

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2015-0160

胡月,张倩,孙东彬,孙雨薇,张秀丽,孙广玉.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.
HU Yue,ZHANG Qian,SUN Dong-bin,SUN Yu-wei,ZHANG Xiu-li,SUN Guang-yu.Effects of simulated acid rain on diurnal changes of mulberry (*Morus alba*) photosynthesis[J].Pratacultural Science,2015,32(11):1862-1870.

模拟酸雨对桑树叶片光合日变化的影响

胡月,张倩,孙东彬,孙雨薇,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:以桑树(*Morus alba*)为材料,研究了桑树叶片气体交换参数的日变化对不同 pH 模拟酸雨的响应特点,旨在揭示酸雨对植物光合生产力的影响机制。结果表明,无酸雨处理(CK)的桑树叶片净光合速率的日变化,出现明显的“光合午休”现象,而模拟酸雨处理却明显提高了桑树叶片午休期间的净光合速率。在“光合午休”期间,CK 的气孔导度和气孔限制值下降,而胞间 CO₂ 浓度升高,经相关性分析,此时净光合速率与胞间 CO₂ 浓度呈显著负相关($P < 0.01$),说明此时净光合速率下降可能是由 CO₂ 同化受到抑制导致的,而各模拟酸雨处理下的相应参数的变化趋势与 CK 相同,其中胞间 CO₂ 浓度低于 CK,而气孔导度值高于 CK,说明模拟酸雨处理可促进桑树叶片光合午休期间的气孔开度和 CO₂ 同化。大气温度与蒸腾速率、叶面饱和水汽压亏缺均呈显著正相关,而与大气相对湿度呈显著负相关,在光合午休期间,大气相对湿度接近全天最低值,说明桑树叶片 CO₂ 同化受到抑制的主要原因在于水分的匮乏,pH ≥ 4.5 模拟酸雨各处理的蒸腾速率、气孔限制值和叶面饱和水汽压亏缺都高于 CK,而水分利用效率与 CK 差异不显著($P > 0.05$),说明模拟酸雨可促进桑树叶片光合作用过程的水分供应。pH 3.5 模拟酸雨处理的光合日同化量、日均净光合速率和气孔导度均显著低于 CK($P < 0.05$),而 pH 4.5 和 pH 5.6 处理中的相应参数值均高于 CK。以上结果说明,pH ≥ 4.5 的模拟酸雨对桑树光合作用具有明显促进作用,在酸雨轻度污染区域,可将桑树作为退耕还林和园林绿化植物用以吸收大气中的 SO₂ 或氮氧化物,以适应或减轻大气酸雨污染。

关键词:光合日变化;光合午休;光抑制;大气污染

中图分类号:Q945.11 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0629(2015)11-1862-09*

Effects of simulated acid rain on diurnal changes of mulberry (*Morus alba*) photosynthesis

HU Yue, ZHANG Qian, SUN Dong-bin, SUN Yu-wei, ZHANG Xiu-li, SUN Guang-yu

(College of Life Science, Northeast Forest University, Harbin 150040, China)

Abstract: In the present study, the response characteristics of gas exchange parameters for the diurnal variation of the mulberry leaf to simulated acid rain with different pH have been studied to reveal the mechanism and the effects of simulated acid rain on plant photosynthetic productivity. The results showed that net photosynthesis rate (P_n) present obviously photosynthetic depression at midday in treatment of CK (no acid rain), while three treatments of simulated acid rain could increase P_n at midday. During photosynthetic noon-break, stomatal conductance (G_s) and stomatal limitation value (L_s) decreased, but the intercellular CO₂ concentration (C_i) increased, the results of correlation analysis showed that P_n and C_i was sig-

* 收稿日期:2015-03-23 接受日期:2015-06-23
基金项目:东北林业大学大学生创新训练项目(20141022516);国家青年基金(31300506);黑龙江省自然科学基金重点项目(ZD201105);国家林业局国家级项目(2010G29,2011G32);东北林业大学学术名师支持计划
第一作者:胡月(1994-),女,山西大同人,在读本科生,主要研究方向为植物生理学。E-mail:354716034@qq.com
通信作者:张秀丽(1980-),女,吉林舒兰人,讲师,博士,主要研究方向为植物生理的分子生物学。E-mail:xlz619@yeah.net

nificantly negative correlation, which indicated that CO_2 assimilation have been inhibited. The corresponding parameters under acid rain treatments showed similar change trends with CK excepted with that the C_i was lower than that of CK, and G_s was higher than CK, indicating that the simulated acid rain treatments could promote stomatal opening and CO_2 assimilation of mulberry leaf during midday depression. Atmospheric temperature (T) significantly positively correlated with leaf saturation water vapor pressure deficit (V_{pd}) and transpiration rate (T_r), respectively. However, there was significant negative correlation between T and atmospheric relative humidity (RH). Meanwhile, the value of RH was near the minimum value during midday depression of photosynthesis, which indicated that CO_2 assimilation inhibition most come from water shortage. While T_r , G_s and L_s in treatments of simulated acid rain with $\text{pH} \geq 4.5$ were higher than that of CK, and the water use efficiency (WUE) in simulated acid rain had no significant difference with CK which indicated that simulated acid rain could promote mulberry leaf intercellular water supplying. In treatments of simulated acid rain with pH 3.5, the photosynthetic assimilation total (P_T), average P_n and G_s were significantly lower than that of CK, while the corresponding parameters of pH 5.6 and pH 4.5 were higher than that of CK. These results suggested that treatments of simulated acid rain with $\text{pH} \geq 4.5$ had significant promoting effects on the photosynthesis of mulberry. In the region with mild acid rain pollution, the mulberry could be employed as plants for returning farmland to forest and landscape to absorb atmospheric SO_2 and nitrogen oxides and adapt or lighten the atmosphere of acid rain pollution.

