

巨桉和天竺桂幼树对不同浓度 SO_2 的光合生理响应

彭 勇,陈 刚,涂利华*,胡庭兴,胡红玲

(四川农业大学 林学院,四川雅安 625014)

摘要:二氧化硫是大气主要污染物之一,可对植物的关键生理过程光合作用产生重要影响。利用密闭环境控制室熏气处理,研究不同浓度(自然状态下浓度、 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) SO_2 对盆栽巨桉和天竺桂幼树叶绿素含量、光响应曲线、光合特征参数、光合日变化及硫含量的影响。结果表明:(1) SO_2 胁迫显著减少了巨桉叶绿素 a、b 含量,且叶绿素 a/b 值显著降低,而天竺桂在 SO_2 胁迫下叶绿素 a、b 含量显著增加,叶绿素 a/b 值无显著影响。(2) SO_2 胁迫显著抑制了两树种的净光合速率(P_n);在 SO_2 胁迫下巨桉气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)显著上升,而天竺桂的 G_s 和 T_r 显著被 SO_2 抑制, C_i 随 SO_2 浓度的增加先升高后降低。(3)巨桉表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)及天竺桂 R_d 和 LCP 均随着 SO_2 浓度的增加而先升高后降低,而天竺桂的 AQY 和 LSP 逐渐降低。(4)一天中, SO_2 胁迫显著提高了巨桉 P_n 、 G_s 和 T_r ,而对天竺桂 P_n 无显著影响,较低浓度 SO_2 胁迫显著促进了天竺桂 G_s 和 T_r ,高浓度 SO_2 胁迫则显著抑制其 G_s 和 T_r ; SO_2 胁迫显著抑制了两种植物的 C_i 。(5) SO_2 胁迫下,巨桉和天竺桂幼树叶片硫含量均显著增加。研究认为,巨桉对较低浓度的 SO_2 胁迫有一定的适应能力,但对高浓度 SO_2 胁迫的抗性不如天竺桂强,这可能与二者不同的叶片形态及生理特性有关。

关键词:巨桉;天竺桂;幼树; SO_2 胁迫;光合作用

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Photosynthetic Physiological Responses of Saplings of *Eucalyptus grandis* and *Cinnamomum pedunculatum* to Sulfur Dioxide Stress

PENG Yong, CHEN Gang, TU Lihua*, HU Tingxing, HU Hongling

(College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract: Sulphur dioxide (SO_2) is one of the main atmospheric pollutants. It can seriously affected plants photosynthesis which is the key physiological processes of plants. Using fumigation treatment in sealed environmental control chambers, we studied the effect of different levels (concentration in natural condition, $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, $1.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ and $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) of SO_2 on content of chlorophyll, the photoresponse curve, photosynthetic parameters, diurnal variation of photosynthesis and sulfur concentration of potted saplings of *Eucalyptus grandis* and *Cinnamomum pedunculatum*. The results showed that: (1) SO_2 stress significantly decreased the content of chlorophyll a and chlorophyll b in *E. grandis*, while remarkably increased in *C. pedunculatum*. SO_2 stress made chlorophyll a/b ratio of *E. grandis* was significantly lowered, for *C. pedunculatum* no significant effect on the ratio. (2) SO_2 stress significantly inhibited the net photosynthetic rate (P_n) of the two species. Stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i) and transpi-

收稿日期:2013-08-18;修改稿收到日期:2013-10-18

基金项目:国家自然科学基金(31300522);四川省教育厅重点项目(12ZA118,13ZA0246);教育部博士学科点专项基金(20125103120018);“十二五”科技支撑计划(2011BAC09B05)

作者简介:彭 勇(1990—),男,在读硕士研究生,主要从事森林生态学相关研究。E-mail:py1004@163.com

*通信作者:涂利华,博士,副教授,硕士生导师,主要从事森林生态、全球变化相关研究。E-mail:iamtlh@163.com

ration rate (T_r) of *E. grandis* rose remarkably under SO_2 stress, and G_s and T_r of *C. pedunculatum* was significantly inhibited by SO_2 , C_i firstly increased and then decreased. (3) Apparent quantum efficiency (AQY), dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP) of *E. grandis* as well as R_d and LCP of *C. pedunculatum* first increased and then decreased with increasing concentration of SO_2 , however, AQY and LSP of *C. pedunculatum* decreased. (4) In a day, SO_2 stress significantly increased P_n , G_s and T_r of *E. grandis*, and have no significant effect on P_n of *C. pedunculatum*, but lower concentrations of SO_2 stress significantly promoted G_s and T_r of *C. pedunculatum*. It was significantly restrained under high concentrations of SO_2 stress. C_i of both species were significantly inhibited under SO_2 stress. Sulfur content of both species showed an increasing trend under SO_2 stress. Overall, *E. grandis* may have a certain ability to adapt to lower concentration of SO_2 stress, but its resistance to high concentration of SO_2 stress is not as good as *C. pedunculatum*, which may be related to their different leaf morphology and physiological characteristics.

Key words: *Eucalyptus grandis*; *Cinnamomum pedunculatum*; sapling; SO_2 stress; photosynthesis

二氧化硫(SO_2)作为最主要的大气污染物之一,主要来源于富硫(S)化石燃料的燃烧或森林大火、火山喷发等^[1]。近年来,中国经济的快速发展导致向大气排放的 SO_2 急剧增加,2011 年全国 SO_2 排放总量为 2 217.9 万 t^[2],虽较之以前有所下降,但 SO_2 污染状况仍十分严峻,如 2011 年全国酸雨面积较 2010 年有所上升^[3]。排放到大气中的 SO_2 不仅能通过气孔吸收而直接影响植物生长,还能与大气中水反应形成酸雨降落到地面而对植物生命力造成间接影响^[4]。同时 S 元素又是植物生长和生理功能中关键元素之一,然而其含量在物种间变化很大,介于 0.1% 至 6%^[5]。一般来说,植物主要通过根系吸收 S 元素以供生长,也可通过叶面吸收气态 S 用于生长^[6]。植物中绝大多数含 S 有机物的前体或 S 供体为半胱氨酸,而含 S 氨基酸如半胱氨酸和蛋氨酸在蛋白质和酶的结构和功能方面起着极其重要的作用,同时半胱氨酸也是谷胱甘肽(一种水溶性巯基物质)的前体,后者在植物抵抗氧化胁迫和重金属胁迫等方面具有关键功能^[6]。因此, SO_2 污染对植物功能的影响是矛盾的,因为它对于植物来说既是有毒物质,又是营养物质^[5]。

SO_2 对植物影响的相关研究已有百余年历史,在 SO_2 对植物造成的可见伤害症状及其在植物生长和各种生理过程的作用等方面已经积累了较丰富的资料^[7]。 SO_2 对植物光合作用影响的相关研究始于 20 世纪 30 年代,Thomas 和 Hill 首先进行了 SO_2 接触紫花苜蓿(*Medicago sativa*)的试验,该研究发现 SO_2 接触后紫花苜蓿光合速率降低^[8]。随后国内外众多学者在这方面进行了大量研究,结果表明一定浓度 SO_2 胁迫可使植物光合作用受到抑制甚至停止^[9-12], SO_2 主要通过气孔进入叶片,在质

外体溶解形成 HSO_3^- 和 SO_3^- ,然后进入细胞^[13]。 SO_2 进入叶绿体后主要被转化为亚硫酸盐,并对叶绿体造成破坏,进而干扰或抑制光合电子的传导、 CO_2 同化、光合磷酸化、丙糖磷酸的转运及光合酶的合成等生理过程^[7,13-16],从而影响植物光合作用。由于不同植物自身特性,使得其对 SO_2 胁迫响应具有潜在差异,如假俭草(*Eremochloa ophiurooides*)、结缕草(*Zoysia japonica*)、百喜草(*Paspalum notatum*)和狗牙根(*Cynodon dactylon*)接触 3.75 mg · L^{-1} SO_2 后,后 3 种植物的叶绿素 b 含量均显著下降,假俭草叶绿素 b 含量却显著增加^[17]。

