

# 桃幼苗叶片叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性对二氧化硫胁迫的响应

李秋利, 高登涛\*, 魏志峰, 王志强, 刘军伟

(中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009)

**摘要:**【目的】探究桃叶片在不同SO<sub>2</sub>浓度梯度胁迫下的叶绿素荧光参数及抗氧化酶活性的变化。【方法】以1 a(年)生桃盆栽嫁接苗为试材,测定分析不同SO<sub>2</sub>浓度梯度胁迫下叶片叶绿素荧光动力学参数、抗氧化酶活性、丙二醛(MDA)含量的变化。【结果】(1)  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$ 均随SO<sub>2</sub>浓度的升高而降低。随处理时间的延长,0.14 mg·m<sup>-3</sup>处理和对照相比差异不显著,1.43 mg·m<sup>-3</sup>和14.3 mg·m<sup>-3</sup>处理显著下降。(2)随着SO<sub>2</sub>浓度升高和处理时间的延长,qP、Y(II)逐渐下降,而qN、Y(NPQ)逐渐上升,Y(NO)稳定在较低水平。(3)在O-J-I-P曲线中,中、高浓度SO<sub>2</sub>处理使JIP点荧光强度出现不同程度的降低,并降低了 $\Phi_{P_0}$ 、 $\Phi_{E_0}$ 、 $\Psi_0$ 和光合机构性能指数(PI<sub>ABS</sub>、PI<sub>CS0</sub>和PI<sub>CSm</sub>);不同SO<sub>2</sub>浓度处理对 $F_0$ 、 $F_p$ 、 $V_j$ 、Mo的影响不显著。(4)0.14 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>浓度处理的叶片抗氧化酶活性和MDA含量与对照相比差异不显著,1.43 mg·m<sup>-3</sup>和14.3 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>浓度处理的叶片抗氧化酶活性和MDA含量高于对照,14.3 mg·m<sup>-3</sup>处理的SOD、POD和CAT活性先升高后降低,MDA含量则逐渐升高。(5)用荧光诱导动力学曲线可以快速检测桃叶片在二氧化硫胁迫下的生理响应。【结论】0.14 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>处理对叶片的光合机构无显著影响,1.43 mg·m<sup>-3</sup>和14.3 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>胁迫下,叶片PS II反应中心关闭或不可逆失活,表现出光抑制,14.3 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>胁迫影响更显著。

**关键词:** 桃;SO<sub>2</sub>胁迫;叶绿素荧光特性;抗氧化酶活性

中图分类号: S662.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2018)11-1374-11

## Response of chlorophyll fluorescence characteristics and antioxidant enzyme activities in peach leaves to sulfur dioxide stress

LI Qiuli, GAO Dengtao\*, WEI Zhifeng, WANG Zhiqiang, LIU Junwei

(Zhengzhou Fruit Research Institute, CAAS, Zhengzhou 450009, Henan, China)

**Abstract:** 【Objective】Sulfur dioxide is a global pollutant and has a great influence on the growth of peach, but there is little information about this. ‘Chunmi’ peach is an early maturing variety bred by the Zhengzhou Fruit Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences. In this experiment, 1-year-old potted grafted nursery plants of ‘Chunmi’ peach were used to study the changes in physiological and biochemical parameters under treatments with different concentrations of sulfur dioxide. The chlorophyll fluorescence parameters, fast phase and slow phase fluorescence changes in the plants treated with sulfur dioxide were studied in order to clarify the effects of sulfur dioxide stress on the photochemical and physiological characteristics of PS II, understand the response of peach leaves to sulfur dioxide stress and the physiological mechanism involved in stress resistance and provide a theoretical basis for cultivation of peach under stresses. 【Methods】Materials were planted in plastic pots with a diameter of 21 cm and height of 28 cm in the spring of 2016. Sulfur dioxide fumigation was made by a static fumigation device. No-sulfur dioxide was treated as control. Three concentrations of sulfur dioxide (0.14 mg·m<sup>-3</sup>, 1.43 mg·m<sup>-3</sup> and 14.3 mg·m<sup>-3</sup>) were separately treated on 1-year-old

收稿日期: 2018-04-19 接受日期: 2018-08-06

基金项目: 中国农业科学院基本科研业务费专项(1613112017205); 中国农业科学院科技创新工程专项经费(CAAS-ASTIP-2018-ZFRI)

作者简介: 李秋利, 女, 硕士, 研究方向为果树栽培生理。Tel: 0371-65330959, E-mail: 1069736516@qq.com

\*通信作者 Author for correspondence. Tel: 0371-65330959, E-mail: gaodengtao@caas.cn

'Chunmi' plants. Fumigation was implemented 2 hours per day from 9:00 am for 20 days. The plants were removed from the fumigation room after fumigation. The physiological and biochemical indexes were measured at 4 d, 8 d, 12 d, 16 d and 20 d. Each treatment had three replications. Chlorophyll fluorescence kinetics parameters were determined with a PAM-2500 portable pulse modulated chlorophyll fluorescence instrument after dark adaptation. Leaves were collected at the same time every day and randomly from the middle periphery of the plant. The samples were frozen with liquid nitrogen and stored at  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  for determination of the antioxidant enzyme activity and malondialdehyde content. 【Results】The results showed that maximal fluorescence ( $F_m$ ), PS II maximum photochemical conversion efficiency ( $F_v/F_m$ ) and PS II potential activity ( $F_v/F_0$ ) significantly decreased with increasing of sulfur dioxide concentration and the prolonging of treatment time.  $0.14\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment had no significant difference with the control, while  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  significantly decreased these parameters, the reduction by  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment being more remarkable. The photochemical quenching coefficient (qP) decreased with the increase of sulfur dioxide concentration and the prolonging of treatment time, while the non-photochemical quenching coefficient (qN) showed an opposite pattern. Treatment at dose of  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  had significant difference with the control. The quantum yield of the non-regulated energy dissipation [Y(NO)] maintained at a lower level compared with the control. The PS II actual quantum efficiency [Y(II)] decreased with the increase of sulfur dioxide concentration and the prolonging of treatment time, while the quantum yield and regulated energy dissipation [Y(NPQ)] increased gradually. In the O-J-I-P curve, the fluorescence intensity of the JIP point from the fluorescence induced kinetic curve decreased at different degrees by  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatments. The minimal fluorescence ( $F_0$ ), the fluorescence at the P point ( $F_p$ ), the relative variable fluorescence intensity at the J-step ( $V_j$ ) and the approximated initial slope of the fluorescence transient of O-J-I-P curve ( $M_0$ ) in the treatments at  $0.14\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ,  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  were not significant compared with the control. The values of the maximum quantum yield for primary photochemistry ( $\Phi_{Po}$ ), quantum yield for electron transport ( $\Phi_{Eo}$ ), probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond  $Q_A^-$  ( $\psi_o$ ) and photosynthetic mechanism performance index ( $PI_{ABS}$ ,  $PI_{CSO}$  and  $PI_{CSm}$ ) in the treatments at  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  at 20 days were decreased, and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment decreased more. The antioxidant enzyme activities and MDA content in peach leaves in  $0.14\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment had no significant change compared with the control. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) and malondialdehyde (MDA) content in  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment reached the maximum at 20 days and increased respectively by 55.31%, 33.42%, 41.69% and 58.63% compared with the control. The activities of SOD, POD and CAT in  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment increased and then decreased, and reached the highest value at 12, 16 and 12 days, and increased by 83.75%, 51.11% and 48.16% respectively, compared with the control. The MDA content in  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  treatment increased gradually, was 1.8 times higher than the control at 20 days. Based on the results, the physiological responses of peach to sulfur dioxide stress could be rapid detected by fluorescence induction kinetic curve of OJIP and JIP-test analysis. 【Conclusion】 $0.14\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  sulfur dioxide treatment had no significant effect on photosynthetic mechanism of peach leaf. The PS II reaction center of peach leaf under the treatments of  $1.43\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  and  $14.3\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$  of sulfur dioxide was closed or irreversibly inactivated with severe photoinhibition.

