

吉仁慈, 朱义勇, 柴 源, 等. 模拟  $\text{SO}_2$  湿沉降对桑树叶片光合日变化和生长的影响[J]. 江苏农业学报, 2016, 32(6): 1396-1403.  
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2016.06.031

## 模拟 $\text{SO}_2$ 湿沉降对桑树叶片光合日变化和生长的影响

吉仁慈, 朱义勇, 柴 源, 侯薪鑫, 高 帅, 张秀丽, 孙广玉

(东北林业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

**摘要:** 为研究桑树生长及叶片光合气体交换参数日变化对  $\text{SO}_2$  湿沉降的响应情况, 以一年生桑树 (*Morus alba* L.) 作为试验材料, 利用亚硫酸钠和亚硫酸氢钠混合液模拟不同浓度的  $\text{SO}_2$  湿沉降。结果表明: 与未进行  $\text{SO}_2$  湿沉降处理 (CK) 相比, 浓度为 50 mmol/L 和 100 mmol/L  $\text{SO}_2$  处理, 净光合速率全天均明显低于 CK, 尤其是“光合午休”期间, 气孔导度值下降, 气孔限制值升高, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度升高, 说明导致高浓度  $\text{SO}_2$  对桑树“光合午休”期间光合抑制的原因在于气孔和非气孔因素共同限制。而 20 mmol/L  $\text{SO}_2$  处理, 相应参数日变化趋势与 CK 相同, 其中气孔导度值高于 CK, 胞间  $\text{CO}_2$  浓度较 CK 低, 说明 20 mmol/L  $\text{SO}_2$  可促进“光合午休”期间桑树叶片的气孔开度和  $\text{CO}_2$  同化, 有效缓解“光合午休”的光抑制。相关性分析结果表明, 桑树叶片  $\text{CO}_2$  同化受到抑制的主要原因在于水分的匮乏, 而 20 mmol/L  $\text{SO}_2$  湿沉降处理, 蒸腾速率和水分利用效率均高于 CK, 叶面饱和水汽压亏显著低于 CK, 说明 20 mmol/L  $\text{SO}_2$  湿沉降可促进桑树光合作用中水分的供应, 有利于桑树的生长, 最终体现在桑树株高显著高于 CK。

**关键词:** 桑树;  $\text{SO}_2$  湿沉降; 光合午休; 光呼吸

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2016)06-1396-08

## Diurnal changes of leaf photosynthesis and growth of mulberry in response to simulated $\text{SO}_2$ wet deposition

Ji Ren-ci, Zhu Yi-yong, Chai Yuan, Hou Xin-xin, Gao Shuai, Zhang Xiu-li, Sun Guang-yu  
(College of Life Science, Northeast Forest University, Harbin 150040, China)

**Abstract:** To study the effects of  $\text{SO}_2$  on diurnal variation of mulberry leaf photosynthetic gas exchange parameters and growth, the mixed solution of  $\text{Na}_2\text{SO}_3$  and  $\text{NaHSO}_3$  (molar concentration 3:1) simulated as  $\text{SO}_2$  wet deposition was applied to one-year-old mulberry seedlings. Results showed that net photosynthesis rate ( $P_n$ ) all through the day decreased, especially during noon-break in the treatments of 50 mmol/L and 100 mmol/L  $\text{SO}_2$ , in which stomatal conductance ( $G_s$ ) decreased, stomatal limitation value ( $L_s$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) increased, suggesting that the photoinhibition in high-concentration  $\text{SO}_2$  treatments came from stomatal and non-stomatal limitations. Mid-day depression of photo-

synthesis of mulberry was alleviated in 20 mmol/L  $\text{SO}_2$  treatment, in which  $G_s$  was increased,  $L_s$  and  $C_i$  decreased, leading to the wider stomatal opening and  $\text{CO}_2$  assimilation. The correlation analysis indicated that  $\text{CO}_2$  assimilation inhibition most resulted from water shortage. In the treatment of 20 mmol/L  $\text{SO}_2$ , higher transpiration rate ( $T_r$ ) and water use efficiency ( $WUE$ ) and lower leaf saturation water vapor pressure deficit ( $V_{pd}$ ) improved leaf photosynthesis, resulting in better mulberry growth reflected by higher plant height than CK.

**Key words:** mulberry;  $\text{SO}_2$  wet deposition; photosyn-

收稿日期: 2016-03-03

基金项目: 黑龙江省大学生创新训练计划项目(201510225109); 黑龙江省教育厅科学技术研究项目(12543013); 黑龙江省青年科学基金项目(QC2016018)。

作者简介: 吉仁慈(1994-), 女, 吉林松原人, 本科, 主要从事植物生理的分子生物学研究。(Tel)15765584028; (E-mail)1270810559@qq.com

通讯作者: 张秀丽, (Tel)18645119536; (E-mail) xlz619@yeah.net

thetic noon-break; photorespiration

近年来,随着中国工业的快速发展,对石油和煤炭等富硫能源消耗量日益增多,大量排放的 SO<sub>2</sub>,已成为大气污染的主要物质之一<sup>[1-2]</sup>。据统计,2014 年中国 SO<sub>2</sub> 的总排放量约  $1.974 \times 10^4$  t<sup>[3]</sup>。长期的 SO<sub>2</sub> 污染和湿沉降使得农田和森林系统退化日益严重<sup>[4]</sup>。研究发现,排放到空气中的 SO<sub>2</sub> 可通过气孔进入植物体内,对植物的代谢产生直接影响,而与大气中水分结合后以酸雨的形式降落到地面,导致土壤的 pH 值降低,对植物产生间接作用<sup>[5]</sup>。SO<sub>2</sub> 能够引起植物的光合色素含量降低<sup>[6]</sup>,诱导活性氧大量产生<sup>[7]</sup>,尤其是 SO<sub>2</sub> 溶于水产生的亚硫酸对植物的叶面和内部结构有破坏作用<sup>[8]</sup>,SO<sub>2</sub> 还能够诱导植物的保卫细胞凋亡及其信号调节<sup>[9-10]</sup>。同时,硫元素是植物生长发育所必需的大量元素,硫进入植物体内,首先被同化为在蛋白质和酶的结构和功能方面起着极其重要作用的半胱氨酸、胱氨酸和甲硫氨酸等氨基酸,而且植物抵抗氧化胁迫和重金属胁迫等方面具有关键功能的谷胱甘肽的前体是半胱氨酸<sup>[11]</sup>,因此,SO<sub>2</sub> 对植物生命活动而言,既是有毒物质又是营养物质。其含量在不同植物体内介于 1% ~ 6%,即不同植物对 SO<sub>2</sub> 的响应不同,加杨 (*Populus X canadensis* Moench)、旱柳 (*Salix matsudana* Koidz) 和花曲柳 (*Fraxinus rhynchophylla* Hance) 对 SO<sub>2</sub> 的响应能力强,榆树 (*Ulmus pumila* L.)、京桃 (*Prunus davidiana*) 和桑树 (*Morus alba* L.) 等对 SO<sub>2</sub> 的响应能力中等,而美青杨 (*Populus nigra* var. *italica* × *Populus cathayana*) 和丁香 (*Syringa oblata*) 等对 SO<sub>2</sub> 的响应能力弱<sup>[12]</sup>。深入探索比较植物对大气 SO<sub>2</sub> 的吸收和抗性,可为城市绿化及植树造林工程树种的选择提供参考依据。鲁敏等<sup>[13]</sup> 在研究绿化树种对大气 SO<sub>2</sub> 和铅复合污染的反应中发现,桑树在此环境中可正常生长且不受伤害。