巨桉(*Eucalyptus grandis*)为桃金娘科桉树属树种,具有生长快、树形高等特点,自然分布于澳大利亚东海岸,目前广泛用于人工造林,为当今世界上栽培面积最大的一种桉树,中国南方有大面积巨桉人工林^[18]。天竺桂(*Cinnamomum pedunculatum*)为樟科樟属乔木树种,原生地为中国南方各省,目前广泛用于园林绿化^[19]。这 2 个树种在中国目前的分布均较为广泛,普遍受到由于城市化和工业化带来的 SO_2 污染,但由于它们自身特性的差异,其对 SO_2 胁迫下的抗逆反应可能有所不同。因此,本研究采用人工环境控制室熏气法,通过研究不同浓度 SO_2 胁迫下巨桉和天竺桂 1 年生盆栽幼苗光合指标的变化,探讨 2 个树种对 SO_2 胁迫的响应过程、响应机理及其耐受能力,为 SO_2 污染严重地区园林绿化植物选种、引种及栽培管理提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本试验 SO_2 胁迫过程在四川农业大学林学试验基地 4 个密闭可开顶式塑料透光静态环境控制室

(2.5 m×2.5 m×2.5 m)内进行。试验地多年平均气温16.2 °C, ≥10 °C的积温5 231 °C, 年均日照时数1 039.6 h, 年均降雨量1 774.3 mm, 空气平均湿度79%。空气SO₂含量低于0.1 mg·L⁻¹(经Z-1300二氧化硫测定仪测定), S的大气年湿沉降量为19.28 g·m⁻²(2008年全年观测数据)。

1.2 试验材料

试验树种为巨桉和天竺桂1年生幼树。试验开始前, 将巨桉和天竺桂幼苗栽植于塑料盆(高22 cm, 口径24 cm, 底径17 cm)中, 每盆土壤重约7.5 kg, 每树种30盆, 每盆留健壮苗1株。置于室外自然生长, 适时浇水、施肥以及防病虫害管理, 保证幼苗正常生长。

试验熏香为自制加S熏香, 熏香基质为粉末状的碎木屑(不含S), 制香时控制S的含量, 按常规制香流程分别制成每支含S 3.91 g、11.72 g、23.44 g及不含S的焚香若干。经多次预试验, 在熏气期间进行连续监测SO₂浓度证明, 制好的含S熏香每支燃烧完毕后释放出的SO₂在环境控制室内的浓度分别约为0.5、1.5、3.0 mg·L⁻¹。测硫仪采用空气现场SO₂测定仪(GDYK-402S, USA)。

1.3 熏气处理

在2011年11月1日开始进行SO₂胁迫处理, 11月30日结束。每个树种试验苗木为30盆, 每个处理选取生长健壮、比较一致的苗木6盆, 留下6盆做基础数据的测定。每个处理3次重复。每天置于SO₂浓度为自然状态、0.5、1.5、3.0 mg·L⁻¹的4个环境控制室中熏气3 h(6:00 am~9:00 am), 分别记作CK(燃烧不含S的焚香)、M₁(燃烧含S约3.91 g的焚香)、M₂(燃烧含S约11.72 g的焚香)、M₃(燃烧含S约23.44 g的焚香), 处理结束后将各处理幼苗置于遮雨棚下集约管理, 期间常规水分管理, 持续处理30 d。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 光合参数及光合-光响应曲线 为探讨SO₂胁迫对巨桉和天竺桂幼苗光合生理特性的影响, 待熏气结束后, 即在晴朗的白天(自然光强约为1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气温为20 °C, 相对湿度为70%), 参照吴秀华等^[20]的测定方法, 采用Li-6400便携式光合测定系统(Li-Cor Inc., Lincoln, USA), 人工控制光照强度为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹, 温度为25 °C, 相对湿度为45%~65%, 测定适宜条件下各处理各树种叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)和蒸

腾速率(T_r), 每次测定重复3次。

应用Li-6400的红蓝光源和液化CO₂钢瓶注入系统, 设定叶片温度为25 °C, 空气湿度为70%, CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹, 由高到低设定光强梯度为2 500、2 000、1 600、1 200、800、600、400、200、150、100、50和0 μmol·m⁻²·s⁻¹, 运用自动测量程序测定光合-光响应曲线(P_n -PAR)。测定叶片选自树体中上部、同一方向、发育良好的叶片, 保持叶片自然生长角度不变, 每个处理的6盆植株中选取3片树叶连体测定, 测定后均挂牌标记。测定在9:00~11:30进行。

采用上述Li-6400便携式光合测定系统, 人工控制CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹, 温度为25 °C。测定叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 及 T_r 的日变化。测定时间从9:00~19:00, 每2 h测定1次, 共测定5次。每次测定重复3次。

1.4.2 叶绿素含量 采用分光光度法^[21]测定叶绿素含量。熏气结束后剪取各植株成熟完好的叶片洗净剪成小碎片, 称量0.5 g, 加少许碳酸钙、石英砂和80%丙酮充分研磨, 滤液定容至25 mL。取1 mL稀释至10 mL后在470、646和663 nm处测定其吸光度, 计算其叶绿素含量。每次测定重复3次。

1.4.3 叶片S含量 叶片S含量采用硫酸钡比浊法^[22]测定。待SO₂胁迫结束后, 取各植株中上部成熟叶片风干并磨碎制成待测样, 称取0.3 g, 加30 mL硝酸-高氯酸混合液消煮后, 取10 mL待测液加入0.3 g BaCl₂, 立即于电磁搅拌器上搅拌1 min, 然后在分光光度计上用440 nm波长测定待测比浊液的吸光值, 并计算叶片S含量。每次测定重复3次。

1.5 数据处理

采用非直角双曲线模型拟合光响应曲线^[23], 并计算光响应特征参数, 模型表达式为:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4K\alpha I P_{n\max}}}{2K} - R_d$$

式中: α 为表观量子效率(AQY); $P_{n\max}$ 为最大净光合速率; I 为光合有效辐射(PAR); K 为光响应曲线的曲角; R_d 为暗呼吸速率。将光强为200 μmol·m⁻²·s⁻¹以下的 P_n -PAR响应曲线进行直线回归, 其斜率即为AQY, 该方程与最大净光合速率的交点即为光饱和点(LSP), 与轴的交点即为光补偿点(LCP)。

采用SPSS 19.0统计分析软件(SPSS Inc., USA)对数据进行相关分析、单因素方差分析(One Way ANOVA)和重复测定方差分析(RMANOVA), 并用最小显著差数法(LSD法)进行多重比

较,显著性水平为 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 SO_2 胁迫对巨桉和天竺桂幼苗叶绿素含量的影响

图 1 显示,巨桉幼苗叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量在 SO_2 胁迫后均比对照显著下降 ($P < 0.05$),且 SO_2 浓度越大下降越明显,在各处理相互之间也存在显著差异;而各处理巨桉幼苗叶绿素 a/b 都显著高于 CK,说明 SO_2 对巨桉叶绿素 b 破坏更大。同时,随 SO_2 浓度增加,天竺桂幼苗叶绿素含量(叶绿素 a、叶绿素 b 含量及总量)呈先升后降再升的趋势,并以 M_3 处理含量最高,且显著高于对照和其他处理,而其他处理与对照多无显著差异;各处理天竺桂叶绿素 a/b 在不同浓度 SO_2 胁迫下均无显著变化 ($P > 0.05$)。可见,不同浓度 SO_2 胁迫均使巨桉幼苗叶绿素含量受到显著抑制,却使天竺桂幼苗得到不同程度促进,但只在高浓度 (M_3) 下达到显著水平,即巨桉幼苗对 SO_2 胁迫反应更敏感。

