

干旱胁迫下外源ABA对甘薯苗期叶片光合特性及相关生理指标的影响

孙哲¹, 范维娟³, 刘桂玲¹, 田昌庚¹, 张鹏³, 柳洪鹏², 杨俊⁴, 赵丰玲¹, 史春余^{2*}

¹泰安市农业科学研究院, 山东泰安271000; ²山东农业大学农学院, 山东泰安271018; ³中国科学院分子植物科学卓越创新中心/植物生理生态研究所植物分子遗传国家重点实验室, 上海200032; ⁴中国科学院上海辰山植物科学研究中心/上海辰山植物园上海市资源植物功能基因组学重点实验室, 上海201602

摘要: 选用食用型甘薯品种‘泰中6号’为材料, 以正常灌水处理为对照, 研究干旱胁迫下外源喷施脱落酸(ABA)对甘薯叶片光合特性及相关生理指标的影响。结果表明: 干旱胁迫使甘薯叶片脯氨酸、过氧化氢(H₂O₂)、丙二醛(MDA)含量增加, 外源ABA处理能减少MDA的积累, 使其含量处于较低水平。外源ABA能够提高叶片净光合速率(P_n), 降低气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r), 提高水分利用效率(WUE)。ABA处理能防止叶绿素降解并对干旱引起的最大光能转化效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数q_P下降及非光化学猝灭系数(NPQ)升高有明显的缓解作用。干旱胁迫下, H₂O₂的积累伴随着具有抗氧化作用的SOD和POD酶活性的提高, 而ABA处理能增加H₂O₂的积累, 并进一步提高这些酶的活性。干旱胁迫下, 外施ABA能增强甘薯的抗氧化防护系统, 提高水分利用效率, 提高甘薯的抗旱性。正常灌水条件下外施ABA对甘薯生长前期叶片生理特性的影响作用不显著。

关键词: 甘薯; 干旱胁迫; ABA; 光合特性; 抗氧化酶

甘薯是我国丘陵旱作区主栽作物之一, 干旱胁迫是限制甘薯生长和产量提高的重要胁迫因子。干旱胁迫会使甘薯叶片活性氧(reactive oxygen species, ROS)积累增多, 光合速率下降, 渗透物质含量增大, 影响植株生长及块根发育(张明生等2006; 许育彬等2007; 王兰兰等2007; 张云华等2005)。

脱落酸(abscisic acid, ABA)是植物响应干旱胁迫的一种重要调节因子, 干旱诱导根系合成大量的ABA引起植物叶片气孔的关闭, 进而导致胞间CO₂浓度下降造成光合能力下降(Kano等2011)。在水分亏缺时, ABA的一个重要生理功能就是促进离子流出保卫细胞和降低保卫细胞膨压, 诱导气孔关闭, 从而降低水分损耗, 增加植株在干旱条件下的保水能力(匡逢春等2003)。干旱胁迫对植物的光合作用产生抑制作用, 叶绿素荧光参数实际光化学效率(Φ_{PSII})、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_P)等对各种胁迫因子十分敏感, 能够反映干旱胁迫对光系统II的破坏程度(Furbank和Walker 1985)。H₂O₂是重要的活性氧之一, 逆境下植物体内ABA的积累导致H₂O₂含量上升, 诱导相关抗氧化酶基因的表达, 提高抗氧化酶活性(Anderson等1994; Guan和Scandalios 1998)。阮英慧等(2012)在大豆上发现喷施ABA使丙二醛(methane dicarboxylic aldehyde, MDA)含量下降, 降低膜脂过氧化程度, 提高过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)酶活性。外施ABA还能增加渗透调节物质可溶性糖和

脯氨酸含量上升, 增强根系吸水, 提高净光合效率(李长宁2010)。

甘薯作为干旱地区主要作物, 关于干旱胁迫对其生长、生理特性影响的研究较多, 在增强甘薯抗旱性方面的研究多集中于施肥、地膜覆盖等栽培方法(许育彬等2007; 孙哲等2016; 江燕等2014)的利用上, 而关于干旱胁迫下ABA等外源激素对甘薯生理特性的影响鲜有报道。因此, 本研究以正常灌水为对照, 研究干旱胁迫下外源ABA对甘薯光合特性及相关生理指标的影响, 以期为外源激素提高甘薯抗旱性的应用提供理论指导。

材料与方法

1 试验设计

供试品种为优质食用型甘薯(*Ipomoea batatas* Lam.)品种‘泰中6号’。采用盆栽试验, 将土风干后与肥料混匀装入盆中, 每盆装入15.0 kg风干土, 盆高28.0 cm, 外径34.0 cm, 内径29.0 cm。供试土壤质地为砂壤土, 土壤的最大持水量为32.5%。选用大小一致的薯苗栽于盆中, 每盆2株, 栽后10 d为缓苗期, 缓苗结束后移入温室中进行水分处理。设