桑树 (*Morus alba* L.) 是多年生树木,枝叶营养丰富<sup>[14]</sup>,蛋白质及矿物质含量较高<sup>[15]</sup>,以往主要作为蚕饲料,目前将桑树作为畜牧业饲料的相关研究已引起人们广泛的重视<sup>[16-17]</sup>。此外,桑树含有多种活性物质<sup>[18]</sup>,在古时,其根、皮可入药,而今,其叶既可代茶,还可与其果共同开发成功能性食品<sup>[19]</sup>,在东南亚地区非常受欢迎。随着“南桑北移,东桑西移”工程的实施,桑树在中国各地被广泛栽植,桑树根系发达,具有

较强的抗逆性和广泛的适应性,在盐碱地、荒山、沙漠及荒漠等地区均可种植,既能快速提高绿地面积,又可减少水土流失,桑叶滞尘能力强,还可以吸收大量的 SO<sub>2</sub> 或氮氧化物<sup>[15]</sup>。目前,桑树生长普遍受到工业化和城市化带来的 SO<sub>2</sub> 污染的影响。关于 SO<sub>2</sub> 胁迫对于桑树生长的影响报道仅有 1 例<sup>[20]</sup>,即浓度远高于大气中 SO<sub>2</sub> 熏蒸处理后,桑树叶片出现明显白斑,保护酶 *POD* 和 *CAT* 的活性受到抑制,而 SO<sub>2</sub> 对桑树叶片光合能力影响的具体机制尚不清楚。依据 SO<sub>2</sub> 进入细胞溶于水主要以摩尔浓度比为 3:1 的亚硫酸根和亚硫酸氢根离子状态存在<sup>[21]</sup>,本试验对一年生桑树幼苗叶片喷施亚硫酸钠和亚硫酸氢钠混合液(模拟 SO<sub>2</sub> 湿沉降),直到桑树叶片出现明显的白斑后,测定并分析桑树的光合日变化和生长指标对 SO<sub>2</sub> 湿沉降的响应情况,以期对桑树在空气净化以及绿化环境的应用提供基础数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试幼苗通过种子萌发培育,所用品种为黑龙江省推广品种秋雨桑,待幼苗株高约为 15 cm 时,为了排除试验材料长势差异,将幼苗其他分枝和叶子去掉,保留主茎 5 cm,主根 3 cm,将其移栽到直径 16 cm、高 20 cm 的培养钵中,每钵 3 株,共移栽幼苗 99 株。为了排除所用培养土的差异,将混合均匀的草炭土再与蛭石按 1:1 混合均匀装盆。5 月末,选取长势较为一致的幼苗进行试验。

### 1.2 试验处理

根据仪慧兰等<sup>[21]</sup>的方法,配制摩尔浓度比为 3:1 的 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 的混合液,浓度分别为 5 mmol/L、10 mmol/L、20 mmol/L、50 mmol/L、100 mmol/L,每隔 3 d,早晚各喷施 1 次。考虑桑树叶片气孔主要分布在背面,在喷施时用喷雾器对叶片正反面均喷施,直至叶片尖端流下细密液滴为宜,同时以喷清水作为对照(CK)。每个浓度设 5 次重复,为避免降雨对试验结果造成影响,设有防御降雨的装置,在天黑后或下雨前进行遮挡。

### 1.3 测定项目和方法

1.3.1 生长参数的测定 持续喷施 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 混合液后 2 个月,测定桑树主干距离培养

土表面的高度为株高;利用游标卡尺在主干接近地面 2 cm 处测茎粗,并记录单株桑树叶片数及分枝数,利用直尺测量成熟叶(从上向下数主干第 3 片或第 4 片展开叶)的叶长和叶宽,计算叶面积,其公式为:叶面积=叶宽×叶长×0.634 5,其中 0.634 5 为叶面积指数。

**1.3.2 光合气体交换参数日变化的测定** 测定生长指标的植株统一挂牌编号,利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(LiCORinc, USA)对已测定叶面积的叶片进行光合气体交换参数的测定。在无风晴朗的天气测定光合日变化,具体时间为 6:00-19:00,从 6:00 开始每隔 2 h 随机对各浓度处理的桑苗进行测定,每处理 3 次重复。利用光合仪直接记录并输出数据:叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、光合有效辐射( $PAR$ )、大气温度( $T$ )、叶面饱和水汽压亏缺( $V_{pd}$ )和大气相对湿度( $RH$ )。计算水分利用效率  $WUE = P_n / T_r$ ,气孔限制值  $L_s = 1 - C_i / C_a$  ( $C_a$  表示大气中  $CO_2$  浓度),参考张鑫<sup>[22]</sup>的方法,测定并计算光呼吸( $P_r$ ),计算公式为  $P_r = 2 \times (P_n + R_d) / (\Phi - 1)$ ,其中  $R_d = R_n \times Q_{10} (T_d - T_n) / 10$ ,  $\Phi = 2 \times \Gamma / C_i$ ,  $Q_{10} = 2.2$ ,  $\Gamma$  为光合作用  $CO_2$  的补偿点(通过测定  $CO_2$  响应曲线拟合计算得出), $R_n$  和  $T_n$  分别为