Key words: diurnal variation of photosynthesis; photosynthetic noon-break; photoinhibition; atmospheric contamination

Corresponding author: ZHANG Xiu-li E-mail: xlz619@yeah.net

由工业化生产和人类活动而产生的 SO_2 和 NO_x , 在大气或水滴中转化为硫酸和硝酸所致 $\text{pH} < 5.6$ 的酸化雨、雪、雾和露等统称为酸雨^[1]。酸雨是当今全球三大环境问题之一^[2], 而中国是目前世界上继欧洲和北美之后出现的第三大酸雨覆盖区域, 据统计中国境内受污染的地区约占国土总面积的 40%^[3], 近年来随着我国经济的发展, 受酸雨影响的面积逐年扩大, 酸雨危害越来越严重。在今后相当长时间内, 酸雨和环境酸化问题仍将继续存在, 控制酸雨和全球酸化是人类走向持续发展进程中必须解决的一个重大环境问题^[2]。 SO_4^{2-} 和 NO_3^- 比值通常用来表征酸雨的类型^[4], 检测发现东北地区的比值为 2.5 左右, 黑龙江省近年来的变化不大, 为 1.3 左右, 属于混合型^[5], 但酸雨的 pH 值不到 5 且逐年降低^[6]。酸雨对植物的影响是多方面的, 从植物的形态结构^[7]、生长发育^[8]和光合生理生态^[9], 到植物的体内生化代谢^[10], 均具有明显的影响。一方面, 植物对不同酸雨类型或不同 pH 酸雨的响应特性有所不同, 较低 pH 酸雨会抑制植物的生长发育, 而较高 pH 对植物具有促进作用^[11]; 另一方面, 不同植

物之间对酸雨的响应不同, 物种之间存在明显差异^[12-13]。因此, 人们试图通过比较植物对酸雨的抵抗能力筛选对酸雨具有抗性的植物, 还有一部分研究立足于利用植物吸收大气中 SO_2 或 NO_x , 以减轻酸雨的危害。桑树 (*Morus alba*) 是我国重要的经济树种之一, 其叶可作为蚕和牲畜饲料, 根皮可入药, 其果营养丰富可开发为功能保健品, 同时又具有极强的环境适应能力, 是退耕还林、修复荒地及城市绿化中的先锋树种之一^[14], 国家“东桑西移, 南桑北移”工程及优惠政策的实施, 加快了北方寒冷地区桑树开发利用, 尤其是作为新型的高蛋白饲料源^[15], 有关饲料桑的栽培管理的生理机制的研究越来越受到人们的重视。目前, 人们开展了低温^[16]、弱光^[17]、强光^[18]、干旱^[19-20]和盐碱^[21]等我国北方常见的逆境因子对于桑树生长及光合特性影响的相关研究, 其结果均表明, 桑树具有广泛的适应性。植物光合作用日变化是植物生产过程中物质积累的主要生理过程, 也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段。本研究分析东北地区可能发生的酸雨沉降对桑树光合日变化的影响, 以期揭示桑树光合

作用对大气酸雨沉降的响应生理机制提供基础数据,为桑树进一步向内陆地区大面积种植及开发的经营管理提供科学资料。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

供试“秋雨桑”为一年生实生桑苗,由黑龙江省蚕业研究所提供,试验于 2014 年 4 月 28 日在东北林业大学日光温室的酸雨棚中进行,为排除所用培养土之间差异的影响,将培养土均匀混合后再装盆,为确保试验材料的相对一致性,移栽前对桑苗进行修剪,主茎和主根长度分别保留 3 cm,幼苗移栽到的培养钵(15 cm×18 cm)中,每钵定植 3 株,共 25 钵。待供试苗木长到 30~40 cm,即 2014 年 6 月初,选择长势相对一致的 20 钵进行模拟酸雨处理。

1.2 试验处理

根据黑龙江酸雨检测分析资料^[5],SO₄²⁻和 NO₃⁻比值为 1.3,利用硫酸和硝酸配制酸雨母液,配制电解质母液的主要盐离子浓度(mg·L⁻¹)分别为 NaF:31.46, KCl:26.28, CaCl₂:74.91, MgSO₄:171.28 和 NH₄Cl:82.27,用稀释 1 000 倍的电解质母液(CK),将酸雨母液稀释成 pH 分别为 3.5(重度)、4.5(中度)、5.6(轻度)的酸雨,每个处理 5 次重复,每重复包含 3 株桑苗。在室外设有接收自然降雨的装置,雨后立即计算降雨量,根据实际降雨量喷施桑树,为排除酸雨对桑树根系的影响,喷施酸雨时用塑料布将盆体覆盖,考虑气孔分布因素,同时对桑叶片正反面喷施酸雨。喷淋从 6 月初开始,持续 3 个月,总计降雨量 360 mm,高于黑龙江省自有气象记录以来的夏季平均降雨量 345 mm^[22],于 8 月末进行光合日变化的测定,测定时间为 06:00—18:00 每 2 h 测定一次,为减少因测定时间引起的误差,每个测定时间提前 15 min 开始测定,并且每一处理的 5 次重复采用首尾相接的循环测定方法进行。

1.3 测定项目和方 法

光合日变化测定:选取长势较均匀一致的桑树苗,其主干自上向下第 4 片完全展开叶,利用 Li-6400 便携式光合仪(LiCOR inc, USA)测定光合气体交换参数:诸如净光合速率(P_n),蒸腾速率(T_r),气孔导度(G_s),胞间 CO₂ 浓度(C_i),同时记录大气

