

王馨, 闫永庆, 殷媛, 等. 外源 γ -氨基丁酸(GABA)对盐胁迫下西伯利亚白刺光合特性的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(5): 1032-1039.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.05.005

外源 γ -氨基丁酸(GABA)对盐胁迫下西伯利亚白刺光合特性的影响

王馨, 闫永庆, 殷媛, 刘威, 王贺, 季绍旭

(东北农业大学园艺园林学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘要: 本研究以西伯利亚白刺为试验材料, 分析了 100~400 mmol/L NaCl 胁迫下施加不同浓度(0~15 mmol/L) γ -氨基丁酸(GABA)对西伯利亚白刺叶片叶绿素含量(*Chl*)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率($\varphi PSII$)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)及 Mg^{2+} -ATPase 活性的影响。结果表明, 在不施加外源 GABA 条件下, 与对照相比, 低浓度 NaCl (≤ 300 mmol/L) 处理可提高西伯利亚白刺叶片 P_n 、 T_r 、 G_s , 降低 C_i 、*Chl*, 同时随着 NaCl 浓度的增加, 西伯利亚白刺叶片 F_v/F_m 、 $\varphi PSII$ 、 qP 均增加, NPQ 下降。在不施加外源 GABA 条件下, 400 mmol/L NaCl 处理的西伯利亚白刺叶片 *Chl*、 P_n 、 T_r 、 F_v/F_m 、 $\varphi PSII$ 、 qP 及 Mg^{2+} -ATPase 活性与对照相比均下降, 而 C_i 、 NPQ 增加。与不施加外源 GABA 处理相比, 施加 5 mmol/L、10 mmol/L GABA 对 NaCl 胁迫下西伯利亚白刺叶片 P_n 、 F_v/F_m 、 qP 有明显的促进作用, 然而施加 15 mmol/L GABA 的促进效果不明显, 甚至出现不同程度的抑制。可见, 与对照相比, NaCl 浓度 ≤ 300 mmol/L 时, 施加 5 mmol/L、10 mmol/L 外源 GABA 对西伯利亚白刺 P_n 、 T_r 、 F_v/F_m 、 $\varphi PSII$ 、 qP 有明显的促进效应, 当 NaCl 浓度 > 300 mmol/L 时, 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺光合作用的促进效果不明显, 甚至会抑制光合作用。

关键词: 盐胁迫; γ -氨基丁酸(GABA); 西伯利亚白刺; 光合特性

中图分类号: S793.9; Q945.78 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2019)05-1032-08

Effect of exogenous γ -aminobutyric acid(GABA) on photosynthetic characteristics of *Nitraria sibirica* pall under salt stress

WANG Xin, YAN Yong-qing, YIN Yuan, LIU Wei, WANG He, JI Shao-xu

(College of Horticulture and Landscape Architecture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Using *Nitraria sibirica* as material, effects of different concentrations of γ -aminobutyric acid(GABA, 0–15 mmol/L) on chlorophyll content (*Chl*), net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m), actual photochemical efficiency of PSII ($\varphi PSII$), photochemical quenching coefficient (qP), non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and Mg^{2+} -ATPase activity of *Nitraria sibirica* leaves under the NaCl stress (100–400 mmol/L) were explored. The results showed that under the condition of no application of exogenous GABA, the treatment of low concentration NaCl (≤ 300 mmol/L) could increase P_n , T_r , G_s and decrease C_i and *Chl* in the leaves of *Nitraria sibirica*. At the same time, with the

increase of NaCl concentration, F_v/F_m , $\varphi PSII$, qP increased, while NPQ decreased. Under the condition of no application of exogenous GABA, *Chl*, P_n , T_r , F_v/F_m , $\varphi PSII$, qP and Mg^{2+} -ATPase activity of *Nitraria sibirica* leaves treated with 400 mmol/L NaCl decreased, while C_i and NPQ increased. When the concentration of GABA was

收稿日期: 2018-12-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770437)

作者简介: 王馨(1994-), 女, 黑龙江牡丹江人, 硕士研究生, 研究方向为植物逆境生理。(E-mail) 1309112631@qq.com

通讯作者: 闫永庆, (E-mail) yanyongqing1966@163.com

less than 10 mmol/L, exogenous GABA could obviously promote P_n , F_v/F_m and qP of *Nitraria sibirica* leaves under NaCl stress, but the effect of 15 mmol/L GABA was not obvious. In summary, when the concentration of NaCl was less than 300 mmol/L, the treatments of 5 mmol/L exogenous GABA and 10 mmol/L exogenous GABA significantly promoted P_n , T_r , F_v/F_m , $\phi PSII$, qP of the *Nitraria sibirica*. When the concentration of NaCl was more than 300 mmol/L, exogenous GABA had no obvious promoting effect on photosynthesis of *Nitraria sibirica* under salt stress.