**Key words:** Peach; Sulfur dioxide stress; Chlorophyll fluorescence; Antioxidant enzymes

SO<sub>2</sub>是最常见的硫氧化物,为无色气体,有强烈刺激性气味,是一种全球性的污染物<sup>[1]</sup>。SO<sub>2</sub>来源广泛,主要源自含硫化物的煤和石油燃烧产生的废气,此外,化工厂、硫酸厂及冶炼厂等也会大量产生。植物吸收的绝大部分SO<sub>2</sub>都积累在叶片中,一方面,与叶片中的水结合后在细胞内释放出H<sup>+</sup>、HSO<sub>3</sub><sup>-</sup>和SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>等,对植物叶肉细胞产生毒害作用;另一方面,在紫外光作用下可与NO<sub>x</sub>发生光化学反应生成SO<sub>3</sub>,遇水形成亚硫酸,降落形成酸雨,从而导致土壤和水系的酸化,对植物造成二次伤害<sup>[2]</sup>。

研究表明,SO<sub>2</sub>胁迫会影响植物叶片的光合作用<sup>[3-5]</sup>,而光合作用是高等植物进行生命活动的基础,也是整个生物界赖以生存的基础<sup>[6-9]</sup>,植物在SO<sub>2</sub>逆境胁迫下最初的受害部位是叶片的PS II光反应中心<sup>[10]</sup>。目前,利用叶绿素荧光快速检测植物反应是一项发展很快的新技术,应用广泛,很多学者利用这一先进技术也开展了很多果树相关的研究<sup>[11-12]</sup>。它不仅能够检测植物光合特性,也可快速灵敏地检测植物对环境胁迫的响应。根据植物反应的程度不同,可以鉴定植物对环境胁迫的敏感性,从而为植物的抗逆栽培提供一定的理论依据。

桃是我国重要果树之一,深受人们喜爱,SO<sub>2</sub>污染物对桃树的生长发育影响很大,但相关研究较少。‘春蜜’桃是中国农业科学院郑州果树研究所培育的早熟桃品种,具有一定的栽培面积<sup>[13]</sup>,笔者以1 a(年)生‘春蜜’桃(嫁接苗)为研究对象,通过盆栽试验,对不同SO<sub>2</sub>浓度胁迫下桃叶片抗氧化酶活性及丙二醛含量等生理生化参数进行研究,并分析SO<sub>2</sub>胁迫下桃叶片叶绿素荧光参数、快相及慢相荧光变化,以期阐明SO<sub>2</sub>胁迫对桃树生长发育的影响,为桃的抗逆栽培提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料

供试材料为1 a生盆栽‘春蜜’桃,于2016年春种植于盆口直径21 cm、高28 cm的塑料盆中,常规管理,选取生长状态良好、长势基本一致的桃苗作为试验材料。

### 1.2 试验设计与处理方法

试验于2016年在中国农业科学院郑州果树研究所试验园进行。采用静态熏气装置进行SO<sub>2</sub>胁迫处理,静态熏气室长宽高为2 m×1.5 m×1.5 m,熏气

装置为钢筋骨架结构,四周采用透光塑料膜密封,在熏气罩顶端开孔,插入橡皮管通入SO<sub>2</sub>气体。SO<sub>2</sub>气源为钢瓶装4%(φ)的SO<sub>2</sub>标准气体(N<sub>2</sub>为平衡气体),在出气口前端安装气体流量计(精度为50 mL·min<sup>-1</sup>)和减压阀,可控气体流速范围为100~1 000 mL·min<sup>-1</sup>,减压阀前端连接橡皮管进入熏气室内,在入口处安装小型电扇使熏气室内的SO<sub>2</sub>气体浓度均匀一致,利用手持便携式SO<sub>2</sub>气体监测仪对气室内的浓度进行实时监测<sup>[14]</sup>。

试验设置4个处理质量浓度:0(对照)、0.14、1.43、14.3 mg·m<sup>-3</sup>,共4个熏气室,每熏气室一个处理浓度,单株小区,6次重复,共计24盆。每天9:00开始熏气,每次熏气2 h,累计熏气20 d,在每次熏气结束后,将供试植株从熏气室内取出,分别在结束处理后4、8、12、16、20 d测定待测植株的各项生理生化指标。

用便携式脉冲调制式叶绿素荧光仪(PAM-2500, Walz, Germany)测定暗适应后的叶绿素慢速荧光和快速荧光参数,每次固定时间采集叶片,随机采摘植株不同方位、高度相近的中部外围成熟叶片,每处理12片,采后置于冰盒中带回实验室,液氮速冻后-80 ℃保存,用于抗氧化酶活性和丙二醛含量的测定。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素荧光参数的测定 用便携式脉冲调制式叶绿素荧光仪在处理开始后4、8、12、16、20 d对各处理叶片的荧光参数分别进行测定,每个处理测定3次。测量前将叶片暗适应20 min,打开测量光( $<0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )及饱和脉冲光( $>8\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),测定初始荧光 $F_0$ 及最大荧光 $F_m$ ;此后打开作用光( $538 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和饱和脉冲光( $>8\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )测定光下的 $F_v'$ 和 $F_m'$ ,待稳态荧光( $F_s$ )稳定后,打开远红光测定 $F_0'$ 。测定的主要参数包括:暗适应下的初始荧光(minimal fluorescence,  $F_0$ )、最大荧光(maximal fluorescence,  $F_m$ )、PS II实际量子产量[actual photochemical efficiency of PS II,  $Y(II)$ ]。按照Genty等<sup>[15]</sup>的公式计算PS II最大量子产量(maximal quantum yield of PS II,  $F_v/F_m$ ),  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ; PS II潜在光化学效率(potential quantum yield of PS II,  $F_v/F_0$ ),  $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$ 。

1.3.2 叶绿素荧光快速诱导动力学曲线 在叶片暗适应20 min后进行,将瞬时照650 nm红光( $3\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )后荧光信号的快速变化反映在O-J-I-P

曲线上。从O-J-I-P曲线直接得到以下参数: $F_0 \equiv F_{20\mu s}$  (在暗适应后照光 20  $\mu s$  时测定的荧光强度),  $F_i \equiv F_{2ms}$  (O-J-I-P 荧光诱导曲线中 J 点的荧光强度),  $F_1 \equiv F_{30ms}$  (O-J-I-P 荧光诱导曲线中 I 点的荧光强度),  $F_m \equiv F_p$  (O-J-I-P 荧光诱导曲线的最大荧光处 P 点的荧光强度), 按 Stirbet 等<sup>[16]</sup>和 Ceppi 等<sup>[17]</sup>的公式计算各参数。

1.3.3 抗氧化酶活性 (antioxidant enzyme activity) 和丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量的测定 称取解冻后叶片 0.2 g, 放入离心管中, 液氮速冻后, 用 Scientz-48 高通量组织研磨器研磨成粉末, 加入 1.8 mL 预冷的研磨液 [pH=7.8 的 0.05 mol·L<sup>-1</sup> 磷酸钾缓冲液, 1% (w) 的 PVP, 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA] 充分混匀, 在 4 °C 下 15 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 20 min, 将上清液分装, 进行抗氧化酶活性和 MDA 含量的测定。

