

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201401042

刘汉玄, 吴沿友, 孙卫红, 等. 干旱对番茄幼苗光合和某些生理指标的影响 [J]. 广西植物, 2016, 36(3):303-307

LIU HX, WU YY, SUN WH, et al. Effects of drought on photosynthesis and the physiological indices in tomato [J]. *Guihaia*, 2016, 36(3):303-307

## 干旱对番茄幼苗光合和某些生理指标的影响

刘汉玄<sup>1</sup>, 吴沿友<sup>1,2,\*</sup>, 孙卫红<sup>3</sup>, 邢德科<sup>1</sup>, 赵 宽<sup>1</sup>, 李敬杰<sup>3</sup>

( 1. 现代农业装备与技术教育部重点实验室/江苏省重点实验室/江苏大学 农业工程研究院, 江苏 镇江 212013;

2. 中国科学院地球化学研究所 环境地球化学国家重点实验室, 贵阳 550002; 3. 江苏省重点实验室/

江苏大学 食品科学与工程学院, 江苏 镇江 212013 )

**摘 要:** 干旱缺水已成为植物光合作用和生长发育主要的限制因素, 在干旱胁迫下, 作物的生长发育受到影响, 依据作物的形态变化进行浇灌属于延后性灌溉, 未必能完全补偿对作物生长造成的影响。确定灌溉时间点, 既确保植物正常生长不受影响, 也可以提高水分利用效率, 减少水资源浪费, 从而达到节水灌溉的目的。该研究以温室土槽栽培番茄幼苗为材料, 设定土壤含水量为 30.00% (对照)、21.00%、18.00%、15.00%、12.00%、9.00%, 研究了干旱胁迫对番茄叶片光合特性、抗氧化酶 (超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶)、碳酸酐酶活性变化的影响, 并以此表征番茄幼苗需水信息。结果表明: 随着干旱胁迫程度的增加, 叶片水势逐渐降低。超氧化物歧化酶、过氧化物酶及过氧化氢酶等抗氧化酶在番茄幼苗耐水分胁迫中起到重要的作用; 超氧化物歧化酶、过氧化物酶在干旱胁迫条件下反应更迅速, 但过氧化氢酶相对于超氧化物歧化酶、过氧化物酶对干旱胁迫的耐受能力更强; 干旱胁迫条件下抗氧化酶活性的转折点在 15.00% 土壤含水量左右; 水分胁迫条件下碳酸酐酶参与了对光合作用的调节, 并在 15.00% 土壤含水量时活性升至最高, 使得番茄仍能维持较高的光合速率, 以维持正常的生理机能; 随着干旱胁迫程度的加剧 (12.00% 土壤含水量), 碳酸酐酶活性与净光合速率都迅速下降。综上分析, 当土壤含水量低于 15.00% 并高于 12.00% 时, 对作物进行灌溉最为合适。抗氧化酶及碳酸酐酶活性可为作物最佳灌溉时间点的预测提供科学依据。

**关键词:** 干旱胁迫, 抗氧化酶, 碳酸酐酶, 光合作用, 番茄

中图分类号: Q945.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)03-0303-05

## Effects of drought on photosynthesis and the physiological indices in tomato

LIU Han-Xuan<sup>1</sup>, WU Yan-You<sup>1,2,\*</sup>, SUN Wei-Hong<sup>3</sup>,

XING De-Ke<sup>1</sup>, ZHAO Kuan<sup>1</sup>, LI Jing-Jie<sup>3</sup>

( 1. Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education, Institute of Agricultural Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 2. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy

of Sciences, Guiyang 550002, China; 3. College of Food Science and Engineering, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China )

**Abstract:** Under drought stress, the crop growth and development are affected significantly. The irrigation based on the changes of morphology, which has lag, may not be able to completely offset the inhibitory effect of plant growth caused by drought stress. Determining the irrigation time can ensure normal growth of plants, improve water use efficiency, reduce the

收稿日期: 2014-10-21 修回日期: 2015-02-18

基金项目: 国家自然科学基金(31070365); 国家博士后基金(2011M500867); 国家重点实验室开放基金(2011KF11) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31070365); the National Science Foundation for Postdoctors of China(2011M500867); the National Open Fund for Key Laboratory(2011KF11)].