Key words: salt stress; γ -aminobutyric acid (GABA); *Nitraria sibirica* Pall; photosynthetic characteristics

土壤盐渍化是作物生产中经常遇到的自然逆境,严重影响农业生产及生态环境,是全球共同面临的危机之一^[1-3]。据不完全统计,全世界共有 3.8×10^8 hm^2 不同程度的盐渍化土壤,中国盐渍化和次生盐渍化的土地超过 1.7×10^5 hm^2 ^[4]。随着人口增长以及可利用耕地面积的不断减少,有效利用盐碱荒地并挖掘其巨大潜力已成为重要课题。生物治盐是近年来的热点话题,也被视为解决土地盐渍化问题新的突破口。

γ -氨基丁酸(GABA)是一种天然活性物质,其生物学功能十分广泛,主要参与植物的生长发育、碳/氮源营养平衡、逆境胁迫响应和信号传递等一系列重要生命活动^[5-6]。GABA 作为一种非蛋白质氨基酸,联系着植物体内碳素和氮素两大代谢途径,被确定为一种对植物生长和发育均有重要影响的信号物质^[7],它可以对生物胁迫和非生物胁迫做出反应,并参与各种生理过程^[8]。有研究表明,喷施外源 GABA 可以缓解盐胁迫下不同品种甜瓜生物量、叶绿素含量、光合参数和叶绿素荧光参数的下降,从而减轻甜瓜受到的胁迫伤害^[9]。夏庆平等^[10]发现,外源施加 GABA 处理显著提高了盐胁迫下番茄的叶绿素含量、气体交换参数,有利于维持较高的光系统 II 活性。田小磊等^[11]发现,施用外源 GABA 可以提高盐胁迫下水稻抗氧化系统的活性。王泳超等^[12]的研究结果表明,施用外源 GABA 可以提高盐胁迫下玉米叶片的气体交换参数,保证光合作用的有效进行。

西伯利亚白刺(*Nitraria sibirica* Pall)是蒺藜科白刺属小灌木,具有很强的耐盐、抗旱、耐贫瘠和防风固沙能力,生态作用明显。此外,白刺的果实可以食用,而且粗蛋白质和维生素 C 的含量较高,白刺叶片具有调节血压、血脂以及抗疲劳等保健功能,白刺种子中含有人体必需的脂肪酸——亚油酸和亚麻酸,能够满足全身细胞特别是脑细胞代谢更新的需求^[13]。总之,白刺是一种能够改良盐碱土,提高经济效益的优良植物材料。本研究以西伯利亚白刺为试验材料,探

究不同浓度 GABA 对盐胁迫下白刺光合特性的影响,以为西伯利亚白刺耐盐性的深入研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料的培养

2016年9月14日,用高锰酸钾溶液对西伯利亚白刺种子进行消毒(72 h),然后用温水浸种 24 h,播种于装有纯净河沙的穴盘中育苗,待幼苗长出 4~5 片真叶时,定植到直径为 10 cm 的花盆中,正常浇水培养。2018年5月21日选取长势一致的实生苗,用清水浸泡去除泥土,再用蒸馏水漂洗干净,并用去离子水冲洗,移植于直径为 15 cm 的花盆中栽培,基质为纯净河沙,每盆 3 株,用 1/2 Hoagland 全营养液浇灌培养,缓苗后,进行盐胁迫处理。

1.2 试验材料的处理

对西伯利亚白刺进行处理,NaCl 浓度为 100 mmol/L、200 mmol/L、300 mmol/L、400 mmol/L, GABA 浓度为 0 mmol/L、5 mmol/L、10 mmol/L、15 mmol/L,采取完全随机试验模式,共模拟 16 个 NaCl 和 GABA 的混合处理以及 1 个空白对照(CK),每个处理重复 3 次,共 51 盆。所有试验组同时达到 NaCl 胁迫的预设浓度,之后对其喷施 GABA,1 d 200 ml,保证白刺叶片充分喷施 GABA 溶液,但无过量的 GABA 溶液滴下,连续喷施 8 d。为避免盐激效应,NaCl 浓度以 1 d 50 mmol/L 的速度增加。

1.3 测定指标与方法

叶绿素含量(*Chl*)的测定参照高俊凤^[14]的丙酮乙醇混合法, Mg^{2+} -ATPase 活性的测定参照蔡剑萍等^[15]的方法。

用便携式光合测定仪(Li-6400型,Li-Cor 公司产品)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i),在晴朗天的上午 9:00-11:00 完成测定,将白刺叶片放入叶室中,选取白刺植株中间部分长势一致的叶片进行测定,仪器连接电脑,可得到 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 的读数。测定条件:光量子通

量密度($PPFD$)为 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,环境 CO_2 浓度为 $(380 \pm 10) \mu\text{mol}/\text{mol}$,叶室温度 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 。

