

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00876

旱稻×稗草杂交后代 YF2-1 光合作用气体交换、叶绿素荧光和抗氧化酶系统对渗透胁迫的响应

丁在松¹ 王春艳² 关东明² 赵凤悟³ 赵明^{1,*}

¹ 中国农业科学院作物科学研究所 / 农业部作物生理生态与栽培重点实验室, 北京 100081; ² 中国矿业大学(北京)化学与环境工程学院, 北京 100083; ³ 河北省农林科学院旱作农业研究所, 河北衡水 053000

摘要: 为了明确旱稻×稗草杂交后代 YF2-1 对渗透胁迫的耐性是否得到了改善, 以 YF2-1 及其母本旱稻品种 H65 为材料, 在苗期采用 PEG-6000 进行渗透胁迫处理, 研究它们的气体交换参数、叶绿素荧光参数及抗氧化酶活性对渗透胁迫的响应。结果表明, 在渗透胁迫处理下, YF2-1 更能维持较高的净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)。这可能与 YF2-1 具有更好的持水能力, 并能有效地通过热耗散(NPQ 高)消耗过剩光能, 通过高活性的抗氧化酶诱导来清除活性氧, 从而避免活性氧伤害相关。旱稻与稗草的远源杂交提高了旱稻对渗透胁迫的抗性。

关键词: 旱稻; 远缘杂交; 光合特征; 渗透胁迫

Response of Gas Exchange, Chlorophyll *a* Fluorescence and Anti-oxidation Enzymes Activities to Osmotic Stress in an Upland Rice Progeny YF2-1 Derived from *Oryza sativa* × *Echinochloa caudata*

DING Zai-Song¹, WANG Chun-Yan², GUAN Dong-Ming², ZHAO Feng-Wu³, and ZHAO Ming^{1,*}

¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Crop Physiology and Production, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China; ² Chemistry and Environment Engineering College, China University of Mining & Technology, Beijing 100083, China; ³ Dry Land Farming Institute, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Hengshui 053000, China

Abstract: Wild species generally have higher stress resistance than cultivated crops and are utilized as the sources of stress resistance genes in stress resistance improvement of crops. In rice, its wild relatives have been used to improve photosynthesis, yield and stress resistance. YF2-1 is obtained by distant cross between *Oryza sativa* and *Echinochloa caudate*. In order to assess its osmotic stress resistance on physiological level, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence and anti-oxidation enzyme activities under osmotic stress simulated by PEG-6000 were studied in seedlings of upland rice YF2-1 and H65. The results showed that YF2-1 maintained higher net photosynthetic rate and stomatal conductance under osmotic stress condition, indicating YF2-1 suffered less inhibition in photosynthesis. This may be related to its higher water retaining capacity and its effective functions for high excessive light energy dispersing (higher NPQ) and higher activities of anti-oxidation enzymes SOD, POD, and CAT, effectively clearing active oxygen species (AOS) produced by excessive light energy. The result shows that the distant crossing may increase the resistance to osmotic stress in rice.

Keywords: Upland rice; Distant crossing; Photosynthetic characteristics; Osmotic stress

逆境胁迫严重影响作物的生长及产量。面对当前急剧增加的粮食需求, 培育抗逆性强的品种成为育种的主要目标之一^[1-2]。在水稻上提高其抗旱性对于应对水资源匮乏显得尤为重要。利用野生资源的优良抗逆性来提高水稻的抗逆能力一直备受重视。在水稻上, 利用远源杂交的方法将抗逆性强的物种

的优异基因导入, 获得了一定进展^[3-9]。YF2-1 是旱稻品种 H65 和长芒稗通过远源杂交的方法, 获得的一个新种质^[9]; AFLP 试验证明了 YF2-1 存在稗草的 DNA 片段^[10]。我们对苗期 PEG-6000 渗透胁迫处理下的生长分析证明相对于其受体亲本 H65, 远源杂交后代 YF2-1 具有更强的耐渗透胁迫能力^[11]。

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118605)和国家科技支撑计划粮食丰产工程项目(2006BAD02A13)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 赵明, E-mail: zhaoming@caas.net.cn, Tel: 010-82108752

第一作者联系方式: E-mail: dingzs@caas.net.cn, Tel: 010-82108594

Received(收稿日期): 2010-10-09; Accepted(接受日期): 2011-03-08.

