

广东省茂名油页岩废渣堆放场主要 树种的叶片气孔气体交换

刘惠¹ 赵平^{1*} 蔡锡安¹ 刘世忠¹ 孔国辉¹ 柯宏华²

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650; 2. 茂名石油化工公司环保处, 广东茂名 525011)

摘要: 在茂名油页岩废渣堆放场主要绿化树种中选取青梅(*Vatica mangachapoi*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)和非洲桃花心木(*Khaya senegalensis*)3种植物进行测定。结果表明, 3种植物的净光合速率的大小有明显的差异, 从大到小的顺序是非洲桃花心木>海南红豆>青梅, 海南红豆和非洲桃花心木的光合速率日变化幅度较大, 而青梅的则相对较小; 气孔导度从大到小依次为非洲桃花心木>海南红豆>青梅; 三者净光合速率的差异与气孔导度有关。非洲桃花心木虽然具有较高的净光合速率, 但由于其气孔导度较高, 散失的水分较多, 其内在水分利用效率比海南红豆低。青梅下午的内在水分利用效率比上午高得多, 是由于其气孔导度下午比上午明显降低而限制了蒸腾失水的缘故。在油页岩废渣场, 海南红豆和非洲桃花心木比青梅具有较强的生态适应性。

关键词: 油页岩废渣场; 生态恢复; 青梅; 海南红豆; 非洲桃花心木; 净光合速率; 内在水分利用效率

中图分类号: Q945.172

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2003)01-0041-06

Stomatal Gas Exchange in Leaves of Major Trees on the Oil Shale Residue in Maoming, Guangdong

LIU Hui¹ ZHAO Ping^{1*} CAI Xi-an¹ LIU Shi-zhong¹ KONG Guo-hui¹ KE Hong-hua²

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Maoming Petrochemical Company, Maoming 525011, China)

Abstract Based on a survey of the major trees grown on oil shale residue in Maoming, Guangdong, three species, (*Vatica mangachapoi*, *Ormosia pinnata*, and *Khaya senegalensis*) were chosen from 35 tree species for further study of their adaptation to such environment. The results showed that the net photosynthetic rates of the 3 species were significantly different, with a ranking of *K. senegalensis* > *O. pinnata* > *V. mangachapoi*. Diurnal variations of net photosynthetic rate in *K. senegalensis* and *O. pinnata* were great while that in *V. mangachapoi* was less. The ranking of their stomatal conductances was *K. senegalensis* > *O. pinnata* > *V. mangachapoi*. The difference in net photosynthetic rate among the three trees was related to the stomatal conductance. Though the net photosynthetic rate in *K. senegalensis* was higher, its intrinsic water use efficiency was lower than that in *O. pinnata* due to more water loss. The intrinsic water use efficiency of *V. mangachapoi* was much higher in the afternoon because of the lower stomatal conductance. The results indicate that *K. senegalensis* and *O. pinnata* might be more adaptable to the special environment.

Key words: Oil shale residue; Ecological restoration; *Vatica mangachapoi*; *Ormosia pinnata*; *Khaya senegalensis*; Net photosynthetic rate; Intrinsic water use efficiency

收稿日期 2002-04-23 接受日期 2002-06-28

基金项目: 茂名石油化工公司科研项目; 广东省环保局科技研究开发项目(2001-07); 广东省团队项目(003031).

参加此项工作的还有华南植物研究所夏汉平副研究员, 敖惠修高级工程师以及茂名石化公司的梁朝工程师等, 特此致谢。

* 通讯联系人 Corresponding author

矿业废渣污染的威胁很大, 它破坏土壤、危害生物、淤塞河床、污染水质, 不少废渣的危害性还是潜在的。茂名废渣场是在油页岩开采和炼油生产过程中产生的剥离土和岩灰渣等废弃物所形成的堆放场, 不仅占用了大量土地, 而且长期日晒雨淋, 废