2.2 SO_2 胁迫对巨桉和天竺桂幼苗光响应曲线及其特征参数的影响

各处理下两种树种叶片 P_n 随 PAR 的变化趋

势基本一致,均表现为在低 PAR 时 P_n 迅速增加,达到一定的 PAR 后, P_n 增幅减小,后逐渐趋于平缓(图 2)。但不同树种间对胁迫的响应强度存在种间差异,即巨桉 P_n -PAR 曲线表现为 $M_1 > CK > M_2 > M_3$,且处理间差异明显,而天竺桂 P_n -PAR 曲线表现为 M_1, M_2 与 CK 相近,又明显大于 M_3 。

同时,根据上述光响应曲线所得到的特征参数如表 1 所示,从中可以看出,巨桉幼苗的最大净光合速率($P_{n\max}$)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)均随 SO_2 胁迫浓度的增加呈先升高后降低的趋势,其中 $P_{n\max}$ 、AQY 和 LSP 均在 M_1 处理下达到最大值,分别比 CK 增加 31.91%、6.90% 和 17.93%,并均表现为 $M_1 > CK > M_2 > M_3$ 趋势,而 R_d 和 LCP 则均在 M_2 处理下达到最大值,分别较 CK 上升 61.73% 和 75.17%,并分别表现为 $M_2 > M_1 > M_3 > CK$ 和 $M_2 > M_3 > M_1 > CK$ 。同时,天竺桂各处理幼苗叶片 $P_{n\max}$ 、AQY 和 LSP 均随 SO_2 胁迫浓度的增加而逐渐降低, M_3 处理分别比 CK 降低 62.50%、81.42% 和 45.83%; R_d 和 LCP 则均先上升后下降,最终低于 CK,分别比 CK 下降 85.96% 和 49.35%。以上结果说明,巨桉对低浓度 SO_2 胁迫有一定的适应能

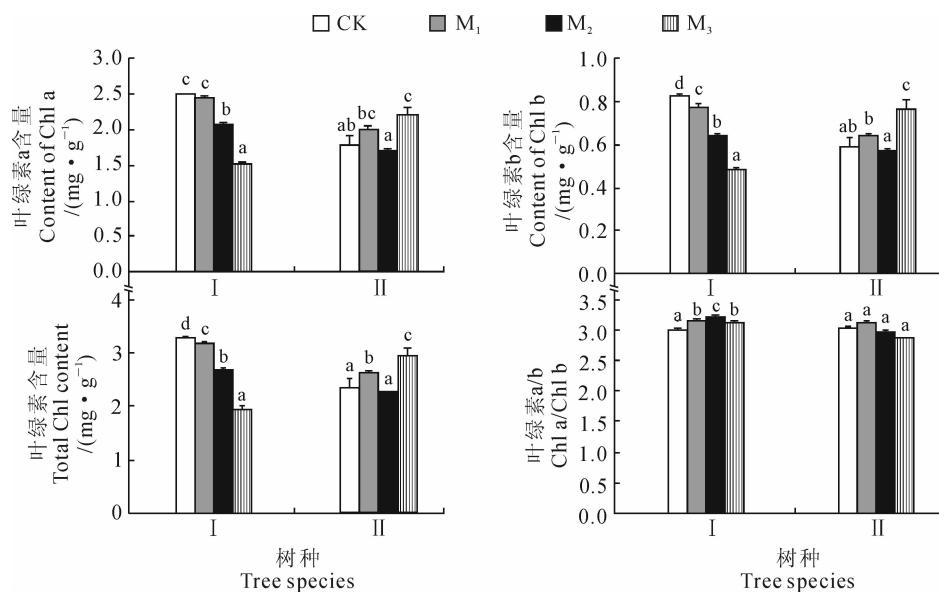


图 1 不同浓度 SO_2 下巨桉(I)和天竺桂(II)幼苗叶绿素含量变化

CK, M_1, M_2, M_3 表示处理的 SO_2 浓度分别为 $0, 0.5, 1.5$ 和 $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$;

同一树种不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异。以下图表同

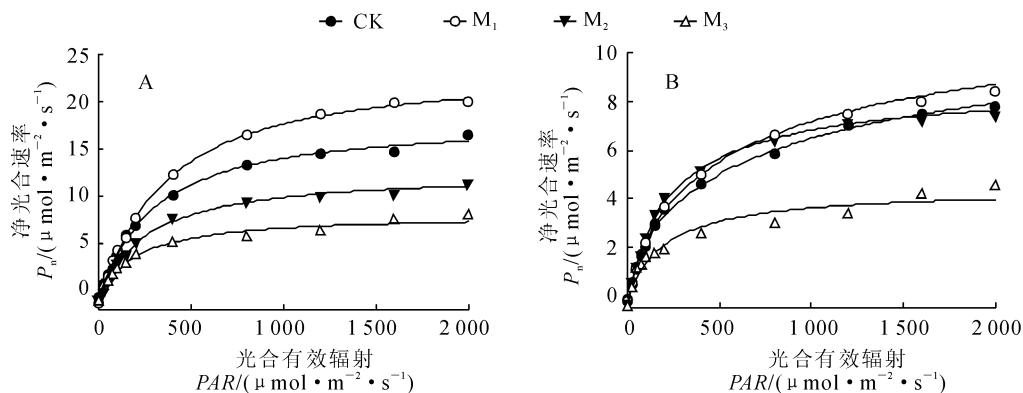
Fig. 1 Response of chlorophyll contents to different levels of sulfur dioxide

in *E. grandis* (I) and *C. pedunculatum* (II) seedling leaves

CK, M_1, M_2, M_3 stand for the SO_2 concentration of treatments are $0, 0.5, 1.5$ and $3.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, respectively;

Different letters within the same species indicate significant difference among treatments

at 0.05 level; The same as below figures and tables

图2 不同浓度 SO_2 胁迫下巨桉(A)和天竺桂(B)幼苗光响应曲线Fig. 2 The light response curves of *E. grandis* (A) and *C. pedunculatum* (B) seedling leaves under different SO_2 concentrations表1 不同 SO_2 浓度下巨桉和天竺桂幼苗的叶片光响应特征参数Table 1 Parameters of photosynthetic rate in response to light intensity in *E. grandis* and *C. pedunculatum* seedling leaves under different SO_2 concentrations

树种 Species	处理 Treatment	最大净光合速率 P_{max} $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	表观量子效率 AQY $(\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1})$	暗呼吸速率 R_d $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
巨桉 <i>E. grandis</i>	CK	18.8 b	0.058b	0.81a	14.5a	463b
	M ₁	24.8c	0.062b	1.21b	20.2b	546c
	M ₂	13.9ab	0.057ab	1.31b	25.4c	448b
	M ₃	9.0 a	0.045a	0.93a	22.9bc	371a
天竺桂 <i>C. pedunculatum</i>	CK	12.0c	0.113c	0.57b	7.7b	600b
	M ₁	11.7c	0.066b	0.58b	10.7c	558b
	M ₂	9.3b	0.055b	0.54b	10.9c	394a
	M ₃	4.5a	0.021a	0.08a	3.9a	325a