收稿 2017-03-08 修定 2017-04-14

资助 国家自然科学基金项目(31371577)、山东省现代农业(薯类)产业技术体系(SDAIT-10-021-18)、山东省农业科学院农业科技创新工程(CXGC2016B04)和泰安市农业良种工程项目(2015LZ06)。

* 通讯作者(E-mail: scyu@sdau.edu.cn)。

正常灌水(对照)、正常灌水下喷施ABA(对照+ABA)、干旱胁迫(干旱)、干旱胁迫下喷施ABA(干旱+ABA) 4个处理,每个处理10盆,3次重复。正常灌水和干旱胁迫处理的水分含量分别为土壤最大持水量的60%~70%、30%~40%,采用称重法进行控水。喷施ABA的2组处理在缓苗结束后连续2 d喷施浓度为 $15 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ABA溶液,在植株叶片正反两面均匀喷施,喷施程度为叶面湿透无滴水,其余两组喷清水作对照。

2 取样方法

甘薯缓苗(10 d)后进行水分调控,处理后5、10、15和20 d取样测定叶片相对含水量。处理后20 d,测定叶片光合特性后,取植株顶部第3片展开叶,一部分用于测定叶绿素、脯氨酸、丙二醛和过氧化氢含量,另一部分液氮速冻后,放入 -80°C 冰箱冷藏,用于测定抗氧化酶活性。

3 测定项目及方法

3.1 叶片相对含水量测定

叶片从植株上取下后,立即称取鲜重(FW),然后将叶片浸入去离子水中4 h至重量不再变化,取出用滤纸吸去表面水分,称取饱和鲜重(TW),然后将叶片放入烘箱于 70°C 烘干至恒重,称取干重(DW)。相对含水量(relative water content, RWC) (%)= $(\text{FW}-\text{DW})/(\text{TW}-\text{DW})\times 100\%$ 。

3.2 叶片叶绿素含量测定

去掉叶片中间主叶脉,剪碎,称取0.2 g, 95%乙醇黑暗中提取36 h,用日本岛津公司生产的UV-160A紫外分光光度计,于649、665 nm下比色。

3.3 叶片光合特性测定

干旱处理20 d时,于上午9:00~11:00进行净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)等指标的测定,选取植株顶部第3片展开叶,仪器选用Li-6400型光合仪[测定光强为 $1\ 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 供应浓度为 $400 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$,叶片温度(28 ± 2) $^{\circ}\text{C}$,相对湿度约为25%]。根据以上测定结果计算叶片水分利用效率 $\text{WUE}=P_n/T_r$ 。

用FMS2脉冲调制式荧光仪(Hansatech, UK)测定光适应下最大荧光(F_m')、稳态荧光(F_s)和暗适应20 min后的最大荧光(F_m)、初始荧光(F_0)。光系统II的实际光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}}=(F_m'-F_s)/F_m'$,最大光化学效率 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$,光化学猝灭系数 $q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_0)$,非光化学猝灭系数 $\text{NPQ}=(F_m-F_m')/F_m'$ 。

选择受光方向一致的植株顶部第3片展开叶,与 P_n 同时进行测定。

3.4 叶片脯氨酸含量测定

参照茚三酮-磺基水杨酸法加以改进。称取0.5 g样品冰浴研磨,加入5 mL 3%磺基水杨酸溶液于沸水浸提10 min后冷却,吸取提取液2 mL,再加入水和冰乙酸各2 mL及2.5%酸性茚三酮溶液4 mL后置沸水浴中显色60 min,冷却后加4 mL甲苯并振荡,静置后取甲苯层于分光光度计520 nm波长处比色。

3.5 叶片丙二醛(MDA)含量测定

按照硫代巴比妥酸(TBA)方法进行测定。取样品0.2 g,加入5 mL 10%的三氯乙酸迅速研成匀浆,于 $12\ 000\times g$ 离心10 min。取2 mL上清液,加入2 mL 0.6%硫代巴比妥酸(现用现配),于沸水浴中反应15 min,冰水浴中迅速冷却后测定600、532和450 nm处的光吸收值。

3.6 叶片过氧化氢(H_2O_2)含量测定

取1 g叶片加入10 mL 0.1%预冷的TCA溶液,冰浴上研磨,匀浆液 $12\ 000\times g$ 离心15 min。取1 mL上清,添加1 mL $100 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸盐缓冲液(pH 7.0)和2 mL KI ($1 \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),摇匀,静置片刻(10 min),390 nm测OD值。根据标准曲线求得 H_2O_2 含量。

3.7 叶片抗氧化酶活性的测定

SOD活性采用氮蓝四唑(NBT)光化还原法测定。取1 g样品,加入5 mL预冷的酶提取缓冲液($50 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ pH 7.0磷酸钾缓冲液、1% PVP、 $1 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ EDTA),充分研磨; 4°C , $10\ 000\times g$ 离心20 min;取上清,显色反应,反应混合液为 $13 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ Met溶液、 $2.0 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 核黄素、 $75 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NBT溶液、 $50 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 磷酸钾缓冲液,粗提酶液混匀后,对照管避光, 37°C 白光下反应10 min,反应结束后用黑布罩上试管,终止反应,560 nm波长下测定吸光度,计算SOD活性。