黎明时的呼吸速率和叶面温度,  $T_d$  为测定时的叶面温度。

**1.4 数据处理和统计方法** 运用 Excel 和 DPS 软件对试验数据进行统计分析,图中数据为 3 次重复的平均值±标准差( $SD$ ),采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异。

## 2 结果与分析

### 2.1 $SO_2$ 湿沉降对桑树生长指标的影响

由表 1 可知,浓度为 20 mmol/L  $SO_2$  湿沉降处理的桑树苗株高较 CK 高 39.05% ( $P < 0.01$ ),其他浓度  $SO_2$  湿沉降处理与 CK 之间差异不显著 ( $P > 0.05$ );各  $SO_2$  湿沉降处理对桑树苗茎粗的影响不显著 ( $P > 0.05$ );浓度为 20 mmol/L  $SO_2$  湿沉降处理的桑树苗的分枝数显著高于 100 mmol/L  $SO_2$  湿沉降处理的桑树苗的分枝数 ( $P < 0.05$ ),其他处理之间差异不显著。浓度为 20 mmol/L  $SO_2$  湿沉降处理的桑树苗的单株叶片数显著高于对照和浓度为 50 mmol/L、100 mmol/L 的  $SO_2$  湿沉降处理的桑树苗。 $SO_2$  湿沉降各处理的叶面积均小于 CK,但差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

表 1 喷施不同浓度  $SO_2$  后对桑树生长特性的影响

Table 1 Effects of different concentrations of  $SO_2$  on the growth of mulberry

$SO_2$ 浓度 (mmol/L)	株高 (cm)	茎粗 (cm)	分枝数	叶片数	叶面积 ( $cm^2$ )
0 (CK)	51.08 ± 3.50bB	0.469 6 ± 0.022 2aA	4.20 ± 3.27abAB	27.40 ± 9.71bAB	42.74 ± 12.99abA
5	51.10 ± 10.83bB	0.463 6 ± 0.060 5aA	3.80 ± 2.49abAB	29.00 ± 8.63abAB	41.34 ± 12.38abA
20	71.03 ± 11.51aA	0.543 6 ± 0.089 9aA	7.30 ± 5.13aA	46.33 ± 26.08aA	48.92 ± 25.15aA
50	54.15 ± 6.22bB	0.487 6 ± 0.073 4aA	3.50 ± 1.91abAB	26.25 ± 12.84bAB	32.59 ± 6.22bA
100	46.90 ± 7.10bB	0.466 8 ± 0.043 7aA	1.40 ± 2.61bB	20.40 ± 9.94bB	37.70 ± 8.31abA

同一列数据后不同小写字母和大写字母分别表示差异显著 ( $P < 0.05$ ) 和差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

### 2.2 主要环境因子日变化

测定桑树苗叶片光合日变化,当日的光合有效辐射、大气温度、叶面饱和水汽压亏缺和大气相对湿度的变化(图 1)均呈明显的单峰曲线。一天之中,光合有效辐射和叶面饱和水汽压亏缺均在 11:00 左右达到峰值,分别为 1 600  $\mu mol / (mol \cdot s^2)$  左右和 2.7 kPa,而此时的大气相对湿度达到最小值,仅为 47.78%,并且其曲线变化呈现出先降低后升高的趋势,大气温度在 10:00 时左右达到最大值,约为 34  $^{\circ}C$ 。

### 2.3 净光合速率和蒸腾速率日变化

不同浓度的  $SO_2$  湿沉降处理,桑树叶片  $P_n$  的日变化呈现双峰曲线(图 2),7:00-9:00  $P_n$  值随着时间的推移逐渐升高,9:00 左右出现第 1 高峰后,10:00-12:00  $P_n$  下降,出现“光合午休”现象,13:00 左右  $P_n$  出现第 2 高峰后逐渐下降。浓度为 20 mmol/L 的  $SO_2$  湿沉降处理桑树叶片的“光合午休”现象有所缓解,其  $P_n$  值较 CK 高 8.10% ( $P < 0.05$ ),而浓度为 5 mmol/L、50 mmol/L 和 100 mmol/L  $SO_2$  湿沉降处理的  $P_n$  值分

别较 CK 低 6.95% ( $P>0.05$ ), 42.77% ( $P<0.01$ ) 和 68.88% ( $P<0.01$ )。与 CK 相比,一天之中同一时间,浓度为 50 mmol/L 和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的  $P_n$  值始终明显低于 CK。浓度为 20 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 沉降处理和 CK 桑树叶片的蒸腾速率 ( $T_r$ ) 日变化呈现单峰曲线,而浓度为 50 mmol/L 和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的  $T_r$  与  $P_n$  的日变化趋势基本一致,9:00

和 13:00 分别达到峰值,但各处理间差异不显著 ( $P>0.05$ )。在“光合午休”期间浓度为 20 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的桑树叶片的  $T_r$  值比 CK 高了 11.37% ( $P>0.05$ ),浓度为 5 mmol/L、50 mmol/L 和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的  $T_r$  值,分别较 CK 低了 10.07% ( $P>0.05$ ), 13.52% ( $P>0.05$ ) 和 138.33% ( $P<0.01$ )。