力,而高浓度 SO_2 胁迫则显著抑制巨桉和天竺桂的光合能力,与图 2 表现一致。

2.3 SO_2 对巨桉和天竺桂幼苗净光合速率和气体交换参数的影响

由表 2 可以看出,随着 SO_2 浓度的升高,巨桉幼苗叶片 P_n 呈先上升后下降的趋势,并在高浓度 SO_2 胁迫(M_3)下显著比 CK 下降 18.64%;其同期的 G_s 、 C_i 和 T_r 则呈升高-降低-升高的变化趋势,并均在 M_3 处理下达到最高值,此时它们比 CK 分别显著增加 91.67%、13.85% 和 72.28%,且显著高于其余处理,而在 M_2 处理下均略低于对照($P > 0.05$)。同时,天竺桂幼苗叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 均随 SO_2 浓度的升高而逐渐降低,各处理的 P_n 均与 CK 显著差异,分别是 CK 的 66.82%、62.24% 和 51.49%,而 G_s 和 T_r 仅在高浓度 SO_2 胁迫下比对照显著降低,分别比 CK 下降 60.78% 和 48.87%;其 C_i 在 M_1 和 M_2 处理下显著高于 CK,分别比 CK 高出 1.44% 和 1.31%, M_3 处理时与 CK 差异不显

著。以上结果说明,不同浓度 SO_2 胁迫均不同程度地抑制了天竺桂幼苗叶片的 G_s ,并显著抑制其 P_n ,而巨桉的 G_s 和 P_n 却在低浓度 SO_2 胁迫下得到促进,其 P_n 在高浓度 SO_2 胁迫下才被显著抑制。

2.4 SO_2 胁迫对巨桉和天竺桂幼苗光合日变化的影响

巨桉和天竺桂各 SO_2 胁迫处理幼苗叶片 P_n 日进程均呈不对称的“单峰型”曲线。巨桉各处理最高峰均出现在 13:00,其中的 M_3 处理显著降低了其峰值,比 CK 下降了 38.58%(图 3, A);而天竺桂 M_2 处理的峰值出现在 11:00,其余各处理则出现在 13:00,各处理间峰值差异不明显(图 3, B);方差分析结果表明,巨桉和天竺桂各处理下 P_n 日均值均与 CK 差异不显著(表 3)。

同时,巨桉各处理的 G_s 日变化趋势与 P_n 相似,但仍有所不同,其中 M_2 和 M_3 的峰值出现在 11:00,而 CK 和 M_1 出现在 13:00, M_2 处理的峰值显著高于其余各处理(图 3, C),且 M_2 处理显著增

加了巨桉的 G_s 日均值,比 CK 高出 91.43% (表 3);天竺桂各处理下 G_s 日变化趋势与 P_n 相同,峰值均出现在 13:00, M_3 处理显著减小其 G_s 峰值,且 M_3 日均值显著比 CK 下降 27.47% (图 3, D)。巨桉各处理 C_i 日进程为倒“单峰”曲线,在 15:00 时最低,17:00 时升高,此时 M_1 处理显著低于其余各处理 (图 3, E),与重复测量方差分析结果一致, M_1 处理下 C_i 日均值显著较 CK、 M_2 和 M_3 分别降低 16.67%、22.51% 和 24.53% (表 3);天竺桂各处理的 C_i 日进程总体呈上升趋势,以 17:00 时最高,9:00 和 11:00 时, M_3 处理显著低于其余各处理, M_3 日均值比 CK、 M_1 和 M_2 分别显著下降 17.07%、19.05% 和 30.61% (图 3, F)。巨桉和天竺桂各处理 T_r 日进程均呈单峰曲线,峰值均出现在 13:00

(图 3, G、H); M_2 处理下巨桉和天竺桂的 T_r 日均值显著升高,分别是 CK 的 1.83 和 1.20 倍,而 M_3 处理显著抑制了天竺桂 T_r ,使其日均值较 CK 下降 17.07% (表 3)。

以上结果表明,各浓度 SO_2 胁迫对巨桉和天竺桂某一时间点的 P_n 和各气体交换参数有不同程度的影响,但对 P_n 日均值的影响均不显著 ($P > 0.05$),而对各气体交换参数日均值却有显著影响, M_2 处理显著增加了巨桉和天竺桂的 G_s 、 C_i 和 T_r 日均值(仅天竺桂的 C_i 未达到显著水平), M_3 处理则显著降低天竺桂各气体交换参数日均值。可以看出,不同浓度 SO_2 在不同时间对巨桉和天竺桂光合特性有不同的影响。

表 2 SO_2 胁迫下巨桉和天竺桂幼树光合速率和气体交换参数的变化

Table 2 The photosynthetic rate and gas exchange parameters of *E. grandis* and *C. pedunculatum* seedlings with SO_2 stress (mean \pm SD)

树种 Species	处理 Treatment	净光合速率 P_n $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 G_s $(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 C_i $(\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	蒸腾速率 T_r $(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
巨桉 <i>E. grandis</i>	CK	12.50 \pm 1.34b	0.36 \pm 0.13a	311.14 \pm 19.45a	1.84 \pm 0.41a
	M_1	14.88 \pm 2.51b	0.55 \pm 0.07b	327.84 \pm 8.55a	2.40 \pm 0.13b
	M_2	11.33 \pm 1.43ab	0.28 \pm 0.04a	310.96 \pm 13.41a	1.71 \pm 0.19a
	M_3	10.17 \pm 1.19a	0.69 \pm 0.06c	354.22 \pm 5.19b	3.17 \pm 0.13c
天竺桂 <i>C. pedunculatum</i>	CK	4.37 \pm 0.45b	0.51 \pm 0.14b	374.56 \pm 2.81a	2.21 \pm 0.34b
	M_1	2.92 \pm 0.53a	0.42 \pm 0.11b	379.94 \pm 1.59b	2.09 \pm 0.35b
	M_2	2.72 \pm 0.64a	0.35 \pm 0.04b	379.46 \pm 2.59ab	1.80 \pm 0.12b
	M_3	2.25 \pm 0.33a	0.20 \pm 0.06a	372.40 \pm 17.91a	1.13 \pm 0.26a

注:表中数据为 9:00~11:00 的某一时间点 3 次测定的平均值,同一树种同列不同字母表示处理间在 0.05 水平差异显著(单因素方差分析, LSD 多重比较法)。

Note: Figures in the table are means of three tests made at a point in time from 9:00 am to 11:00 am, different letters in the same column within the same species indicate significant difference among treatments at 0.05 level (One-way ANOVA with LSD test).

表 3 不同浓度 SO_2 胁迫下巨桉和天竺桂幼树净光合速率和气体交换参数日平均值

Table 3 The diurnal means of net photosynthetic rate and gas exchange parameters in the diurnal variation of photosynthesis tests of *E. grandis* and *C. pedunculatum* seedlings under different SO_2 concentrations

树种 Species	处理 Treatments	净光合速率 P_n $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 G_s $(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 C_i $(\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1})$	蒸腾速率 T_r $(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
巨桉 <i>E. grandis</i>	CK	5.30ab	0.105a	224.94b	1.09a
	M_1	4.45ab	0.058a	187.45a	0.66a
	M_2	6.41b	0.201b	241.91b	2.00b
	M_3	3.95a	0.094a	248.37b	1.06a
天竺桂 <i>C. pedunculatum</i>	CK	4.98a	0.091b	215.01b	1.23b
	M_1	4.33a	0.086b	222.55b	1.26b
	M_2	4.85a	0.102c	226.37b	1.47c
	M_3	4.32a	0.066a	193.88a	1.02a

注:表中数值为对光合日变化进行的 5 次测定(9:00~19:00)的平均值,同一树种同列不同字母表示差异显著($\text{one way RMANOVA}, \alpha=0.05$)。

Note: Figures in the table are means of five tests made on the diurnal variation of photosynthesis (9:00~19:00), different letters in the same column within the same species indicate significant difference among treatments ($\text{one way RMANOVA}, \alpha=0.05$).