生长分析法作为一种常规的有效的鉴定抗逆性的方法, 因其工作量大, 应用上有一定的局限性。光合作用是对逆境胁迫响应最为敏感的生理过程之一^[12], 常常被用来快速鉴定植物的抗逆性^[13-16]。气体交换和叶绿素荧光是在生理水平上研究光合作用最常用的两种技术, 它们能反映光合作用的光反应和暗反应过程。而且依靠仪器进行这两种参数的原位无损测定, 可以在不破坏材料的情况下连续监测。这对量少的珍贵材料的抗逆性鉴定尤为重要。

本研究以旱稻和稗草远缘杂交后代 YF2-1 及其母本旱稻 65 (H65) 为材料, 通过 PEG-6000 进行渗透胁迫, 研究苗期光合作用的气体交换参数和叶绿素荧光参数的响应特点, 以及抗氧化酶的活性, 以期从生理水平上理解提高 YF2-1 渗透胁迫抗性的机制。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

YF2-1 是旱稻品种 H65 和长芒稗远源杂交后代的一个稳定品系^[9]。

1.2 材料种植及渗透胁迫处理

将种子经 0.1% 氯化汞灭菌 10 min, 用去离子水冲洗数次, 浸泡吸水 24 h, 然后放入培养皿, 在 28℃ 恒温培养箱中催芽 24 h, 之后排于垂直板上, 置 25℃ 光照培养箱培养(光强约 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。2 周后选取长势一致的幼苗在温室(昼夜平均温度分别约为 28℃ 和 20℃)用自制的水稻水培专用装置(容积为 20 L 的蓝色塑料方盒, 幼苗插入泡沫板上按照株行距打好的孔中, 孔内塞海绵固定幼苗, 泡沫板覆于塑料方盒上)进行培养。温室内晴天光强范围约为 500~1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。每盒种植 8 行, 每行 12 株, 培养溶液为水稻专用的完全营养液。至第 6 叶完全展开时, 加入浓度分别为 0、5%、10% 和 15% 的 PEG-6000 溶液进行处理。处理 7 d 后, 选 3 株以第 6 叶进行各项指标的测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 气体交换参数的测定 用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR 公司, 美国)测定气体交换参数。测定光强设定为 1 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 温度控制在 28℃, 采用约 400 $\mu\text{L L}^{-1}$ 大气 CO_2 浓度和约 70% 的相对湿度。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定 使用 FMS-2 叶绿素荧光仪(Hansatech 公司, 英国)测定叶绿素荧光动

力学参数。测定前首先将叶片暗适应 20 min, 照射检测光后测得初始荧光 F_0 , 然后照射饱和脉冲光, 测定 F_v/F_m ; 接着打开内源光化学活性光, 在一定时间间隔照射(10 次间隔 30 s 加 5 次间隔 60 s)饱和脉冲光测得光适应状态下的最大荧光 F_m' 。关闭作用光, 立即照射 5 s 远红光使 PSII 完全氧化而测得 F_s 是光适应状态下照射活化光时荧光值。按照公式计算各参数。 $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0)$; $NPQ = (F_m' - F_m) / F_m'$; $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ 。

1.3.3 抗氧化酶活性的测定 将气体交换和叶绿素荧光参数测定后的叶片, 液氮速冻-80℃ 保存, 用于抗氧化酶活性的测定。超氧化物歧化酶(SOD)活性参照 Giannopolitis 等^[17]方法测定, 过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性参照 Kraus 等^[18]方法测定, 用单位可溶性蛋白含量计算酶活性。采用 Bradford 法测定酶粗提液的可溶性蛋白含量。

2 结果与分析

2.1 渗透胁迫对叶片相对含水量的影响

随着渗透胁迫程度的增加, H65 与 YF2-1 叶片的相对含水量(RWC)均呈下降趋势(图 1), 但 YF2-1 的下降幅度明显低于其母本 H65。在高浓度 PEG-6000 (15%) 的渗透胁迫下, YF2-1 和 H65 叶片的 RWC 相对于正常条件下分别下降了 17.3% 和 32.7%, 下降幅度均达到极显著水平, 而且 2 个材料的差异也达到极显著水平。表明 YF2-1 在渗透胁迫下具有更强的持水能力。

