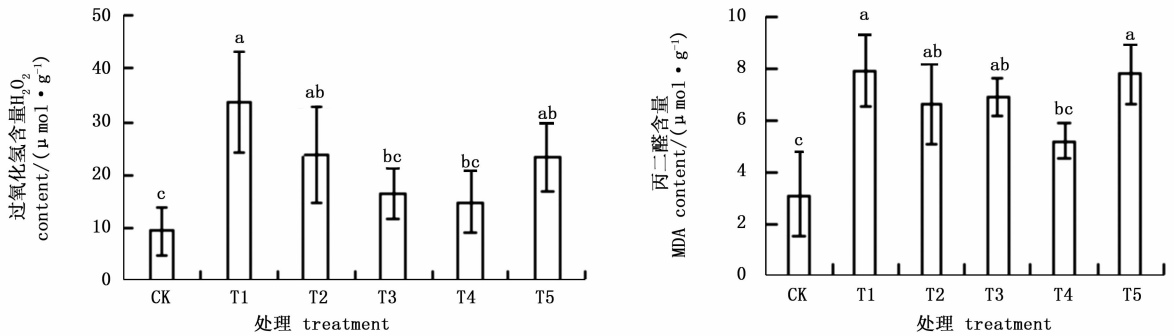
图 1 表明:杜鹃叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量在 NaHCO₃ 胁迫后均显著升高,且两者的含量在 BABA 预处理后显著降低。NaHCO₃ 胁迫下,H₂O₂ 和 MDA 含量分别是 CK 的 3.6 和 2.6 倍。不同浓度的外源 BABA 处理可以降低杜鹃叶片 H₂O₂ 的积累,缓解 NaHCO₃ 诱导的膜质过氧化,使 MDA 的积累量显著降低。随着 BABA 浓度的增大,杜鹃叶片 H₂O₂ 含量先降低后升高,4 种浓度 BABA 处理下,200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ BABA 处理的 H₂O₂ 含量最低,仅为 T1 处理的 44.0%;杜鹃叶片 MDA 含量随外源 BABA 浓度的增大先略微上升后下降,继而又上升,T4 处理杜鹃叶片 MDA 含量比 T1 处理减少了 34.1%。

2.4 外源 BABA 对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片 SOD、CAT、POD 活性的影响

图 2 表明,NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片 SOD、CAT

和 POD 活性均显著上升,外源 BABA 可显著增加 NaHCO_3 胁迫下这些酶的活性,其中以 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 效果最好。经不同浓度的外源 BABA 预处理后,

SOD、CAT 和 POD 活性的变化趋势较一致,都是随 BABA 浓度的增大先上升后下降,在 T4 处理达到最大值,分别是 T1 处理的 1.37、2.18 和 1.83 倍。



图中不同小写字母表示各个处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$), the same as below.

图1 不同浓度 BABA 对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片 H_2O_2 和 MDA 含量的影响

Fig. 1 Effects of BABA treatment with different concentrations on H_2O_2 and MDA contents in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO_3 stress