2.5 SO_2 胁迫对巨桉和天竺桂叶片 S 含量的影响

如图 4 所示, 巨桉和天竺桂幼苗经 SO_2 胁迫后, 各处理叶片 S 含量均显著高于 CK。其中, 巨桉叶片 S 含量随 SO_2 浓度的增加而逐渐升高, 其中的

M_3 处理是 CK 的 2.32 倍; 天竺桂叶片 S 含量随 SO_2 浓度的增加先上升后下降, 并在 M_2 处理下达到最大值, 此时达到 CK 的 2.48 倍。这说明, 巨桉和天竺桂吸收 SO_2 后, 在达到一定阈值之前, 其体

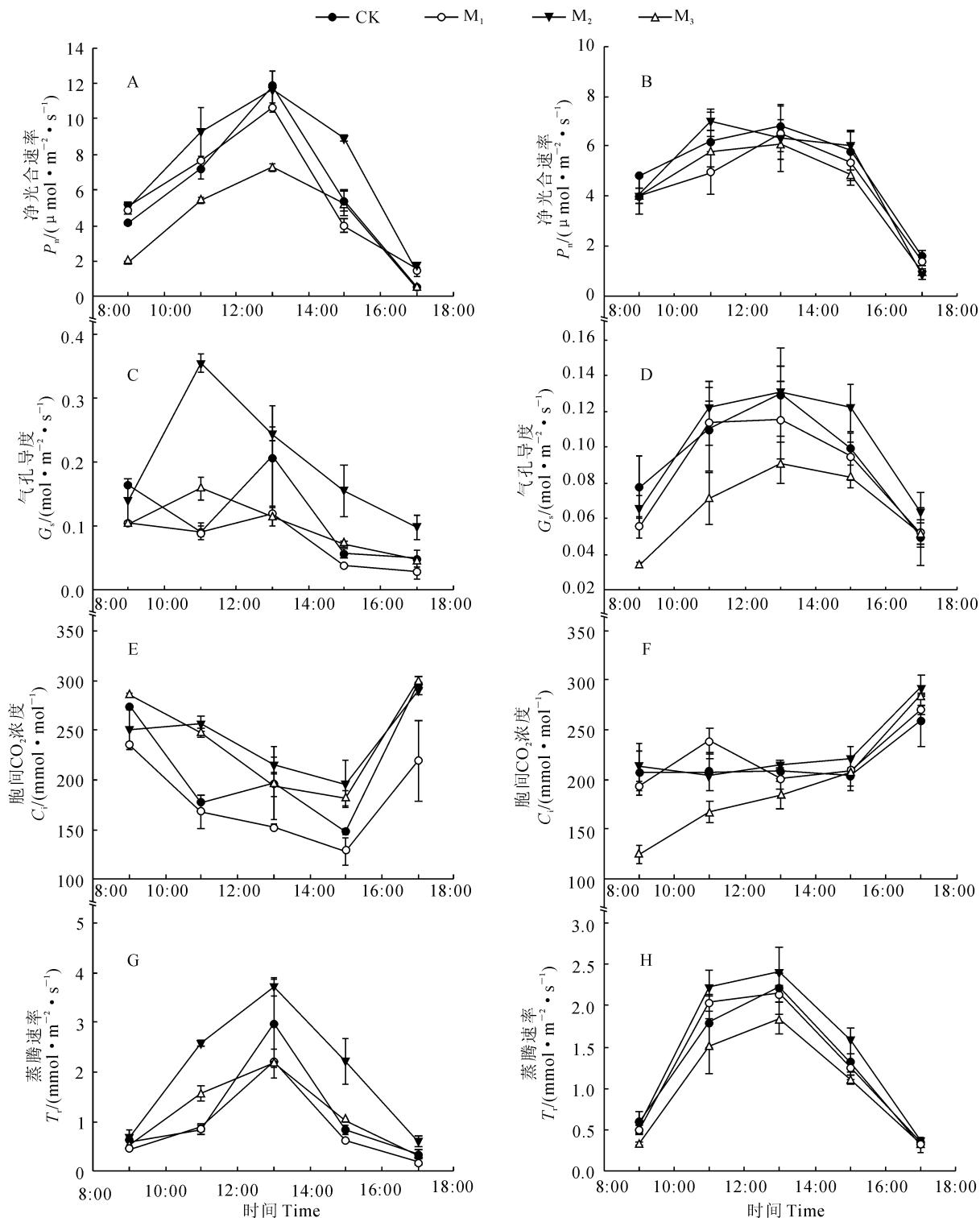


图 3 不同浓度 SO_2 下巨桉(A、C、E、G)和天竺桂(B、D、F、H)幼树净光合速率和气体交换参数的日变化

Fig. 3 The daily variation of P_n and diurnal change of gas exchange parameters of *E. grandis*(A, C, E, G) and *C. pedunculatum*(B, D, F, H) seedlings under different SO_2 concentrations

内 S 含量会不断增加,而当 S 含量达到其阈值时,叶片对 SO_2 吸收可能会下降,如图 4 中天竺桂。

2.6 叶片 S 含量与各光合生理参数之间的相关性分析

为了研究巨桉和天竺桂叶片 S 含量的变化主要影响哪些光合参数,以及叶片光合速率的变化主要受哪些参数的影响,对所测数据进行了相关性分析,各相关系数见表 4。可以看出,巨桉幼苗叶片的叶绿素 b 含量与 S 含量之间呈显著负相关关系($r = -0.954$),其叶绿素 a 含量与 S 含量的相关系数 $r = -0.905$,但不显著,而天竺桂叶绿素含量与 S 含量之间的相关关系均不显著,这说明叶片 S 含量的变化对巨桉叶绿素含量的影响较大,对天竺桂叶绿素含量却无显著影响。相关分析还发现,巨桉和天竺桂叶片 P_n 均与其 S 含量呈负相关关系,相关系数分别为 -0.681 和 -0.856 ;巨桉 P_n 与叶绿素 a、叶绿素 b 和 AQY 等正相关,与 LSP 呈显著正相关($r = 0.977$),与 $P_{n\max}$ 呈极显著正相关($r = 0.990$),而天竺桂 P_n 则与 G_s 、 T_r 、LSP 和 AQY 等正相关,其中与 AQY 的相关性达到显著水平($r = 0.951$),表明巨桉 P_n 的变化主要受其可利用的光照强度范围的影响,也在一定程度上受到叶绿素和 AQY 等的影响,而天竺桂 P_n 则主要受 AQY 的影响,与气孔变化及可利用光照强度范围等也有一定关系。

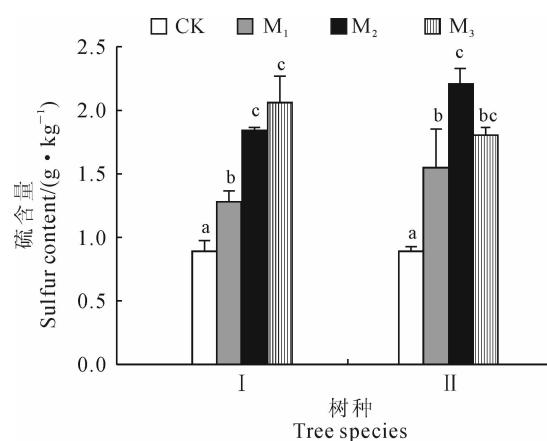


图 4 不同浓度 SO_2 胁迫下巨桉(I)和天竺桂(II)幼树叶片 S 含量

Fig. 4 The sulfur contents in leaves of *E. grandis* (I) and *C. pedunculatum* (II) seedlings under different SO_2 stress levels