POD活性采用愈创木酚法测定。20 μL 酶液加3 mL POD反应液[1.4 μL 愈创木酚、0.85 μL 30%过氧化氢和 $0.1 \text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ (pH 6.0)的磷酸缓冲液],在470 nm下每隔1 min读数一次,以每分钟吸光度增加值表示酶活力大小。

4 数据统计分析

采用Microsoft Excel 2003计算试验数据平均值及作图, DPS 7.5软件进行数据统计分析。

实验结果

1 干旱胁迫下外源ABA对叶片相对含水量(RWC)的影响

由图1可以看出, 干旱胁迫下甘薯叶片的相对含水量显著低于正常灌水, 随胁迫时间的延长, 下降幅度增大。干旱胁迫下喷施ABA能够显著提高叶片相对含水量, 胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片的RWC比干旱处理增大8.96%。正常灌水条件下喷施ABA对叶片RWC影响较小, 对照+ABA和对照处理间差异不显著。

2 干旱胁迫下外源ABA对叶片丙二醛(MDA)和脯氨酸含量的影响

干旱胁迫使甘薯叶片MDA含量显著高于正常灌水(图2)。胁迫下喷施ABA能够使叶片MDA含量显著降低, 干旱胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片MDA含量比干旱处理降低10.0%。正常灌水条件下喷施ABA对叶片MDA含量影响较小, 对照+ABA和对照处理间差异不显著。

干旱胁迫使甘薯叶片脯氨酸含量显著高于正

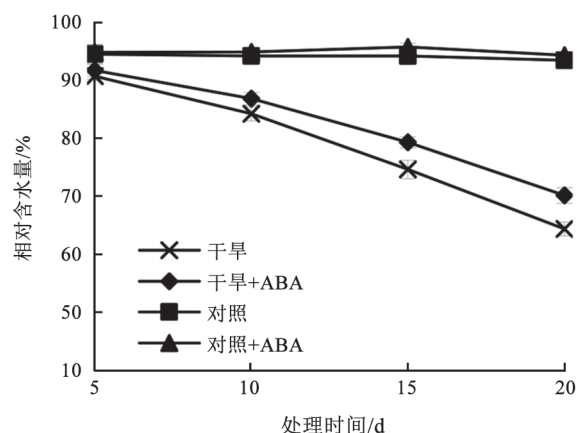


图1 干旱胁迫下外源ABA对叶片相对含水量的影响
Fig.1 Effect of exogenous ABA on leaf RWC under drought stress

常灌水(图2)。干旱胁迫下喷施ABA能够使叶片脯氨酸含量显著升高, 胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片脯氨酸含量比干旱处理增大12.5%。正常灌水条件下喷施ABA对叶片脯氨酸含量影响较小, 对照+ABA和对照处理间差异不显著。

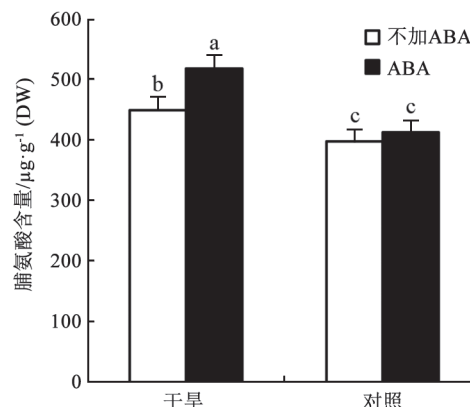
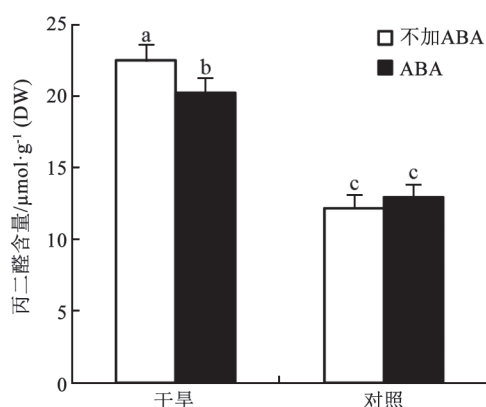


图2 干旱胁迫下外源 ABA 对甘薯叶片丙二醛及脯氨酸含量的影响

Fig.2 Effect of exogenous ABA on leaf MDA and proline contents of sweetpotato under drought stress

不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。下图同此。

3 干旱胁迫下外源ABA对叶绿素含量的影响

由图3可以看出, 干旱胁迫下甘薯叶片的叶绿素a和叶绿素b含量显著低于正常灌水。干旱胁迫下外源ABA能够显著增加叶片叶绿素a和叶绿素b含量, 胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片的叶绿素a和叶绿素b含量比干旱处理分别增大21.6%和23.4%。正常灌水条件下外源ABA对叶片叶绿素a和叶绿