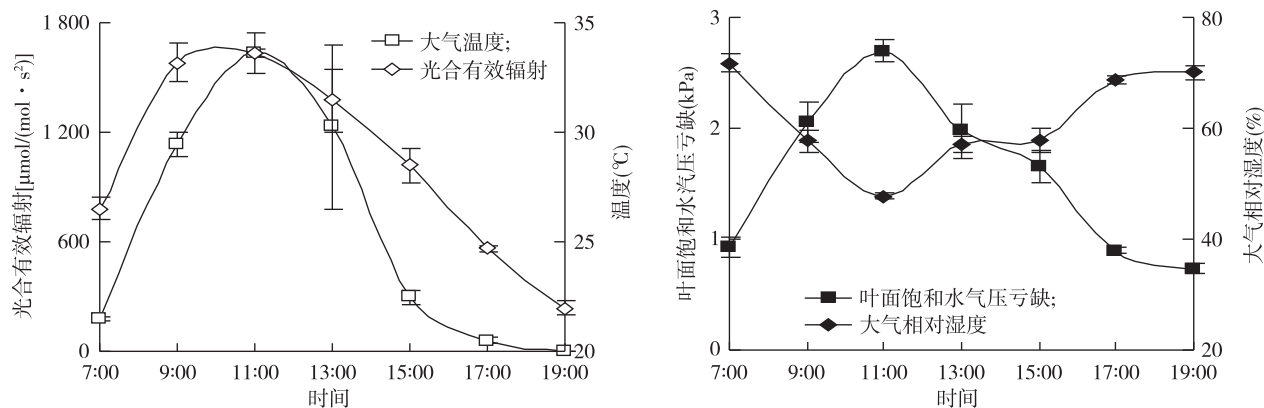


图 1 主要环境因子日变化

Fig.1 Diurnal changes of the main environmental factors

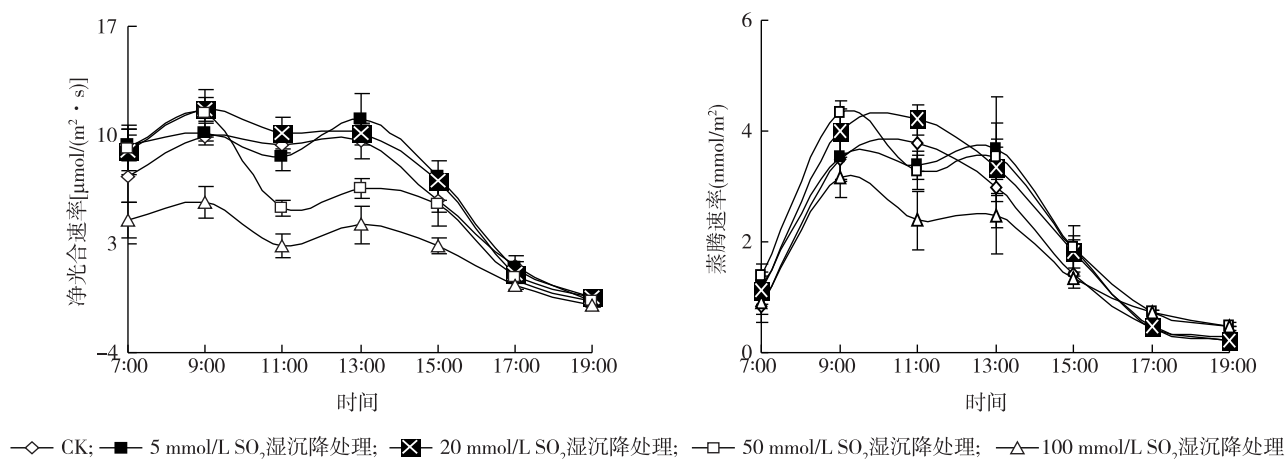


图 2 喷施不同浓度 SO<sub>2</sub> 后桑树叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的日变化

Fig.2 Diurnal variations of net photosynthesis rate ( $P_n$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ) of mulberry leaf under different SO<sub>2</sub> wet depositions

## 2.4 叶片气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度日变化

由图 3 可知,各处理的桑树叶片气孔导度 ( $G_s$ ) 一天之中的变化趋势与  $P_n$  的变化趋势大体相似,呈双峰曲线变化规律,在 9:00 和 13:00 分别出现 2 次高峰,在“光合午休”期间,  $G_s$  明显下降,而浓度为 20 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的桑树叶片  $G_s$  比 CK 高 8.13% ( $P<0.05$ ),而浓度为 5 mmol/L、50 mmol/L

和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的桑树叶片  $G_s$  分别比 CK 下降 16.26%、33.44% 和 60.22% ( $P<0.05$ )。桑树叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 日变化基本呈现先下降后上升的趋势,50 mmol/L 和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的  $C_i$  始终高于 CK,尤其是在“光合午休”期间,分别高出 14.62% ( $P<0.05$ ) 和 21.80% ( $P<0.05$ )。



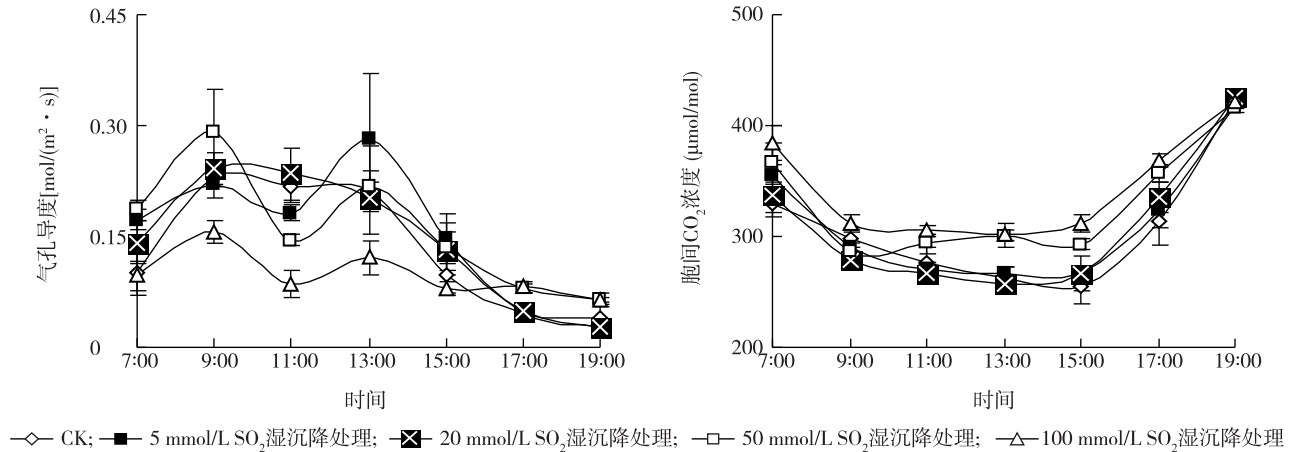


图3 喷施不同浓度 SO<sub>2</sub>后桑树叶片气孔导度 ( $G_s$ ) 和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 的日变化

Fig. 3 Diurnal variations of stomatal conductance ( $G_s$ ) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) of mulberry leaf under different SO<sub>2</sub> wet depositions