作者简介: 刘汉玄(1989-), 男, 安徽阜阳人, 硕士, 研究方向为植物营养代谢与呼吸, (E-mail) lhx13625501273@163.com。

\* 通讯作者: 吴沿友, 研究员, 博士生导师, 从事植物学研究, (E-mail) wuyanyou@mail.gyig.ac.cn。

waste of water resources, and achieve the goal of water-saving irrigation, eventually. Tomato seedlings cultivated in soil bin of greenhouse were selected as experimental material. The soil water content was set at 30.00% (the control), 21.00%, 18.00%, 15.00%, 12.00% and 9.00%, respectively. Photosynthetic parameters, such as net photosynthetic rate, transpiration, stomatal conductance, and intercellular CO<sub>2</sub> concentration, were measured using a portable LI-6400XT photosynthesis system. The water potential, the activities of antioxidant enzymes (superoxide dismutase, peroxidase, catalase) and carbonic anhydrase, and the content of malondialdehyde in tomato leaves were determined, simultaneously. The influences of drought stress on the activities of antioxidant enzymes, carbonic anhydrase, and photosynthetic characteristics in tomato leaves were studied. These indexes were used to characterize the water requirement information of tomato seedling. The results showed that leaf water potential decreased gradually with the increase of drought stress. The decrease in water potential of tomato leaves was insignificant when the soil water content was more than 15.00%. However, compared with the control, the decrease was significant when the soil water content was less than 12.00%. The drought stress inhibited the photosynthesis. But the net photosynthetic rate had a rebound when the soil water content was 15.00%. Antioxidant enzymes such as superoxide dismutase, peroxidase and catalase played important roles in drought-resistant process of tomato seedlings. Superoxide dismutase and peroxidase had more swift response than catalase under drought stress. Compared with superoxide dismutase and peroxidase, catalase had stronger tolerance to drought stress. The turning point of soil water content responded to drought stress conditions, which affected the activity of antioxidant enzyme, was at about 15.00%. The content of malondialdehyde in tomato leaves increased with the increase of drought stress. The activity of carbonic anhydrase was the highest when soil water content was 15.00%. At this time, carbonic anhydrase can provide enough water and carbon dioxide for photosynthetic organs through the conversion of bicarbonate, which ensured plants could maintain high photosynthetic rate and normal physiological function. Both carbonic anhydrase and photosynthetic rate decreased sharply with the persistent increase of drought stress (less than 12.00% soil water content). At this time, carbonic anhydrase in tomato leaves was not competent in regulating water status, and the photosynthesis declined rapidly. Therefore, we suggested that carbonic anhydrase in tomato leaves participated in the regulation of the photosynthesis under the drought stress. Concluded from above, it was better to irrigate the crop when the soil water content was lower than 15.00% and higher than 12.00%. The activities of superoxide dismutase, peroxidase, catalase and carbonic anhydrase in leaves would provide a general consideration for predicting the best irrigation time for crops.

**Key words:** drought stress, antioxidant enzymes, carbonic anhydrase, photosynthesis, tomato

高等植物的生长常常受到一些生物因素(昆虫、细菌、真菌、病毒等)或非生物因素(光照、温度、湿度、营养元素、土壤结构等)的影响(Lawlor, 2002)。干旱缺水作为重要的非生物因素是一个长期存在的世界性难题,是农业发展的主要障碍之一。干旱胁迫是限制植物光合作用和生长发育的最重要因素(Boyer, 1982; Tezara et al, 1999)。干旱胁迫可以导致叶片蒸腾量过大、细胞失水、膜脂过氧化、叶绿素结构破坏,严重时会导致作物死亡(Attipalli et al, 2004)。土壤及大气干旱造成叶片失水,气孔关闭,以保持叶片内相对较高的水势,但同时又严重阻碍了CO<sub>2</sub>进入叶肉细胞,降低了植物的光合作用,影响了作物产量(Attipalli et al, 2004)。

番茄(*Solanum lycopersicum*)是我国的主要蔬菜作物,属于逆境敏感植物,经常会受到干旱胁迫等逆境伤害。在反季节生产时,设施内低温、弱光逆境常常成为限制设施番茄生产力发挥的主要因素,从而

影响番茄产量及商品性(赵营等, 2011)。在干旱胁迫下,作物的外观形态常常表现为叶片卷曲甚至枯黄,体内代谢发生变化,生长状况必然会受到影响。此时进行浇灌属于延后性灌溉,未必能够完全补偿对作物生长造成的影响。因此,精确定位灌溉时间点不仅能够确保植物正常生长不受影响,还可以提高水分利用效率,减少水资源浪费,达到节水灌溉的目的。本研究以番茄为材料,通过测定不同干旱胁迫程度下番茄抗氧化酶、碳酸酐酶活性及其光合特性的变化,研究随着干旱胁迫的增加,番茄自身的抗旱能力与机制,精确定位番茄的最佳灌水时间点,为番茄节水灌溉技术的应用提供理论依据。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 材料