素b含量影响较小, 对照+ABA处理叶绿素a和叶绿素b含量比对照略有增加, 差异不显著。

4 干旱胁迫下外源ABA对叶片光合参数的影响

由表1可以看出, 干旱胁迫下甘薯叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)显著低于正常灌水。干旱胁迫下外源ABA能够显著提高 P_n , 提高幅度为12.9%; C_i 增大11.5%,

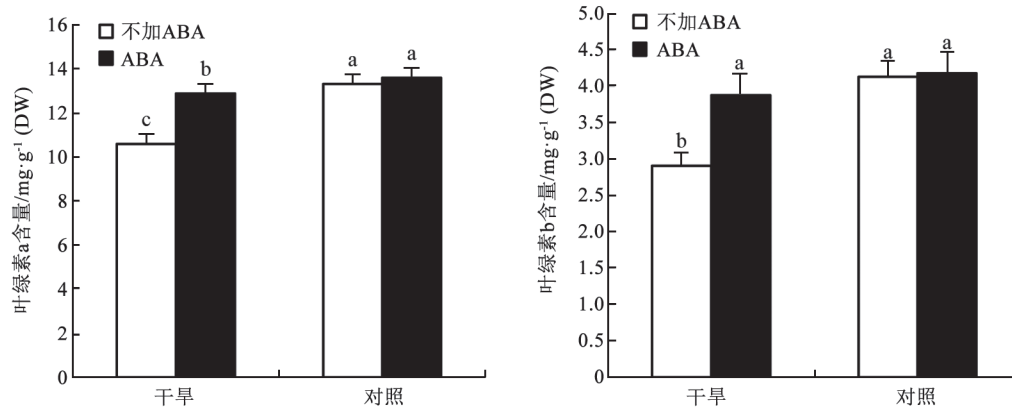


图3 干旱胁迫下外源 ABA 对甘薯叶片叶绿素a和叶绿素b含量的影响

Fig.3 Effect of exogenous ABA on leaf chl a and chl b contents of sweetpotato under drought stress

表1 干旱胁迫下外源ABA对甘薯叶片气体交换参数的影响

Table 1 Effects of exogenous ABA on gas exchange parameters in leaves of sweetpotato under drought stress

处理	净光合速率(P_n)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞间 CO_2 浓度(C_i)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	气孔导度(G_s)/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	蒸腾速率(T_r)/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	水分利用效率 (WUE)/%
干旱	11.10±0.30 ^c	161.49±6.71 ^b	0.28±0.023 ^b	2.20±0.036 ^b	5.05±0.177 ^b
干旱+ABA	12.54±0.41 ^b	180.4±12.06 ^b	0.25±0.020 ^c	2.05±0.025 ^c	5.96±0.164 ^a
对照	16.83±0.15 ^a	217.93±8.57 ^a	0.48±0.023 ^a	3.18±0.055 ^a	5.24±0.083 ^b
对照+ABA	16.30±0.46 ^a	212.67±7.47 ^a	0.47±0.022 ^a	3.11±0.053 ^a	5.29±0.060 ^b

同列数值后不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)。下表同此。

G_s 和 T_r 分别降低11.9%和6.7%; WUE升高21.0%, 高于正常灌水。正常灌水条件下外源ABA有降低叶片净光合速率、气孔导度和蒸腾速率, 提高水分利用率的趋势, 但差异不显著。

5 干旱胁迫下外源ABA对叶绿素荧光参数的影响

表2显示, 干旱胁迫下甘薯叶片暗适应下PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(q_p)显著低于正常灌水, 非光化学猝灭系数(NPQ)显著高于正常灌水。干旱胁迫下外源ABA能够显著提高 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p , 提高幅度分别为2.8%、3.6%和4.6%; NPQ降低10.8%。

正常灌水条件下外源ABA对叶绿素荧光参数表现出一定抑制作用, 对照+ABA和对照处理间差异不显著。

6 干旱胁迫下外源ABA对叶片过氧化氢(H_2O_2)含量的影响

干旱胁迫使甘薯叶片 H_2O_2 含量显著高于正常灌水(图4)。干旱胁迫下外源ABA能够使叶片 H_2O_2 含量显著升高, 胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片 H_2O_2 含量比干旱处理升高14.2%。正常灌水条件下外源ABA使叶片 H_2O_2 含量增加幅度较小, 对照+ABA和对照处理间差异不显著。

表2 干旱胁迫下外源ABA对甘薯叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of exogenous ABA on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of sweetpotato under drought stress

处理	F_v/F_m	Φ_{PSII}	q_p	NPQ
干旱	0.773±0.011 ^c	0.570±0.038 ^c	0.534±0.019 ^c	2.046±0.072 ^a
干旱+ABA	0.795±0.010 ^b	0.591±0.039 ^b	0.558±0.020 ^b	1.845±0.065 ^b
对照	0.835±0.025 ^a	0.650±0.040 ^a	0.597±0.011 ^a	1.568±0.078 ^c
对照+ABA	0.828±0.013 ^a	0.643±0.040 ^a	0.590±0.010 ^a	1.574±0.135 ^c