渣中污染物淋溶释放, 渗出水流入农田及鱼塘, 并且进入地下, 污染地下水, 对周围农业生产和居民生活都造成了危害^[1]。

矿区生态恢复与植被重建是国内外都备受关注的问题^[2-7]。虽然对矿区废弃地的生态恢复与重建的研究较多^[7-11], 但对废弃地的主要先锋树种的生理生态学特性的研究还未见全面的报道^[6,12,13], 因此, 深入研究这些植物的生理生态学特性具有重要的科学意义。要在废弃地上通过植被恢复途径达到治理污染、保护环境的目的, 筛选出适合废弃地生长的树种则是问题的关键所在^[14]。茂名废渣场土质低劣, 养分缺乏, 土壤表面温度高, 夏天地面可达 50–60℃, 不利于植物的生长, 给植被恢复工作带来较大的困难^[14]。为此, 在初步比较废渣场上人工种植的 35 种植物的净光合速率的基础上, 从中选出青梅 (*Vatica mangachapoi*)、海南红豆 (*Ormosia pinnata*) 和非洲桃花心木 (*Khaya senegalensis*) 3 种有代表性的植物, 测定其光合和内在水分利用效率等生理生态指标, 探讨其对极端环境的适应性, 深了解植物与极端生境的关系, 以筛选抗性和适应性较强的植物, 为植被恢复提供科学依据。

1 实验地概况和研究方法

1.1 实验地概况

茂名市位于广东省西南部, 属南亚热带向热带过渡的季风海洋性气候, 年平均气温 23.2℃, 1 月平均气温 15.5℃, 极端最低气温 1.7℃, 全年无霜, 7 月平均气温 28.4℃, 极端最高气温 37.8℃。雨量充沛, 年平均降雨量 1 567 mm, 其中 4–9 月为雨季, 降雨量占全年的 84%, 夏秋之间常有台风雨, 雨量不均, 易出现水涝现象。光照充足, 辐射强, 年平均日照时数 1 916 h, 最高达 2 237 h。雨热同季, 气候条件有利于植物的生长。

实验基地在茂名石化公司北废渣场, 位于茂名市东北郊, 距市区 10 km。这里最初是荒山与农地, 从 1971 年到 1992 年共堆放岩渣 $9.904 \times 10^7 \text{ m}^3$ 和剥离土 $5.72 \times 10^7 \text{ m}^3$, 形成面积达 670 hm²、高出地面 50–60 m 的废渣堆放场。土壤的 pH 值为 3.90–4.59, 呈强酸性, 土壤贫瘠, 土壤具体特性已有文献报道^[1,14]。

1.2 研究方法和内容

2001 年 9 月 18 日、19 日两个晴朗的上午, 从 9:00 时到 12:00 时, 对实验地全部引种乔木(树高 1–2.5 m), 用 Li-Cor 公司生产的 Li-6200 便携式光

合测定系统, 接配 1/4 L 的叶室, 选取枝条第 3 至 6 片健康叶子, 初步测定其净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs), 重复 3 次。根据初步的观测结果及其长势, 从中选取青梅、海南红豆和非洲桃花心木 3 种植物进行观测。2001 年 9 月 20 日, 天气晴朗, 利用同样的方法, 测定其净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci), 借助该测定系统辅助设备同时测定叶片温度 (T_{leaf})、气温 (T_{air})、相对湿度 (RH) 和光合有效辐射 (PAR), 重复 3 次, 测定时间从早上 7 点到下午 18 点, 每隔 1 h 测定一次。

内在水分利用效率计算公式: $WUE = Pn/Gs$

叶片对空气的水蒸气压差由以下公式计算:

$$VPD_{\text{leaf-to-air}} = E_{\text{leaf}} - E_{\text{air}}$$

式中 E_{air} 是指叶片周围空气的水蒸气分压, 可由 Li-6200 便携式光合测定系统直接读出, E_{leaf} 是指气孔内腔的水蒸气分压, 由于气孔内腔可看作是一个水蒸气饱和的空间, 因此其水蒸气分压可由计算已知温度的饱和水蒸气压的公式求得^[15]:

$$E_{\text{leaf}} = a \exp[bT/(T+c)]$$

式中 T 为叶温 (℃), 常数 a 、 b 、 c 分别为 0.611 kPa、17.502 和 240.97℃。

2 结果和分析

2.1 林木地种类组成和净光合速率的比较

废渣场由于环境条件恶劣, 草本植物在群落组成中占绝对优势, 木本植物主要为人工引种的乔木种类。废渣场植被恢复的首要任务是选择适应性强的先锋植物, 初步改善原恶劣的生境条件, 为后继植物种类的自然入侵创造条件。树种光合生产力的大小, 是选择树种优先考虑的重要指标, 净光合速率决定了植物生物量的积累, 高的 Pn 是植被高生产力的保证。Pn 值还能反映植物对环境的适应能力, 通过植物种之间 Pn 的比较, 可为实践提供多种选择^[16]。被测试的植物及其 Pn 见表 1。根据 Pn 及植物的长势, 选取青梅、海南红豆和非洲桃花心木 3 种有代表性的植物, 测定其生理生态指标的日变化, 以进一步探讨它们对周围环境的响应。其中青梅 Pn 最低, 长势最差, 海南红豆 Pn 较青梅的高, 长势居中, 虽然非洲桃花心木的 Pn 在 35 种植物中居于中间段, 但它的长势最好。

2.2 大气主要因子日变化

9 月 20 日, 茂名北废渣场的光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_{air}) 和相对湿度 (RH) 的变化趋势如图 1, 从 7:00 时起, PAR 迅速增大; 9:00 时, PAR 已达

表1 35个物种的净光合速率、气孔导度和水分利用效率.

Table 1 Net photosynthetic rate, stomatal conductance, and intrinsic water use efficiency of 35 species

编号 No.	种名 Species	净光合速率 Pn ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Gs ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	内在水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)
1	青梅 <i>Vatica mangachapoi</i>	5.60	0.34	0.016
2	牛乳树 <i>Mimusops elengi</i>	7.45	0.86	0.009
3	山棟 <i>Aphanamixis polystachya</i>	7.74	0.13	0.058
4	假苹婆 <i>Sterculia lanceolata</i>	8.73	0.33	0.027
5	大叶桃花蕊木 <i>Swietenia macrophylla</i>	8.98	0.31	0.029
6	海南翅苹婆 <i>Pterygota alata</i>	9.42	0.36	0.026
7	中华安息香 <i>Styrax chinensis</i>	9.84	0.75	0.013
8	云南蕊木 <i>Kopsia officinalis</i>	11.15	0.58	0.019
9	东京油楠 <i>Sindora tonkinensis</i>	12.35	0.42	0.030
10	火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	12.50	0.45	0.028
11	长叶马胡油 <i>Madhuca longifolia</i>	13.99	0.24	0.060
12	海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	14.15	0.42	0.034
13	五桠果 <i>Dillenia indica</i>	14.45	0.24	0.060
14	非洲桃花心木 <i>Khaya senegalensis</i>	16.07	0.61	0.027
15	红荷木 <i>Schima wallichii</i>	16.30	0.69	0.024
16	青果榕 <i>Ficus oligodon</i>	16.35	0.39	0.042
17	红花油茶 <i>Camellia semiserrata</i>	17.45	0.24	0.071
18	油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	17.50	0.32	0.055
19	海南蒲桃 <i>Syzygium cumini</i>	17.75	0.75	0.024
20	大头茶 <i>Gordonia axillaris</i>	18.15	0.43	0.042
21	秋枫 <i>Bischoffia javanica</i>	19.37	0.16	0.125
22	降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	19.50	0.39	0.051
23	云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	19.95	0.47	0.042
24	土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	20.85	0.27	0.077
25	海南黄檀 <i>Dalbergia hainanensis</i>	21.75	0.35	0.062
26	红胶木 <i>Tristania conferta</i>	21.99	0.16	0.137
27	樟树 <i>Cinnamomum camphora</i>	22.00	0.65	0.034
28	仪花 <i>Lysidice rhodostegia</i>	23.35	0.49	0.048
29	麻栎 <i>Chukrasia tabularis</i>	24.35	0.84	0.029
30	铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	24.63	0.51	0.049
31	檀香 <i>Santalum album</i>	25.33	0.33	0.076
32	荷木 <i>Schima superba</i>	25.90	0.55	0.047
33	翅荚决明 <i>Cassia alata</i>	27.14	0.20	0.137
34	山乌柏 <i>Sapium discolor</i>	29.90	0.17	0.174
35	格木 <i>Erythophleum fordii</i>	30.35	0.76	0.040

Pn: Net photosynthetic rate; Gs: Stomatal conductance; WUE: Intrinsic water use efficiency.