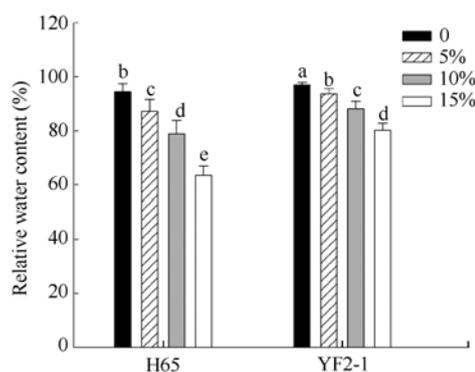


图 1 渗透胁迫下 YF2-1 及其母本 H65 叶片的相对含水量

Fig. 1 Relative water content (RWC) of rice leaves under osmotic stress

数据为 5 次重复的平均值与标准误, 不同的字母表示在 0.05 水平上差异显著。

The column means the average of the parameters in each line, and the error bars show the standard error of five replicates. Bars superscripted with different letters are significantly different at $P < 0.05$ as determined by LSD method.

2.2 渗透胁迫对光合作用气体交换参数的影响

植物光合作用对逆境胁迫非常敏感。随着 PEG-6000 渗透胁迫强度的增加, YF2-1 和 H65 光合作用的气体交换参数 P_n 、 G_s 和 T_r 均降低(图 2)。在 10% 和 15% 的 PEG-6000 胁迫下, 这 3 个参数的下降幅度均达到显著或极显著水平。而 YF2-1 的光合作用气体交换受到的影响程度明显小于 H65, 表明其具有较强的耐渗透胁迫能力。高渗透胁迫(15%)下, H65 和 YF2-1 的差异最大; H65 的 3 个气体交换参数 P_n 、 G_s 和 T_r 相对于正常条件的下降幅度分别为 85.7%、79.9% 和 71.8%, 而 YF2-1 的下降幅度分别为 53.5%、56.5% 和 48.0%。

G_s 下降会导致胞间 CO_2 浓度降低, 而胁迫条件下碳同化能力下降又会导致胞间 CO_2 的累积, 因此 C_i 在渗透胁迫下没有表现出明显的差异。在正常和低浓度 PEG-6000 (5% 和 10%) 处理下, YF2-1 和 H65 的 P_n/C_i 没有明显差异; 但是在强渗透胁迫下 YF2-1 的 P_n/C_i 比 H65 高 56.9%。这表明强渗透胁迫对 YF2-1 的碳同化酶系统影响较小。

2.3 渗透胁迫对叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数反映光合器官对光能的吸收、传递和转化能力, 对各种逆境的反应非常敏感^[12-13]。 F_v/F_m 值反映 PSII 原初最大光能利用效率。随着 PEG-6000 浓度增加, H65 和 YF2-1 的 F_v/F_m 值逐渐下降; H65 的下降速度更快; 在 15% PEG-6000 处理时, H65 相对于对照下降了 70.0%, 而在相同的处理时间里, YF2-1 相对其对照只下降了 18.8% (图 3-A)。 Φ_{PSII} 反映 PSII 的实际光化学量子效率, 其对渗透胁迫的响应特点与 F_v/F_m 一致(图 3-B)。

q_p 是光化学反应猝灭系数, 即由于光化学反应所引起的荧光猝灭, 可以反映光化学活性的高低。随着渗透胁迫程度的增加, H65 与 YF2-1 的 q_p 均呈下降趋势, 15% PEG-6000 处理时, H65 和 YF2-1 的 q_p 相对各自的对照分别下降了 63.6% 和 25.7% (图 3-C)。两者之间的差异也达到显著水平。

NPQ 是 PSII 天线色素吸收的不能用于光合电子传递而以热能的形式耗散掉的光能部分, 反映光系统对过剩光能的耗散能力。随着胁迫程度的增加, NPQ 均呈逐渐下降的趋势。H65 在胁迫条件下 NPQ 下降很快, 15% 的 PEG-6000 胁迫处理下, NPQ 下降了 92.4%; 而 YF2-1 在各种程度的渗透胁迫下, NPQ 下降速度相对较慢, 在 15% 的 PEG-6000 胁迫下, 其 NPQ 仅降低了 37.0% (图 3-D)。这些结果说明 YF2-1