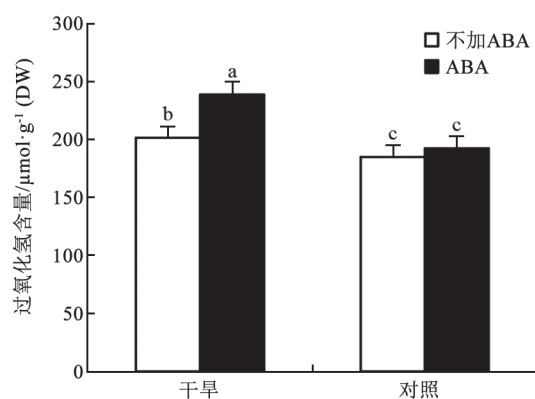


图4 干旱胁迫下外源 ABA 对甘薯叶片过氧化氢(H₂O₂)含量的影响

Fig.4 Effect of exogenous ABA on leaf H₂O₂ contents of sweetpotato under drought stress

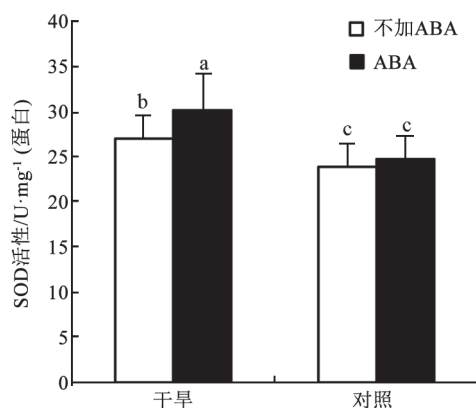


图5 干旱胁迫下外源 ABA 对甘薯叶片SOD和POD活性的影响

Fig.5 Effects of exogenous ABA on leaf SOD and POD activities of sweetpotato under drought stress

过量的ROS打破了植物体内的氧化还原平衡,引起膜质的过氧化,导致膜系统的破坏,对细胞组分和结构造成氧化损伤(Gill和Tuteja 2010)。本研究结果显示,处理20 d时干旱胁迫H₂O₂含量比正常灌水处理显著增加,过量的ROS无法及时清除,使膜脂过氧化加剧。SOD和POD酶活性比正常灌水处理显著增大,反映出甘薯对干旱胁迫的应激机制。喷施ABA使干旱胁迫下叶片H₂O₂含量增加,SOD和POD酶活性显著升高,SOD与POD相互协调配合,清除过剩的自由基,使植物体内的自由基维持在一个动态的正常水平,以提高植物的抗逆性(蒋选利等2001),增强了甘薯对活性氧的清除能力,减轻了膜脂过氧化。MDA含量反映了膜脂过氧化程

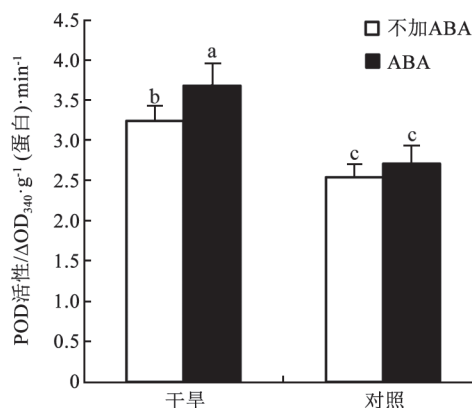
7 干旱胁迫下外源ABA对超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性的影响

干旱胁迫使甘薯叶片SOD和POD活性显著高于正常灌水(图5)。干旱胁迫下外源ABA能够使叶片SOD和POD活性显著升高,胁迫20 d时干旱+ABA处理叶片SOD和POD活性比干旱处理分别提高11.7%和13.4%。正常灌水条件下外源ABA使叶片SOD和POD活性有升高趋势,对照+ABA和对照处理间差异不显著。

讨 论

1 外源ABA对增强甘薯活性氧(ROS)清除和渗透调节能力的作用

干旱胁迫导致植物细胞ROS含量急剧上升,



度,本研究中干旱胁迫使甘薯MDA含量显著增大,外源ABA可以显著降低MDA含量,有效缓解干旱胁迫对膜系统的伤害。正常灌水条件下外源ABA使甘薯生长前期叶片SOD和POD酶活性、H₂O₂含量等有升高的趋势,效果不显著。

脯氨酸是植物体内的重要渗透调节物质,干旱胁迫下脯氨酸含量增加有利于维持渗透调节,增强细胞膜系统的稳定性,清除活性氧(Hare和Cress 1997; Zhang等2012; Smirnoff和Cumbes 1989)。逆境下,ABA对植物脯氨酸的积累具有重要的调控效应(邓凤飞等2015a, b)。在本研究中,干旱胁迫使甘薯脯氨酸含量增加,体现了甘薯本身在逆境下的自我保护机制。喷施ABA后促进了