用荧光成像仪测定叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率 (ϕ_{PSII})、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (NPQ),测定前先在黑暗环境下放置 30 min,使植株充分进行暗反应,暗反应后打开测量光进行测量,得到原初荧光 (F_0),用饱和脉冲光 [$8000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}), 0.8 \text{ s}$] 得到暗适应最大荧光 (F_m),打开作用光得到光合稳态荧光 (F_s),再次利用饱和脉冲光 [$8000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}), 0.8 \text{ s}$] 得到光化学作用下最大荧光 (F'_m),关闭作用光,打开远红光,得到光适应叶片的最小荧光 (F'_0)。

1.4 数据分析

用 Excel 软件处理数据并绘图,采用 SPSS 23 软件对数据进行显著性分析。

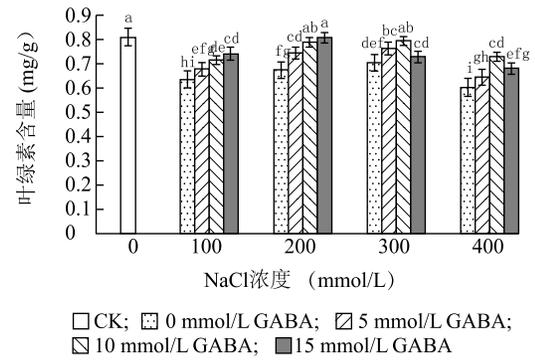
2 结果与分析

2.1 外源 GABA 对西伯利亚白刺叶片叶绿素含量的影响

图 1 显示,不同处理下的西伯利亚白刺叶片叶绿素含量 (Chl) 均低于对照。当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 、GABA 浓度为 0 mmol/L 时 Chl 最低。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L 、 200 mmol/L , GABA 浓度为 15 mmol/L 时, GABA 处理对 NaCl 胁迫下 Chl 下降的缓解效果最明显。当 NaCl 浓度为 300 mmol/L 、 400 mmol/L 时,叶片 Chl 在 GABA 浓度为 10 mmol/L 时达到最大值。

2.2 外源 GABA 对西伯利亚白刺气体交换参数的影响

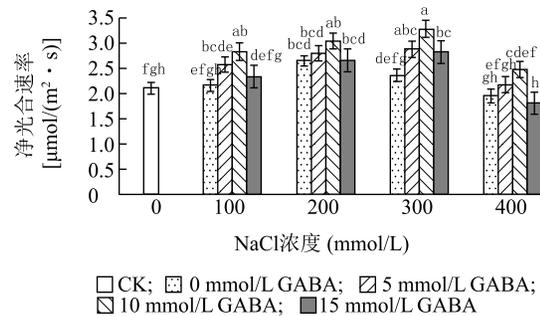
2.2.1 净光合速率 图 2 显示,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 200 mmol/L NaCl 处理下的 P_n 最大,显著高于对照 ($P < 0.05$)。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L 、 200 mmol/L 和 300 mmol/L 时,施加外源 GABA 会进一步提高西伯利亚白刺叶片 P_n ,且在 GABA 浓度为 10 mmol/L 时西伯利亚白刺叶片 P_n 达到最大值,与 0 mmol/L GABA 处理相比分别提高了 30.7% 、 14.7% 和 38.1% 。当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时, 15 mmol/L 的 GABA 对 P_n 产生抑制作用。说明施用适量的外源 GABA 可以提高西伯利亚白刺净光合速率,当 GABA 浓度为 10 mmol/L 时,对光合作用的促进效果最明显。



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 1 外源 γ -氨基丁酸 (GABA) 对盐胁迫下西伯利亚白刺叶片叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of exogenous γ -aminobutyric acid (GABA) on the chlorophyll content of *Nitraria sibirica* under salt stress



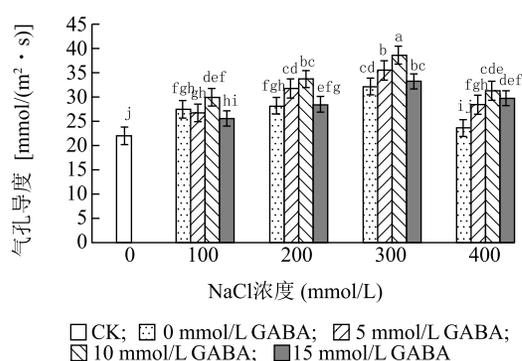
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图 2 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺叶片净光合速率的影响

Fig.2 Effects of exogenous GABA on the net photosynthetic rate of *N. sibirica* under salt stress

2.2.2 气孔导度 图 3 显示,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 300 mmol/L NaCl 处理下西伯利亚白刺叶片 G_s 达到最大值。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L 时, 10 mmol/L GABA 处理对 G_s 的促进效果最明显。当 NaCl 浓度 $\geq 200 \text{ mmol/L}$ 时,不同浓度 GABA 处理对西伯利亚白刺叶片 G_s 均有促进效果, GABA 浓度为 10 mmol/L 时, G_s 达到最大值,与 0 mmol/L GABA 处理相比分别提高了 19.4% 、 20.2% 和 32.9% 。