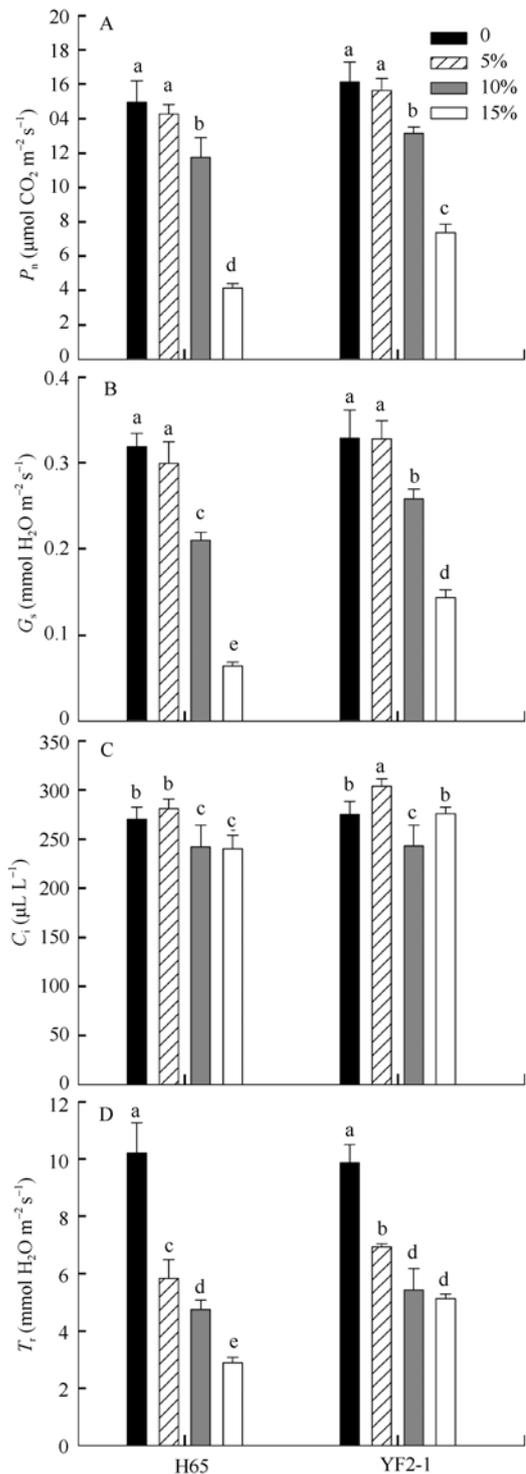


图 2 YF2-1 及其母本 H65 光合作用气体交换参数对渗透胁迫的响应

Fig. 2 Response of photosynthetic gas exchange parameters to osmotic stress

数据为 3 次重复的平均值与标准误, 不同的字母表示在 0.05 水平上差异显著。

The column means the average of the parameters in each line, and the error bars show the standard error of three replicates. Bars superscripted with different letters are significantly different at $P < 0.05$ as determined by LSD method.