温度(T),光合有效辐射(PAR),大气 CO₂ 浓度(C_a)和大气湿度(RH)等环境因子的变化。并利用公式:

$$L_s = 1 - C_i / C_a,$$

$$WUE = P_n / T_r.$$

分别计算气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE),1 d 之中光合日同化总量(P_T),计算公式为:

$$P_T = \sum [(P_{i+1} + P_i) \div 2 \times (t_{i+1} - t_i) \times 3\,600 \div 1\,000].$$

式中,P_T(mmol·m⁻²·d⁻¹)为测定当天的光合同化总量,P_i(μmol·m⁻²·s⁻¹)指初测点的瞬时净光合速率,P_{i+1}(μmol·m⁻²·s⁻¹)为下一测点的瞬时净光合速率;t_i(h)为初测点的瞬时时间,t_{i+1}(h)为下一测点的时间,j 为测试次数,3 600 指每小时 3 600 s,1 000 指 1 000 μmol^[23]。

1.4 数据处理和统计方 法

利用 DPS 7.05 软件对试验数据进行统计分析,运用 Excel 2003 进行绘图。图中数据均为 5 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 主要环境因子日变化

光合有效辐射(PAR)和大气温度(T)日变化均呈典型单峰曲线,但高峰出现的时段不同(图 1)。PAR 在 11:00 左右达到峰值为 1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹,而 T 在 14:00 时左右达到最大值,为 36℃,此时大气饱和和水汽压亏(V_{pd})最高为 3.56 kPa,且 V_{pd}的日变化同 T 的日变化曲线趋势大体一致,峰值出现的时间为 14:00 左右,两者呈显著的正相关,相关系数为 0.92(P<0.01)(表 1)。两者最高值均滞后于 PAR 最高值。大气相对湿度(RH)在一天中的变化规律先下降后上升,与 T 和 V_{pd}呈负相关,相关系数分别为-0.98(P<0.01)和-0.94(P<0.01)。

2.2 叶片净光合速率和蒸腾速率日变化

未喷施酸雨的处理(CK)的桑树叶片净光合速率(P_n)的日变化情况为典型的“双峰曲线”(图 2),在中午,光合作用受到抑制,出现明显的“光合午休”现象,而各酸雨处理桑树叶片在光合午休期间的P_n

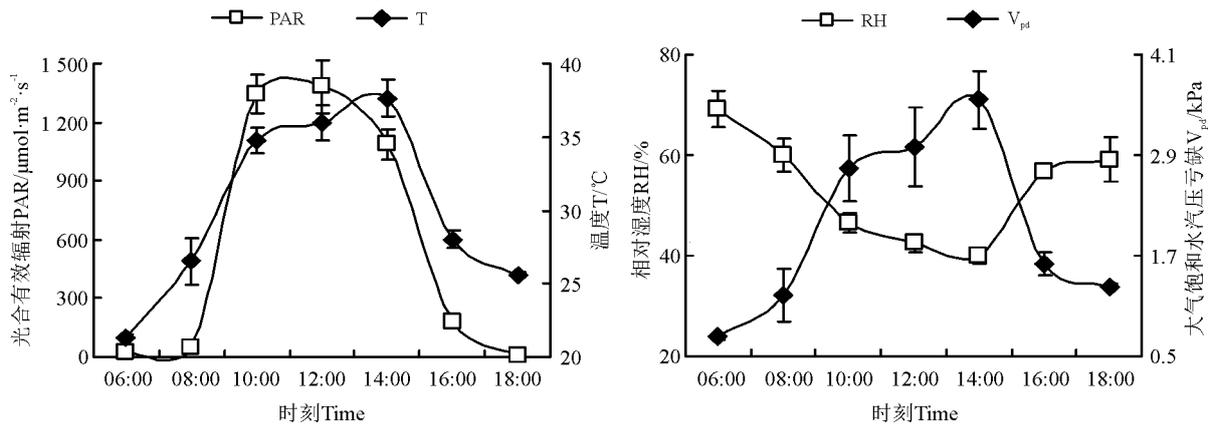


图 1 主要环境因子日变化

Fig.1 Diurnal changes of the main eco-environmental factors

表 1 环境因子与光合参数的相关关系

Table 1 Correlation of environment factors with parameters of photosynthesis

参数 Parameter	P_n	T_r	V_{pd}	G_s	C_i	T	V_{pd}	RH	PAR
P_n	1.00								
T_r	0.89**	1.00							
V_{pd}	0.79	0.94**	1.00						
G_s	0.81	0.84*	0.65	1.00					
C_i	-0.93**	-0.88**	-0.84**	-0.77	1.00				
T	0.79	0.93**	0.98**	0.65	-0.83	1.00			
V_{pd}	0.82	0.81	0.92**	0.53	-0.77*	0.92**	1.00		
RH	-0.79	-0.90**	-0.98**	-0.61	0.82	-0.98**	-0.94**	1.00	
PAR	0.93**	0.89**	0.88**	0.72	-0.88**	0.86**	0.82	-0.86**	1.00