2.2.3 蒸腾速率 图 4 显示,随着 NaCl 浓度的增加,西伯利亚白刺叶片 T_r 总体呈先上升后下降的趋势。当 GABA 浓度为 0 mmol/L 、NaCl 浓度 $< 300 \text{ mmol/L}$ 时,西伯利亚白刺叶片 T_r 与 CK 相比差异不显著,但显著高于 GABA 浓度为 0 mmol/L 、NaCl 浓

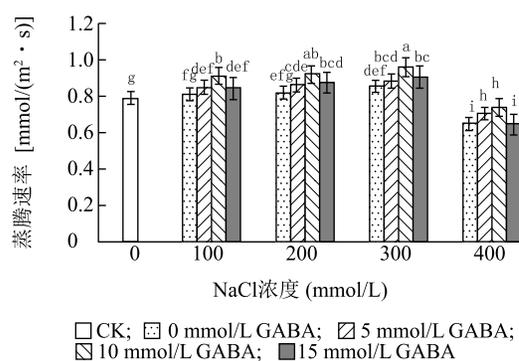


图中不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图3 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺气孔导度的影响

Fig.3 Effects of exogenous GABA on the stomatal conductance of *N. sibirica* under salt stress

度为 400 mmol/L 的处理 ($P < 0.05$), 说明高浓度 NaCl 处理会抑制西伯利亚白刺叶片 T_r 。当 NaCl 浓度 ≤ 300 mmol/L 时, 与 GABA 浓度为 0 mmol/L 处理相比, 其他 3 个浓度 GABA 处理对西伯利亚白刺叶片 T_r 均表现为促进作用, 且在 GABA 浓度为 10 mmol/L 时促进效果最明显。当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时, 与 CK 相比, 白刺 T_r 受到抑制, 10 mmol/L GABA 处理对 T_r 受到抑制的缓解效果最明显。



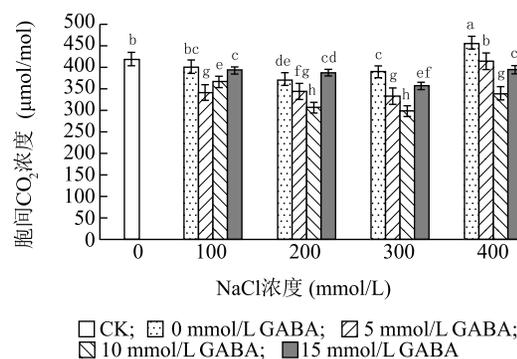
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图4 外源 GABA 对西伯利亚白刺蒸腾速率的影响

Fig.4 Effects of exogenous GABA on the transpiration rate of *N. sibirica* under salt stress

2.2.4 胞间 CO_2 浓度 图5显示, 在不施加 GABA 条件下, 西伯利亚白刺叶片 C_i 值随着 NaCl 浓度的增加总体呈先下降后上升的趋势, 当 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, C_i 值最低, 且显著低于 CK ($P < 0.05$)。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L 时, 5 mmol/L GABA 处理的西伯利亚白刺叶片 C_i 值最低。当 NaCl 浓度 > 200 mmol/L 时, GABA 浓度为 10 mmol/L

时西伯利亚白刺叶片 C_i 值最低, 不同浓度 GABA 处理间差异显著 ($P < 0.05$)。胞间 CO_2 浓度的降低, 有利于增加气孔内外的 CO_2 浓度差, 气孔吸收更多的 CO_2 , 使得光合作用变强, 说明施用适当浓度的 GABA 可以提高西伯利亚白刺的光合效率。



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

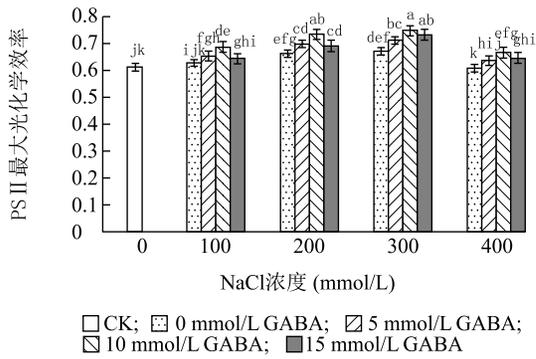
图5 外源 GABA 对盐胁迫下西伯利亚白刺胞间 CO_2 浓度的影响

Fig.5 Effects of exogenous GABA on the intercellular carbon dioxide concentration of *N. sibirica* under salt stress

2.3 外源 GABA 对西伯利亚白刺叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 最大光化学效率 图6显示, 当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 200 mmol/L 和 300 mmol/L NaCl 处理的 F_v/F_m 显著高于对照 ($P < 0.05$), 并且 NaCl 浓度为 300 mmol/L 时, F_v/F_m 达到最大值。100 mmol/L、200 mmol/L、300 mmol/L、400 mmol/L NaCl 处理下, 施加外源 GABA 对西伯利亚白刺叶片 F_v/F_m 均有促进作用, 并且当 GABA 浓度为 10 mmol/L 时促进效果最明显, 与 0 mmol/L GABA 处理相比, 西伯利亚白刺叶片 F_v/F_m 分别提高了 10.0%、10.4%、11.3% 和 9.1%。