超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 活性采用核黄素-NBT 法测定<sup>[18]</sup>; 过氧化物酶 (peroxidase, POD) 活性采用愈创木酚显色法测定<sup>[19]</sup>; 过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性通过钼酸铵法利用紫外分光光度计测定<sup>[20]</sup>; 丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 含量采用硫代巴比妥酸 (thiobarbituric acid,

TBA) 法测定<sup>[21]</sup>。

### 1.4 数据统计与分析

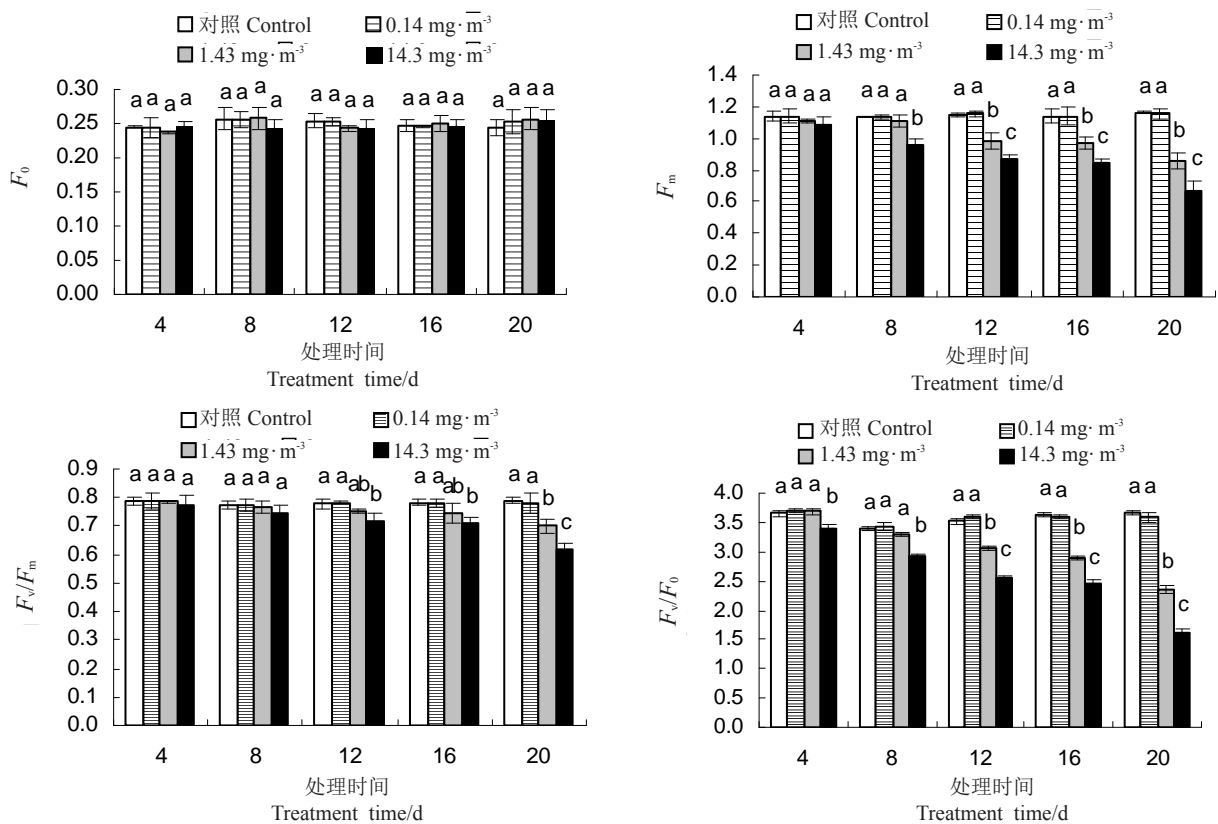
试验数据用 Excel 2007 处理并作图, 结合 SPSS 18.0 软件进行单因素方差分析和差异显著性检验分析, 用 Origin 7.5 软件绘图, 叶绿素荧光数据用 PAM-Win 3.0 软件分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 SO<sub>2</sub> 胁迫对桃叶片叶绿素荧光参数 $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_i/F_0$ 、 $F_m/F_0$ 的影响

SO<sub>2</sub> 胁迫下桃叶片叶绿素荧光参数变化见图 1, 充分暗适应下不同浓度 SO<sub>2</sub> 处理的叶片初始荧光 ( $F_0$ , 暗适应后最小荧光) 和对照相比差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 且随着处理时间的延长无显著变化。

最大荧光 ( $F_m$ ) 是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量, 可反映通过 PS II 的电子传递情况<sup>[22-24]</sup>。在处理时间一致的情况下, 和对照相比,  $F_m$  随着 SO<sub>2</sub> 浓度的增大显著减小 ( $p < 0.05$ ), 0.14 mg·m<sup>-3</sup> 处理和对照相比差异不显著; 1.43 mg·m<sup>-3</sup> 和 14.3 mg·m<sup>-3</sup> 处理在 4 d 时, 和对照相比差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 但随着



不同小写字母表示处理间差异显著 ( $p < 0.05$ )。 Different small letters meant significant difference at 0.05 level among treatments.

图 1 SO<sub>2</sub> 胁迫下桃叶片叶绿素荧光参数的变化

Fig. 1 Changes in chlorophyll fluorescence parameters of peach leaves under SO<sub>2</sub> stress

处理时间的延长,不同浓度处理的  $F_m$  逐渐降低,在 20 d 后达到最小值,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的  $F_m$  比对照分别下降了 25.93% 和 42.45%, 和对照相比均有显著差异 ( $p < 0.05$ )。

与对照相比,  $F_v/F_m$  随着  $\text{SO}_2$  浓度的升高显著降低 ( $p < 0.05$ ), 在相同的  $\text{SO}_2$  浓度下, 随着胁迫时间延长,  $F_v/F_m$  呈现出逐渐降低的趋势, 至 20 d 时达到最低值,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理与对照相比分别下降了 11.06% 和 21.53%, 差异显著 ( $p < 0.05$ )。

PS II 的潜在活性 ( $F_v/F_0$ ) 随着  $\text{SO}_2$  浓度的升高逐渐降低, 且下降幅度较大, 胁迫至 20 d 时达到最低值,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的  $F_v/F_0$  与对照相

比分别下降了 35.72% 和 55.60%, 呈显著差异 ( $p < 0.05$ )。

## 2.2 $\text{SO}_2$ 胁迫对桃叶片叶绿素荧光参数 qP、qN、Y(II)、Y(NPQ) 与 Y(NO) 的影响

光化学淬灭系数 (qP) 是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额<sup>[25]</sup>, 由表 1 可以看出, 桃叶片 qP 随着  $\text{SO}_2$  浓度升高逐渐下降, 其中  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理与对照有显著差异 ( $p < 0.05$ ),  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理降幅不大。非光化学淬灭系数 (qN) 是 PS II 反应中心以热能形式耗散掉的光能部分<sup>[26-27]</sup>, 在相同  $\text{SO}_2$  浓度下, 随着胁迫时间的增加, qN 逐渐上升 (表 1)。由表 1 可以看出,

表 1  $\text{SO}_2$  处理对桃幼苗叶片的慢相荧光参数的影响

Table 1 Effects of  $\text{SO}_2$  on parameters of slow phase chlorophyll fluorescence in peach leaves