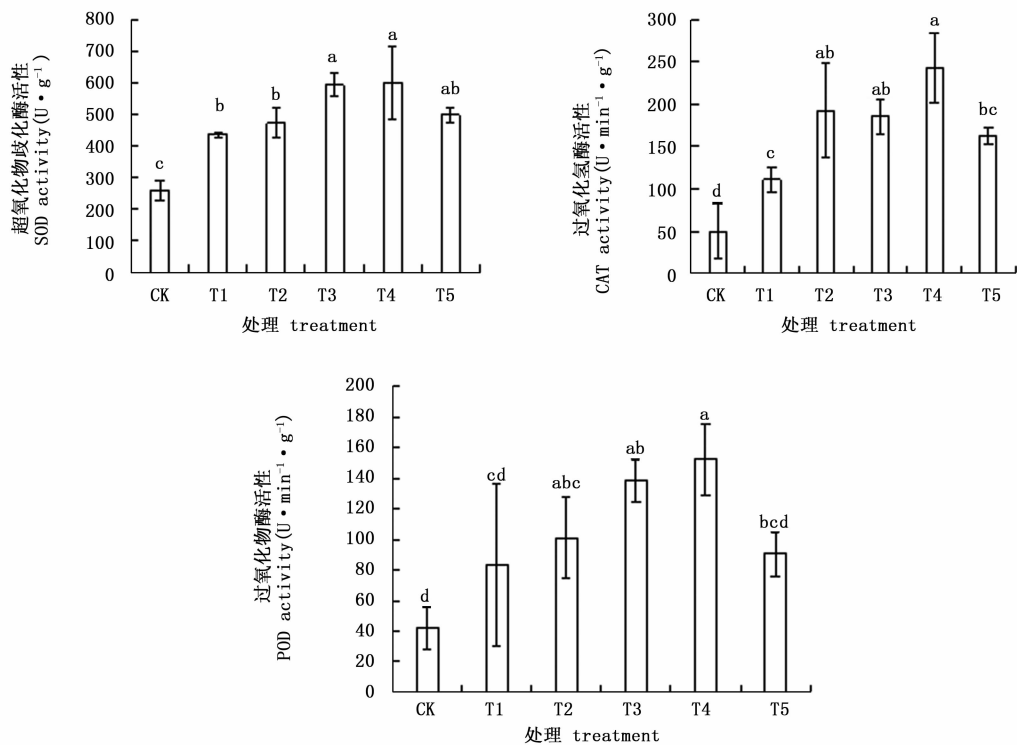


图2 不同浓度 BABA 对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片 SOD、CAT、POD 活性的影响

Fig. 2 Effects of BABA treatment with different concentrations on SOD, CAT, POD activities in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO_3 stress

2.5 外源 BABA 对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片 AsA-GSH 循环中酶活性的影响

图3表明,APX、GR 和 DHAR 活性在 NaHCO_3 胁迫后均显著下降,而外源 BABA 显著增加了这些酶的活性。经不同浓度的外源 BABA 预处理后,T2-

T5 处理杜鹃叶片 APX 随 BABA 浓度的升高先上升后下降,其中,T4 处理 APX 活性最高,是 T1 处理的 4.98 倍;GR 活性随 BABA 浓度的增大先降低后升高,T2 处理 GR 活性最高,是 T1 处理的 3.6 倍;DHAR 活性随 BABA 浓度的增大一直升高,在 T5 处

理时 DHAR 活性最高,是 T1 处理的 3.4 倍。

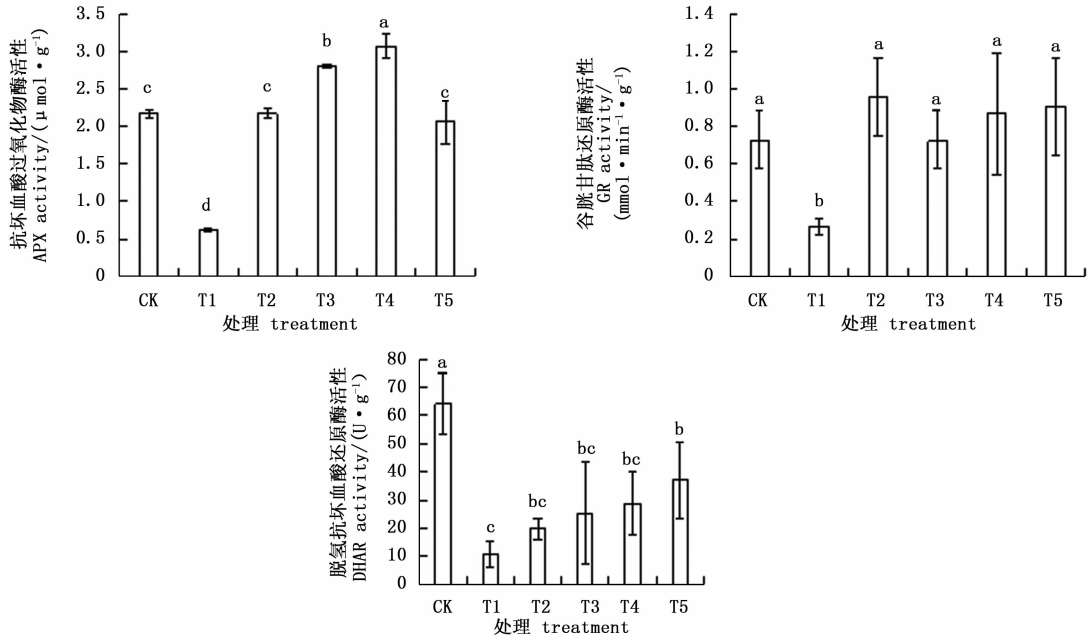


图3 外源 BABA 对 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片 AsA-GSH 循环中酶活性的影响

Fig. 3 Effects of BABA treatment with different concentrations on enzyme activities in AsA-GSH circle in leaves of *Rhododendron* 'shen zhou qi' under NaHCO_3 stress