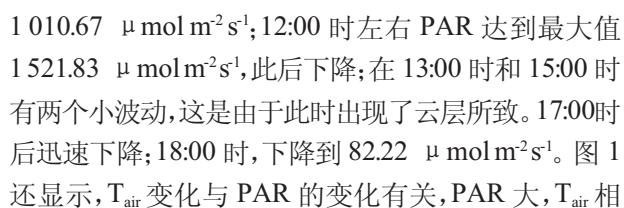


图1 光合有效辐射(PAR)、气温(T_{air})、相对湿度(RH)的日变化
Fig. 1 Diurnal variations of photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (T_{air}) and relative humidity (RH);
▲ PAR ■ T_{air} ◆ RH

应也高。 T_{air} 也是从7:00时后迅速上升,到14:00时达到最大值39.3°C,其曲线变化趋势与PAR相一致。RH的变化受PAR影响较小,7:00时最大,达到80.53%,以后逐渐下降,到14:00时达到最小值36.00%,以后又逐渐上升。

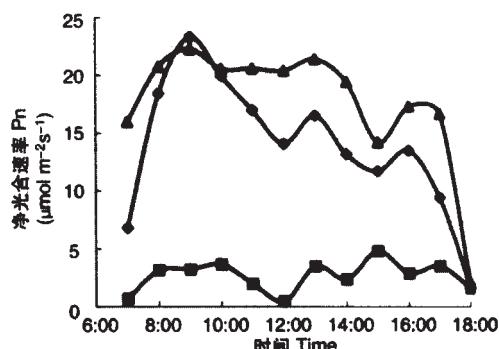


图2 3种植物净光合速率的日变化
Fig. 2 Diurnal variation of net photosynthetic rate of three species
◆海南红豆 *Ormosia pinnata*; ■青梅 *Vatica mangachapoi*;
▲非洲桃花心木 *Khaya senegalensis*