2.3.2 实际光化学效率 图7显示, 当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 西伯利亚白刺叶片的 $\phi PSII$ 随 NaCl 浓度的增加呈先上升后下降的趋势, 并且 400 mmol/L NaCl 处理的 $\phi PSII$ 显著低于对照 ($P < 0.05$), 说明适宜浓度的 NaCl 处理可以提高西伯利亚白刺叶片 $\phi PSII$, 而高浓度的 NaCl 处理会抑制西伯利亚白刺叶片 $\phi PSII$ 。当 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, 西伯利亚白刺叶片 $\phi PSII$ 随 GABA 浓度的增加而增加, 在 GABA 浓度为 15 mmol/L 时达到最大值。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L、300 mmol/L 时, 10 mmol/L GABA 处理下西伯利亚白刺叶片

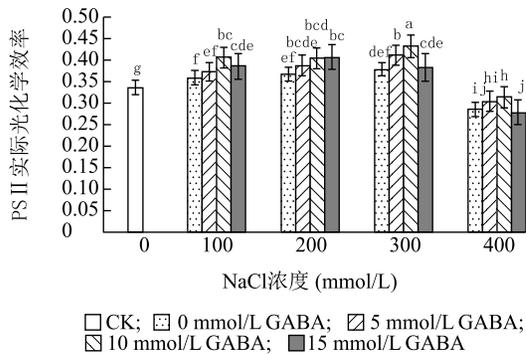


不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图6 外源 GABA 对西伯利亚白刺最大光化学效率的影响

Fig.6 Effects of exogenous GABA on maximal photochemical efficiency of PSII in *N. sibirica* under salt stress

$\varphi PSII$ 最高, 分别比 0 mmol/L GABA 处理的高 12.9%、13.9%。与对照相比, 400 mmol/L NaCl 处理下西伯利亚白刺叶片 $\varphi PSII$ 受到抑制, 施用适宜浓度的 GABA 会缓解抑制, 10 mmol/L GABA 处理的缓解效果最好, 说明施用一定浓度的外源 GABA 可以提高西伯利亚白刺叶片 $\varphi PSII$, 保证光合作用的有效进行。



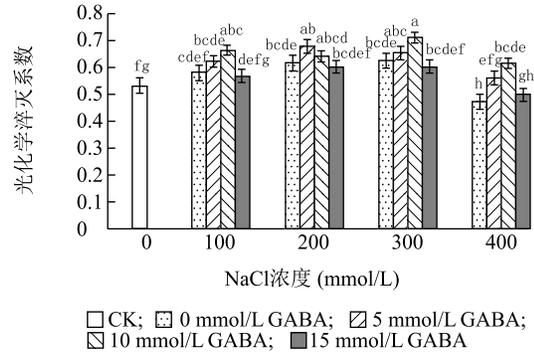
不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图7 外源 GABA 对西伯利亚白刺实际光化学效率的影响

Fig.7 Effects of exogenous GABA on the actual photochemical efficiency of PSII in *N. sibirica* under salt stress

2.3.3 光化学淬灭系数 qP 是对原初电子受体 QA 氧化态的一种量度, 表示 PSII 反应中心开放部分的比例^[16]。图 8 显示, 在 GABA 浓度为 0 mmol/L 前提下, 当 NaCl 浓度 ≤ 300 mmol/L 时, 西伯利亚白刺叶片 qP 随 NaCl 浓度的增加而升高, 然而当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时 qP 显著低于对照。说明高浓度 NaCl 处理对 qP 有抑制作用, 可能是高浓度的 NaCl 胁迫导致西伯利亚白刺 PSII 反应中心开放的比例降低, 对西伯利亚白刺产生了明显的光抑制作用。

当 NaCl 浓度相同时, 与 0 mmol/L GABA 处理相比, 5 mmol/L、10 mmol/L GABA 处理对西伯利亚白刺叶片 qP 均表现为促进作用。NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, 5 mmol/L GABA 处理对西伯利亚白刺叶片 qP 的促进效果最明显, NaCl 浓度为 100 mmol/L、300 mmol/L 和 400 mmol/L 时, 10 mmol/L GABA 处理对西伯利亚白刺叶片 qP 的促进效果最明显。



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

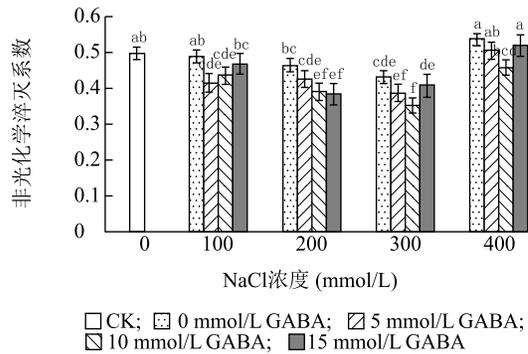
图8 外源 GABA 对西伯利亚白刺光化学淬灭系数的影响

Fig.8 Effects of exogenous GABA on the photochemical quenching coefficient of *N. sibirica* under salt stress