参数 Parameters	处理 Treatment	胁迫处理时间 Time after stress treatment				
		4 <sup>h</sup>	8 <sup>h</sup>	12 <sup>h</sup>	16 <sup>h</sup>	20 <sup>h</sup>
qP	对照 Control	0.686±0.041 a	0.629±0.027 a	0.612±0.035 a	0.635±0.014 a	0.636±0.019 a
	0.14 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.669±0.037 a	0.612±0.039 a	0.623±0.038 a	0.610±0.019 a	0.598±0.024 a
	1.43 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.655±0.033 a	0.606±0.025 a	0.587±0.053 a	0.578±0.023 a	0.566±0.031 a
	14.3 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.670±0.026 a	0.603±0.042 a	0.559±0.045 a	0.502±0.034 b	0.478±0.048 b
qN	对照 Control	0.694±0.023 a	0.682±0.038 a	0.706±0.018 a	0.695±0.026 a	0.687±0.037 a
	0.14 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.724±0.048 a	0.710±0.017 a	0.735±0.036 a	0.731±0.021 a	0.721±0.018 a
	1.43 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.713±0.019 a	0.737±0.034 a	0.749±0.023 a	0.794±0.024 b	0.789±0.025 b
	14.3 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.702±0.038 a	0.765±0.021 a	0.801±0.014 b	0.806±0.021 b	0.847±0.013 b
Y(II)	对照 Control	0.248±0.040 a	0.213±0.047 a	0.214±0.021 a	0.223±0.056 a	0.200±0.032 a
	0.14 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.232±0.050 a	0.236±0.030 a	0.211±0.026 a	0.223±0.017 a	0.178±0.015 a
	1.43 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.253±0.039 a	0.217±0.016 a	0.213±0.029 a	0.188±0.021 ab	0.157±0.042 a
	14.3 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.240±0.067 a	0.228±0.028 a	0.179±0.011 a	0.132±0.041 b	0.064±0.016 b
Y(NPQ)	对照 Control	0.475±0.017 a	0.481±0.020 a	0.499±0.037 a	0.492±0.048 a	0.502±0.026 a
	0.14 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.494±0.007 a	0.501±0.041 a	0.514±0.026 a	0.506±0.039 a	0.523±0.037 a
	1.43 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.505±0.031 a	0.499±0.016 a	0.527±0.029 a	0.513±0.033 a	0.642±0.044 b
	14.3 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.511±0.042 a	0.523±0.043 a	0.581±0.031 b	0.640±0.023 b	0.793±0.038 c
Y(NO)	对照 Control	0.281±0.010 a	0.282±0.009 a	0.289±0.008 a	0.291±0.014 a	0.272±0.012 a
	0.14 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.285±0.013 a	0.271±0.036 a	0.295±0.006 a	0.304±0.019 a	0.301±0.034 a
	1.43 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.292±0.007 a	0.297±0.008 a	0.288±0.026 a	0.320±0.069 a	0.292±0.064 a
	14.3 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$	0.301±0.015 a	0.298±0.014 a	0.300±0.039 a	0.280±0.023 a	0.334±0.038 a

注: 同列不同小写字母表示处理间差异显著 ( $p < 0.05$ ), 每个值表示为平均值±标准差。

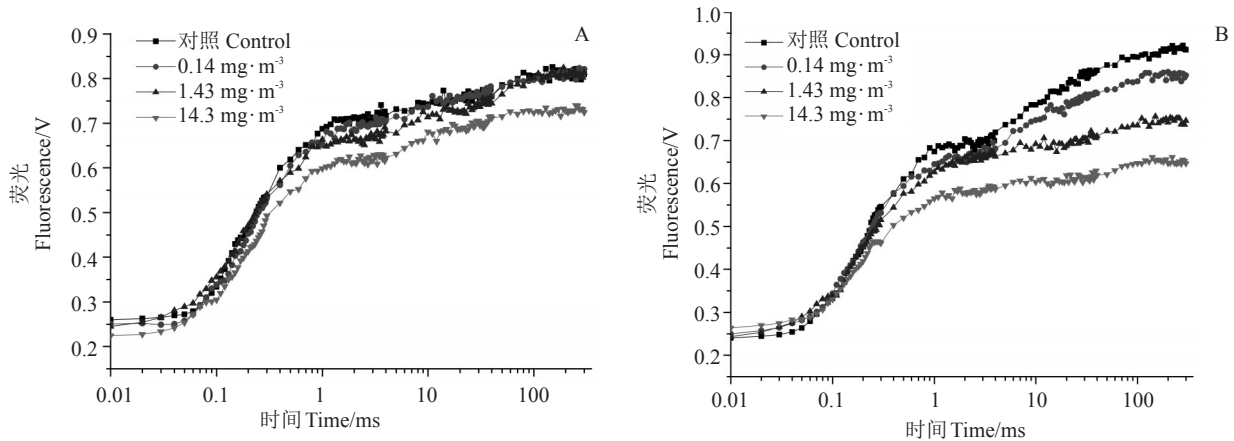
Note: Different small letters in the same column meant significant difference at 0.05 level among treatments, the value is represented by an average and a standard deviation.

非调节性能量耗散的量子产量 [ $Y(\text{NO})$ ] 一直稳定在较低水平, 调节性能量耗散的量子产量 [ $Y(\text{NPQ})$ ] 呈现与  $Y(\text{II})$  相反的变化, 与对照相比,  $Y(\text{II})$  随着  $\text{SO}_2$  处理浓度的升高而降低, 随着处理时间的延长也逐渐降低, 而  $Y(\text{NPQ})$  则逐渐增加。

## 2.3 $\text{SO}_2$ 胁迫对桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

植物快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (O-J-I-P)

可以反映出大量关于 PS II 反应中心原初光化学反应的信息<sup>[28]</sup>。由图 2 可以看出, 在  $\text{SO}_2$  处理桃 4 d 时, 与对照相比, 处理的 O-J-I-P 曲线中,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理在 O、J(2 ms)、I(30 ms)、P 点的荧光强度与对照相比均无显著差异 ( $p > 0.05$ ),  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理在 O 点的荧光强度与对照差异不显著 ( $p > 0.05$ ), 但在 J、I、P 点的荧光强度较对照均显著降低 ( $p < 0.05$ )。



A 图为胁迫后 4 d, B 图为胁迫后 20 d。

Figure A was stressed for fourth days, figure B was stressed for twentieth days.