## 2.5 叶片光呼吸和气孔限制值的日变化

桑树叶片光呼吸 ( $P_r$ ) 日变化与  $P_n$  的日变化趋势相同,呈双峰曲线(图4),在9:00和13:00时分别出现2次峰值,在“光合午休”期间,浓度为20 mmol/L的SO<sub>2</sub>湿沉降处理桑树叶片的  $P_r$  值比CK高3.71% ( $P > 0.05$ ),而浓度为5 mmol/L、50 mmol/L和100 mmol/L的SO<sub>2</sub>湿沉降处理桑树叶片的  $P_r$  值较CK分别低10.65% ( $P > 0.05$ )、52.64%

( $P < 0.01$ )和80.81% ( $P < 0.01$ )。随着时间的推移,气孔限制值 ( $L_s$ ) 快速上升,其中CK的  $L_s$  值分别在8:00和15:00出现峰值,而在9:00-13:00期间,  $L_s$  值下降且变化幅度不大,其中浓度为50 mmol/L和100 mmol/L的SO<sub>2</sub>湿沉降处理的桑树叶片的  $L_s$  值始终明显低于浓度为5 mmol/L和20 mmol/L SO<sub>2</sub>湿沉降处理,且浓度为5 mmol/L和20 mmol/L湿沉降处理的  $L_s$  值在光合午休期间并未明显下降。

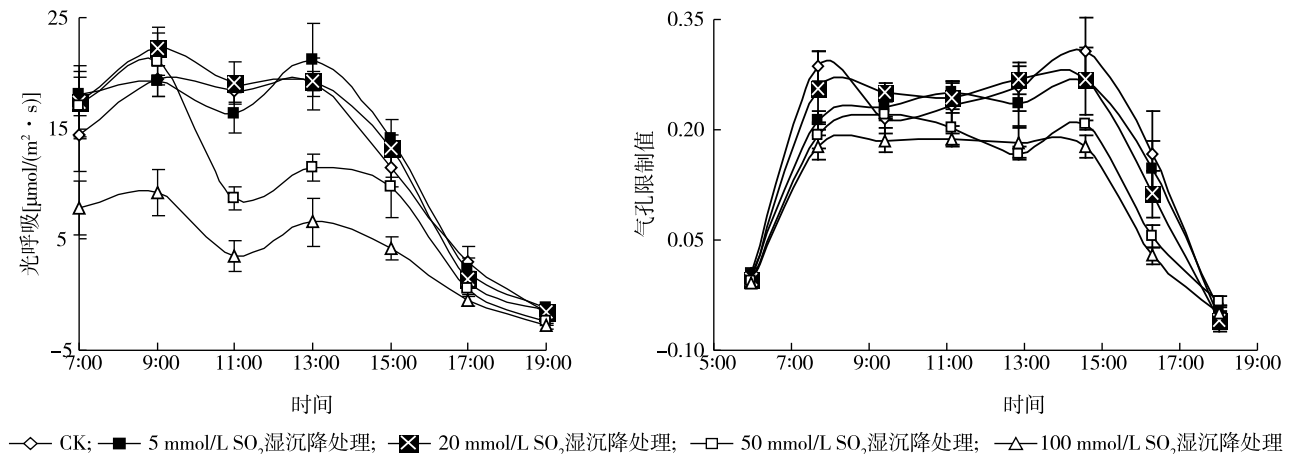


图4 喷施不同浓度 SO<sub>2</sub>后桑树叶片光呼吸 ( $P_r$ ) 和气孔限制值 ( $L_s$ ) 的日变化

Fig. 4 Diurnal variations of photorespiration ( $P_r$ ) and stomatal limits ( $L_s$ ) of mulberry leaf under different SO<sub>2</sub> wet depositions

## 2.6 水分利用效率和叶面饱和水汽压亏缺日变化

由图5可知,各处理水分利用效率 ( $WUE$ ) 的日变化均呈现相同的规律,在“光合午休”期间最低,浓度为5 mmol/L和20 mmol/L的SO<sub>2</sub>湿沉降处理的

水分利用效率比CK分别高17.5% ( $P > 0.05$ )和10.96% ( $P > 0.05$ ),而浓度为50 mmol/L和100 mmol/L的SO<sub>2</sub>湿沉降处理比CK分别高了24.85% ( $P > 0.05$ )和44.20% ( $P < 0.01$ )。桑树叶面饱和水汽压亏缺

水汽亏缺 ( $V_{\text{pdl}}$ ) 日变化呈单峰曲线, 高峰出现在 11:00 左右 (光合午休期间), 浓度为 5 mmol/L、20 mmol/L、50 mmol/L 和 100 mmol/L 的 SO<sub>2</sub> 湿沉降各

处理的  $V_{\text{pdl}}$  均比 CK 的高, 分别高了 5.12% ( $P > 0.05$ )、5.71% ( $P > 0.05$ )、23.40% ( $P < 0.05$ ) 和 48.08% ( $P < 0.05$ )。

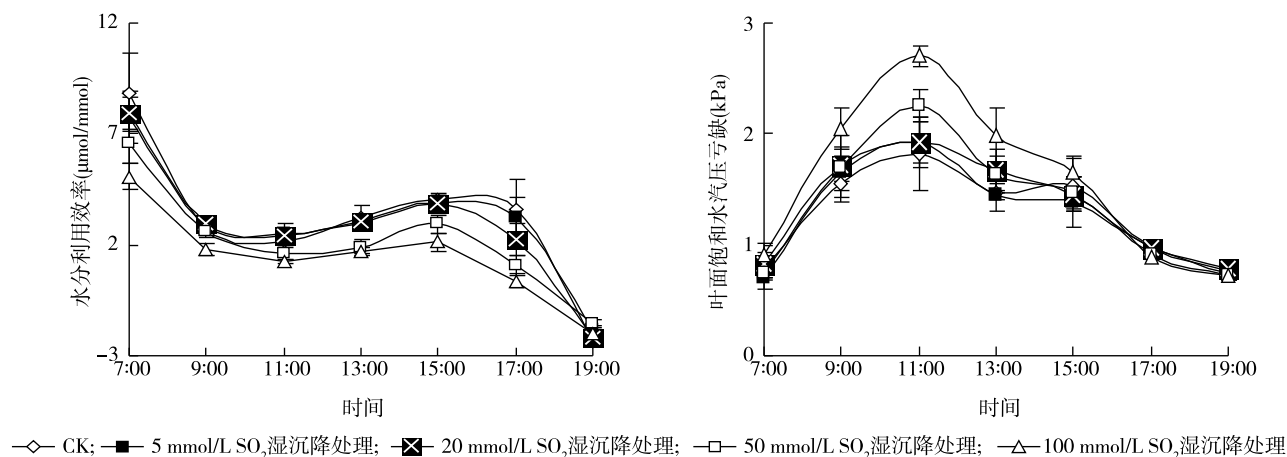


图 5 喷施不同浓度 SO<sub>2</sub> 湿沉降后桑树叶片水分利用效率 (WUE) 和叶面饱和水汽压亏缺 ( $V_{\text{pdl}}$ ) 的日变化