注: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

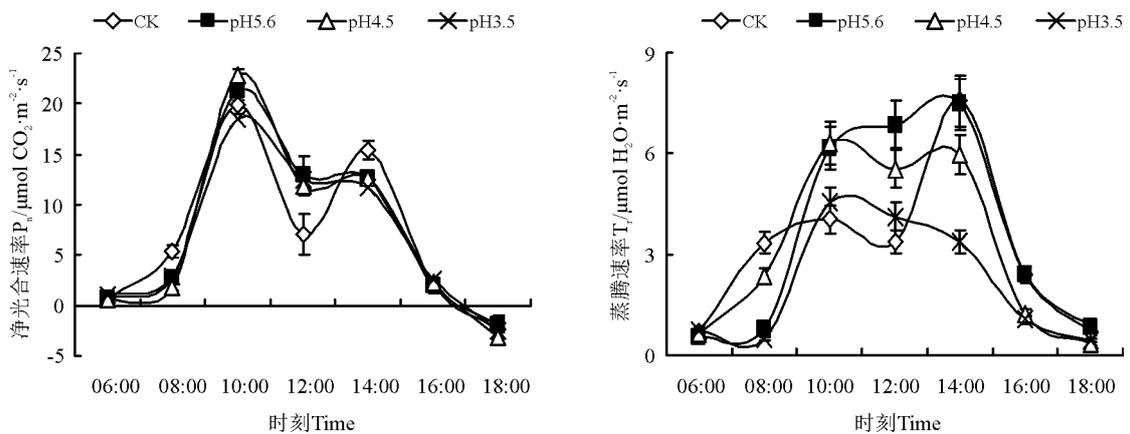


图 2 喷施不同 pH 值酸雨后桑树叶片净光合速率和蒸腾速率的日变化

Fig.2 Diurnal variations of net photosynthesis rate (P_n) and transpiration rate (T_r) of mulberry leaf under acid rain with different pH values

下降幅度明显小于 CK, pH 5.6、pH 4.5 和 pH 3.5 处理的 P_n 值, 分别比 CK 高 84.59%、67.84% 和 76.72%, 且差异极显著 ($P < 0.01$), 而各酸雨处理间的 P_n 值差异不显著 ($P > 0.05$)。CK 的蒸腾速率 (T_r) 在上午处于缓慢上升趋势, 10:00 之后小幅下降, 12:00 之后逐渐升高, 最高峰出现在 14:00 左右, 而酸雨各处理的 T_r 在 08:00 左右较 CK 低, 而在 10:00—12:00 其值远高于 CK, 尤其是在“光合午休”期间, pH 5.6、pH 4.5 和 pH 3.5 酸雨处理的桑树叶片的 T_r 极显著高于 CK ($P < 0.01$), 分别高出 103%、63.51% 和 21.60%。而 pH 3.5 酸雨处理的 T_r 在各时间点均明显低于其他酸雨处理, 尤其是在下午最高峰期间甚至低于 CK 处理, 且差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 叶片气孔导度和胞间 CO_2 浓度日变化

除 pH 3.5 酸雨处理外, 其余各酸雨处理的桑树叶片气孔导度 (G_s) 的日变化趋势大体相似 (图 3), 但在上午出现高峰时段不同, CK 的第 1 次高峰出现在 08:00, 而后就开始下降, 尽管此时各酸雨处理的 G_s 低于 CK, 但却逐渐上升, 在 10:00 左右, pH 5.6 和 pH 4.5 处理的 G_s 分别较 CK 高出 77.51% 和 38.13%, 差异显著 ($P < 0.05$), 在“光合午休”期间, pH 5.6 处理的 G_s 值远远大于其他处理, 且差异达到极显著水平 ($P < 0.01$), 在 14:00 以后酸雨处理的 G_s 开始逐渐下降。各试验处理桑树叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 日变化呈现“下降—上升—下降—上升”的 W 线型趋势, 自 06:00 开始, 其值随着时间的推移逐渐下降, 并在 10:00 左右降到第 1 次低谷, 而在“光合午休”期间略微上升, 之后再下降, 于 14:00 左右达到第 2 次低谷, 而后随着时间的延续逐渐升高。其中, pH 5.6 的酸雨处理的 C_i 值, 在主要时段中均高于其他处理, 且较其他处理差异显著, 而其余处理间 C_i 值差异不显著 ($P > 0.05$)。在午休期间 CK 的 G_s 值下降而 C_i 值升高, 气孔限制值 L_s 下降, 说明桑树“光合午休”时, P_n 的下降可能是由于气孔因素及 CO_2 同化受到抑制共同引起的。而 pH 5.6、pH 4.5 和 pH 3.5 酸雨处理桑树叶片的 G_s , 在“光合午休”时较 CK 分别高出 82.3%、35.8% 和 14.6% ($P < 0.01$), 而相应的 C_i 值较 CK 分别低 14.61%、20.52% 和 21.27% ($P < 0.01$), 相应的 L_s 值较 CK 分别高出 7.6%、47.6% 和 50.18% ($P < 0.01$)。以上结果