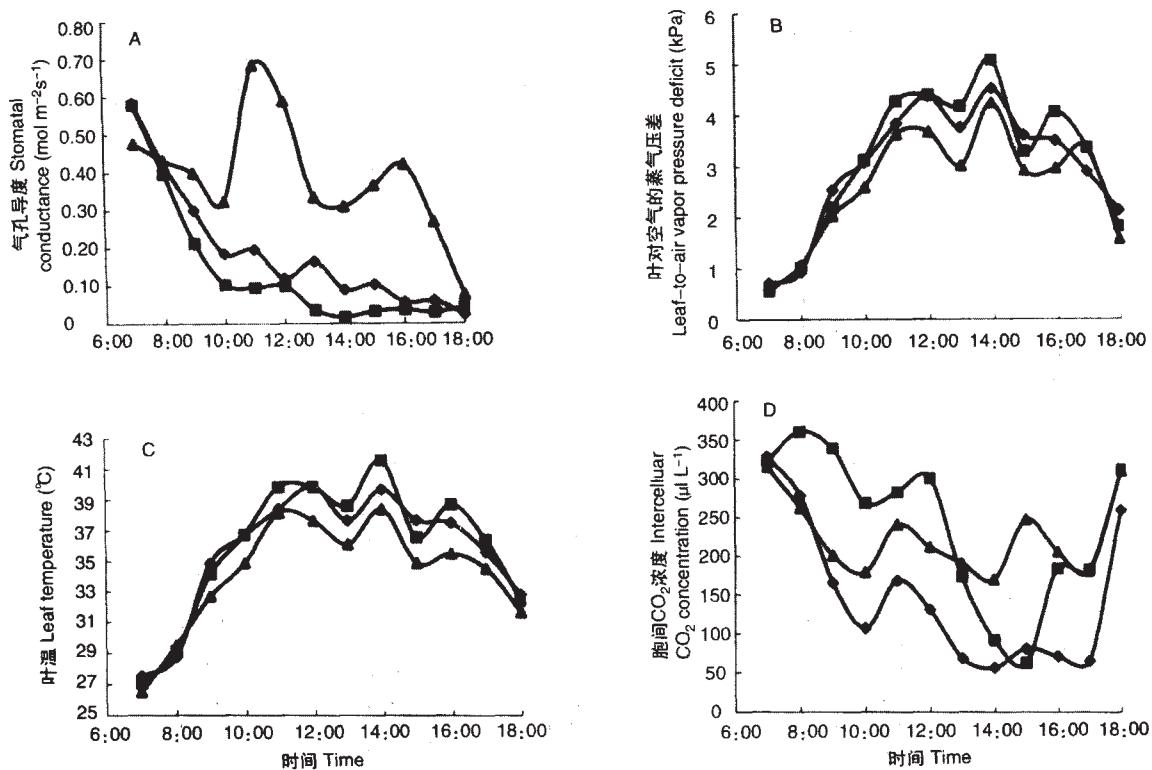


图 3 3 种植物气孔导度(A)、叶对空气的蒸气压差(B)、叶温(C)和胞间 CO_2 浓度(D)的日变化
Fig. 3 Diurnal variations of stomatal conductance (A), leaf-to-air vapor pressure deficit (B), leaf temperature (C) and intercellular CO_2 concentration (D) in three species
◆海南红豆 *Ormosia pinnata*; ■青梅 *Vatica mangachapoi*; ▲非洲桃花心木 *Khaya senegalensis*

2.3 净光合速率的日变化

通过测定植物光合速率的日变化进程,可了解植物光合作用的变化规律,从图 1、图 2 和图 3B 可以看出,早晨,随着 PAR 的增加, T_{air} 升高, $\text{VPD}_{\text{leaf-to-air}}$ 的增加, RH 的降低, Pn 逐渐增加,并形成上午的一个峰值,其中以海南红豆最为明显,在中午前后,PAR 继续上升, Pn 则逐渐下降,呈现“午休”现象。午间过后,由于云层的影响,PAR 和 T_{air} 也随之变化, Pn 也出现两次起伏。很多植物都表现出光合“午休”现象,造成“午休”现象的原因有多种,主要是受气孔限制、光照强度等影响, T_{leaf} 和 RH 对光合“午休”也有一定的影响^[17-20]。从图 1 和图 2 曲线的变化可以看出,3 种植物的光合“午休”出现时,也是 PAR 最高的时期,因而主要受到光抑制的影响。同时 3 种植物 Pn 日变化随 PAR 变化十分明显,是影响 3 种植物 Pn 的主要因素。但 T_{air} 与 PAR 亦有密切关系,因此对 Pn 也有很大的影响。RH 有一定的影响,但不明显。

3 种植物平均 Pn 的大小有明显的差异,非洲桃花心木 > 海南红豆 > 青梅,比较三者 Pn 的日变化曲线,海南红豆和非洲桃花心木的光合速率日变化

幅度较大,且变化趋势一致,而青梅的变化幅度很小,变化趋势与前两者有差异。它们出现峰值的时间不同,海南红豆与非洲桃花心木的第一个峰都出现在 9:00 时左右,青梅出现在 10:00 时左右;15:00 时左右,前两者的 Pn 都降低而青梅的却升高得很快,16:00 时左右,前两者的光抑制已解除,青梅却再次受到抑制,说明青梅更容易受到光抑制。

2.4 气孔导度、叶片对空气的水蒸气压差、叶温、胞间 CO_2 的日变化

气孔运动是植物调整光合器官对环境变化最迅速的方式,热带亚热带地区的森林环境有别于其它高纬度地区的森林环境,因而气孔调节也不同,空气相对湿度的变化明显影响叶片的气孔气体交换^[21]。气孔对水蒸气压差的变化敏感,水蒸气压差增高,气孔开度减小,反映植物对水分损失和二氧化碳吸收之间的某种协调关系^[22]。图 3A 显示,在早上,青梅和海南红豆的 G_s 值均比较高,随着太阳辐射逐渐增强,气温升高, $\text{VPD}_{\text{leaf-to-air}}$ 也不断上升(图 3B),而 G_s 逐渐下降,并保持在较低的水平。非洲桃花心木的 G_s 与前两者不同,其变化幅度较大,在 11:00 时左右升高,在 16:00 时左右又出现一个小