甘薯脯氨酸含量的升高,增大细胞质浓度,降低渗透势,使细胞在低渗透势条件下仍能从胞外吸水,调节细胞的渗透平衡,从而增强了甘薯的抗旱性。正常灌水条件下外源ABA使甘薯生长前期叶片脯氨酸含量影响效应不显著。

2 外源ABA对提高甘薯光合性能的作用

光合作用是作物生长和产量形成的重要代谢过程,是植物生长发育的物质和能量的主要来源,外源ABA对干旱胁迫下作物的光合作用影响显著。本研究发现,干旱胁迫下外源ABA可以显著提高叶绿素a和叶绿素b含量,提高功能叶的 P_n 。干旱胁迫下提高植物水分利用效率(WUE)是增强植物抗旱性的重要途径,前人研究认为,ABA提高植株水分利用效率是通过提高净光合速率和诱导气孔关闭而降低气孔导度、降低蒸腾失水实现的,干旱胁迫下叶片中ABA含量升高,诱导叶片气孔开度受抑或气孔关闭、蒸腾作用下降,因而水分耗散减少,最终植物保水能力和对干旱的耐受性提高(陈娟等2006;郭贵华等2014)。本研究发现,干旱胁迫下外源ABA使甘薯叶片WUE显著提高,其原因包括两个方面,一方面,干旱胁迫下外源ABA提高了叶片光合速率(P_n),降低了甘薯叶片气孔导度(G_s),叶片气孔阻力增大,降低了蒸腾速率(T_r),叶片蒸腾量减少,从而提高了WUE,这与范晓荣和沈其荣(2003)在水稻上的研究相一致;另一方面,干旱胁迫下外源ABA可以通过提高脯氨酸等渗透调节物质含量,增强保水能力,降低蒸腾,从而提高叶片的相对含水量,WUE增大。正常灌水条件下外源ABA对甘薯生长前期叶片净光合速率表现出一定的抑制作用,而在一定程度上降低了蒸腾速率、提高了水分利用效率。

叶绿素荧光参数对各种胁迫因子十分敏感,是鉴定植物抗逆性的理想指标。叶绿素荧光参数能够从叶片光合机构的功能方面反映干旱胁迫对叶片PSII反应中心的破坏程度(Xu和Wu 1996)。叶绿素的降解与实际光化学效率(Φ_{PSII})、最大光化学效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(q_p)直接相关,在本研究中,干旱胁迫导致了叶绿素的降解,胁迫20 d时甘薯叶片叶绿素a和叶绿素b含量显著降低,干旱胁迫使PSII原初光能转换效率、实际光化学效率和光化学猝灭受到抑制, Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 和 q_p 降低,非

光化学猝灭系数(NPQ)升高,影响了光合作用的电子传递和CO₂同化过程。研究发现,外源ABA能够缓解干旱胁迫对甘蔗叶片PSII反应中心的损伤(Manoj等2009),本研究表明,干旱胁迫下喷施ABA使甘薯叶绿素a和叶绿素b含量显著增加, Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 、 q_p 显著升高, NPQ显著降低,说明外源ABA增强了PSII反应中心过剩激发能的有效耗散,从而缓解了干旱胁迫对叶绿体光合机构的破坏和PSII放氧复合物的损伤。正常灌水条件下外源ABA对甘薯生长前期叶绿素荧光表现出一定的抑制作用。

参考文献

- Anderson MD, Prasad TK, Martin BA, Stewart CR (1994). Differential gene expression in chilling acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance. *Plant Physiol*, 105: 331–339
- Chen J, Pan K W, Gu B (2006). Physiological function and mechanism of abscisic acid in plants under stress. *Plant Physiol Commun*, 42 (6): 1176–1182 (in Chinese with English abstract) [陈娟, 潘开文, 辜彬(2006). 逆境胁迫下植物体内脱落酸的生理功能和作用机制. *植物生理学通讯*, 42 (6): 1176–1182]
- Deng FF, Yang SL, Gong M (2015a). Effect of exogenous abscisic acid on proline accumulation and metabolic pathways in *Jatropha curcas* seedlings under cold stress. *Plant Physiol J*, 51 (2): 221–226 (in Chinese with English abstract) [邓凤飞, 杨双龙, 龚明(2015). 外源ABA对低温胁迫下小桐子幼苗脯氨酸积累及其代谢途径的影响. *植物生理学报*, 51 (2): 221–226]
- Deng FF, Yang SL, Gong M (2015b). Regulation of cell signaling molecules on proline metabolism in plants under abiotic stress. *Plant Physiol J*, 51 (10): 1573–1582 (in Chinese with English abstract) [邓凤飞, 杨双龙, 龚明(2015). 细胞信号分子对非生物胁迫下植物脯氨酸代谢的调控. *植物生理学报*, 51 (10): 1573–1582]
- Fan XR, Shen QR (2003). Effects of ABA and IAA on the behavior of stomata of rice crop cultivated in aerobic soil condition. *Sci Agric Sin*, 36 (12): 1450–1455 (in Chinese with English abstract) [范晓荣, 沈其荣(2003). ABA、IAA对旱作水稻叶片气孔的调节作用. *中国农业科学*, 36 (12): 1450–1455]
- Furbank RT, Walker DA (1985). Photosynthetic induction in *C₄* leaves—An investigation using infra-red gas analysis and chlorophyll a fluorescence. *Planta*, 163: 75–83
- Gill SS, Tuteja N (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiol Biochem*, 48: 909–930
- Guan LQ, Scandalios JG (1998). Two structurally similar maize cytosolic superoxide dismutase genes, *Sod4* and *Sod4A*, respond differentially to abscisic acid and high osmoticum. *Plant Physiol*, 117: 217–224
- Guo GH, Liu HY, Li GH, Liu M, Li Y, Wang SH, Liu ZH, Tang S, Ding YF (2014). Analysis of physiological characteristics about ABA alleviating rice booting stage drought stress. *Sci Agric Sin*,