3 讨 论

叶绿体被认为是 SO_2 进入细胞后的首要攻击目标^[24],因此 SO_2 胁迫可能对植物叶绿素含量产生

影响。叶绿素在光合原初反应过程中起着关键作用,其含量的变化往往与叶片的生理活性、植物对环境的适应性和抗逆性有关^[25]。本研究中巨桉叶绿素含量在 SO_2 处理下降低,可能是 SO_2 进入细胞后形成了 HSO_3^- ,其裂解出的 H^+ 从叶绿素分子的吡咯环上置换出 Mg^{2+} ,从而使叶绿素转变成了脱镁叶绿素^[26-27]。多数研究均表明,大气污染会降低植物的叶绿素含量^[28-29]。但是,本研究发现天竺桂叶绿素含量在 SO_2 胁迫下升高,可能是 S 元素有利于其叶绿素合成的缘故,因为叶片吸收的 S 元素可同化为胱氨酸、半胱氨酸和蛋氨酸等含硫氨基酸,而这些氨基酸几乎是所有蛋白质的构成成分,因此有利于色素蛋白的合成,且叶绿素分子 V 环的形成必须由蛋氨酸提供甲基^[30];另外,天竺桂可能对 SO_2 胁迫产生了积极的响应,增加其叶绿素含量,可以一定程度地提高净光合速率,促进植物细胞进行 SO_3^{2-} 的解毒^[31]。温学等^[32]试验中,竹节树(*Carallia brachiata*)、毛黄肉楠(*Actinodaphne pilosa*)、山茶(*Camellia japonica*)和幌伞枫(*Heteropanax fragrans*)等植物的叶绿素含量在 SO_2 污染条件下也表现为上升。巨桉经 SO_2 胁迫后,叶绿素 a/b 值显著增加,说明 SO_2 对巨桉叶绿素 b 的破坏程度大于叶绿素 a,可能的机制是 SO_2 破坏了光系统 II (PS II) 的捕光色素蛋白复合物(LHCP),而 LHCP 是叶绿体中唯一含有叶绿素 b 的色素蛋白复合物^[33]。 SO_2 胁迫下巨桉叶绿素含量显著下降,而天竺桂叶绿素含量普遍上升,从一个侧面反映了天竺桂对 SO_2 胁迫的抗性较巨桉强。该课题另一同期研究发现巨桉在 SO_2 胁迫进行到一定时间后叶片出现细小烟斑,并逐渐扩大,而天竺桂叶片在整个试验过程中均未观察到受伤病斑;天竺桂叶片中负责活性氧清除的各种酶活性普遍高于巨桉^[34]。二者相互印证表明天竺桂对 SO_2 胁迫确实具有较巨桉强的抗性。

一般认为 SO_2 主要通过气孔进入植物细胞^[35-36],因此, SO_2 可以通过影响 G_s 、 C_i 和 T_r 等气孔因子来影响植物的光合作用。理论上,胁迫下植物应尽量开放气孔,以吸收更多的 CO_2 ^[37],加强光合作用。但是,气孔开放程度越大,蒸腾散失的水分和吸入的 SO_2 也越多,对植物的伤害更大。因此,植物为减小伤害、适应胁迫环境,会调节气孔至适当开度以减少 SO_2 的吸入,同时维持 CO_2 的吸收和固定。黎明等^[38]、Hao 等^[39]和张卫强等^[40]研究表明, SO_2 胁迫下植物 G_s 会有所下降, C_i 则升高。在本

表 4 叶片 S 含量与光合生理参数之间的相关系数
Table 4 Correlation coefficient between the sulfur contents in leaves and the photosynthetic physiological parameters

树种 Species	指标 Parameter	S 含量 Sulfur content	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	最大净光合速率 P_{max}	表观量子效率 AQY	暗呼吸速率 R_d	光补偿点 LCP	光补偿点 LCP
<i>E. grandis</i>	叶绿素 a Chl a	-0.905														
	叶绿素 b Chl b	-0.954*	0.990**													
	净光合速率 P_n	-0.681	0.818	0.776												
	气孔导度 G_s	0.362	-0.562	-0.530	-0.089											
	胞间 CO_2 浓度 C_i	0.590	-0.778	-0.749	-0.356	0.957*										
	蒸腾速率 T_r	0.511	-0.713	-0.680	-0.279	0.980*	0.995**									
	最大净光合速率 P_{max}	-0.767	0.891	0.858	0.990*	-0.200	-0.466	-0.388								
	表观量子效率 AQY	-0.673	0.911	0.859	0.679	-0.792	-0.922	-0.893	0.753							
	暗呼吸速率 R_d	0.362	0.066	-0.073	0.264	-0.281	-0.241	-0.279	0.209	0.385						
	光补偿点 LCP	0.905	-0.638	-0.737	-0.415	0.093	0.292	0.212	-0.497	-0.308	0.720					
<i>C. pedunculatum</i>	光饱和点 LSP	-0.644	0.854	0.793	0.977*	-0.266	-0.503	-0.440	0.977*	0.797	0.410	-0.312				
	叶绿素 a Chl a	0.070														
	叶绿素 b Chl b	0.127	0.972*													
	净光合速率 P_n	-0.856	-0.574	-0.594												
	气孔导度 G_s	-0.688	-0.675	-0.777	0.894											
	胞间 CO_2 浓度 C_i	0.348	-0.495	-0.636	-0.070	0.370										
	蒸腾速率 T_r	-0.556	-0.688	-0.816	0.784	0.979*	0.549									
	最大净光合速率 P_{max}	-0.525	-0.661	-0.802	0.742	0.964*	0.593	0.997**								
	表观量子效率 AQY	-0.727	-0.707	-0.772	0.951*	0.985*	0.243	0.934	0.907							
<i>E. camaldulensis</i>	暗呼吸速率 R_d	-0.283	-0.797	-0.915	0.614	0.887	0.743	0.954*	0.959*	0.828						
	光补偿点 LCP	0.176	-0.686	-0.811	0.174	0.570	0.965*	0.716	0.745	0.468	0.883					
	光饱和点 LSP	-0.795	-0.411	-0.557	0.839	0.949	0.291	0.928	0.909	0.777	0.449					

Note: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

研究中,天竺桂 G_s 随 SO_2 浓度的增加而下降, C_i 则在 SO_2 胁迫下显著升高, 这与以上研究结果一致; 但巨桉在 SO_2 胁迫下 G_s 和 C_i 均有所增大。这表明不同植物在接触 SO_2 时气孔响应不同, 天竺桂在接触 SO_2 时, 减小气孔开度, 以减少 SO_2 的吸入, 从而减轻 SO_2 对细胞的伤害, 这也是大多数植物所采用的响应方式; 而巨桉在受到 SO_2 刺激时, 可能因为进入细胞的 SO_2 导致细胞内离子浓度发生变化而使气孔开放, 以便于吸入更多的 CO_2 。Haworth 等^[41] 也发现 SO_2 对植物气孔有一定的促进作用, 廖凌娟等^[42] 也发现生长在交通尾气污染环境下的山杜英(*Elaeocarpus sylvestris*) G_s 提高。