峰。从总的变化趋势可以看到3个种的Gs存在差异: 非洲桃花心木>海南红豆>青梅, 与Pn一致, 说明Pn与Gs有关。

叶片直接暴露在辐射热的交换环境里, 比植物的其它组织经历更大的极端温度变化范围。 T_{leaf} 的变化与 T_{air} 和PAR常常是密切相关的, PAR大, T_{air} 和 T_{leaf} 也相应较高。从图3C看出, 3种植物 T_{leaf} 的日变化趋势与PAR和 T_{air} 气温的变化趋势基本一致, 最高 T_{leaf} 出现在14:00时左右。从图3D可见, 3种供试植物的Ci日变化进程差异明显。海南红豆的Ci平均值为 $148.39 \mu\text{L}^{-1}$, 青梅为 $240.56 \mu\text{L}^{-1}$, 非洲桃花心木为 $226.32 \mu\text{L}^{-1}$, 但 T_{leaf} 比较接近, 海南红豆的平均值为 35.63°C , 青梅为 35.97°C , 非洲桃花心木为 34.24°C , 因此Pn的差异主要是Ci和Gs的不同造成的。

2.5 光合水分利用效率

水分利用效率(WUE)指植物消耗单位水分所生产的同化物质的量, 它反映了植物生产中单位水分的能量转化效率, 在本质上与蒸腾效率相同。本文采用瞬时水分利用效率即净光合速率与气孔导度的比值来表示, 又称为内在水分利用效率^[23,24]。3种植物的WUE变化如图4, 8:00时以前桃花心木的WUE要高于海南红豆, 8:00时以后却明显比海南红豆低。13:00时以前青梅的WUE明显低于海南红豆和非洲桃花心木, 此后却明显高于非洲桃花心木, 15:00时左右稍微高于海南红豆, 后又低于海南红豆。非洲桃花心木的WUE日均值为 $0.047 \mu\text{mol mmol}^{-1}$, 青梅为 $0.059 \mu\text{mol mmol}^{-1}$, 海南红豆为 $0.106 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ 。气孔是 CO_2 和 H_2O 进出的共同通道, Gs的大小同时影响着水分损失和碳的获取^[4]。非洲桃花心木虽

然具有较高的Pn, 但由于其Gs较高, 散失的水分较多, 其WUE比海南红豆低。青梅下午的WUE比上午高得多, 是由于其Gs下午比上午明显降低而控制了蒸腾水的缘故。3种植物的WUE明显受Gs的影响。同时, 从图3A、3D和图4可以看出3种植物WUE的变化趋势的大小排列与Ci的变化刚好相反, 可能是由于Ci影响Gs的缘故, 因为气孔对Ci变化很敏感,Ci的增加常伴随着气孔的关闭和Gs的降低^[25,26]。

上述的初步研究表明, 非洲桃花心木具有较高的净光合速率, 而内在水分利用效率较低, 海南红豆具有相对较高的净光合速率和高的内在水分利用效率, 二者的适应性和抗逆性都比青梅强, 因而更适合于在废渣场推广。不过, 有关生理生态特性的观测只是优良树种选择的理论基础, 对这3个树种在废渣场上的生态适应性及恢复效果还有待做进一步的研究和野外测试。

参考文献

- [1] Xia H P (夏汉平), Kong G H (孔国辉), Ao H X (敖惠修), et al. Comparison of four herbaceous plant in Pb and Cd uptake from oil shale residue derived soil [J]. Rural Eco-Envir (农村生态环境), 2000, 16(4):28–32. (in Chinese)
- [2] Ash H J, Gemmelland R P, Bradshaw A D. The introduction of native plant species on industrial waste heaps: a test of immigration and factors affecting primary succession [J]. J Appl Ecol, 1994, 31: 74–84.
- [3] Chapman R, Younger A. The establishment and maintenance of species-rich on reclaimed opencast coal site [J]. Restor Ecol, 1995, 3:39–50.
- [4] Gardiner D T. Re-vegetation status of reclaimed abandoned mined land in western North Dakota [J]. Arid Soil Res Rehabili, 1993, 7: 79–84.
- [5] Lan C Y (蓝崇钰), Shu W S (束文圣). Amelioration of soil media during vegetative rehabilitation in mining wasteland [J]. Chin J Ecol (生态学杂志), 1996, 15(2):55–59. (in Chinese)
- [6] Li Y C (李玉臣), Ji R G L (吉日格拉). The ecological restoration study on mining derelict land [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 1995, 15(3):339–344. (in Chinese)
- [7] Zhang Z Q (张志权), Shu W S (束文圣), Lan C Y (蓝崇钰), et al. The revegetation of a lead/zinc mine tailings site with an introduced soil seed bank [J]. Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 2000, 24(5):601–607. (in Chinese)
- [8] Hu H W (胡宏伟), Jiang B L (姜必亮), Lan C Y (蓝崇钰), et al. Effects of different improvement on controlling acidification of Pb/Zn tailings [J]. Acta Sci Natur Uinv Sunyatseni (中山大学学报), 1999, 38(3):68–71. (in Chinese)
- [9] Zhang Z Q (张志权), Shu W S (束文圣), Lan C Y (蓝崇钰), et al. Uptake and translocation of heavy metals in dominant plants of soil seed banks introduced to a lead/zinc mine tailings pond [J].