试验所用番茄材料栽培于江苏省镇江市江苏大

学温室大棚 (32°12' N, 119°27' E), 选取健康状况良好、长势基本一致且苗龄为 4~6 周的幼苗。采摘番茄叶片样本立刻放入液氮罐冷冻保存待测。

## 1.2 方法

**1.2.1 试验设置** 供试番茄品种为合作 906, 土壤为黏质土。从播种之日起正常管理, 保证土壤水分充足。从播种之日起第 4 周 (苗高约 30 cm) 停止灌溉, 持续干旱处理, 采用称重法控制土壤含水量达到 30.00% (对照)、21.00%、18.00%、15.00%、12.00%、9.00% 的处理要求, 土壤含水量降低到 9% 时植株表现出缺水枯萎现象。干旱处理期间每天上午 9:00–10:00 测定植株光合强度、土壤叶片水势等指标, 利用液氮罐取植物叶片测定碳酸酐酶 (CA)、超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT) 和丙二醛 (MDA) 含量等指标。

**1.2.2 测定指标** (1) 抗氧化酶活性和丙二醛含量: SOD 活性测定参照李合生 (2000) 的方法, 以抑制氯化硝基氮蓝四唑 (NBT) 光化还原 50% 为 1 个酶活性单位 (U)。POD 活性测定参照李合生 (2000) 的方法, 采用愈创木酚比色法, 以每 1 min 内  $A_{470}$  变化 0.01 为 1 个过氧化物酶活性单位 (U)。CAT 活性测定参照张以顺等 (2009) 的方法, 采用紫外分光光度法, 以每 1 min 内  $A_{240}$  变化 0.01 为 1 个过氧化氢酶活性单位 (U)。丙二醛含量的测定参照李合生 (2000) 的方法。(2) 碳酸酐酶活性: 碳酸酐酶 (CA) 活性测定采用电化学法 (施倩倩等, 2010)。采用自制的 pH 梯微电极测定碳酸酐酶活力。根据该时间电位曲线得到酶存在和失活条件下单位 pH 值下降的时间  $t_1$  和  $t_0$ , 酶的活力用 WA-unit 表示 ( $WA = t_0/t_1 - 1$ )。(3) 光合作用、土壤含水量和叶片水势: 光合作用指标测定采用 LI-6400 便携式光合测定仪, 活体测定了净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ ) 和胞间二氧化碳浓度 ( $C_i$ )。为剔出个体之间的差异, 在具体测定时采用长势相同的不同植株重复之间的交替测定法, 并且每天尽量在同一时段测定, 以保证观测数据的可比性。观测时间为每天的 9:00–11:00。土壤含水量采用烘干法测定。叶片水势为活体测定, 采用 PSYPRO Water Potential System 测定, 水势与光合作用同时测定, 植株的选择与光合测定相同, 每天的测定同样控制在同一时间段。

**1.2.3 数据处理** 用 Excel 和 SPSS 等软件统计并整理和作图, 对不同干旱水平下各指标值之间分别进

行差异显著性分析, 采用 SPSS 软件进行 5% 显著水平上的单因素方差分析, 对平均值进行 LSD 多重比较。测定结果采用 SPSS 软件进行统计分析, 用 LSD 多重分析法检验结果的差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同干旱胁迫程度下丙二醛含量和抗氧化酶活性的变化

从表 1 可以看出, 随着干旱程度的增加, MDA 含量逐渐升高。SOD, POD 和 CAT 活性均呈现先升高后降低的变化趋势, SOD 和 POD 活性在土壤含水量为 15.00% 时达最高值, CAT 活性相对于 SOD 和 POD 活性明显偏小, 在 12.00% 时达最大值。MDA 含量在土壤含水量为 18.00% 时增加了 1.25 倍, 到 9.00% 时仅增加了 45.00%。

表 1 土壤水势对丙二醛含量和抗氧化酶活性的影响  
Table 1 Effects of soil moisture on MDA content and antioxidant enzymes activity