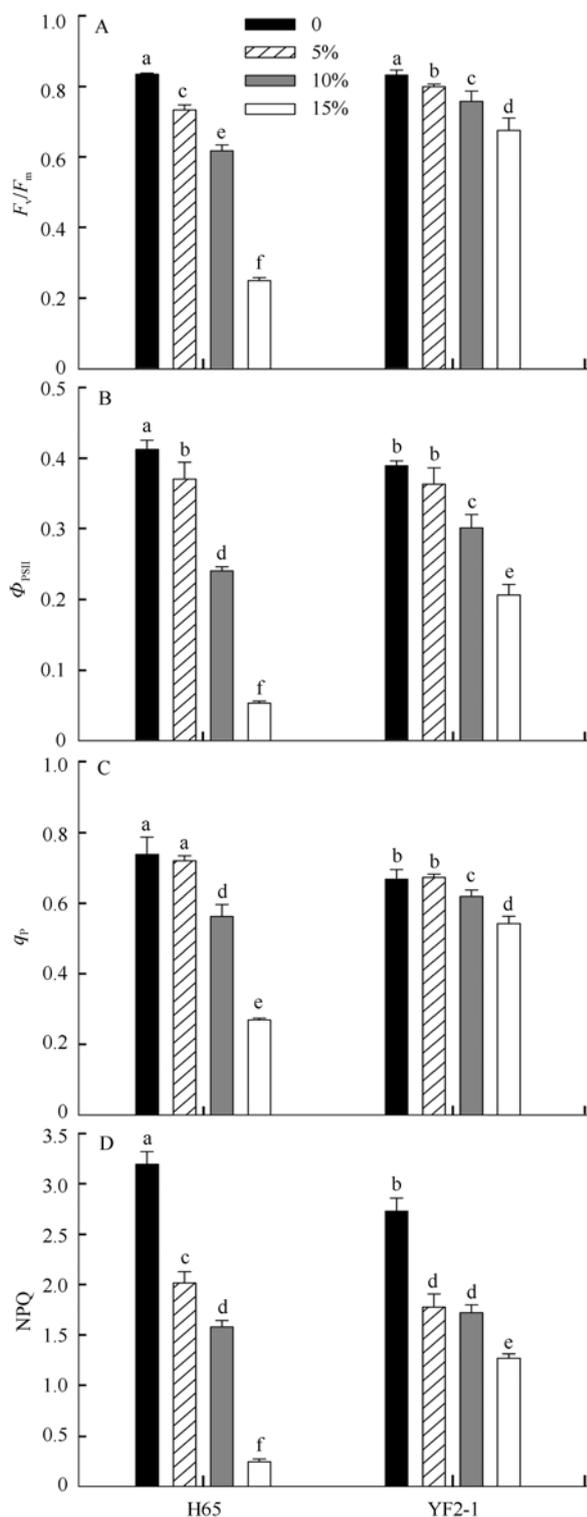


图 3 YF2-1 及其母本 H65 叶绿素荧光参数对渗透胁迫的响应
Fig. 3 Response of chlorophyll a fluorescence parameters to osmotic stress
 数据为 3 次重复的平均值与标准误, 不同的字母表示在 0.05 水平上差异显著。

The column means the average of the parameters in each line, and the error bars show the standard error of three replicates. Bars superscripted with different letters are significantly different at $P < 0.05$ as determined by LSD method.