2.3.4 非光化学淬灭系数 NPQ 反映了 PSII 天线色素吸收的光能中不能用于光合电子传递, 而是以热的形式耗散掉的部分^[17]。图 9 显示, 当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 随着 NaCl 浓度的增加, NPQ 总体呈先降低后升高的趋势, 在 NaCl 浓度为 300 mmol/L 时, NPQ 的值降到最低, 显著低于对照 ($P < 0.05$)。当 NaCl 浓度为 100 mmol/L 时, 5 mmol/L GABA 处理下西伯利亚白刺叶片 NPQ 最低, 比 0 mmol/L GABA 处理低 12.6%。当 NaCl 浓度为 200 mmol/L 时, 15 mmol/L GABA 处理西伯利亚白刺叶片 NPQ 最低。当 NaCl ≥ 300 mmol/L, 10 mmol/L GABA 处理西伯利亚白刺叶片 NPQ 最低。

2.4 Mg^{2+} -ATPase 活性

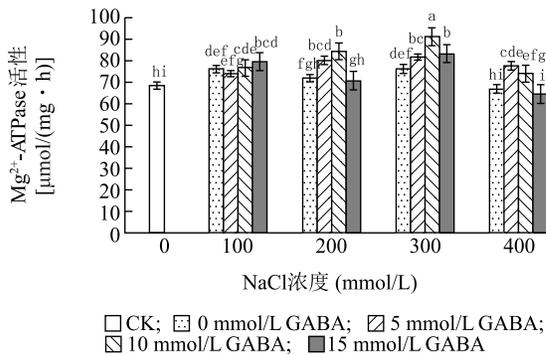
图 10 显示, 不施加 GABA 情况下, NaCl 浓度为 300 mmol/L 时 Mg^{2+} -ATPase 活性最高。NaCl 浓度为 100 mmol/L 时, 15 mmol/L GABA 处理下 Mg^{2+} -ATPase 活性最高。当 NaCl 浓度为 200 mmol/L、300 mmol/L 时, 10 mmol/L GABA 处理下 Mg^{2+} -ATPase 活性最高。当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时, 5 mmol/L GABA 对西伯利亚白刺叶片 Mg^{2+} -ATPase 活性的促进作用最明显。



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图9 外源 GABA 对西伯利亚白刺非光化学淬灭系数的影响

Fig.9 Effects of exogenous GABA on the non-photochemical quenching coefficient of *N. sibirica* under salt stress



不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

图10 外源 GABA 对西伯利亚白刺 Mg^{2+} -ATPase 活性的影响

Fig.10 Effects of exogenous GABA on the Mg^{2+} -ATPase activity of *N. sibirica* under salt stress

3 讨论

光合作用在植物生长发育中发挥重要作用,为植物生长发育提供能量和物质保障^[18]。叶绿素是植物光合作用中最重要色素,对光能的吸收、传递和转换起着极为重要的作用^[19-20]。本研究结果表明,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时,西伯利亚白刺叶绿素含量随 NaCl 浓度的增加呈先上升后下降的趋势,且始终低于对照,这与张芬等^[21]的研究结果一致。

P_n 降低的原因主要包括气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类^[22]。当 C_i 降低和 G_s 下降时,气孔因素是 P_n 下降的主要影响因素,当 C_i 升高和 G_s 下降时,非气孔因素是 P_n 下降的主要影响因素^[23]。本试验结果表明,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时,随着 NaCl 浓度的

升高,西伯利亚白刺叶片的 G_s 先上升后下降,而 C_i 呈现先下降后上升的趋势,当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时,与对照相比,西伯利亚白刺的 G_s 明显下降, C_i 明显上升,表明非气孔限制是 P_n 降低的主要原因,这与闫永庆等^[24]的研究结果一致。施加适当浓度外源 GABA 处理可以提高 NaCl 胁迫下西伯利亚白刺的 P_n 和 G_s ,降低 C_i ,表明施用适当浓度的外源 GABA 可以缓解 NaCl 胁迫下叶肉细胞光合活性的下降,维持西伯利亚白刺较高的光合效率。

叶绿素荧光是植物光合作用的有效探针,通过对各种荧光参数的分析,可以得到有关光能利用途径的信息^[25]。 F_v/F_m 是没有遭受环境胁迫,并经过充分暗适应的植物叶片 PSII 最大或者潜在的量子效率指标^[26]。 $\phi PSII$ 是研究植物受到胁迫时的常用指标,反映了 PSII 反应中心部分关闭情况下的实际 PSII 光能转化效率,与碳同化的强度密切相关。本试验结果表明,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时,西伯利亚白刺的 F_v/F_m 、 $\phi PSII$ 随 NaCl 浓度的增加呈先上升后下降的趋势,并且当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时 F_v/F_m 、 $\phi PSII$ 均低于对照,说明较高浓度 NaCl 胁迫降低了核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶活性,减少了腺苷三磷酸、还原型辅酶 II 等同化力的形成^[27]。适宜浓度外源 GABA 的施加,可以提高西伯利亚白刺的 PSII 最大光化学效率和 PSII 实际光化学效率。