3 讨论

BABA 天然存在于植物中,并在胁迫后被诱导^[26]。其通过增强拟南芥的防御反应从而增强对生物和非生物胁迫的抵抗能力。研究表明,BABA 诱导胁迫诱导的形态发生反应(SIMR),且经 BABA 处理的拟南芥会积累胁迫信号调节剂-花青素^[27]。BABA 通过增强 ABA 依赖性信号通路和水杨酸依赖性防御机制起作用^[28]。

非生物胁迫下,植物的个体形态发育受到显著影响,其中生长抑制是植物对逆境响应最敏感的过程^[29]。 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片失绿黄化,植株光合作用下降,生物量减少,与前人报道 NaHCO_3 胁迫下杨树^[30]、黑麦草^[31] 的生理效应相同。Yang 和 Fang 等人认为可能是由于 NaHCO_3 胁迫下 Na^+ 的大量增加破坏了离子平衡,根际高 pH 环境影响了溶液中离子的活性,导致金属离子沉淀而失去有效性^[2, 6],其中受影响较为严重的是 Fe、Mn、Mg、Ca 等^[32],Fe 和 Mg 又是合成叶绿素必需的元素,这可能是导致 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片叶绿素含量减少,净光合速率下降的重要原因。本研究中,外源 BABA 减小了 NaHCO_3 胁迫下杜鹃叶片叶

绿素含量的下降幅度,Liu^[33] 等研究发现,BABA 对酸雨造成的拟南芥叶片叶绿素含量的降低有显著的增加作用;施旭丽^[15] 等人的研究结果也表明,BABA 对 Cd 胁迫下菊花叶片叶绿素的降解具有保护作用,本研究结果与之一致。

BABA 有诱导气孔关闭的功能,气孔孔径大小的快速降低和 ABA 的积累是 BABA 诱导植物耐旱耐盐性的基础。研究表明,BABA 通过在植物体内积累 ABA 从而诱导气孔关闭以及下游抗逆基因的表达来提高拟南芥的耐盐性和抗旱性^[33],相关研究表明,BABA 预处理可以增加植物体内 Ca^{2+} 含量^[34]。本研究中, $100 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 BABA 预处理增强了 NaHCO_3 胁迫导致的杜鹃叶片 Gs 下降,同时 Pn 显著提高。 $100 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ BABA 诱导 ABA 的快速产生,促使保卫细胞内 Ca^{2+} 浓度的升高,活化阴离子通道,从而促使阴离子流出,并使膜电势向负值小的方向偏移,这种膜的去极化形成一个有利于 K^+ 通过一种外向的 K^+ 通道而被动外流的化学梯度,从而促进气孔关闭,减小 Gs,提高杜鹃的水分利用率,缓解渗透胁迫^[35-36]。盐胁迫下,植物响应土壤水势的不平衡快速吸收离子,不断积累的 Na^+ 和 Cl^- 具有破坏新陈代谢的毒害作用,Jakab 等人认为 BABA 可能通过诱导 ABA 降低蒸腾速率

来缓解离子的毒害作用^[15]。由于相关报道较少,关于 BABA 诱导杜鹃缓解 NaHCO₃ 胁迫的生理机制仍需进一步深入探讨。

ROS 可对植物产生一系列的有害作用,引起膜脂质过氧化过程增强,造成对生物膜的破坏。植物组织的氧化损伤通过酶和非酶抗氧化代谢的协同作用减轻。这个系统包括 β-胡萝卜素,抗坏血酸(AA),α-生育酚,还原型谷胱甘肽(GSH)和酶,包括 SOD, PDD, APX, CAT, PPO 和 GR 等^[37]。前人已经在西红柿^[38]、山豆^[39]、南蛇藤^[40]等植物中证明了增强抗氧化酶活性与增强植物抗 NaHCO₃ 胁迫能力之间的关系。本试验中,NaHCO₃ 胁迫造成杜鹃叶片内产生大量的 ROS,并引起膜脂的过氧化反应。研究表明,BABA 可以导致初级代谢的改变,同时激活抗氧化系统和水杨酸、茉莉酸、脱落酸信号通路^[41]。BABA 能通过上调抗氧化蛋白(SOD、CAT、POD)的表达激活抗氧化防御系统^[12, 42]。表明外源 BABA 有效诱导保护酶系统也成为其有效缓解逆境胁迫的重要机制之一。SOD 将 O²⁻ 歧化为 H₂O₂,而 CAT、APX、GR 负责清除 H₂O₂^[43]。本试验中,BABA 处理增强了杜鹃叶片 SOD、POD、CAT、APX 和 DHAR 活性,以加速 ASA-GSH 循环,消除生成的过度有害的氧化物基因。缓解 NaHCO₃ 胁迫造成的膜脂质氧化损伤,这与 Du 等^[44]人的研究结果一致,Cao 等^[45]人的研究结果也表明,BABA 通过拟南芥中部分 GSH 依赖性信号通路缓解 Cd 胁迫,而 Baccelli^[11]等人则指出,BABA 处理后 ROS 的平衡会根据植物和胁迫的种类受到不同的影响。