Fig. 5 Diurnal variations of water use efficiency (WUE) and vapor deficit at the surface ( $V_{\text{pdl}}$ ) of mulberry leaf under different SO<sub>2</sub> wet depositions

## 2.7 光合气体交换参数与主要环境因子的相关性

通过对主要因子和气体交换参数的相关性分析 (表 2), 光合有效辐射 (PAR) 与大气温度 ( $T$ ) 和叶面饱和水汽压亏缺 ( $V_{\text{pdl}}$ ) 均呈显著正相关, 相关系数分别为 0.900 ( $P < 0.01$ ) 和 0.852 ( $P < 0.05$ ); 大气相对湿度 ( $RH$ ) 与  $V_{\text{pdl}}$  呈显著负相关, 相关系数为 -0.780 ( $P < 0.05$ )。光合气体交换参数  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和  $P_r$  与 PAR 呈正相关, 相关系数分别为 0.817 ( $P < 0.05$ )、0.987 ( $P < 0.01$ )、0.952 ( $P < 0.01$ ) 和 0.817 ( $P < 0.05$ ), 这些参数与  $T$  呈极显著正相关, 相关系数分别为 0.923 ( $P < 0.01$ )、0.942 ( $P < 0.01$ )、0.940

( $P < 0.01$ ) 和 0.923 ( $P < 0.01$ ), 而  $C_i$  与  $T$  呈负相关, 相关系数为 -0.790 ( $P < 0.05$ ),  $V_{\text{pdl}}$  与  $T_r$  和  $G_s$  呈显著正相关, 相关系数分别为 0.892 ( $P < 0.01$ ) 和 0.807 ( $P < 0.05$ ), 而与  $C_i$  呈负相关, 相关系数为 -0.787 ( $P < 0.05$ );  $P_r$  与  $P_n$  和  $G_s$  呈极显著正相关, 相关系数分别为 1.000 ( $P < 0.01$ ) 和 0.918 ( $P < 0.01$ ), 与  $T_r$  和  $L_s$  呈显著正相关, 相关系数分别为 0.840 ( $P < 0.05$ ) 和 0.848 ( $P < 0.05$ ),  $T_r$  与  $G_s$ 、 $P_n$  呈显著正相关, 相关系数分别为 0.962 ( $P < 0.01$ ) 和 0.840 ( $P < 0.05$ ), 同时  $P_n$  与  $L_s$  也呈显著正相关, 相关系数为 0.848 ( $P < 0.05$ )。

表 2 主要环境因子与光合参数的相关关系

Table 2 Correlation between environmental factors and photosynthetic parameters

项目	$P_n$	$T_r$	$G_s$	$C_i$	$L_s$	WUE	$P_r$	$V_{\text{pdl}}$	PAR	RH	$T$
$P_n$	1.000										
$T_r$	0.840 *	1.000									
$G_s$	0.918 **	0.962 **	1.000								
$C_i$	-0.740	-0.602	-0.605	1.000							
$L_s$	0.848 *	0.535	0.613	-0.915 **	1.000						
WUE	0.487	-0.015	0.123	-0.455	0.736	1.000					
$P_r$	1.000 **	0.840 *	0.918 **	-0.743	0.848 *	0.486	1.000				
$V_{\text{pdl}}$	0.729	0.892 **	0.807 *	-0.787 *	0.606	-0.056	0.730	1.000			
PAR	0.817 *	0.987 **	0.952 **	-0.576	0.511	-0.026	0.817 *	0.852 *	1.000		
RH	-0.203	-0.441	-0.301	0.614	-0.280	0.344	-0.204	-0.780 *	-0.383	1.000	
$T$	0.923 **	0.942 **	0.940 **	-0.790 *	0.747	0.214	0.923 **	0.917 **	0.900 **	-0.509	1.000

$P_n$ : 叶片净光合速率;  $T_r$ : 蒸腾速率;  $G_s$ : 气孔导度;  $C_i$ : 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度;  $L_s$ : 气孔限制值; WUE: 水分利用效率;  $P_r$ : 光呼吸;  $V_{\text{pdl}}$ : 叶面饱和水汽压亏缺; PAR: 光合有效辐射; RH: 大气相对湿度;  $T$ : 大气温度。\* 和 \*\* 表示显著相关 ( $P < 0.05$ ) 和极显著相关 ( $P < 0.01$ )。

### 3 讨论

SO<sub>2</sub>湿沉降对桑树的生长及其光合日变化有明显的影响作用,而且温度、大气相对湿度和气孔导度是桑树净光合速率及蒸腾速率日变化的关键影响因素,当 SO<sub>2</sub>湿沉降的浓度为 50 mmol/L 和 100 mmol/L 时,对桑树的光合作用和蒸腾速率有抑制作用,但是当其达到 100 mmol/L 时,抑制才显著,说明桑树对 SO<sub>2</sub>湿沉降有一定的耐受力,而当 SO<sub>2</sub>浓度为 20 mmol/L 时,对桑树的“光合午休”现象有明显的缓解作用,进而促进桑树的生长和发育。为此桑树是可用于吸收和减轻大气 SO<sub>2</sub>污染的先锋树种,适宜在 SO<sub>2</sub>污染地区栽植。