图 2 SO<sub>2</sub>胁迫对桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

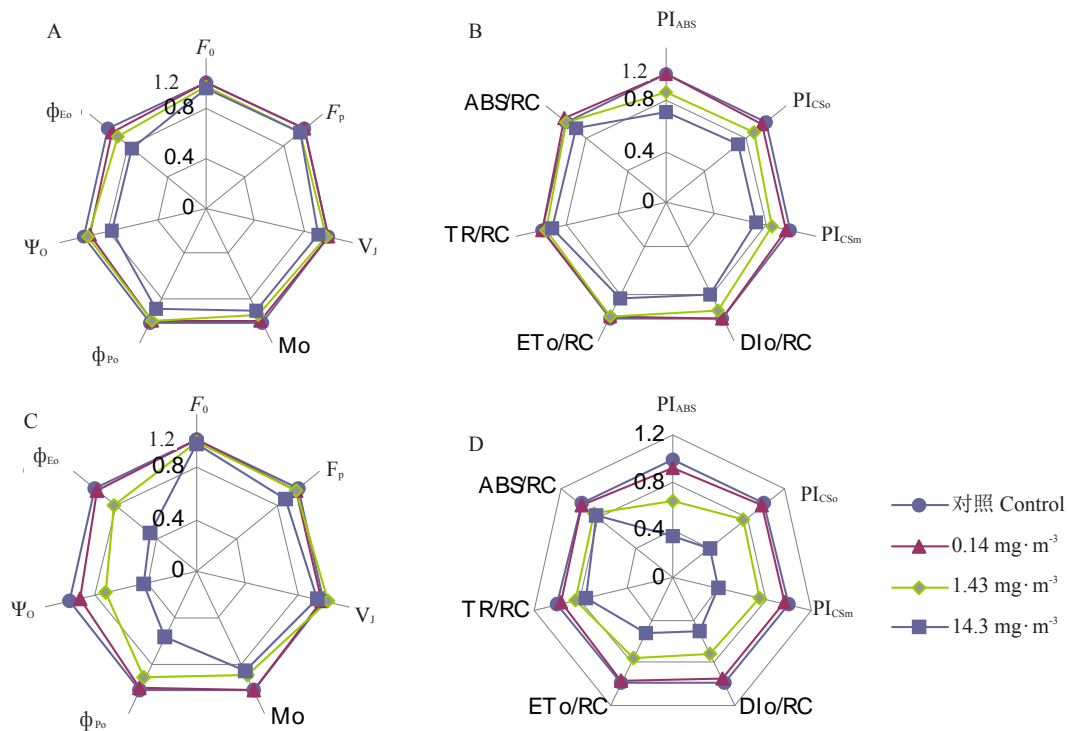
Fig. 2 Effect of SO<sub>2</sub> stress on the fast induction curves of chlorophyll fluorescence in peach leaves

在处理 20 d 时, 0.14 mg·m<sup>-3</sup> 处理在 O、J 两点的荧光强度与对照无显著差异 ( $p > 0.05$ ), 但在 I、P 两点, 0.14 mg·m<sup>-3</sup> 的荧光强度比对照显著降低; 1.43 mg·m<sup>-3</sup> 和 14.3 mg·m<sup>-3</sup> 处理的荧光强度在 J、I、P 点均较对照显著降低 ( $p < 0.05$ ), 在 J、I、P 点其荧光值大小表现为: 14.3 mg·m<sup>-3</sup> < 1.43 mg·m<sup>-3</sup> < 0.14 mg·m<sup>-3</sup> <

对照。总体来看, 各处理桃树叶片的 O-J-I-P 曲线从 O 点变化差异不大, 经过 J、I 点差异的积累, 到达 P 点时, 差异逐渐增大。

#### 2.4 SO<sub>2</sub>胁迫对桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学参数的影响

SO<sub>2</sub>胁迫对桃叶片的 JIP-test 分析见图 3。SO<sub>2</sub>



A、B 为胁迫后 4 d, C、D 为胁迫后 20 d。A、C 为反应中心内量子产额和能量分配情况; B、D 为单位反应中心的各项参数和光合机构性能指数。

Figure A and figure B were stressed for fourth days, figure C and figure D were stressed for twentieth days. Figure A and figure C were quantum yields and efficiencies/probabilities; Figure B and figure D were specific energy fluxes per active PS II reaction center and performance indexes of photosynthetic mechanism.

图 3 SO<sub>2</sub>胁迫后 4 d 和 20 d 后对桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学参数的影响

Fig. 3 The O-J-I-P parameters radar chart of peach leaves under SO<sub>2</sub> stress at four days and twenty days of treatment

胁迫 4 d 时,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理对桃叶片反应中心内量子产额及能量分配指标、单位反应中心的各项参数、光合机构性能指数和对照均无显著差异 ( $p > 0.05$ );  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时, 桃叶片初始荧光 ( $F_0$ )、P 点荧光 ( $F_p$ )、J 时的相对可变荧光强度 ( $V_J$ )、O-J-I-P 曲线的初始斜率 ( $M_0$ )、最大光化学效率 ( $\Phi_{P_0}$ )、电子传递量子产额 ( $\Phi_{E_0}$ ) 及电子传递效率 ( $\psi_0$ ) 等参数及单位反应中心的各项参数 (ABS/RC、TR/RC、ETo/RC 和 DiO/RC) 和对照相比差异均不显著 ( $p > 0.05$ ), 但显著降低了光合机构性能指数 ( $PI_{ABS}$ 、 $PI_{CS_0}$  和  $PI_{CS_m}$ );  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时,  $F_0$ 、 $F_p$ 、 $V_J$ 、 $M_0$  和 TR/RC 等指标和对照无显著差异, 但显著降低了  $\Phi_{P_0}$ 、 $\Phi_{E_0}$ 、 $\psi_0$ 、光合机构性能指数 ( $PI_{ABS}$ 、 $PI_{CS_0}$  和  $PI_{CS_m}$ )、单位反应中心的各项参数 (ABS/RC、ETo/RC 和 DiO/RC)。

随着  $\text{SO}_2$  胁迫时间延长, 20 d 时,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的各项参数和对照仍无显著差异 ( $p > 0.05$ );  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时,  $F_0$ 、 $F_p$ 、 $V_J$  等和对照相比差异不显著, 但  $\Phi_{P_0}$ 、 $\Phi_{E_0}$ 、 $\psi_0$ 、光合机构性能指数  $PI_{ABS}$ 、 $PI_{CS_0}$  和  $PI_{CS_m}$  分别降低了 8.42%、19.31%、28.36%、35.08%、23.88%、24.35% 和 43.51%、53.95%、58.56%、65.17%、60.70%、59.76%; 单位反应中心 (RC) 中从  $Q_A$  至  $Q_B$  传递的能量 (ETo/RC) 显著低于对照, 比对照分别降低 25.41% 和 47.20%。

## 2.5 $\text{SO}_2$ 胁迫对桃叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量的影响

由图 4 可以看出,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理的桃叶片 SOD 活性与对照无显著差异 ( $p > 0.05$ );  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理的桃叶片 SOD 活性随胁迫时间延长逐渐升高, 在 0~8 d 时增长缓慢, 此后增长较快, 在处理 20 d 时达到最大值, 为对照的 55.31%;  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理的桃叶片 SOD 活性先升高后降低, 在 12 d 达到最大值, 与对照相比增加了 83.75%, 之后 SOD 活性明显降低 (图 4-A)。

叶片 POD、CAT 活性情况与 SOD 类似,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时, POD、CAT 活性与对照无显著差异;  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时, POD、CAT 活性随胁迫时间延长逐渐升高, 均在 20 d 达到最大, 比对照分别增加了 33.42% 和 41.69%;  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理时, POD 活性在 16 d 达到最大, 比对照增加了 51.11%, 之后明显降低, CAT 活性在 12 d 达到最大, 比对照增加了 48.16%, 之后明显降低 (图 4-B~C)。