4 结论

本研究结果表明,外源 BABA 处理提高了 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃叶片的光合作用,并增强了抗氧化酶活性,有效缓解了 NaHCO₃ 胁迫下的膜脂过氧化,从而改善其生长状况,且 100 ~ 200 μmol · L⁻¹ 的外源 BABA 处理效果最好。

参考文献:

[1] 罗毅. 干旱区绿洲滴灌对土壤盐碱化的长期影响[J]. 中国科学:地球科学, 2014, 44(8):1679-1688.

[2] Yang C, Chong J, Li C, *et al.* Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions[J]. *Plant and Soil*, 2007, 294(1):263-276.

[3] Gong B, Wen D, Vandenlangenberg K, *et al.* Comparative effects of

NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157(3):1-12.

[4] Yang C W, Xu H H, Wang L L, *et al.* Comparative effects of salt-stress and alkali-stress on the growth, photosynthesis, solute accumulation, and ion balance of barley plants[J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(1):79-86.

[5] Guo L Q, Shi D C, Wang D L. The Key Physiological Response to Alkali Stress by the Alkali-Resistant Halophyte *Puccinellia tenuiflora* is the Accumulation of Large Quantities of Organic Acids and into the Rhizosphere[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2010, 196(2):123.

[6] Fang B. Effects of Various Salt-Alkaline Mixed Stresses on the State of Mineral Elements in Nutrient Solutions and the Growth of Alkali Resistant Halophyte[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2009, 32(7):1137-1147.

[7] 张春英, 徐忠. 上海杜鹃花栽培及应用[M]. 北京:中国林业出版社, 2014.

[8] Gamiel A, Katan J. Influence of seed and root exudates on fluorescent pseudomonads and fungi in solarized soil. [J]. *Phytopathology*, 1992, 82(3):320-327.

[9] Jakab G, Cottier V, Toquin V, *et al.* β-Aminobutyric Acid-induced Resistance in Plants[J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2001, 107(1):29-37.

[10] 施旭丽, 陈发棣, 房伟民, 等. β-氨基丁酸对 Cd 胁迫下菊花生理特性的影响[J]. *园艺学报*, 2015, 42(12):2429-2438.

[11] Baccelli I, Mauch-Mani B. Beta-aminobutyric acid priming of plant defense: the role of ABA and other hormones. [J]. *Plant Molecular Biology*, 2016, 91(6):703-711.

[12] Mostek A, Börner A, Weidner S. Comparative proteomic analysis of β-aminobutyric acid-mediated alleviation of salt stress in barley [J]. *Plant Physiology & Biochemistry Ppb*, 2015, 99:150.

[13] Quéro A, Fliniaux O, Elboutachfaiti R, *et al.* β-Aminobutyric acid increases drought tolerance and reorganizes solute content and water homeostasis in flax (*Linum usitatissimum*) [J]. *Metabolomics*, 2015, 11(5):1-13.

[14] Cao S, Li J, Yuan H, *et al.* β-Amino-butyric acid protects *Arabidopsis* against low potassium stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(3):309-314.

[15] Jakab G, Ton J, Flors V, *et al.* Enhancing *Arabidopsis* salt and drought stress tolerance by chemical priming for its abscisic acid responses. [J]. *Plant Physiology*, 2005, 139(1):267.

[16] 韩浩章, 张丽华, 张颖, 等. 苏北地区无土栽培营养液盐浓度与电导率的关系[J]. *天津农业科学*, 2016(4):28-32.

[17] 萨如拉, 刘景辉, 刘伟, 等. 燕麦对碱胁迫的阳离子响应机制[J]. *作物学报*, 2014, 40(2):362-368.

[18] 刘建新, 王鑫, 胡浩斌, 等. 硝酸钡对碱胁迫下黑麦草幼苗生长和光合生理的影响[J]. *植物研究*, 2010, 30(6):674-679.

[19] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导[M]. 北京:科学出版社, 2016.