土壤含水量 Soil moisture (%)	MDA ( $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FW}$ )	SOD ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	POD ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	CAT ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )
30.00	4.523± 0.032f	97.411± 0.359f	90.000± 0.001d	75.360± 1.890c
21.00	7.951± 0.110e	139.460± 1.925e	240.000± 30.000c	81.040± 4.047c
18.00	9.260± 0.011d	213.310± 0.382c	180.000± 51.960cd	99.388± 2.207b
15.00	10.467± 0.003c	285.72± 0.157a	690.000± 30.000ab	76.453± 2.900c
12.00	12.278± 0.128b	270.400± 0.226b	600.000± 79.370b	126.140± 0.001a
9.00	14.556± 0.0239a	191.910± 0.179d	240.000± 60.000c	101.570± 0.001b

注: 平均值±标准误差后面字母表示在同一显著水平  $P < 0.05$  下通过单因素方差分析与  $t$  检验对同一列进行差异显著性分析。下同。

Note: Mean ±SE followed by different letters in the same column are significantly different at  $P < 0.05$ , according to one-way ANOVA and  $t$  test. The same below.

### 2.2 不同干旱胁迫程度下番茄叶片光合参数的变化

净光合速率  $P_n$  是光合作用积累量减去呼吸作用消耗量, 反映了植物对有机物的积累, 能反映植物的生长情况。由表 2 可知, 随着干旱程度增加,  $P_n$ 、 $G_s$  和  $C_i$  有所下降, 但在土壤含水量为 18.00% 及 15.00% 处有所回升, 当土壤含水量低于 15.00% 时,  $P_n$  和  $C_i$  迅速下降。蒸腾速率的变化趋势相同, 但在相同干旱水平间蒸腾速率的变化幅度远大于净光合速率。

### 2.3 不同干旱胁迫程度下叶片水势和碳酸酐酶活性的变化

随着土壤含水量的降低, 叶片水势逐渐降低 (图

表2 土壤含水量对光合作用的影响

Table 2 Impact of soil moisture on photosynthesis

土壤含水量 Soil moisture (%)	$P_n$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$G_s$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$T_r$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$C_i$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )
30.00	20.53± 0.74a	0.45± 0.03a	294.79± 8.63ab	6.47± 0.45b
21.00	16.49± 0.48b	0.34± 0.04b	278.14± 8.63b	4.32± 0.47c
18.00	17.76± 0.78b	0.40± 0.02ab	296.33± 8.98a	5.68± 0.45b
15.00	18.91± 0.73b	0.37± 0.05ab	297.15± 8.79a	8.63± 0.46a
12.00	14.64± 0.67c	0.39± 0.05ab	273.50± 8.14b	3.21± 0.43d
9.00	12.89± 0.54c	0.31± 0.02b	273.36± 8.63b	2.88± 0.45d

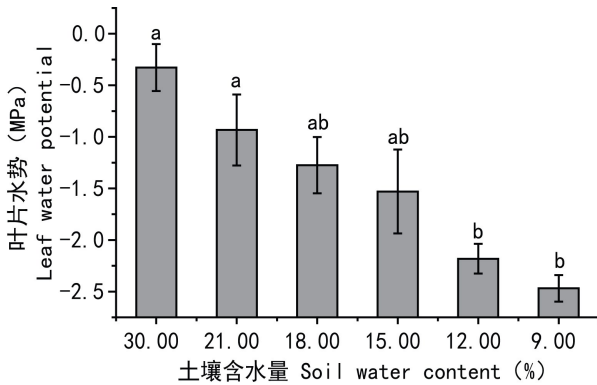


图1 叶片水势随土壤含水量的变化

Fig. 1 Change of leaf water potential with soil moisture

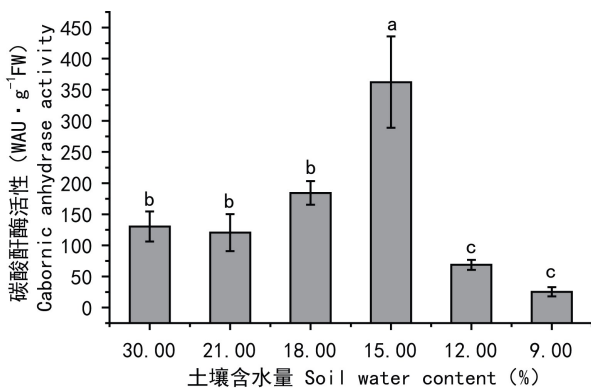


图2 碳酸酐酶活性随土壤含水量的变化

Fig. 2 Change of carbonic anhydrase activity with soil water content

1), 其中对照的叶水势较高, 为 $-0.3 \text{ MPa}$ 。从图2可以看出, 碳酸酐酶活性在一定范围内随着土壤含水量的降低而升高, 在 $15.00\%$ 时达最大值。随着干旱胁迫程度的增加, 碳酸酐酶活性迅速降低。