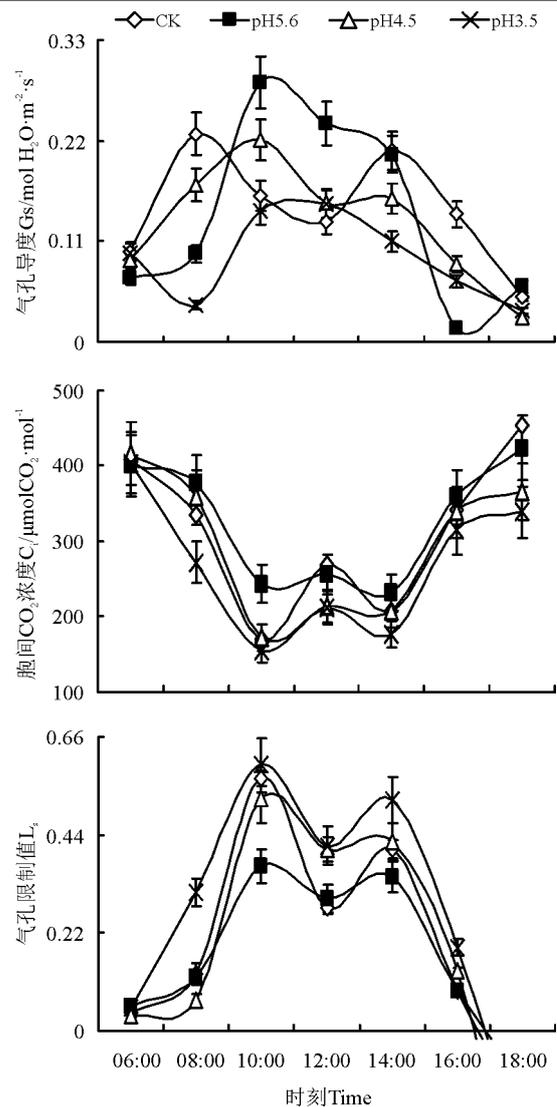


图 3 喷施不同 pH 值酸雨后桑树叶片气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化

Fig.3 Diurnal variations of stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limits (L_s) of mulberry leaf under acid rain with different pH values

充分说明模拟酸雨可有效促进气孔开度及 CO_2 同化进程。

2.4 施用酸雨对桑树叶片水分利用效率与叶面饱和和水汽压亏缺日变化的影响

各处理水分利用效率 (WUE) 和叶面饱和和水汽压亏缺 (V_{pd}) 的日变化均呈现相同的规律 (图 4), 而各处理 WUE 在全天出现最高值的时间点不相同, CK 的 WUE 最高值出现在 10:00 左右, 而酸雨处理的 WUE 最高值出现较 CK 的提前, 在 08:00 左右, 除了

10:00 外, pH 3.5 酸雨处理的 WUE 值在其他各时段均高于其他各处理且差异显著 ($P < 0.05$), 其余各处理的 WUE 值变幅情况基本一致, 即在“光合午休”期间略有下降, 而后随着时间的延续在 16:00 之前变幅不大, 且处理间差异不显著 ($P > 0.05$)。CK、pH 5.6 和 pH 4.5 的 V_{pd} 最高值出现在 14:00 左右, 日变化呈单峰曲线; 而 pH 3.5 酸雨处理的 V_{pd} 的日变化呈双

峰曲线, “光合午休”期间 pH 3.5 的 V_{pd} 略高于 CK, 且差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.5 施用酸雨对桑树叶片日同化量和气体交换参数日变化平均值的影响

pH 5.6 和 pH 4.5 酸雨处理桑树光合日同化量 (P_T) 分别较 CK 高出 4.55% ($P < 0.05$) 和 2.53% ($P > 0.05$), 而 pH 3.5 酸雨处理的较 CK 低 3.16% ($P > 0.05$) (表 2)。 P_n 、 T_r 和 C_i 日变化的平均值在各处理中的变化趋势基本一致, 大小顺序为 pH 5.6 > pH 4.5 > CK > pH 3.5, 且除 C_i 外各酸雨处理间差异显著。 pH 3.5 酸雨处理的 G_s 和 V_{pd} 日平均值最低, 且 G_s 与其他处理差异显著 ($P < 0.05$)。酸雨处理的 WUE 日平均值显著高于对照, pH 3.5、pH 5.6 和 pH 4.5 处理的 WUE 分别较 CK 高出 123.26%、37.98% 和 24.03% ($P < 0.05$)。说明 pH 3.5 酸雨处理虽明显提高了桑树叶片的 WUE, 但降低了其他气体交换参数值, 使得该处理桑树叶片光合能力显著降低。

2.6 气体交换参数与环境因子的关系

将酸雨处理的桑树叶片的气体交换参数与主要环境因子做相关性分析 (表 1), 主要环境因子之间的相关性主要表现在, PAR 与 P_n 、 T_r 、 V_{pd} 及 T 均呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 0.93、0.89、0.88 和 0.86, 而与 C_i 和 RH 分别呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 -0.88 和 -0.86。 T 与 T_r 、 V_{pd} 呈极显著的正相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 0.93 和 0.98, RH 与 T_r 和 V_{pd} 呈极显著的负相关 ($P < 0.01$), 相关系数分别为 -0.90 和 -0.98, 而 T 对桑树叶片 V_{pd} 的影响最大, 进而影

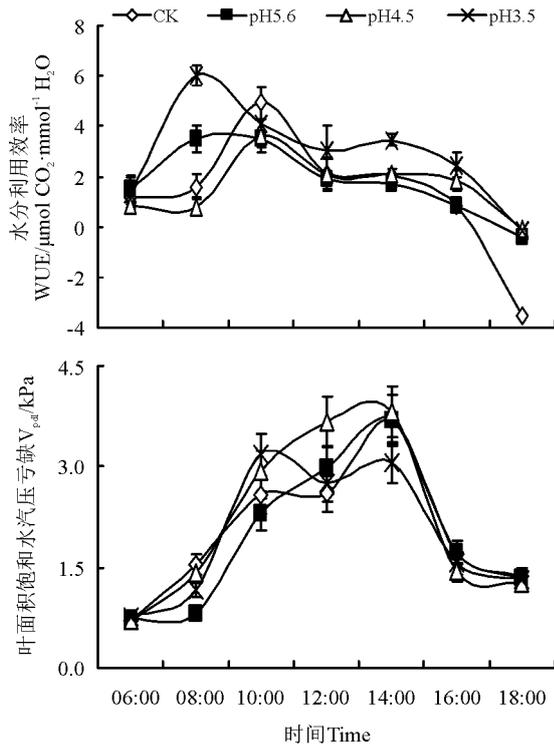


图 4 喷施不同 pH 值酸雨后桑树叶片水分利用效率和叶面饱和水汽压亏缺的日变化

Fig.4 Diurnal variations of water use efficiency (WUE) and vapor deficit at the leaf surface (V_{pd}) of mulberry leaf under acid rain with different pH values