叶片丙二醛含量变化见图 4-D,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处

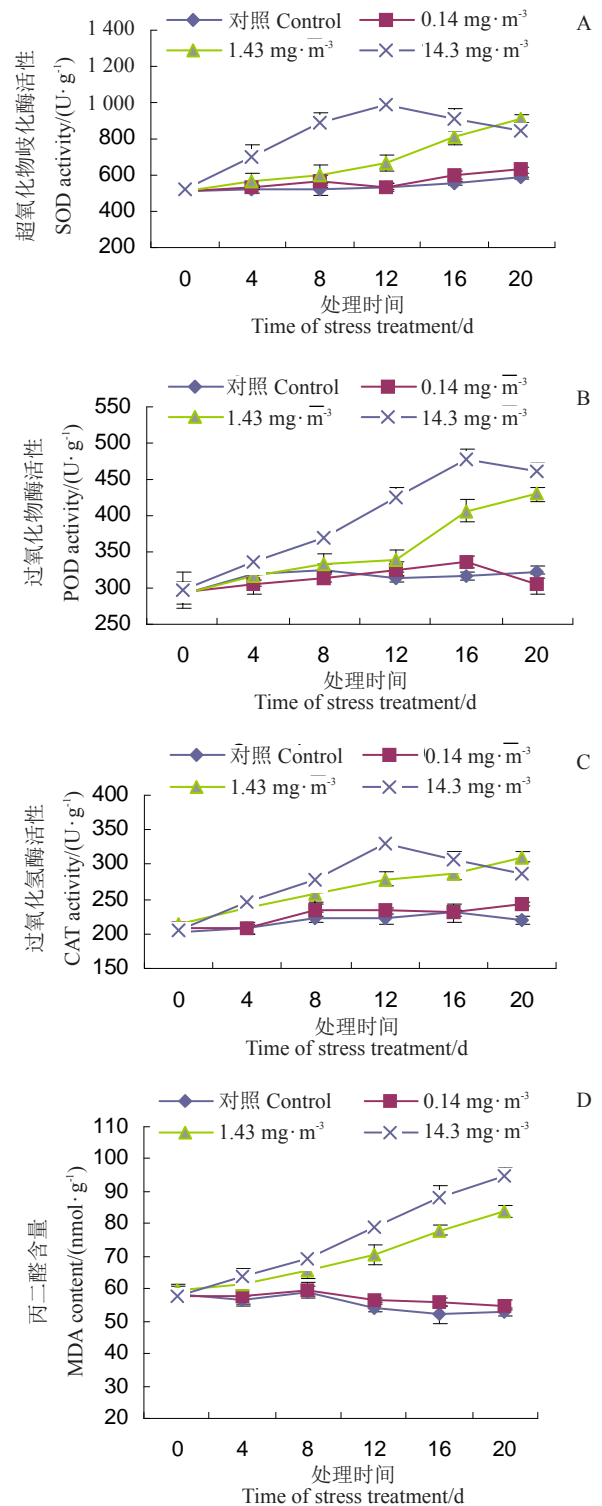


图 4 不同  $\text{SO}_2$  浓度处理对抗氧化酶活性和 MDA 含量差异  
Fig. 4 The changes in antioxidant activities and MDA content under different treatments of  $\text{SO}_2$

理与对照无显著差异 ( $p > 0.05$ );  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的桃叶片 MDA 含量随胁迫时间延长缓慢增加, 在处理 20 d 达到最大, 比对照增加了 58.63%;  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的桃叶片 MDA 含量在处理 12 d 时比对照增加

了 46.18%,胁迫 20 d 时 MDA 含量为对照的 1.80 倍。

### 3 讨 论

叶绿素荧光常用于评价光合系统的功能和环境胁迫对光合系统的影响,本研究表明,桃叶片  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、PS II 的潜在活性 ( $F_v/F_0$ ) 均随着  $\text{SO}_2$  浓度的升高呈降低趋势,这与侯利钦<sup>[29]</sup>研究红花檉木的结果一致,说明低浓度  $\text{SO}_2$  对桃叶片光系统 II 的电子传递没有显著影响,中、高浓度  $\text{SO}_2$  抑制了 PS II 的电子传递和 PS II 反应中心原初光能转化效率。桃叶片 qP 随着  $\text{SO}_2$  浓度升高和处理时间的延长而逐渐下降,这与李彦慧<sup>[25]</sup>在紫叶李上的研究结果一致,但本研究中 qN 随着  $\text{SO}_2$  胁迫时间的延长逐渐上升,与李彦慧<sup>[25]</sup>发现 qN 先上升后下降的结果不太一致, qN 上升说明  $\text{SO}_2$  胁迫下植物叶片具有一定的光保护能力,可以通过增加热耗散来避免逆境对光合系统的伤害。

研究证明,环境胁迫会抑制光合电子的传递,影响光化学途径转化能量的比例<sup>[8,30]</sup>。本研究中,与对照相比,随着  $\text{SO}_2$  处理浓度的升高和处理时间的延长,  $Y(\text{NO})$  无显著变化,  $Y(\text{II})$  逐渐降低,  $Y(\text{NPQ})$  则逐渐增加,这说明  $\text{SO}_2$  胁迫下桃叶片可通过自身的调节机制来减少捕获的光能并增加热耗散来耗散光系统中的过剩光能,使 PS II 反应中心受伤害的程度降低,实现植株的自我保护。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线反映了光系统 II 的原初光化学反应及光合机构的结构和状态的变化<sup>[31-35]</sup>。本研究发现,  $\text{SO}_2$  胁迫 4 d 时,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理与对照差异不显著,而  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的 IJP 点的荧光强度值较对照则下降;在胁迫 20 d 时,  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理与对照差异仍不显著,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理在 P 点的荧光强度出现不同程度的降低,表明  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理干扰了光系统 II 的原初光化学反应,破坏了光合机构的结构和状态。

通过 JIP-测定还可以分析光合机构的比活性,比活性可以更确切地反映植物的光合器官对光能的吸收、转化和耗散等状况<sup>[36-38]</sup>。本研究发现,  $\text{SO}_2$  胁迫 4 d 时,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理就能够使 PS II 的结构与功能受到了一定程度的损伤;  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理桃叶片使参数  $\Phi_{P_0}$ 、 $\Phi_{E_0}$  及  $\Psi_0$  显著降低,到胁迫 20 d 时,  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理不同程

度地降低了  $\Phi_{P_0}$ 、 $\Phi_{E_0}$ 、 $\Psi_0$  和光合机构性能指数 ( $\text{PI}_{\text{ABS}}$ 、 $\text{PI}_{\text{CS}_0}$  和  $\text{PI}_{\text{CS}_m}$ ),说明  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  和  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理降低了叶片电子传递效率, PS II 反应中心受到伤害,光合电子传递过程受到损伤或抑制,从而使光合机构减弱。  $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$   $\text{SO}_2$  处理没有对叶片造成伤害,原因可能是  $\text{SO}_2$  进入细胞后与水结合生成  $\text{HSO}_3^-$ , 李国防等<sup>[39]</sup>认为低浓度  $\text{NaHSO}_3$  能够促进苹果的光合作用,增加光能转变成化学能的效率并促进电子传递,还有学者指出低浓度  $\text{NaHSO}_3$  还能促进 ATP 的形成,  $\text{HSO}_3^-$  缓解了  $\text{SO}_2$  胁迫对植株的伤害<sup>[40]</sup>。

叶片抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性和膜脂过氧化产物 MDA 在植物活性氧清除系统和抑制膜脂过氧化方面起着重要的作用,是反映叶片受逆境胁迫程度的几项重要指标<sup>[41-44]</sup>。本研究表明,低浓度的  $\text{SO}_2$  胁迫 ( $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) 未对叶片造成伤害,较低浓度的  $\text{SO}_2$  胁迫 ( $0.14 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) 使桃叶片 SOD 活性应答系统被激发,增强了植物的抗氧化能力,而当胁迫强度 ( $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) 超出植株的耐受力时,桃叶片抗氧化酶 SOD 活性下降,  $\text{H}_2\text{O}_2$  合成则明显受抑甚至丧失,这与查倩等<sup>[45]</sup>的研究报道一致。在较低  $\text{SO}_2$  浓度 ( $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) 胁迫下,叶片通过启动活性氧清除系统可以维持体内活性氧的动态平衡<sup>[46]</sup>。当  $\text{SO}_2$  胁迫严重时 ( $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ), POD 和 CAT 活性表现出先升高后降低的趋势,胁迫 12 d 后, SOD 和 CAT 活性开始下降,而 POD 活性又继续上升至 16 d 才开始下降,说明 3 种抗氧化酶对  $\text{SO}_2$  胁迫的响应时间存在一些差异,这一研究结果与郭慧媛等<sup>[47]</sup>和 Chen 等<sup>[48]</sup>的研究结果一致;在胁迫 16 d 后, SOD、POD 和 CAT 的活性均发生明显降低,桃叶片抗氧化系统活力均开始下降,表明活性氧的产生超出了植物本身的清除能力,抗氧化酶系统的防御保护作用是有限的。