### 3 讨论

#### 3.1 土壤含水量与抗氧化能力

轻度的水分胁迫就会明显地抑制作物生长, 因此当水分不足时, 第一个可测到的生理效应是生长缓慢(鲁松, 2012)。植物在长期进化过程中形成了受遗传性制约的逆境适应机制, 活性氧代谢在其中占据重要地位, 是植物对逆境胁迫的原初反应(刘建新等, 2012)。植物器官衰老或在逆境条件下, 往往发生膜脂过氧化作用, 丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的最终分解产物之一, 其含量可以反映植物遭受伤害的程度(马书燕等, 2012)。植物细胞中产生的自由基对植物本身有伤害作用, 它的清除主要通过有关酶和一些能与自由基反应产生稳定产物的有机分子来担负, 如超氧化物歧化酶(SOD)是其中很重要的氧自由基清除剂, 它在植物细胞中存在活性也已得到证实, 并与膜脂过氧化物丙二醛的含量相关(王宝山, 1989)。综合干旱胁迫下的番茄幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)及丙二醛含量变化分析: 随着干旱胁迫程度的增加, 丙二醛含量升高, 说明在干旱胁迫下, 植物体内保护酶系统的活力和平衡受到破坏, 使活性氧累积, 启动并加剧膜脂过氧化而造成整体膜的损伤。一定程度的干旱胁迫(土壤含水量 $=21\%$ )激发了抗氧化酶活性的表达, 但超过一定的耐受范围(SOD、POD, 土壤含水量 $=15.00\%$ ; CAT, 土壤含水量 $=12.00\%$ )后, 干旱胁迫破坏了抗氧化酶体系, 降低了酶活性。相同含水量变化量下, 土壤含水量为 $30.00\% \sim 21.00\%$ 时MDA增量, 明显小于土壤含水量 $21.00\% \sim 12.00\%$ 时的MDA增量, 说明SOD、POD、CAT活性的增加减缓了膜脂过氧化。有关保护酶系统与植物耐旱关系的研究已有许多报道, 结果都不尽相同。这可能与不同植物的抗旱能力不同, 体内的保护酶系统的活力及钙离子等营养元素的含量、分布和抗氧化物质含量等因子的不同都有关系(万美亮等, 1999)。本研究中, 保护酶系统活力在土壤含水量为 $15.00\%$ 时出现明显的转折点, 在抗氧化酶活力升至最高后( $15.00\%$ 土壤含水量)及失活前( $12.00\%$ 土壤含水量), 需及时补充水分, 以免植物遭受更大干旱胁迫丧失抗氧化酶系统的保护而彻底死亡。

### 3.2 土壤含水量与碳酸酐酶及光合作用

碳酸酐酶(CA)催化  $\text{CO}_2$  的可逆水合反应:  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \leftrightarrow \text{H}_2\text{CO}_3 \leftrightarrow \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$ , 它能够促进  $\text{HCO}_3^-$  快速地转化成  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$ , 可以弥补水分逆境后植物缺水 and  $\text{CO}_2$  的缺失(吴沿友等, 2011; Xing & Wu, 2012)。碳酸酐酶是参与  $\text{CO}_2$  传导而进入羧化位点的重要光合酶, 其活性高低对光合作用有较大影响(Moroney et al, 2011)。光照强度增加可导致玉米 CA 活性显著提高, 且 CA 活性和 Rubisco 羧化速率同步提高(戴芳芳等, 2011)。另外, CA 作为一种诱导酶, 其活性变化也与众多外界因素有关(王铭等, 2010; 李强等, 2011)。有报告认为在干旱或高温条件下光合速率的变化与 CA 活性的变化保持一致(Downton et al, 1972)。随着干旱胁迫的增加, 番茄叶片碳酸酐酶被激活并在土壤含水量为 15.00% 时, 达到最大值。土壤含水量为 21.00% 时, 气孔导度有所下降, 当土壤含水量降为 18.00% 时, 碳酸酐酶快速地将细胞中的  $\text{HCO}_3^-$  转化成  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$ , 为植物生长提供  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$ , 使得番茄叶片气孔能保持一定的开度, 有利于蒸腾作用, 并使得环境中的  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$  正常进入细胞, 保持充足水分和碳源, 维持番茄正常进行光合作用。即使土壤相对含水量降为 15.00%, 番茄仍然能够维持较高气孔导度, 保证光合作用正常进行, 不受影响。当土壤相对含水量减小至 9.00% 时, 碳酸酐酶活性降低, 不能很好地为番茄叶片提供  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$ , 番茄气孔导度下降, 蒸腾减少, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度下降, 光合作用明显受到抑制。有研究表明, 净光合速率受气孔因素影响的程度远远小于蒸腾速率(黄占斌等, 1998; Plaut, 1995), 过度的干旱胁迫(9.00% 土壤含水量)导致膜质过氧化, 细胞结构遭到破坏, 碳酸酐酶失活, 光合作用明显降低, 此时灌溉已属于延后灌溉, 并不能完全补偿对作物造成的影响。土壤含水量为 15.00% 时, CA 活性达到最高值; 土壤含水量为 12.00% 时, CA 活性迅速下降并即将失活; 在土壤含水量低于 15.00% 高于 12.00% 时, 进行灌溉不仅能够确保植物正常生长不受影响, 还可以提高水分利用效率, 减少水资源浪费, 达到节水灌溉的目的。