具有较强的热耗散能力, 可减小渗透胁迫下过剩光能对其光系统的破坏。

2.4 渗透胁迫下早稻的抗氧化酶活性的变化特点

在各种逆境胁迫下, 植物细胞会积累大量活性氧(AOS), 它们主要通过破坏膜系统来造成植物的伤害^[19]。大量报道证明抗氧化酶系统能有效地清除

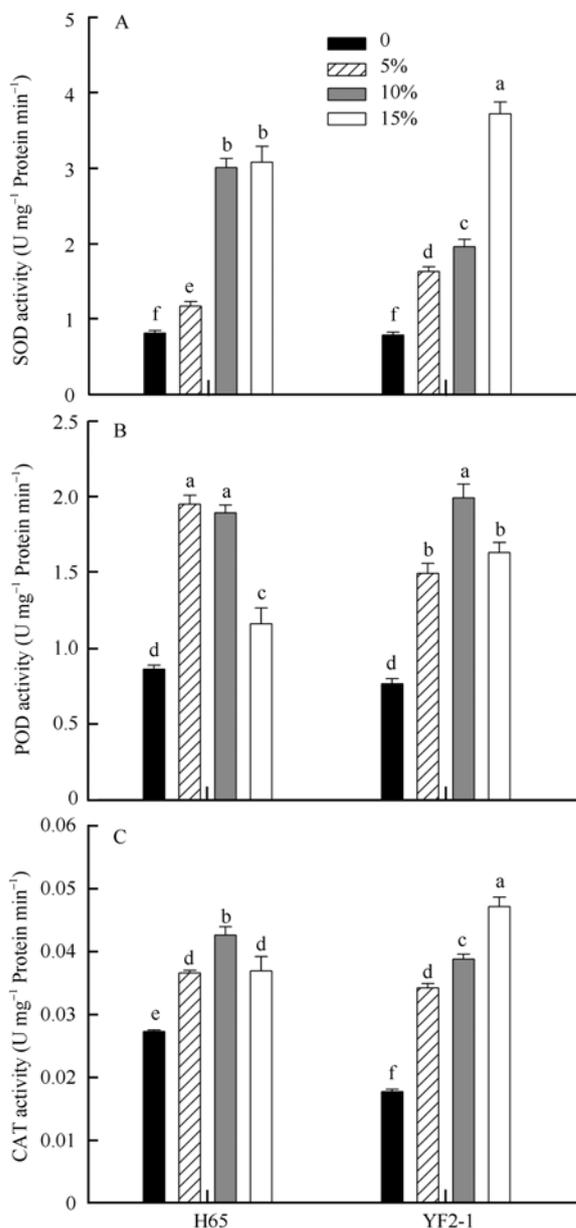


图 4 YF2-1 及其母本 H65 渗透胁迫下抗氧化酶 SOD、POD 及 CAT 活性

Fig. 4 Effects of osmotic stress on superoxide dismutase (SOD, A), peroxidase (POD, B), and catalase (CAT, C) activities
 数据为 3 次重复的平均值与标准误, 不同的字母表示在 0.05 水平上差异显著。

The column means the average of the parameters in each line, and the error bars show the standard error of three replicates. Bars superscripted with different letters are significantly different at $P < 0.05$ as determined by LSD method.

AOS^[20]。随着 PEG-6000 浓度的增加, SOD 和 CAT 都呈逐渐增加的趋势, 而 POD 呈先增加后下降的趋势。在高浓度(15%)处理下, YF2-1 的 SOD、POD 和 CAT 活性都显著高于 H65; 表明 YF2-1 抗氧化酶活性强, 具有更强的活性氧清除能力。

3 讨论

在渗透胁迫下, 植物会发生类似干旱胁迫的水分亏缺。水分亏缺会打破植物光合作用的光能捕获和光能利用的能量平衡, 进而影响光合活性^[21]。在水分亏缺下, 由于气孔关闭, 光合作用暗反应速度下降, 导致光反应产生的还原力 NADPH 的积累以及电子受体 NADP⁺的缺乏; 而光反应的电子传递过程受到的影响很小, 产生的电子不能顺利传递, 就会传递给 O₂, 形成超氧阴离子, 再通过多种途径形成各种类型的活性氧 AOS^[21]。活性氧进而直接引发或加剧膜质过氧化, 破坏膜的正常功能^[22]。水分进一步亏缺, 造成膜伤害特别是叶绿体膜的伤害, 导致光合速率降低; 而光合速率降低又将进一步加剧活性氧代谢的失调, 这样造成一种恶性循环^[23]。植物可以通过减少活性氧的产生和增加活性氧清除能力两种机制来减轻逆境胁迫的影响。

水分亏缺下, 叶片 RWC 的下降会诱导气孔的关闭, 导致气孔导度的降低并伴随光合速率的下降^[24-25]。本研究中, 有着类似的结果。随着渗透胁迫的增强, H65 和 YF2-1 的 RWC 逐渐下降; 在中、高程度的胁迫下, YF2-1 的 RWC 均显著高于 H65, 说明 YF2-1 具有更强的持水能力。随着 RWC 的下降, H65 和 YF2-1 的 G_s 相应下降, 同时伴随着 P_n 的降低。在中低浓度的处理下, H65 和 YF2-1 的 P_n 的降低伴随着 G_s 和 C_i 的降低, 说明此时的光合限制主要来源于气孔限制。在高浓度的处理下, 虽然气孔导度继续下降, 但是 C_i 不再下降, 甚至开始增加, 暗示非气孔因素也开始限制光合速率。Tezara 等^[26]也认为当植物遭受轻度或中度干旱时, 叶片的相对含水量(RWC)由 100%逐渐降低至 75%, 气孔关闭造成的胞间 CO₂ 浓度降低往往是叶片光合速率下降的主要原因; 如果相对含水量继续降低, 干旱引起的非气孔限制(代谢限制)则成为光合速率降低的首要原因。我们的试验中, 15%的 PEG-6000 处理下, RWC 降至 80%以下, 非气孔因素也开始影响净光合速率。