丙二醛 (MDA) 是膜脂质过氧化作用主要产物之一,其含量在一定程度上可以表示脂质过氧化水平和细胞膜损伤程度<sup>[49]</sup>。本研究发现,短时间  $\text{SO}_2$  胁迫可以诱导桃叶片体内产生更多的 SOD、POD 和 CAT,有效清除了体内受  $\text{SO}_2$  胁迫产生的过量活性氧自由基及其产物  $\text{H}_2\text{O}_2$ , 细胞膜损伤程度不严重;随着胁迫时间的延长,MDA 含量大幅度增加,表明活性氧的产生超出了植物细胞本身的清除能力,导致活性氧大量积累,活性氧又引起膜脂过氧化,所以 MDA 含量急剧升高<sup>[50]</sup>,其中,  $14.3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  比同时间的  $1.43 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  处理的 MDA 含量增加的更快,说明



高浓度的SO<sub>2</sub>胁迫效果更显著。

综上所述,0.14 mg·m<sup>-3</sup>处理20 d内未对桃叶片造成显著伤害,1.43 mg·m<sup>-3</sup>和14.3 mg·m<sup>-3</sup> SO<sub>2</sub>处理4 d时叶片即开始胁迫响应,叶片通过降低PS I 电子传递效率,间接抑制PS II的电子传递,不同程度降低了各荧光参数对光的响应,通过减少光合电子传递能力来降低光合效率,从而一定程度上提高了叶片的抗氧化酶活性,有效缓解了SO<sub>2</sub>胁迫导致的氧化性伤害,稳定了细胞膜结构,但如果胁迫时间过长(12 d以上),会对桃树的生长发育造成不可逆的伤害。

### 参考文献 References:

- [1] 高登涛,李秋利,魏志峰,王志强,贺保国,司鹏. 植物对二氧化硫胁迫反应与应答机制研究进展[J]. 广东农业科学, 2016, 43(11): 27-35.  
GAO Dengtao, LI Qiuli, WEI Zhifeng, WANG Zhiqiang, HE Baoguo, SI Peng. Research progress on damage reaction and response mechanism of plants to sulfur dioxide stress[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2016, 43(11): 27-35.
- [2] 李利红, 仪慧兰, 王磊, 李秀芬. 二氧化硫暴露对拟南芥叶片形态和生化指标的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(2): 525-529.  
LI Lihong, YI Huilan, WANG Lei, LI Xiufen. Effects of sulfur dioxide on the morphological and physiological biochemical parameters in *Arabidopsis thaliana* plants[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2008, 27(2): 525-529.
- [3] 李向应. SO<sub>2</sub>对四种李属彩叶树木生理特性及叶片色素的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2007.  
LI Xiangying. Effect of sulfur dioxide stress on physiological characteristics and pigment of four species of colored-leaf trees of prunus[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2007.
- [4] 刘清丽. 植物对 SO<sub>2</sub> 的伤害反应及生化抗性研究[D]. 太谷: 山西农业大学, 2003.  
LIU Qingli. Study on injury response and biochemical resistance to SO<sub>2</sub> of plants[D]. Taigu: Shanxi Agricultural University, 2003.
- [5] LIU N, PENG C L, LIN Z F, LIN G Z, ZHANG L L, PAN X P. Changes in photosystem II activity and leaf reflectance features of several subtropical woody plants under simulated SO<sub>2</sub> treatment[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(11): 1274-1286.
- [6] 李钦夫, 李征明, 纪建伟, 邹秋滢, 于辉. 叶绿素荧光动力学及在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 湖北农业科学, 2013, 52(22): 5399-5402.  
LI Qinfu, LI Zhengming, JI Jianwei, ZOU Qiuying, YU Hui. Applications of chlorophyll fluorescence kinetics in the physiological resistance studies of plant[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2013, 52(22): 5399-5402.
- [7] KAUTSKY H, HIRSCH A. Neue versuche zur kohlenäureassimilation[J]. Naturwissenschaften, 1931, 19(48): 964.
- [8] 钱永强, 周晓星, 韩蕾, 孙振元, 巨关升. Cd<sup>2+</sup>胁迫对银芽柳 PS II 叶绿素荧光响应曲线的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(20): 6134-6142.  
QIAN Yongqiang, ZHOU Xiaoxing, HAN Lei, SUN Zhenyuan, JU Guansheng. Rapid light-response curves of PS II chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Salix leucopithecia* subjected to cadmium-ion stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(20): 6134-6142.
- [9] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 渗透胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(7): 1261-1264.  
ZHAO Liying, DENG Xiping, SHAN Lun. Effects of osmotic stress on chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedling[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(7): 1261-1264.
- [10] GUIDI L, LANDI M, PENELLA C, CALATAYUD A. Application of modulated chlorophyll fluorescence and modulated chlorophyll fluorescence imaging in studying environmental stresses effect[J]. Annali di Botanica, 2016, 6: 5-22.
- [11] 全绍文, 曹福军, 牛建新. 新疆早实核桃和晚实核桃叶绿素荧光特征差异比较[J]. 果树学报, 2016, 33(7): 832-840.  
QUAN Shaowen, CAO Fujun, NIU Jianxin. A comparative study of chlorophyll fluorescence characteristics between early fruiting and late fruiting walnut cultivars in Xinjiang[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(7): 832-840.
- [12] 马宏, 孟红志, 李世军, 李佳, 李忠勇, 张学英, 徐继忠. 不同光质对‘春美’桃光合特性和果实品质的影响[J]. 果树学报, 2017, 34(7): 835-842.  
MA Hong, MENG Hongzhi, LI Shijun, LI Jia, LI Zhongyong, ZHANG Xueying, XU Jizhong. Effects of light quality on photosynthetic characteristics and fruit quality of ‘Chunmei’ peach[J]. Journal of Fruit Science, 2017, 34(7): 835-842.
- [13] 牛良, 王志强, 刘淑娥, 宋银花, 鲁振华, 宗学普. 早熟桃新品种‘春蜜’[J]. 园艺学报, 2010, 37(12): 2029-2030.  
NIU Liang, WANG Zhiqiang, LIU Shu'e, SONG Yinhua, LU Zhenhua, ZONG Xuepu. A new early maturing peach cultivar ‘Chunmi’ [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(12): 2029-2030.
- [14] 刘子琪. SO<sub>2</sub>胁迫下园林植物叶片含硫量及光谱特征研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2014.  
LIU Ziqi. Research on sulfur content and spectral characteristics of garden leaves under SO<sub>2</sub> stress[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2014.
- [15] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. Biochimica et