- 47 (22): 4380–4391 (in Chinese with English abstract) [郭贵华, 刘海艳, 李刚华, 刘明, 李岩, 王绍华, 刘正辉, 唐设, 丁艳锋 (2014). ABA 缓解水稻孕穗期干旱胁迫生理特性的分析. 中国农业科学, 47 (22): 4380–4391]
- Hare PD, Cress WA (1997). Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regul*, 21: 79–102
- Jiang XL, Li ZQ, Kang ZS (2001). The recent progress of research on peroxidase in plant disease resistance. *J Northwest Sci-Tech Univ Agri For (Nat Sci Ed)*, 29 (6): 124–129 (in Chinese with English abstract) [蒋选利, 李振岐, 康振生(2001). 过氧化物酶与植物抗病性研究进展. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 29 (6): 124–129]
- Jiang Y, Shi CY, Wang ZZ, Wang CJ, Liu HJ (2014). Effects of plastic film mulching on arable layer soil temperature, moisture and yield of sweet potato. *Chin J Eco-Agric*, 22 (6): 627–634 (in Chinese with English abstract) [江燕, 史春余, 王振振, 王翠娟, 柳洪鹏(2014). 地膜覆盖对耕层土壤温度水分和甘薯产量的影响. 中国生态农业学报, 22 (6): 627–634]
- Kano M, Inukai Y, Kitano H, Yamauchi A (2011). Root plasticity as the key root trait for adaptation to various intensities of drought stress in rice. *Plant Soil*, 342 (1/2): 117–128
- Kuang FC, Xiao LT, Xia ST (2003). Regulation of stomatal movement by abscisic acid. *Plant Physiol Commun*, 39 (3): 262–266 (in Chinese with English abstract) [匡逢春, 萧浪涛, 夏石头(2003). 脱落酸对植物气孔运动的调控作用. 植物生理学通讯, 39 (3): 262–266]
- Li CN, Srivastava MK, Nong Q, Li YR (2010). Mechanism of tolerance to drought in sugarcane plant enhanced by foliage dressing of abscisic acid under water stress. *Acta Agron Sin*, 36 (5): 863–870 (in Chinese with English abstract) [李长宁, Manoj Kumar SRIVASTAVA, 农倩, 李杨瑞(2010). 水分胁迫下外源ABA提高甘蔗抗旱性的作用机制. 作物学报, 36 (5): 863–870]
- Manoj KS, Li CN, Nong Q, Li YR (2009). Effect of exogenous ABA application on chlorophyll fluorescence in sugarcane under water stress conditions. *Guangxi Agric Sci*, 40 (11): 1411–1417
- Ruan YH, Dong SK, Liu LJ, Sun CS, Wang LB, Guo QQ, Gai ZJ (2012). Effects of exogenous abscisic acid on physiological characteristics in soybean flowering under drought stress. *Soybean Sci*, 31 (3): 385–394 (in Chinese with English abstract) [阮英慧, 董守坤, 刘丽君, 孙聪姝, 王立彬, 郭茜茜, 盖志佳(2012). 干旱胁迫下外源脱落酸对大豆花期生理特性的影响. 大豆科学, 31 (3): 385–394]
- Smirnov N, Cumbes QJ (1989). Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 28: 1057–1060
- Sun Z, Shi CY, Liu GL, Gao JJ, Liu HJ, Zheng JL, Zhang P (2016). Effect of potassium fertilizer on leaf photosynthetic characteristics and storage root yield of sweet potato under drought stress and normal water condition. *Plant Nutr Fert Sci*, 22 (4): 1071–1078 (in Chinese with English abstract) [孙哲, 史春余, 刘桂玲, 高俊杰, 柳洪鹏, 郑建利, 张鹏(2016). 长期干旱胁迫下钾肥对甘薯光合特性及块根产量的影响. 植物营养与肥料学报, 22 (4): 1071–1078]
- Wang LL, Zhang LJ, Chen G (2007). Physiological responses of sweet potato callus to drought stress. *Agric Res Arid Areas*, 25 (1): 143–148 (in Chinese with English abstract) [王兰兰, 张立军, 陈贵(2007). 甘薯愈伤组织对干旱胁迫的生理反应研究. 干旱地区农业研究, 25 (1): 143–148]
- Xu DQ, Wu S (1996). Three phases of dark recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field condition. *Photosynthetica*, 32: 417–423
- Xu YB, Chen Y, Fu ZG (2004). Advance of research on drought-resistant physiology and cultivation techniques of sweet potato. *Agric Res Arid Areas*, 22 (1): 128–131 (in Chinese with English abstract) [许育彬, 陈越, 付增光(2004). 甘薯的抗旱生理及栽培技术研究进展. 干旱地区农业研究, 22 (1): 128–131]
- Xu YB, Cheng WW, Chen Y, Hua QY (2007). Effect of drought on growth and development and photosynthesis of sweet potato under different fertilization conditions. *Northwest China J Agric Sci*, 16 (2): 59–64 (in Chinese with English abstract) [许育彬, 程雯蔚, 陈越, 华千勇(2007). 不同施肥条件下干旱对甘薯生长发育和光合作用的影响. 西北农业学报, 16 (2): 59–64]
- Zhang H, Han B, Wang T, Chen SX, Li HY, Zhang YH, Dai SJ (2012). Mechanisms of plant salt response: insights from proteomics. *J Proteome Res*, 11: 49–67
- Zhang MS, Xie B, Qi JL, Tan F, Zhang QT, Yang YH (2006). Relationship of drought resistance of sweet potato with its plant type, growth vigour and yield under water stress. *Chin J Trop Crop*, 27 (1): 39–43 (in Chinese with English abstract) [张明生, 谢波, 戚金亮, 谈锋, 张启堂, 杨永华(2006). 甘薯植株形态、生长势和产量与品种抗旱性的关系. 热带作物学报, 27 (1): 39–43]
- Zhang YH, Wang FR, Ruan L (2005). Effects of water stress on chlorophyll fluorescence and photosynthesis characteristics in sweet potato (*Ipomoea Batatas* Lam.). *Chin Agric Sci Bull*, 21 (8): 208–210 (in Chinese with English abstract) [张云华, 王荣富, 阮龙(2005). 水分胁迫对甘薯叶绿素荧光和光合特性的影响. 中国农学通报, 21 (8): 208–210]