表 2 喷施不同 pH 值酸雨的桑树叶片光合参数均值
Table 2 Mean value of photosynthesis parameters under acid rain with different pH values

处理 Treatment	pH 3.5	pH 4.5	pH 5.6	CK
$P_T / \text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$	340.70 ± 3.02c	360.70 ± 7.89b	367.80 ± 3.23a	351.80 ± 5.10bc
$P_n / \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	6.65 ± 0.76c	6.97 ± 0.91b	7.22 ± 1.02a	6.86 ± 1.30b
$T_r / \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	2.11 ± 0.18c	3.20 ± 0.26b	3.57 ± 0.31a	3.16 ± 0.24b
$C_i / \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$	290.20 ± 12.51c	325.50 ± 14.20a	326.60 ± 8.10a	311.5 ± 10.31b
$G_s / \text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.09 ± 0.005b	0.13 ± 0.007a	0.14 ± 0.01a	0.15 ± 0.006a
$WUE / \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$	2.88 ± 0.20a	1.60 ± 0.12c	1.78 ± 0.14b	1.29 ± 0.25d
V_{pd} / kPa	1.97 ± 0.10b	2.18 ± 0.13a	1.94 ± 0.11b	2.02 ± 0.10b

注: 同行数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lower case letters within the same row indicate significant difference at 0.05 level.

响 T_r 。 G_s 与 P_n 正相关但不显著 ($P > 0.05$), 由此得知, T 、 RH 和 PAR 是影响桑树叶片 P_n 和 T_r 日变化的主要环境因子。另外, P_n 与 PAR 的相关系数高于其与其他环境因子的相关系数, 这说明 PAR 对桑树叶片 P_n 的影响最大。 P_n 与 C_i 呈极显著的负相关 ($P < 0.01$), 相关系数 -0.93 , 且 P_n 与 C_i 的相关系数高于 P_n 与其他光合参数的相关系数; 同时 P_n 与 T_r 呈极显著的正相关 ($P < 0.01$), 相关系数为 0.89 。而 T_r 与 G_s 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 相关系数为 0.84 。在这本试验中 T 与 P_n 、 G_s 和 C_i 的相关性不显著 ($P > 0.05$), 说明桑树叶片的光合作用对夏季高温不敏感, 具有一定的耐高温特性。

3 讨论

植物光合作用的日变化是植物生命周期中重要的基本活动, 人们通过植物光合日变化情况可分析植物自身因素与外界因子对其光合作用的影响^[25]。本研究发现, 桑树净光合速率的日变化情况同课题组前期研究结果一致^[24], 即呈典型“双峰曲线”, 在 $12:00-13:00$ 期间, P_n 下降表现出明显的“光合午休”现象, 这与扁桃 (*Amygdalus communis*) 叶片净光合速率日变化趋势相似^[26]。在本研究中, 模拟酸雨可显著缓解桑树叶片光合午休现象, 而付晓萍等^[27] 研究发现, 经酸雨处理的樟树 (*Cinnamomum camphora*) 叶片的光合午休现象加剧, 研究结果不同的原因可能在于: 一是不同植物对酸雨的响应不同; 二是施用模拟酸雨的量不同; 三是施用酸雨成分不同。而植物的“光合午休”现象已成为物质生产的限制因素之一, 气孔因素、光合酶活性、光合产物运输及光呼吸等各环节的异常, 都可能导致植物叶片光合午休, 而采取栽培措施可明显缓解植物的光合午休现象, 朱文旭等^[28] 研究桑树/谷子 (*Setaria italical*) 间作, 可通过提高气孔导度和水分利用率来缓解桑树叶片光合午休现象; 张会慧等^[29] 发现施肥也可明显缓解桑树叶片光合午休, 且施用农家肥效果好于化肥, 机理在于农家肥提高桑树叶片的实际光化学效率, 减少光抑制。本研究中, 各处理的 G_s 、 T_r 和 L_s 日变化的趋势大体相似, 即“上升—下降—上升—下降”, 而各处理的 C_i 日变化的趋势一致且与 G_s 、 T_r 和 L_s 相反, 即“下降—上升—下降—上升”。在“光合午休”期间, 各模拟酸雨处理的 G_s 、

T_r 和 L_s 值均高于 CK , 同时 C_i 上升的幅度均明显小于 CK , 相关性分析结果表明 C_i 和 G_s 之间呈负相关, 但相关性不显著。依据 Farquhar 和 Sharkey^[30] 的理论分析, 认为桑树叶片“光合午休”期间, P_n 的下降可能是由气孔因素和 CO_2 同化受到抑制共同引起的, 而 $pH \geq 4.5$ 的模拟酸雨处理可明显缓解这两个限制因素对 P_n 的影响。 $pH \geq 4.5$ 各酸雨处理桑树 V_{pd} 日变化呈单峰曲线, 高峰出现的时间大体一致, T 是在同时段出现最高峰, 说明是高温引起叶片内部水蒸气密度上升, V_{pd} 增加。在“光合午休”期间, $pH 4.5$ 和 $pH 5.6$ 的酸雨处理桑树叶片的 WUE 值低于 CK , 而 V_{pd} 值高于 CK , P_n 值高于 CK , 说明 $pH \geq 4.5$ 的酸雨处理桑树叶片可能通过调控细胞水分代谢, 进而提高叶片光合能力。氮素被誉为生命元素, 尤其是对枝叶蛋白含量较高的桑树生长至关重要, 许楠等^[31] 发现, 硝态氮和铵态氮配合施用有利于桑树幼苗的生长和光能利用效率, 逢好胜等^[32] 研究发现增施 NO_3^- 可明显减轻 Na_2CO_3 下桑树幼苗的盐害, 提高了叶片的光合能力。而在本试验中, 模拟酸雨与 CK 的成份区别在于多出 NO_3^- 和 SO_4^{2-} , 两者又是必需元素 N 和 S 进入植物代谢的主要形式, 可能参与细胞结构物质或者各种代谢过程 (尤其是水分代谢), 促进气孔的开度及 CO_2 的同化, 进而缓解光合午休。