- Biophysica Acta, 1989, 990(1): 87-92.
- [16] STIRBET A, GOVINDJEE. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 104(1): 236-257.
- [17] CEPPI M G, OUKARROUM A, CICEK N, STRASSER R J, SCHANSKER G. The IP amplitude of the fluorescence rise OJIP is sensitive to changes in the photosystem I content of leaves: a study on plants exposed to magnesium and sulfate deficiencies, drought stress and salt stress[J]. Physiologia Plantarum, 2012, 144(3): 277-288.
- [18] DHINDSA R S, PLUMB-DHINDSA P, THORPE T A. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase[J]. Journal of Experimental Botany, 1981, 32(1): 93-101.
- [19] CHANCE B, MAEHLI A C. Assay of catalases and peroxidases [J]. Methods in Enzymology, 1955, 2: 764-775.
- [20] AEBI H. Catalase *in vitro*[J]. Methods in Enzymology, 1984, 105: 121-126.
- [21] ZHANG J, KIRKHAM M B. Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species[J]. Plant and Cell Physiology, 1994, 35(5): 785-791.
- [22] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.  
ZHANG Shouren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(4): 444-448.
- [23] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 张中信, 吴礼凤. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(14): 3941-3946.  
WU Ganlin, DUAN Renyan, WANG Zhigao, ZHANG Zhongxin, WU Lifeng. Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in *Fragaria × ananassa* Duch.[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(14): 3941-3946.
- [24] 耿东梅, 单立山, 李毅, Жигунов Анатолий Васильевич. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学报, 2014, 49(3): 282-291.  
GENG Dongmei, SHAN Lishan, LI Yi, Жигунов Анатолий Васильевич. Effect of soil water stress on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2014, 49(3): 282-291.
- [25] 李彦慧. 李属彩叶树种耐 SO<sub>2</sub> 机制研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2008.  
LI Yanhui. Study on mechanism of SO<sub>2</sub> tolerance of colored-leaf tree species in *Prunus*[D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2008.
- [26] 周蕴薇, 刘艳萍, 戴思兰. 用叶绿素荧光分析技术鉴定植物抗寒性的剖析[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(5): 945-950.  
ZHOU Yunwei, LIU Yanping, DAI Silan. Identification of cold resistant plants by chlorophyll fluorescence analysis technique [J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(5): 945-950.
- [27] 张国良, 陈文军. 1, 2, 4-三氯苯胁迫对水稻苗期叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52(5): 628-634.  
ZHANG Guoliang, CHEN Wenjun. Effects of 1, 2, 4-trichlorobenzene on chlorophyll fluorescence characteristics of rice seedlings[J]. Plant Physiology Journal, 2016, 52(5): 628-634.
- [28] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. Annual Review of Plant Biology, 1991, 42(1): 313-349.
- [29] 侯利钦. SO<sub>2</sub> 胁迫对红花檵木生理特性的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2015.  
HOU Liqin. The effects of SO<sub>2</sub> stress on physiological characteristics of *Loropetalum chinense* var. *rubrum*[D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2015.
- [30] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, EDWARDS G E. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. Photosynthesis Research, 2004, 79(2): 209-218.
- [31] 李鹏民. 快速叶绿素荧光诱导动力学在植物逆境生理研究中的应用[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.  
LI Pengmin. Application of chlorophyll a fluorescence transient in study of plant physiology under stress conditions[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2007.
- [32] STRASSER R J, SRIVASTAVA A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [33] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[M]// YUNUS M, PATHRE U, MOHANTY P. Probing photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation. Taylor and Francis, London, Probing Photosynthesis: mechanisms, regulation and adaptation, 2000: 445-483.
- [34] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[J]. PAPA-GEORGIU G, GOVINDJEE. Advances in Photosynthesis and Respiration. Netherlands: KAP Press, 2004: 1-42.
- [35] 李鹏民, 高辉远. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.  
LI Pengmin, GAO Huiyuan. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(6): 559-566.
- [36] APPENROTH K J, STÖCKEL J, SRIVASTAVA A, STRASSER R J. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Environmental Pollution, 2001, 115

- (1): 49-64.
- [37] VAN HEERDEN P D R, STRASSER R J, KRÜGER G H J. Reduction of dark chilling stress in N<sub>2</sub>-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(2): 239-249.
- [38] VAN HEERDEN P D R, TSIMILLI-MICHAEL M, KRÜGER G H J, STRASSER R J. Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(4): 476-491.
- [39] 李国防, 王荣花, 王志博, 刘颖娇, 张雯, 梁俊, 赵政阳, 郭延平. NaHSO<sub>3</sub>对苹果光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. *西北农业学报*, 2015, 24(5): 75-80.
- LI Guofang, WANG Ronghua, WANG Zhibo, LIU Yingjiao, ZHANG Wen, LIANG Jun, ZHAO Zhengyang, GUO Yanping. Effect of NaHSO<sub>3</sub> on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in apple[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2015, 24(5): 75-80.
- [40] WANG H W, SHEN Y G. How bisulfite enhances photosynthesis [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2002, 28(4): 247-252.
- [41] 陈功亮, 罗学刚. 轴胁迫对酸模叶绿素荧光特性和酶活性的影响[J]. *环境科学与技术*, 2015, 38(3): 38-43.
- CHEN Gongliang, LUO Xuegang. Effect of uranium stress on chlorophyll fluorescence characteristics and enzyme activity of *Rumex acetosa* L.[J]. *Environmental Science & Technology*, 2015, 38(3): 38-43.
- [42] FOYER C H, NOCTOR G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2005, 28(8): 1056-1071.
- [43] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- PEI Bin, ZHANG Guangcan, ZHANG Shuyong, WU Qin, XU Zhiqiang, XU Ping. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [44] 袁远爽, 肖娟, 胡艳. 模拟酸雨对白筋叶片抗氧化酶活性及叶绿素荧光参数的影响[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(6): 758-764.
- YUAN Yuanshuang, XIAO Juan, HU Yan. Effects of simulated acid rain on antioxidant enzyme activities and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Acanthopanax trifoliatum*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(6): 758-764.
- [45] 查倩, 奚晓军, 蒋爱丽, 田益华, 黄健. 高温胁迫对葡萄幼树叶叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性的影响[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(4): 525-532.
- ZHA Qian, XI Xiaojun, JIANG Aili, TIAN Yihua, HUANG Jian. Effects of heat stress on chlorophyll fluorescence characteristics and antioxidant activity in grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Xiaohai) [J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(4): 525-532.
- [46] KACHARAVA N, CHKHUBIANISHVILI E, BADRIDZE G, CHANISHVILI S, MAZANISHVILI L. Antioxidant response of some Georgian wheat species to simulated acid rain[J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2013, 7(6): 770-776.
- [47] 郭慧媛, 马元丹, 王丹, 左照江, 高岩, 张汝民, 王玉魁. 模拟酸雨对毛竹叶片抗氧化酶活性及释放绿叶挥发物的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(8): 897-904.
- GUO Huiyuan, MA Yuandan, WANG Dan, ZUO Zhaojiang, GAO Yan, ZHANG Rumin, WANG Yukui. Effects of simulated acid rain on the activity of antioxidant enzyme and the emission of induced green leaf volatiles in *Phyllostachys pubescens*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(8): 897-904.
- [48] CHEN J, WANG W H, LIU T W, WU F H, ZHENG H L. Photosynthetic and antioxidant responses of *Liquidambar formosana* and *Schima superba* seedlings to sulfuric-rich and nitric-rich simulated acid rain[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 64(5): 41-51.
- [49] VELIKOVA V, YORDANOV I, EDREVA A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants: protective role of exogenous polyamines[J]. *Plant Science*, 2000, 151(1): 59-66.
- [50] YU J Q, YE S F, HUANG L F. Effects of simulated acid precipitation on photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in *Cucumis sativus* L.[J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(3): 331-335.