另外, SO_2 进入到植物细胞内后, 可通过光合色素和表观量子效率等非气孔因素来影响光合作用。本研究表明低浓度的 SO_2 胁迫促进了巨桉光合作用。原因可能是 AQY、LSP 和 C_i 的升高补偿了巨桉叶绿素含量的损失、 R_d 的上升而引起的呼吸消耗, 以及由于 LCP 的增加而降低的对弱光的利用率。因为 AQY 升高表明巨桉增强了对光的利用能力, LSP 的增加也表明巨桉对光照的适应性增强^[43]。在李成等^[37] 的研究中, 朴树(*Celtis sinensis*) 和七叶树(*Aesculus chinensis*) 经较低浓度的 SO_2 胁迫后, P_n 也上升了, 与本研究结果一致。当 SO_2 浓度升高到一定程度时, 巨桉叶绿素、AQY 和 LSP 均下降, 但 R_d 和 LCP 仍相对于 CK 上升, 使得巨桉光适应能力降低, 而消耗却在增加, 因此巨桉 P_n 显著下降。同样, 天竺桂在 SO_2 胁迫下 AQY 和 LSP 显著下降, 使其对光照的适应能力降低, 从而导致 P_n 受到抑制。许多研究也表明较高浓度的 SO_2 抑制了植物的光合作用^[37,39,44]。可以看出, SO_2 可通过对叶绿素、AQY、 R_d 、LCP 和 LSP 的影响来影响植物的光合作用。高浓度 SO_2 之所以抑制植物光合作用, 主要是因为植物体内 SO_2 的增加超过了植物自身的解毒作用, 导致植物细胞组织酸化、胞内亚硫酸氢盐和亚硫酸盐含量增加及 SO_2 氧化为硫酸盐过程中自由基的积累^[45-48], 破坏了与植物光合作用相关的酶的活性^[47], 影响 CO_2 同化速率、光电子传递速率及量子效率等^[44,49-50], 从而使光合作用受到

抑制。

植物光合速率的日变化受环境条件和自身生理活性的影响, 一般分为“单峰”曲线和“双峰”曲线两种, 双峰型曲线的植物种类具有光合“午休”现象^[51]。本研究中两种植物的光合日变化均呈“单峰”曲线, 没有明显的“午休”现象。本研究发现高浓度 SO_2 胁迫明显降低了巨桉 P_n 的峰值, 而对天竺桂的影响则较小(图 3), 表明了高浓度 SO_2 对巨桉光合作用的抑制作用较天竺桂明显。本研究还发现, 幼树叶片 C_i 在 15:00 以后迅速增加, 唐源江等^[51] 及王臣等^[52] 的研究也有类似的结果。可能的原因是光照的减弱致使胞内 CO_2 同化减少, 但呼吸放出的 CO_2 仍保持不变。当然, 这也可能与空气 CO_2 浓度的变化有关。根据 Farquhar 等^[53] 的观点, 导致 P_n 降低的因素包括气孔限制和非气孔限制因素两种, 气孔限制引起的 P_n 降低表现为 C_i 和 G_s 降低; 而非气孔限制引起的 P_n 降低则伴随着 C_i 和 G_s 的升高。本研究中, 巨桉和天竺桂光合日变化中, P_n 下降时, G_s 表现为下降, 但 C_i 却是上升(图 3), G_s 和 C_i 没有表现为一致上升或下降, 因此不能判断导致 P_n 降低的因素具体是气孔限制还是非气孔限制因素。

综上所述, 巨桉经低浓度 SO_2 胁迫后, G_s 、 C_i 、AQY 和 LSP 显著升高, 巨桉光合作用得到促进; 而高浓度 SO_2 胁迫下, 巨桉叶片细胞受到了 SO_2 的伤害, 表现为叶绿素含量、AQY 和 LSP 显著下降, 而 LCP 升高, 使得巨桉可利用的光照范围缩小, 光合能力下降。天竺桂在接触 SO_2 后, 细胞受 SO_2 的伤害较小, 但对光能的利用能力受到了影响, 表现为 G_s 、AQY 和 LSP 下降, 致使其对光的利用能力下降, 因此光合作用受到抑制。综合各项指标, 表明巨桉能适应较低浓度的 SO_2 胁迫, 但在高浓度 SO_2 胁迫时巨桉叶片受到严重伤害, 而天竺桂受伤害较小, 表现出较高的抗 SO_2 特性。可能是因为天竺桂厚实而光滑的硬革质叶片可以减少 SO_2 的吸附, 且具有较稳定的渗透调节系统, 活性氧清除机制也较巨桉强^[34]。

参考文献:

- [1] LANG C, POPKO J, WIRTZ M. Sulphite oxidase as key enzyme for protecting plants against sulphur dioxide[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(4): 447–455.
- [2] 中华人民共和国环境保护部. 2011 年中国环境状况公报[R/OL]. <http://www.mep.gov.cn/gzfw/xzxw/wdxz/201206/P020120613514213036579.pdf>

[3] SONG G J(宋国君), QIAN W T(钱文涛), MA B(马本), *et al.* Preliminary evaluation on the policies of acid rain control in China[J]. *China Population, Resources and Environment*(中国人口·资源与环境), 2013, 23(1): 6—12(in Chinese).

[4] RYDVAL M, WILSON R. The impact of industrial SO₂ pollution on north Bohemia conifers[J]. 2012, 223(9): 5 727—5 744.

[5] DE KOK L J, CASTROL A, DURENKAMP M, *et al.* Sulphur in plant physiology[C]. Proceedings No 500, York, The International Fertiliser Society, 2002: 1—26.

[6] DE KOK L J, CASTROL A, DURENKAMP M, *et al.* Pathways of plant sulfur uptake and metabolism—an overview[M]// HNUG E, DE KOK L J. Institute of Plant Nutrition and Soil Science. Federal Agricultural Research Centre, Braunschweig, 2005: 5—14.

[7] YU SH W(余叔文). Sulfur dioxide damage to plants and plant resistance against sulfur dioxide[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), 1983, (3): 7—14(in Chinese).

[8] THOMAS M D, HILL G R. Relation of sulfur dioxide in the atmosphere to photosynthesis and respiration of alfalfa[J]. *Plant Physiology*, 1937, 12(2): 309—383.

[9] TANG SH Y(唐述虞). The preliminary determination of net photosynthetic intensity on SO₂ polluted plants[J]. *Environmental Pollution and Control*(环境污染防治), 1983, (5): 4—9(in Chinese).

[10] SAMUEL B M, RONALD K M. Effects of SO₂ and O₃ on allocation of ¹⁴C-labeled photosynthesis in *Phaseolus vulgaris*[J]. *Plant Physiology*, 1983, 73(3): 630—635.

[11] WU L Y(吴丽英), WANG X X(王晓霞), CHEN D J(陈德金), *et al.* A study on effects of sulfur dioxide on photosynthesis and respiration of crops[J]. *Agro-environmental Protection*(农业环境保护), 1989, 8(2): 9—12(in Chinese).

[12] SONJA V J, WOLFGANG B, ULRICH H. Inhibition of photosynthesis, acidification and stimulation of zeaxanthin formation in leaves by sulfur dioxide and reversal of these effects[J]. *Planta*, 1993, 191(3): 365—376.

[13] LARCHER W. *Physiological plant ecology; Ecophysiology and stress physiology of functional groups*[M]. Heidelberg, 2003.

[14] NIEBOER E, RICHARDSON D H S, PUCKETT K J, *et al.* Effect of air pollutants on plants[M]. CAMBRIDGE U K. Cambridge University Press, 1976.

[15] CEROVIC Z G, KALEZIC R, PLESNICAR M. The role of photophosphorylation in SO₂ and SO₂³⁻ inhibition of photosynthesis in isolated chloroplasts[J]. *Planta*, 1982, 156(3): 249—254.

[16] MOURIOUX G, DOUCE R. Sulfate transport across the limiting double membrane or envelope of spinach chloroplasts[J]. *Biochimie*, 1979, 61(11/12): 1 283—1 292.

[17] WANG L H(王丽华), LI X(李西), LIU W(刘尉), *et al.* A study on resistance and purifying ability of SO₂ on four warm-season turfgrasses[J]. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 2013, 22(1): 225—233(in Chinese).

[18] CHEN X H(陈小红), HU T X(胡庭兴), LI X W(李贤伟), *et al.* Growth survey and development prospect of *Eucalyptus grandis* in Sichuan Province[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*(四川林业科技), 2000, 21(4): 23—26(in Chinese).

[19] WANG ZH SH(王中生). Lauraceae ornamental tree resources and landscape applications[J]. *Chinese Wild Plant Resources*(中国野生植物资源), 2001, 20(4): 31—34(in Chinese).