qP 反映 PSII 反应中心开放部分的比例, qP 越低,PSII 反应中心开放部分的比例就越低^[28]。当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时,NaCl 浓度为 400 mmol/L 处理的 qP 值与对照相比显著下降,说明高浓度的 NaCl 处理可能导致西伯利亚白刺的光合机构及 PSII 活性中心受损,对西伯利亚白刺 PSII 反应体系造成损害。施加适当浓度的外源 GABA,可以提高植物的光化学淬灭系数,增加反应中心开放部分的比例,缓解植物的光抑制现象,这与罗黄颖等^[29]的结论一致。

NPQ 为非光化学淬灭系数,它反映的是 PSII 反应中心吸收天线色素过量光能后转换为热的能力以及光合机构的损伤程度,是一种保护机制^[30]。本试验中,当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时,NaCl 浓度为 400 mmol/L 处理的 NPQ 高于对照,高浓度的 NaCl 胁迫使得西伯利亚白刺产生的光能大部分以热能的形式耗散,少部分用于光反应阶段,影响西伯利亚白

刺的光反应过程。施加适宜浓度的外源 GABA 降低了西伯利亚白刺 NPQ , 使得叶绿素吸收的光能小部分以热的形式耗散, 提高了实际光能的利用效率, 这与赵会杰等^[31]的结论一致。

叶绿体偶联因子 ATPase 是分布在叶绿体膜表面的一种复合蛋白质, 包括 Ca^{2+} -ATPase 和 Mg^{2+} -ATPase, Mg^{2+} -ATPase 的活性较高。 Mg^{2+} -ATPase 可以参与光下催化光合磷酸化的最后一步反应, 也是重要的 Ca^{2+} 调节剂, 它可以分解 ATP, 从而提供能量, 主动把 Ca^{2+} 从胞质运输到叶绿体中, 形成跨膜 Ca^{2+} 梯度, 缓解胞质 Ca^{2+} 浓度升高对植物造成的伤害^[32]。本试验不施加 GABA 条件下, 当 NaCl 浓度 ≤ 300 mmol/L 时, Mg^{2+} -ATPase 活性与 CK 相比有所上升, 当 NaCl 浓度为 400 mmol/L 时, Mg^{2+} -ATPase 活性与 CK 相比有所下降, 说明低浓度的 NaCl 可以提高 Mg^{2+} -ATPase 的活性, 形成 Ca^{2+} 跨膜梯度, 把胞质中过多的 Ca^{2+} 泵出胞外, 避免因胞质中 Ca^{2+} 浓度过高而影响西伯利亚白刺的光合磷酸化进程, 进而影响西伯利亚白刺的光合作用。

当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 西伯利亚白刺的 P_n 、 T_r 、 F_v/F_m 、 $\phi PSII$ 、 qP 随 NaCl 浓度的增加均呈现出先上升后下降的趋势, 这可能是因为西伯利亚白刺是盐生植物, 能耐受一定浓度 NaCl 胁迫, 通过 Na^+ 区隔化机制, 把过多的 Na^+ 泵出胞外, 使得西伯利亚白刺可以耐受较高浓度的盐胁迫。当 NaCl ≤ 300 mmol/L 时, 施加一定浓度的外源 GABA (≤ 10 mmol/L), 西伯利亚白刺叶片的 P_n 、 T_r 、 F_v/F_m 、 $\phi PSII$ 、 qP 与不施加 GABA 处理相比, 均有不同程度的增加, 说明施加适量外源 GABA 对以上指标有促进作用。当 GABA 浓度为 0 mmol/L 时, 随着 NaCl 浓度的增加西伯利亚白刺的 C_i 、 NPQ 值呈先降低后升高的变化趋势, 且施加适宜浓度的外源 GABA 时, C_i 、 NPQ 值有所降低, 说明施加一定浓度的外源 GABA, 可以缓解盐胁迫对光合作用的破坏, 从而保证植物光合作用的有效进行。

参考文献:

[1] 宁丽华, 何晓兰, 张大勇. 大豆耐盐相关基因 GmNcl1 功能标记的开发及验证[J]. 江苏农业学报, 2017, 33(6): 1227-1234.
 [2] 贺立龙, 单忠英, 高娜娜, 等. GABA 对不同盐浓度下小麦萌发的影响[J]. 天津农业科学, 2011, 17(3): 12-14.
 [3] 黄相玲, 林妃妃, 张明月, 等. 盐胁迫对小叶榄仁幼苗生长和渗透调节物质含量的影响[J]. 南方农业学报, 2018, 49(7):