## 4 结论

SOD、POD 及 CAT 是番茄幼苗抗干旱的重要氧化酶, 在番茄幼苗受到干旱胁迫时, SOD、POD 的反

应更迅速, 这两种酶的活性在 21.00% 土壤含水量和 18.00% 土壤含水量时的上升幅度明显低于 15.00% 土壤含水量。番茄幼苗的 CAT 对干旱胁迫的响应时间相对迟缓, 并且相对于 SOD、POD 对干旱胁迫的耐受能力更强, 由三种酶活性的变化可以看出, 抗氧化酶活性的转折点在 15.00% 土壤含水量左右, 并在 12.00% 土壤含水量时处于失活边缘。逆境条件下碳酸酐酶参与了对光合速率的调节, 并在 15.00% 土壤含水量时升至最高, 使得番茄仍能维持较高的光合速率, 随着干旱胁迫的加重(12.00% 土壤含水量), CA 与光合速率都迅速下降, 土壤含水量低于 12.00% 后植物各项生理指标明显下降。综上分析可知, 当土壤含水量低于 15.00% 而高于 12.00% 时, 对作物进行节水灌溉最为合适, 此时抗氧化酶和碳酸酐酶活性虽有所下降但仍然能够恢复, 并维持作物正常生长。抗氧化酶及碳酸酐酶活性的表达, 可为作物最佳灌溉时间点的预测提供科学依据。

### 参考文献:

- ATTIPALLI RR, KOLLURU VC, MUNUSAMY V, 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plant [J]. *Plant Physiol*, 161:1 189-1 202
- BOYER JS, 1982. Plant productivity and environment [J]. *Science*, 218:443-448
- DAI FF, ZHOU CX, YAN XJ, 2011. Effect of pH and light on population growth and activity of extracellular carbonic anhydrase in two species of dinoflagellates [J]. *Mar Environ Sci*, 30(5):694-698. [戴芳芳, 周成旭, 严小军, 2011. pH 及光照对两种赤潮甲藻种群生长和胞外碳酸酐酶活性的影响 [J]. *海洋环境科学*, 30(5):694-698.]
- DOWNTON J, SLATYER RO, 1972. Temperature dependence of photosynthesis in cotton [J]. *Plant Physiol*, 50:518-522
- HUANG ZB, SHAN L, 1998. Research progression on water use efficiency and its physio-ecological mechanism [J]. *Eco-Agric Res*, 6(4):19-23. [黄占斌, 山仑, 1998. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展 [J]. *生态农业研究*, 6(4):19-23.]
- LAWLOR DW, 2002. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: stomata vs metabolism and the role of ATP [J]. *Ann Bot*, 89:1-15
- LI HS, 2000. Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press. [李合生, 2000. 植物生理生化实验原理和技术 [M]. 北京: 高等教育出版社.]
- LI Q, HE YY, CAO JH, et al, 2011. The plant carbonic anhydrase at karst area and its ecological effects [J]. *Ecol & Environ Sci*, 20(12):1 867-1 871. [李强, 何媛媛, 曹建华, 等, 2011. 植物碳酸酐酶对岩溶作用的影响及其生态效应 [J]. *生态环境学报*, 20(12):1 867-1 871.]
- LIU JX, WANG JC, WANG RJ, et al, 2012. Responses of active oxygen metabolism and osmotic accumulation of *Avena nuda* L. (下转第 378 页 Continue on page 378)