[20] WU X H(吴秀华), HU T X(胡庭兴), YANG W Q(杨万勤), *et al.* Effects of *Eucalyptus grandis* leaf litter decomposition on the growth and photosynthetic characteristics of *Cichorium intybus*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2012, 23(1): 1—8(in Chinese).

[21] 熊庆娥. 植物生理学实验教程[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003.

[22] Forest Soil Research Section of Forest Research Institute in Chinese Academy of Forestry(中国林业科学研究院林业研究所森林土壤研究室)LY/T 1270-1999 Determination of total silica, iron, aluminium, calcium, magnesium, potassium, sodium, phosphorus, sulphur, manganese, copper and zinc in forest plant and forest floor[S]. Beijing: Standards Press of China, 1999.

[23] YE Z P(叶子飘), YU Q(于强). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2008, 32(6): 1 356—1 361(in Chinese).

[24] NOUCHI I. Responses of whole plants to air pollutions[M]// Air Pollution and Plant Biotechnology, Springer, Japan, 2002: 3—39.

[25] SU X(苏行), HU D Q(胡迪琴), LIN ZH F(林植芳), *et al.* Effect of air pollution on the chlorophyll fluorescence characters of two afforestation plants in Guangzhou[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*(植物生态学报), 2002, 26(5): 599—604(in Chinese).

[26] SWANNAPINUNT W, KOZLOWSKI T T. Effect of sulphur dioxide on transpiration, chlorophyll content, growth and injury in young seedlings of woody angiosperms[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1980, 10(1): 178—181.

[27] SHIMAZAKI K I, SAKAKI T, KONDO D, *et al.* Active O₂ participation in chlorophyll destruction and lipid peroxidation in SO₂ fumigated leaves of spinach[J]. *Plant Cell Physiol.*, 1980, 21(8): 1 193—1 204.

[28] SAQUIB M. Effect of coal smoke pollution on the biomass and chlorophyll pigments of *Brassica juncea*[J]. *Ecoprint*, 2008, 15: 1—6.

[29] LIU N, PENG C L, LIN Z F, *et al.* Changes in photosystem II activity and leaf reflectance features of several subtropical woody plants under simulated SO₂ treatment[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(11): 1 274—1 286.

[30] SU D M(苏冬梅), LIAO Y F(廖飞勇). The effect of low concentration of SO₂ on the content of chlorophyll and carotenoid and chloro-

phyll fluorescence in *Chrysanthemum* sp. leaves[J]. *Journal of Central South Forestry University*(中南林学院学报),2005,25(6):70—74(in Chinese).

[31] GUAN L L(关岚岚), LIU N(刘楠), WEI Q(韦强), et al. Responses of chlorophyll fluorescence to simulated SO₂ pollution in eight liana species in south China[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报),2008,16(2):95—103(in Chinese).

[32] WEN X(温学), KONG G H(孔国辉), PENG CH L(彭长连), et al. Air pollution monitoring by plants and plant resistance[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报),2003,11(4):348—357(in Chinese).

[33] LI Y H(李彦慧), MENG Q R(孟庆瑞), LI X Y(李向应), et al. Contents of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence parameters in *Prunus cerasifera* var. *atropurpurea* leaves under SO₂ stress[J]. *Aeta Scientiae Circumstantiae*(环境科学学报),2008,28(11):2 236—2 242(in Chinese).

[34] LIU D(刘丹), CHEN B J(陈保军), YANG Y G(杨永贵), et al. Resistant physiological responses of four species of young trees to sulfur dioxide stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2013,33(12):2 441—2 450(in Chinese).

[35] RENNENBERG H, POLLE A. Metabolic consequences of atmospheric sulphur influx into plants[M]//Plant Responses to the Gaseous Environment, Springer, Netherlands, 1994:165—180.

[36] HÄNSCH R, LANG C, RENNENBERG H, et al. Significance of plant sulfite oxidase[J]. *Plant Biology*, 2007, 9:589—595.

[37] LI CH(李成), HU D M(胡丁猛). Responses of ten landscaping tree species to SO₂[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2006,26(2):407—411(in Chinese).

[38] LI M(黎明), MA H CH(马焕成), LI F X(李复秀), et al. Effects of urban air pollution on air exchange behavior and chlorophyll fluorescence in leaves of *Parakmeria yunnanensis* seedlings[J]. *Journal of Northwest Forestry University*(西北林学院学报),2005,20(2):46—50(in Chinese).

[39] HAO L, WANG Y, XU J, et al. Role of endogenous salicylic acid in *Arabidopsis* response to elevated sulfur dioxide concentration[J]. *Biologia Plantarum*, 2011, 55(2):297—304.

[40] ZHANG W Q(张卫强), GAN X H(甘先华), YIN Z Y(殷祚云), et al. Effects of SO₂ stress on eco-physiological characteristics of garden plant seedlings[J]. *Research of Soil and Water Conservation*(水土保持研究),2012,19(6):247—253(in Chinese).

[41] HAWORTH M, ELLIOTT-KINGSTON C, GALLAGHER A, et al. Sulphur dioxide fumigation effects on stomatal density and index of non-resistant plants: Implications for the stomatal palaeo-[CO₂] proxy method[J]. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2012, 182(5):44—54.

[42] LIAO L J(廖凌娟), CAO H L(曹洪麟), WU L F(吴林芳), et al. Effects of auto-exhaust pollution on four native ornamental trees: stomatal and photosynthetic responses[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*(热带亚热带植物学报),2011,19(5):446—452(in Chinese).

[43] DONG ZH X(董志新), HAN Q F(韩清芳), JIA ZH G(贾志宽), et al. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO₂ concentration in different alfalfa varieties[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),2007,27(6):2 272—2 278(in Chinese).

[44] GIMENO C, DELTORO V I. Sulphur dioxide effects on cell structure and photosynthetic performance in the liverwort *Frullania dilatata* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2000, 78(1):98—104.

[45] KONDO N. Uptake, metabolism, and detoxification of sulfur dioxide[M]//Air Pollution and Plant Biotechnology, Springer, Japan, 2002: 179—199.

[46] PDANZ H, MARTINOIA E, LANGE O L, et al. Flux of SO₂ into leaf cells and cellular acidification by SO₂[J]. *Plant Physiology*, 1987, 85(4):928—933.

[47] YAMAGUCHI M, WATANABE M, TABE C, et al. Effects of sulfur dioxide on growth and net photosynthesis of six Japanese forest tree species grown under different nitrogen loads[J]. *Trees*, 2012, 26(6):1 859—1 874.

[48] BETSY M. Suffocating trees[J]. *New Scientist*, 2002, 174:11.

[49] ADAMS III W W, WINTER K, LANZL A. Light and the maintenance of photosynthetic competence in leaves of *Populus balsamifera* L. during short-term exposures to high concentrations of sulfur dioxide[J]. *Planta*, 1989, 177(1):91—97.

[50] SWANEPOEL J W, KRÜGER G H J, VAN HEERDEN P D R. Effects of sulphur dioxide on photosynthesis in the succulent *Augea capensis* Thunb[J]. *Journal of Arid Environments*, 2007, 70(2):208—221.

[51] TANG Y J(唐源江), RUAN ZH P(阮志平). Photosynthetic dynamic variation and its relationship with the eco-physiological factors in *Caryota urens* and *Caryota mitis*[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2012,32(5):995—1 001(in Chinese).

[52] WANG CH(王臣), YU M K(虞木奎), ZHANG C(张翠), et al. Studies on photosynthetic characteristics of three clones of *Catalpa bungei* under various salt stress[J]. *Forest Research*(林业科学研究),2010,23(4):537—543(in Chinese).

[53] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1):317—345.