[20] 汤章城. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版

- 社, 1999.
- [21] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. [J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(2):309.
- [22] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2009.
- [23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000.
- [24] Ma F, Cheng L. The sun-exposed peel of apple fruit has higher xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate-glutathione pathway than the shaded peel[J]. *Plant Science*, 2003, 165(4):819–827.
- [25] Milosevic N, Slusarenko A J. Active oxygen metabolism and lignification in the hypersensitive response in bean[J]. *Physiological & Molecular Plant Pathology*, 1996, 49(3):143–158.
- [26] Thevenet D, Pastor V, Baccelli I, *et al.* The priming molecule β -aminobutyric acid is naturally present in plants and is induced by stress[J]. *New Phytologist*, 2017, 213(2):552–558.
- [27] Wu C C, Prashant S, Chen M C, *et al.* L- Glutamine inhibits beta-aminobutyric acid-induced stress resistance and priming in *Arabidopsis*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(4):995–1002.
- [28] Rajaei P, Mohamadi N. Effect of beta-aminobutyric acid (BABA) on enzymatic and non-enzymatic antioxidants of *Brassica napus* L. under drought stress. [J]. *International Journal of Biosciences*, 2013, 3(11):41–47.
- [29] 尹春英, 李春阳. 杨树抗旱性研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(6):662–668.
- [30] 杨 玲, 沈海龙, 崔晓涛. NaHCO_3 胁迫下新西伯利亚银白杨幼苗生长和光合能力变化[J]. *林业科学*, 2012, 48(7):50–55.
- [31] 刘建新, 王金成, 王 鑫, 等. 外源 NO 对 NaHCO_3 胁迫下黑麦草幼苗光合生理响应的调节[J]. *生态学报*, 2012, 32(11):3460–3466.
- [32] 张丽平, Xiu-feng WANG, 史庆华, 等. 黄瓜幼苗对氯化钠和碳酸氢钠胁迫的生理响应差异[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(8):1854–1859.
- [33] Liu T, Jiang X, Shi W, *et al.* Comparative proteomic analysis of differentially expressed proteins in β -aminobutyric acid enhanced *Arabidopsis thaliana* tolerance to simulated acid rain [J]. *Proteomics*, 2011, 11(10):2079.
- [34] Hamilton D W A, Hills A, Khler B, *et al.* Ca^{2+} channels at the plasma membrane of stomatal guard cells are activated by hyperpolarization and abscisic acid. [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2000, 97(9):4967–4972.
- [35] Köhler B, Blatt M R. Protein phosphorylation activates the guard cell Ca^{2+} channel and is a prerequisite for gating by abscisic acid [J]. *Plant Journal*, 2002, 32(2):185–194.
- [36] Jones R L. Annual review of plant physiology and plant molecular biology. [M]. Annual Reviews Inc., 1988.
- [37] Jaleel C A, Manivannan P, Sankar B, *et al.* Induction of drought stress tolerance by ketoconazole in *Catharanthus roseus* is mediated by enhanced antioxidant potentials and secondary metabolite accumulation[J]. *Colloids & Surfaces B Biointerfaces*, 2007, 60(2):201–206.
- [38] Gong B, Wen D, Vandenlangenberg K, *et al.* Comparative effects of NaCl and NaHCO_3 stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157(3):1–12.
- [39] Zhang J T, Chun-Sheng M U. Effects of saline and alkaline stresses on the germination, growth, photosynthesis, ionic balance and antioxidant system in an alkali-tolerant leguminous forage *Lathyrus quinquenervius*[J]. *Soil Science & Plant Nutrition*, 2009, 55(5):685–697.
- [40] 刘 强, 王庆成, 徐 静, 等. 外源亚精胺和精胺对 NaHCO_3 胁迫下南蛇藤抗氧化系统的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(3):549–554.
- [41] Liu T W, Fu B, Niu L, *et al.* Comparative proteomic analysis of proteins in response to simulated acid rain in *Arabidopsis*. [J]. *Journal of Proteome Research*, 2011, 10(5):2579–2589.
- [42] Shaw A K, Bhardwaj P K, Ghosh S, *et al.* β -aminobutyric acid mediated drought stress alleviation in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23(3):2437–2453.
- [43] Apel K, Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55(1):373.
- [44] Du Y L, Wang Z Y, Fan J W, *et al.* β -Aminobutyric acid increases abscisic acid accumulation and desiccation tolerance and decreases water use but fails to improve grain yield in two spring wheat cultivars under soil drying[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13):4849–4860.
- [45] Cao S Q, Ren G, Jiang L, *et al.* The role of β -aminobutyric acid in enhancing cadmium tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, 56(4):575–579.

(责任编辑:崔 贝)