本研究发现, $pH \geq 4.5$ 模拟酸雨有利于桑树 P_n 和 T_r 的增加, 这与付晓萍等^[27] 及金余和金静^[33] 研究阔叶树幼苗和针叶树幼苗对酸雨胁迫都具有一定的适应和缓冲能力的结果相一致。酸雨中的主要成分含有 SO_4^{2-} 、 NH_4^+ 、 Ca^{2+} 、 NO^- 、 Mg^{2+} 、 Cl^- 、 K^+ 、 F^- 、 Na^+ 等离子^[5], 其中绝大多数都是植物生长的必需元素, 可以使阻碍光合速率进一步提高的因素由非气孔限制逐渐转变为气孔限制, 提高叶片的光合能力^[34]。而较低 pH 值的酸雨, 可能会对一些植物造成不同程度的伤害^[35-36]。魏湘萍等^[37] 认为, pH 值为 3.5 的模拟酸雨可作为萱草 (*Hemerocallis*) 伤害阈值, 同样在本研究中 $pH 3.5$ 的模拟酸雨处理的桑树叶片的光合气体交换参数值均明显小于 CK , 尤其是 G_s 和 C_i 值在各检测时段均显著低于 CK 。这与前人对柚木 (*Tectona grandis*)^[38]、茶梅 (*Camellia sasanqua*)^[39] 进行模拟酸雨处理的研究结果相一致, 同时 G_s 的变化还直接影响其他参数

的变化^[39],即 pH 3.5 模拟酸雨处理桑树叶片的 G_s 的降低减少了 CO_2 的进入,同时还提高叶片的 T_r ,进而也造成了叶片细胞内水分的过度消耗,可能是导致植物光合速率降低的一个重要原因。

在对环境因子与光合参数进行相关性分析时,主要环境因子之间的相关性主要表现在,太阳有效辐射(PAR)与温度(T)呈显著正相关,而两者同时与大气相对湿度(RH)呈显著负相关,这与前人的研究结果相同^[26,40]。同时发现,T与 T_r 呈显著正相关,PAR与 P_n 和 T_r 呈显著正相关;而RH与 V_{pdl} 和 T_r 呈显著负相关。因此可知,T、RH和PAR是影响桑树叶片的 P_n 和 T_r 日变化的主要因素,另外, P_n 与 PAR 的相关系数高于其与其他环境因子的相关系数; P_n 与 C_i 的相关系数高于其与其他参数的相关系数; T_r 与 V_{pdl} 的相关系数高于其与其他参数的相关系数,这说明PAR对桑树叶片的 P_n 的影响最大,而T对桑树叶片的 V_{pdl} 的影响最大,其次是 T_r 。在这

本研究中,T与 P_n 、 G_s 和 C_i 的相关性不显著,说明桑树对夏季高温不敏感,具有一定的耐热性,而玄明君^[41]认为,年均气温上升是黑龙江省未来气候变化的主要趋势,桑树在未来的夏季高温中具有种植优势。

4 结论

大气温度、相对湿度、光合有效辐射及 G_s 均与 T_r 呈显著相关,是影响桑树光合作用和蒸腾作用日变化的主要因素,pH \geq 4.5的酸雨对桑树光合性能具有良好的促进作用,而在 pH \leq 3.5的模拟酸雨胁迫下,桑树叶片的净光合作用才受到明显的影响。本研究结果表明,酸雨对桑树造成伤害的阈值在 pH 3.5左右,远小于黑龙江省自然沉降酸雨的 pH 值(pH 5),表明桑树对黑龙江省温度逐年升高及酸雨频发等环境条件具有适应性,可以将其作为园林绿化、退耕还林及植被构建的经济树种进行大面积种植。

参考文献

- [1] 郑玲哲,张金鑫,周克元,彭近新.酸雨与环境影响研究[J].环境科学与技术,1983,6(2):11-16.
- [2] Menz F C,Seip H M.Acid rain in Europe and the United States: An update[J].Environmental Science & Policy,2004,7(4):253-265.
- [3] 吴丹,王式功,尚可政.中国酸雨研究综述[J].干旱气象,2006,24(2):70-77.
- [4] Xiao J,Jin Z D,Zhang F,Wang J.Solute geochemistry and its sources of the groundwaters in the Qinghai Lake Catchment,Nw China[J].Journal of Asian Earth Sciences,2012,52:21-30.
- [5] 罗璇,李军,张鹏,朱兆洲,李勇.中国雨水化学组成及其来源的研究进展[J].地球与环境,2013,41(5):566-574.
- [6] Li Y,Yu X L,Cheng H B,Lin W L,Tang J,Wang S F.Chemical characteristics of precipitation at three Chinese regional background stations from 2006 to 2007[J].Atmospheric Research,2010,96(1):173-183.
- [7] 李志国,姜卫兵,翁忙玲,姜武.模拟酸雨对木兰科树种叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J].生态环境,2007(3):779-784.
- [8] 樊后保,臧润国.模拟酸雨对樟树种子萌发和幼苗生长的影响[J].浙江林学院学报,1996(4):412-417.
- [9] 郑飞翔,温达志,旷远文.模拟酸雨对柚木幼苗生长、光合与水分利用的影响[J].热带亚热带植物学报,2006(2):93-99.
- [10] 单运峰,冯宗炜.模拟酸雨对马尾松和杉木幼树的影响[J].环境科学学报,1988(3):307-315.
- [11] 张佩,周琴,张国正,王福政,江海东,濮梅娟.模拟酸雨对油菜幼苗生物量及其生理指标的影响[J].中国油料作物学报,2010(2):229-234.
- [12] 赵则海.模拟酸雨对五爪金龙幼苗光合生理特性的影响[J].生态环境学报,2014(9):1498-1502.
- [13] Hogan G D.Effect of simulated acid rain on physiology, growth and foliar nutrient concentrations of sugar maple[J].Chemosphere,1998,36(4):633-638.
- [14] 许楠,张秀丽,张晓松,张会慧,朱文旭,李鑫,岳冰冰,孙广玉.不同施氮方式对龙桑一号生物量及生理特性的影响[J].经济林研究,2012,30(3):22-26.
- [15] 胡举伟,朱文旭,许楠,郑桂英,孙广玉.外源酚酸对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].草业科学,2013,30(9):1394-1400.