光合碳同化速率下降, 必然会影响水稻光能的吸收、传递和转化, 最主要的表现是光化学活性下

降^[21]。本研究中, 反映 PSII 光化学活性的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_p 在渗透胁迫下逐渐下降。与 H65 相比, YF2-1 的光化学活性下降程度小, 而且其 NPQ 高于 H65。说明 YF2-1 可以通过较高的光化学活性和较强的热耗散能力来利用所捕获的光能。这样, 过剩光能产生的活性氧的含量可能会相应降低。

在正常条件下, 植物细胞内的活性氧的产生和清除处于平衡状态^[21-22]。水分亏缺造成的光合速率下降, 会导致活性氧的积累^[27]。植物细胞也会通过诱导抗氧化酶的表达或积累抗氧化物质来清除这些活性氧^[28]。具有不同逆境抗性的植物其抗氧化酶活性也存在差异^[29]。在本研究中, YF2-1 在渗透胁迫下诱导产生的主要抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)活性高于 H65, 而且在高浓度的 PEG-6000 胁迫下, 差异更加明显。说明 YF2-1 在渗透胁迫下能诱导产生更多的抗氧化酶活性, 具有更强的活性氧清除能力。

总之, 在渗透胁迫下, 与稗草远源杂交获得的新旱稻材料 YF2-1 叶片持水能力高, 光合作用受到的抑制程度低, 能通过较高的光化学活性和热耗散能力减小活性氧的产生, 同时通过诱导更高的抗氧化酶活性来清除活性氧, 维持活性氧代谢平衡, 避免光合作用受到进一步的抑制。

4 结论

YF2-1 光合速率受到渗透胁迫的抑制作用明显低于其受体亲本 H65, 主要因为其具有更强的持水能力, 更强地依赖于较强的热耗散能力和抗氧化酶的活性氧清除能力。表明与稗草的远源杂交提高了旱稻对渗透胁迫的抗性, YF2-1 是一份渗透胁迫耐性强的优异属间杂交材料。

References

- [1] Luo L-J(罗利军), Zhang Q-F(张启发). The status and strategy on drought resistance of rice (*Oryza sativa* L.). *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(3): 209-214 (in Chinese with English abstract)
- [2] Teng S(滕胜), Qian Q(钱前), Zeng D-L(曾大力). Analysis of gene loci and epistasis for drought tolerance in seedling stage of rice (*Oryza sativa* L.). *Acta Genet Sin* (遗传学报), 2002, 29(3): 235-240 (in Chinese with English abstract)
- [3] Zhao M, Lafitte H R, Sacks E, Dimayuga G, Tina L, Acuna B. Perennial *O. sativa* × *O. rufipogon* interspecific hybrids: I. Photosynthetic characteristics and their inheritance. *Field Crops Res*, 2008, 106: 203-213
- [4] Zhong D-B(钟代彬), Luo L-J(罗利军), Ying C-S(应存山). Advances on transferring elite gene from wild rice species into cul-