在以往研究中,为了重点研究植物对 SO<sub>2</sub>胁迫的响应,模拟 SO<sub>2</sub>湿沉降时,采用的 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 的混合液的浓度较高,并且认为混合液浓度是影响植物生长和光合作用的主要效应<sup>[21]</sup>,敖红<sup>[23]</sup>研究发现对红皮云杉(*Picea koraiensis*)和嫩江云杉(*Picea koraiensis* var. *nenjiangensis*)喷施较高浓度的 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 的混合液,2 种云杉叶片光合色素减少,光合速率下降。而有研究发现,适宜浓度的亚硫酸盐可促进植物的光合作用<sup>[24]</sup>,可见不同植物对 SO<sub>2</sub>抗性不同。在本试验中,我们发现喷施不同浓度的 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 混合液对桑树生长的影响不同,浓度为 20 mmol/L 混合液可促进桑树叶片的合作用进而促进其生长,相比红皮云杉和嫩江云杉,桑树对低浓度的 SO<sub>2</sub>具有一定的抗性。

净光合速率是反映植物对大气污染胁迫的响应以及植物抗污染能力鉴定的有效生理指标<sup>[25]</sup>,而植物光合日变化与光合生产能力密切相关,通过观察植物日变化情况,可以深入分析植物自身因素与外界环境因子对其光合能力的互作影响<sup>[26]</sup>。本研究发现,桑树的  $P_n$  在一天之中的变化情况与课题组前期研究结果一致<sup>[27]</sup>,即表现为典型的“双峰曲线”,再次验证桑树叶片具有明显的“光合午休”现象,这与沙棘(*Hippophae rhamnoides*)<sup>[28]</sup>、云锦杜鹃(*Rhododendron fortunei*)<sup>[29]</sup>、扁桃(*Amygdalus communis*)<sup>[30]</sup>、鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)<sup>[31]</sup>、青杨(*Populus cathayana*)<sup>[32]</sup>和冷杉(*Abies georgei*)<sup>[33]</sup>等物种的  $P_n$  日变化情况相似,其产生的原因包括气孔的数量、开度、频率等气孔因素以及光合酶活性、光合产物运输、光呼吸等非气孔因素的调节。有研究认为“光合午休”现象的出现与午间强光<sup>[34]</sup>、气孔开度降低、CO<sub>2</sub>供应不足

以及呼吸速率增加有关<sup>[35]</sup>,在本试验中,除桑树自身因素外,大气的温度与净光合速率、气孔导度和气孔限制值呈显著的正相关,而温度与大气相对湿度呈显著负相关,光合有效辐射与主要光合气体交换参数之间的相关性不显著,由此可知,引起桑树“光合午休”的主要环境因子是温度和大气相对湿度。研究发现桑树的“光合午休”可通过某些措施缓解,朱文旭等<sup>[36]</sup>发现桑叶可通过提高气孔导度和水分利用率缓解“光合午休”,张会慧等<sup>[37]</sup>发现施用农家肥可通过提高桑树的实际光化学效率,缓解“光合午休”现象。

通常情况下,植物光合能力下降的主要因素包括气孔因素和非气孔限制,当  $G_s$  下降、 $C_i$  减少而  $L_s$  升高时,  $P_n$  下降主要由气孔因素引起,当  $P_n$  下降而  $G_s$  下降、 $C_i$  值上升或者不变,  $L_s$  值不变或者下降则表明是由非气孔因素引起<sup>[38]</sup>,以往的研究发现正常的桑树叶片“光合午休”期间的光抑制主要是由于 CO<sub>2</sub> 同化受到抑制而引起的<sup>[27]</sup>。本研究中,高浓度的 SO<sub>2</sub> (50 mmol/L 和 100 mmol/L) 湿沉降处理,桑树叶片“光合午休”期间的  $G_s$  较 CK 明显降低,而  $C_i$  值明显高于 CK,且  $L_s$  值明显低于 CK,同时  $WUE$  明显低于 CK,  $V_{pdl}$  值显著高于 CK,高浓度 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理下,桑树叶片光抑制可能是由于水分供应不足导致气孔导度下降和 CO<sub>2</sub> 同化进程受阻;而适宜浓度的 SO<sub>2</sub> (20 mmol/L) 湿沉降会使桑树叶片“光合午休”现象有所缓解,  $G_s$  值较 CK 明显提高,而  $C_i$  较 CK 低,  $L_s$  值与 CK 差异不显著。同时,桑树叶片  $P_r$ 、 $T_r$  和  $WUE$  均显著高于 CK,相关分析结果显示,  $P_n$  和  $G_s$ 、 $T_r$  呈显著的正相关,而与  $C_i$  成负相关,说明喷施 20 mmol/L SO<sub>2</sub> 可能通过促进光合作用中水分供应缓解光合午休期间的光抑制,其原因可能是低浓度的 SO<sub>2</sub> 衍生物参与细胞结构组成和相关代谢过程,促进了气孔开度和 CO<sub>2</sub> 同化进程,进而促进桑树的生长和发育,即最终表现为株高和分枝数较 CK 的增加。

本试验还发现模拟 SO<sub>2</sub> 湿沉降处理的桑树叶片的  $P_r$  与  $P_n$  呈显著的正相关,即净光合速率增减与光呼吸的强弱变化趋势相同,这与前人研究结果相一致<sup>[39]</sup>,即光呼吸是光合作用的一部分,而在 SO<sub>2</sub> 胁迫下桑树叶片的  $P_r$  与  $P_n$  协调的生理机制,尚待进一步研究。此外,本试验中模拟 SO<sub>2</sub> 胁迫采用的是 Na<sub>2</sub>SO<sub>3</sub> 和 NaHSO<sub>3</sub> 的混合液,其与熏蒸试验所用的 SO<sub>2</sub> 干沉降在浓度效应上可能存在一定的差异,但试验所选用胁迫强度(浓度及胁迫持续的时间)要