Effects of exogenous ABA on leaf photosynthetic characteristics and associated physiological indexes of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) seedlings under drought stress

SUN Zhe¹, FAN Wei-Juan³, LIU Gui-Ling¹, TIAN Chang-Geng¹, ZHANG Peng³, LIU Hong-Juan², YANG Jun⁴, ZHAO Feng-Ling¹, SHI Chun-Yu^{2,*}

¹Tai'an Academy of Agricultural Sciences, Tai'an, Shandong 271000, China; ²Agronomy College, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an, Shandong 271018, China; ³National Key Laboratory of Plant Molecular Genetics, CAS Center for Excellence in Molecular Plant Sciences, Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; ⁴Shanghai Key Laboratory of Plant Functional Genomics and Resources, Shanghai Chenshan Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Chenshan Botanical Garden, Shanghai 201602, China

Abstract: Using sweetpotato (*Ipomoea batatas*) cultivar 'Taizhong 6' as material and the regular water supply as control, the effects of exogenous ABA on leaf photosynthetic characteristics and associated physiological indexes under drought stress were studied. The results showed that the contents of proline, H₂O₂ and MDA were increased under drought stress. The exogenous ABA treatment alleviated the increase of MDA, improved leaf P_n , decreased G_s and T_r , and increased WUE in sweetpotato plants under drought stress. The ABA application prohibited the degradation of chlorophyll and alleviated the decrease of maximal PSII efficiency (F_v/F_m) and quantum efficiency of PSII (Φ_{PSII}) and the increase of non-photochemical quenching coefficient (NPQ). Under drought stress, H₂O₂ accumulation was associated with the increasing activities of SOD and POD, and ABA application could increase H₂O₂ accumulation by further improving activities of these enzymes. Our results illustrated that exogenous ABA could enhance antioxidant defense system, increase water use efficiency, and improve drought resistance of sweet potato under drought stress. Nevertheless, under regular water supply conditions, the effect of exogenous ABA on leaf physiological property during earlier growth stage of sweetpotato was not significant.

Key words: sweetpotato (*Ipomoea batatas*); drought stress; ABA; photosynthetic characteristics; antioxidant enzymes

Received 2017-03-08 Accepted 2017-04-14

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31371577), Shandong Province Modern Agricultural Technology System Innovation Team (Grant No. SDAIT-10-021-18), Scientific and Technological Innovation of Shandong Province Agricultural Sciences Academy (Grant No. CXGC2016B04), and Tai'an Agriculture for Engineering Projects (Grant No. 2015LZ06).

*Corresponding author (E-mail: scyu@sdau.edu.cn).