- tivated Rice. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2000, 14(2): 103–106 (in Chinese with English abstract)
- [5] Chen F-Y(陈芳远), Peng Y-H(彭月华). Isoenzyme and phenotype analysis on the stable strains from the hybrid descendances of rice and *Caudate themeda*. *J Guangxi Agric & Biol Sci* (广西农学院学报), 1988, 7(4): 13–19 (in Chinese)
- [6] Duan X-L(段晓岚), Chen S-B(陈善葆). Genetic Study on the esterase isoenzyme in hybrid between rice and sorghum. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1985, 11(3): 173–180 (in Chinese with English abstract)
- [7] Huang Q-C(黄群策). Effect of *Oryza sativa* × *Pennisetum alopecuroides*. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 14(1): 48–50 (in Chinese with English abstract)
- [8] Farooq S. Problems and prospects of rice × kallar grass hybridization. *Pakistan J Sci Ind Res*, 1987, 30: 660–663
- [9] Li H-M(李慧敏), Zhao F-W(赵凤梧), Li A-G(李爱国), Bai L-R(白丽荣), Zhang J(张建), Zhao M(赵明), Wang Z-M(王志敏), Zhao X-Q(赵秀琴). Study on seed set and heteroses of distant cross of upland rice (*Oryza sativa*) × long-awn-barnyard grass (*Echinochloa caudata*). *Acta Agric Nucl Sin* (核农学报), 2003, 17(1): 11–15 (in Chinese with English abstract)
- [10] Zhao F-W(赵凤梧), Li H-M(李慧敏), Zhao M(赵明), Liu D-C(刘冬成), Wang Z-M(王志敏), Zhao X-Q(赵秀琴), Liu Y(刘勇). Studies on distant hybridization of upland rice (*O. sativa*) × barnyard grass (*E. caudata*). *Acta Agric Boreali-Sin* (华北农学报), 2003, 18(special issue): 76–80 (in Chinese with English abstract)
- [11] Wang C-Y(王春艳), Ding Z-S(丁在松), Zhao M(赵明), Guan D-M(关东明). Drought resistance of rice progenies from distant crossing between *Oryza sativa* × *Echinochloa caudata*. *Crops* (作物杂志), 2008, 122(1): 26–28 (in Chinese with English abstract)
- [12] Xu D-Q(许大全), Shen Y-G(沈允钢). Restriction factors of photosynthesis. In: Yu S-W(余叔文), Tang Z-C(汤章城), eds. *Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学), 2nd edn. Beijing: Science Press, 1998. p 269 (in Chinese)
- [13] Flowers M D, Fiscus E L, Burkey K O, Booker F L, Dubois J B. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and yield of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes differing in sensitivity to ozone. *Environ Exp Bot*, 2007, 61: 190–198
- [14] Naumann J C, Young D R, Anderson J E. Linking leaf chlorophyll fluorescence properties to physiological responses for detection of salt and drought stress in coastal plant species. *Physiol Plant*, 2007, 131: 422–433
- [15] Lootens P, Waes J V, Carlier L. Effect of a short photoinhibition stress on photosynthesis, chlorophyll *a* fluorescence, and pigment contents of different maize cultivars. Can a rapid and objective stress indicator be found? *Photosynthetica*, 2004, 42: 187–192
- [16] Sayed O H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica*, 2003, 41: 321–330
- [17] Giannoplitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiol*, 1977, 59: 309–314
- [18] Kraus T E, Fletcher R A. Paclobutrazol protects wheat seedlings from heat and paraquat injury. Is detoxification of active oxygen involve? *Plant Cell Physiol*, 1994, 35: 45–52
- [19] Yu Q, Rengel Z. Drought and salinity differentially influence activities of superoxide dismutases in narrow-leaved lupines. *Plant Sci*, 1999, 142: 1–11
- [20] Levine A. Oxidative stress as a regulator of environmental responses in plants. In: Lerner H R ed. *Plant Responses to Environmental Stresses from Phytohormones to Genome Reorganization*. Marcel Dekker Inc., NY, 1999. pp 247–264
- [21] Foyer C H, Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytol*, 2000, 146: 359–388
- [22] Porcel R, Barea J M, Ruiz-Lozano J M. Antioxidant activities in mycorrhizal soybean plants under drought stress and their possible relationship to the process of nodule senescence. *New Phytol*, 2003, 157: 135–143
- [23] Zhang X-Z(张宪政), Su Z-S(苏正淑). Introduction of researches into physiological damage to crops under water deficit. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 1996, 27(1): 85–96 (in Chinese with English abstract)
- [24] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 275–294
- [25] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci*, 2000, 5: 187–188
- [26] Tezara W, Mitchell V J, Driscoll S D, Lawlor D W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 1999, 1401: 914–917
- [27] Peltzer D, Dreyer E, Polle A. Temperature dependencies of anti-oxidative enzymes in two contrasting species. *Plant Physiol Biochem*, 2002, 40: 141–150
- [28] Reddy A R, Chaitanyaa K V, Vivekanandanb M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol*, 2004, 161: 1189–1202
- [29] Shao H B, Liang Z S, Shao M A, Wang B C. Changes of anti-oxidative enzymes and membrane peroxidation for soil water deficits among 10 wheat genotypes at seedling stage. *Colloids Surf. B: Biointerf*, 2005, 42: 19–25