远远大于现实中 SO<sub>2</sub> 污染地区的胁迫程度。

## 参考文献:

- [1] VANDERMEIREN K, DE T L, STAQUET A, et al. Effects of air filtration on spring wheat grown in open-top field chambers at a rural site. II. Effects on mineral partitioning, sulphur and nitrogen metabolism and on grain quality [J]. *Environmental Pollution*, 1992, 77(1):7-14.
- [2] MANSFIELD T A. Stomata and plant water relations: does air pollution create problems? [J]. *Environmental Pollution*, 1998, 101(1):1-11.
- [3] 《中国环保产业》编辑部. 环境保护部发布《2014 中国环境状况公报》[J]. *中国环保产业*, 2015(6):20-20.
- [4] 黄益宗, 李志先, 黎向东, 等. 酸沉降和大气污染对华南典型森林生态统生物量的影响[J]. *生态环境*, 2007, 16(1):60-65.
- [5] RYDVAL M, WILSON R. The impact of industrial SO<sub>2</sub> pollution on north Bohemia conifers[J]. *Water Air & Soil Pollution*, 2012, 223(9):5727-5744.
- [6] 廖飞勇, 何平, 谢瑛. SO<sub>2</sub> 对植物光合作用影响的研究进展[J]. *经济林研究*, 2003, 21(3):85-87.
- [7] NOUCHI I. Responses of whole plants to air pollutions [C] // OMASA K. *Air pollution and plant biotechnology*. Tokyo: Springer-Verlag, 2002:4-8.
- [8] 郑淑颖. 二氧化硫污染对植物影响的研究进展[J]. *生态科学*, 2000, 19(1):59-64.
- [9] 仪慧兰, 仪民, 吴婷. SO<sub>2</sub> 诱导拟南芥保卫细胞凋亡[J]. *山西大学学报(自然科学版)*, 2009, 32(4):621-626.
- [10] 魏爱丽, 辛晓静, 王云山, 等. SO<sub>2</sub> 诱导的萱草保卫细胞凋亡及其信号调节[J]. *环境科学学报*, 2014, 34(3):801-806.
- [11] KOK L J D, STULEN I, CASTRO A, et al. Pathways of plant sulfur uptake and metabolism- an overview[J]. *Landbauforschung Volkenrode*, 2005, 283:5-13.
- [12] 鲁敏, 李英杰, 齐鑫山. 植物修复大气 SO<sub>2</sub> 污染能力的比较[J]. *山东建筑工程学院学报*, 2003, 18(4):44-46.
- [13] 鲁敏, 姜凤岐. 绿化树种对大气 SO<sub>2</sub>、铅复合污染的反应[J]. *城市环境与城市生态*, 2003(6):23-25.
- [14] 吴浩, 孟庆翔. 桑叶的营养价值及其在畜禽饲养中的应用[J]. *中国饲料*, 2010(13):38-40.
- [15] 秦俭, 何宁佳, 黄先智, 等. 桑树生态产业与蚕丝业的发展[J]. *蚕业科学*, 2010, 36(6):984-989.
- [16] 叶志毅, 刘红. 利用桑树叶资源发展畜牧业生产的可行性分析[J]. *中国畜牧杂志*, 2003, 39(1):43-44.
- [17] 许楠, 倪红伟, 钟海秀, 等. 不同供氮水平对饲料桑树幼苗生长以及光合特性的影响[J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(4):865-870.
- [18] 王元成, 徐立. 桑树各入药部位的活性成分及降血糖功能研究进展[J]. *蚕业科学*, 2015, 41(2):367-375.
- [19] 袁云香. 桑葚在食品加工中的应用[J]. *食品工业*, 2013(2):171-173.
- [20] 窦宏伟, 周菲, 谢清忠, 等. SO<sub>2</sub> 胁迫对桑树部分生理生化特性的影响[J]. *蚕业科学*, 2010, 36(1):126-131.
- [21] 仪慧兰, 孟紫强, 杜建红. 亚硫酸氢钠对大蒜有丝分裂周期的影响[J]. *山西大学学报(自然科学版)*, 2001, 24(3):262-264.
- [22] 张鑫. 水分亏缺对小麦光呼吸及乙醇酸氧化酶活性的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2013.
- [23] 敖红. 嫩江云杉和红皮云杉对干旱与 SO<sub>2</sub> 胁迫的生理响应[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2007.
- [24] WANG H W. How bisulfite enhances photosynthesis [J]. *Acta Photophysiol Sinica*, 2002, 28:247-252.
- [25] 潘文, 张卫强, 张方秋, 等. SO<sub>2</sub> 和 NO<sub>2</sub> 胁迫对红花荷等植物光合生理影响及抗性评价[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(6):1075-1081.
- [26] 赵国禹, 董然, 赫微微. 复序橐吾的光合特性及其影响因子[J]. *东北林业大学学报*, 2011, 39(1):41-43.
- [27] 胡月, 张倩, 孙东彬, 等. 模拟酸雨对桑树叶片光合日变化的影响[J]. *草业科学*, 2015, 32(11):1862-1870.
- [28] 宋于洋, 塔依尔, 王炳举, 等. 沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究[J]. *西北林学院学报*, 2007, 22(1):8-11.
- [29] 金则新, 柯世省. 云锦杜鹃叶片光合作用日变化特征[J]. *植物研究*, 2004, 24(4):447-452.
- [30] 李延菊, 李宪利, 张序, 等. 3 个扁桃品种的光合特性[J]. *林业科学*, 2006, 42(11):23-28.
- [31] 郭志华, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*) 苗期光合特性的研究[J]. *生态学报*, 1999, 19(2):164-169.
- [32] 贺俊东, 胥晓, 郇慧慧, 等. 青杨雌雄扦插苗光合作用日变化与叶绿素荧光参数特征[J]. *植物研究*, 2014(2):219-225.
- [33] 刘文耀, 赖世登, 廖俊国. 滇西北高山云杉和冷杉光合作用的初步研究[J]. *云南植物研究*, 1991(4):425-431.
- [34] 郭连旺, 许大全, 沈允钢. 田间棉花叶片光合效率中午降低的原因[J]. *植物生理学报*, 1994, 20(4):360-366.
- [35] 许大全, 李德耀, 沈允钢, 等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究[J]. *植物生理学报*, 1984, 10(3):269-276.
- [36] 朱文旭, 张会慧, 许楠, 等. 间作对桑树和谷子生长和光合日变化的影响[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(7):1817-1824.
- [37] 张会慧, 张秀丽, 胡彦波, 等. 施用农家肥和化肥对盐碱地桑树生长和叶片光合日变化的影响[J]. *土壤*, 2013, 45(3):444-450.
- [38] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 2003, 33(4):317-345.
- [39] 高煜珠, 王忠. 关于光呼吸与光合作用关系的研究——II 环境因素对光合作用的影响及其与光呼吸的关系[J]. *植物生理学报*, 1982, 8(4):444-450.

(责任编辑:陈海霞)