- [16] 许楠,孙广玉.低温锻炼后桑树幼苗光合作用和抗氧化酶对冷胁迫的响应[J].应用生态学报,2009,20(4):761-766.
- [17] 赵莉,郑晓媛,孙广玉.弱光桑树幼苗形态结构和光合特性对光强的适应性[J].经济林研究,2010,28(3):84-89.
- [18] Hu Y B, Sun G Y, Wang X C. Induction characteristics and response of photosynthetic quantum conversion to changes in irradiance in mulberry plants[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(8): 959-968.
- [19] Chaitanya K, Jutur P, Sundar D, Reddy A R. Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars[J]. Plant Growth Regulation, 2003, 40(1): 75-80.
- [20] Guha A, Sengupta D, Reddy A R. Physiological optimality, allocation trade-offs and antioxidant protection linked to better leaf yield performance in drought exposed mulberry[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2010, 90(15): 2649-2659.
- [21] 张会慧,张秀丽,李鑫,丁俊男,朱文旭,齐飞,张婷,田野,孙广玉. NaCl 和 Na₂CO₃ 胁迫对桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):625-631.
- [22] 孙彦坤,王倩,张立友,李维海,高见.黑龙江省黑土区近 52 年降水时空变化[J].东北农业大学学报,2014(5):69-74.
- [23] 王兰兰,何兴元,陈玮.CO₂ 和 O₃ 浓度升高及其复合作用对华山松生长及光合日变化的影响[J].环境科学,2010,31:36-40.
- [24] 张秀丽,张倩倩,许天修,凌飞,孙广玉.施用化肥和农家肥缓解盐碱地桑树光合午休 PSII 光抑制[J].草业科学,2015, 32(5):745-753.
- [25] 李小平,王景燕,王东,胡庭兴,陈宏志,龚伟.施肥水平对巨桉幼树叶片气体交换日变化的影响[J].应用生态学报, 2010,21(11):2734-2741.
- [26] 李延菊,李宪利,张序,史作安.3 个扁桃品种的光合特性[J].林业科学,2006,42(11):23-28.
- [27] 付晓萍,田大伦,闰文德.模拟酸雨对樟树光合日变化的影响[J].中南林学院学报,2007,26(6):38-43.
- [28] 朱文旭,张会慧,许楠,王鹏,王师丹,牟世南,梁明,孙广玉.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.
- [29] 张会慧,张秀丽,胡彦波,许楠,金微微,李鑫,王良再,孙广玉.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.
- [30] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1):317-345.
- [31] 许楠,张会慧,朱文旭,李鑫,岳冰冰,金微微,王良再,孙广玉.氮素形态对饲料桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].草业科学,2012,29(10):1574-1580.
- [32] 逢好胜,张会慧,田野,敖红,孙广玉.硝态氮对 Na₂CO₃ 胁迫下桑树幼苗生长和光合特性的影响[J].草业科学,2014, 31(8):1515-1522.
- [33] 金余,金静.酸雨胁迫对亚热带典型树种幼苗生长与光合作用的影响[J].生态学报,2009,29(6):3322-3327.
- [34] 栗岩峰,李久生,饶敏杰.滴灌系统运行方式施肥频率对番茄产量与根系分布的影响[J].中国农业科学,2006,39(7): 1419-1427.
- [35] Liu J F. Stress effects of simulated acid rain on *Myrica Rubra* [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2007, 23(10): 110-113.
- [36] Qiu D, Liu X, Guo S. Effects of simulated acid rain stress on gas exchange and chlorophyll a fluorescence parameters in leaves of Longan [J]. Acta Phytoecological Sinica, 2001, 26(4): 441-446.
- [37] 魏湘萍,于晓英,熊旋,侯志勇,谢荣,洪晓晓.模拟酸雨对萱草光合特性的影响[J].北方园艺,2009(6):175-177.
- [38] 郑飞翔,温达志,旷远文.模拟酸雨对柚木幼苗生长,光合与水分利用的影响[J].热带亚热带植物学报,2006,14(2):93-99.
- [39] 赵栋,潘远智,邓仕槐,尚鹤,王芳,陈睿.模拟酸雨对茶梅生理生态特性的影响[J].中国农业科学,2010,43(15):3191-3198.
- [40] 吕爱霞,杨吉华,夏江宝,郑兆亮,王兆品.3 种阔叶树气体交换特性及水分利用效率影响因子的研究[J].水土保持学报, 2005,19(3):188-191.
- [41] 玄明君.黑龙江省黑土区气候时空变化特征分析[D].哈尔滨:东北农业大学硕士学位论文,2011.

(责任编辑 武艳培)