1364-1369.
 [4] TATTINI M, GUCCI R, CORADESCHI M A, et al. Growth, gas exchange and ion content in *Olea europaea* plants during salinity stress and subsequent relief[J]. Physiologia Plantarum, 1995, 95(2): 203-210.
 [5] 付蓉. γ -氨基丁酸对作物幼苗生长发育的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
 [6] 王宜东, 郭尚敬, 李妹芳, 等. γ -氨基丁酸对小麦耐盐性的影响[J]. 南方农业学报, 2017, 48(10): 1761-1768.
 [7] FAËS P, NIOGRET M F, MONTES E, et al. Transcriptional profiling of genes encoding GABA-transaminases in *Brassica napus* reveals their regulation by water deficit[J]. Environmental and Experimental Botany, 2015, 116: 20-31.
 [8] 金雅琴, 李冬林, 丁雨龙, 等. 盐胁迫对乌柏幼苗光合特性及叶绿素含量的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2011, 35(1): 29-33.
 [9] 向丽霞, 胡立盼, 胡晓辉, 等. 外源 γ -氨基丁酸调控甜瓜叶绿体活性氧代谢应对短期盐碱胁迫[J]. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3746-3752.
 [10] 夏庆平, 高洪波, 李敬蕊. γ -氨基丁酸(GABA)对低氧胁迫下甜瓜幼苗光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(4): 999-1006.
 [11] 田小磊. γ -氨基丁酸在玉米幼苗对盐胁迫反应中的作用[D]. 北京: 中国农业大学, 2002.
 [12] 王泳超. γ -氨基丁酸(GABA)调控盐胁迫下玉米种子萌发和幼苗生长的机制[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
 [13] 杨仁明, 索有瑞, 王洪伦. 唐古特白刺果实化学成分和功效作用研究进展[J]. 天然产物研究与开发, 2012, 24(7): 985-989.
 [14] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
 [15] 蔡剑萍, 李淑俊, 肖建平. 植物叶绿体片层上腺三磷酶的检定[J]. 植物生理学通讯, 1980(2): 33-36.
 [16] 刘晓龙, 徐晨, 徐克章, 等. 盐胁迫对水稻叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 作物杂志, 2014(2): 88-92.
 [17] 张景云, 吴凤芝. 盐胁迫对黄瓜不同耐盐品种叶绿素含量和叶绿体超微结构的影响[J]. 中国蔬菜, 2009(10): 13-16.
 [18] MASLENKOVA L T, ZANEV Y, POPOVA L P. Adaptation to salinity as monitored by PSII oxygen evolving reactions in barley thylakoids[J]. Journal of Plant Physiology, 1993, 142(5): 629-634.
 [19] 彭建云. 不同抗盐性小麦品种叶绿素荧光特性与其抗盐性关系的研究[D]. 济南: 山东师范大学, 2008.
 [20] 李雅洁, 张其安, 陆晓民. 不同外源物质对低温弱光次生盐渍化复合逆境下黄瓜幼苗生长、抗氧化系统及光合作用的影响[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(2): 404-410.
 [21] 张芬, 张波, 田丽萍, 等. 盐胁迫对番茄幼苗叶片光合特性及叶绿素和 β 胡萝卜素含量的影响[J]. 北方园艺, 2014(11): 15-20.
 [22] 刘建新, 胡浩斌, 王鑫. 外源 NO 对盐胁迫下黑麦草幼苗活性氧代谢、多胺含量和光合作用的影响[J]. 植物研究, 2009, 29(3): 313-319.

- [23] 许耀照,曾秀存,郁继华,等.水杨酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].西北植物学报,2007,27(2):267-271.
- [24] 闫永庆,高彦博,刘威,等.外源 Ca^{2+} 对盐胁迫下唐古特白刺光合作用影响[J].东北农业大学学报,2016,47(4):57-64.
- [25] 刘建新,王金成,贾海燕,等.外源 NO 对渗透胁迫下黑麦草种子萌发及活性氧代谢的影响[J].干旱地区农业研究,2012,30(6):128-133.
- [26] 马帅,冯金朝,李熙盟,等.土壤盐胁迫对葡萄光合作用特性的影响[J].北方园艺,2012(12):4-8.
- [27] 许耀照,曾秀存,郁继华,等.水杨酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].西北植物学报,2007,27(2):267-271.
- [28] 陈年来,张玉鑫,安黎哲.NaCl 胁迫对甜瓜叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响[J].中国沙漠,2009,29(6):1129-1133.
- [29] 罗黄颖,高洪波,夏庆平,等. 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[J].中国农业科学,2011,44(4):753-761.
- [30] ZHANG R H, LI J, GUO S R, et al. Effects of exogenous putrescine on gas-exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of NaCl-stressed cucumber seedlings [J]. Photosynthesis Research, 2009,100(3):155-162.
- [31] 赵会杰,邹奇,于振文.叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用[J].河南农业大学学报,2000,34(3):248-251.
- [32] 何龙飞,王爱勤,沈振国,等.高等植物细胞的 Ca^{2+} -ATP 酶[J].基因组学与应用生物学,2000,19(1):64-67.

(责任编辑:王妮)