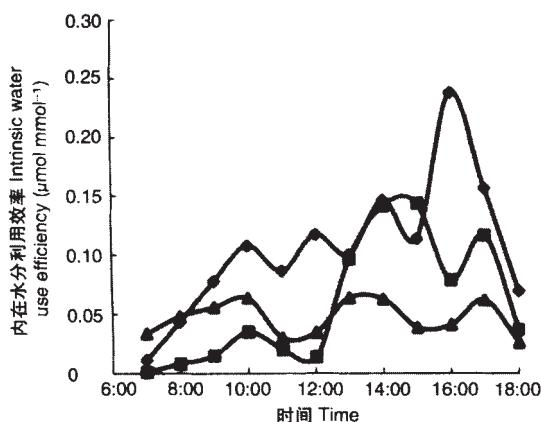


图4 3种植物内在水分利用效率的日变化

Fig. 4 Diurnal variation of intrinsic water use efficiency of three species
◆海南红豆 *Ormosia pinnata*; ■青梅 *Vatica mangachapoi*;
▲非洲桃花心木 *Khaya senegalensis*

- Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 2001, 25(3):306–311. (in Chinese)
- [10] Zhang Z Q (张志权). Application of the Leonard jars for germination test in soil seed bank research [J]. Chin J Ecol (生态学杂志), 1999, 18(3):70–74. (in Chinese)
- [11] Sun T S (孙泰森), Bai Z K (白中科). Theories methods of ecological rehabilitation of abandoned land from large-scale open-cast coal mine [J]. J Soil Water Conserv (水土保持学报), 2001, 15(5):56–71. (in Chinese)
- [12] Yang X (杨修), Gao L (高林). A study on re-vegetation in mining wasteland of Dexing Copper Mine, China [J]. Acta Ecol Sin (生态学报), 2001, 21(11):1932–1940. (in Chinese)
- [13] Cheng F Q (陈芳清), Lu B (卢斌), Pan J R (潘家荣). The vegetation of phosphate mining wasteland in Zhangcunping, Hubei [J]. J Wuhan Bot Res (武汉植物研究), 2000, 18(1):77–80. (in Chinese)
- [14] Liu S Z (刘世忠), Xia H P (夏汉平), Kong G H (孔国辉), et al. The soil and vegetation of oil shale dump in Maoming city, Guangdong Province [J]. Ecol Sci (生态科学), 2002, 21(1):25–28. (in Chinese)
- [15] Campbell G S, Norman J M. An Introduction to Environmental Biophysics [M]. 2nd ed. New York, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 37–50.
- [16] Yu Z Y (余作岳), Peng S L (彭少麟). Ecological studies on vegetation rehabilitation of tropical and subtropical degraded ecosystems [M]. Guangzhou: Guangzhou Sci Techn Press, 1996. 67–83. (in Chinese)
- [17] Muraok H, Tang Y H, Terashima I, et al. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in the natural high light [J]. Plant Cell Envir, 2000, 23:235–250.
- [18] Guo L W (郭连旺), Xu D Q (许大全), Shen Y G (沈允刚). Studies on the cause of midday depression of photosynthesis in cotton leaves under field conditions [J]. Acata Phytophysiol Sin (植物生理学报), 1994, 20(4):360–366. (in Chinese)
- [19] Zeng X P (曾小平), Zhao P (赵平), Peng S L (彭少麟), et al. Physiological characteristics of three species of pine [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 1999, 10(3):275–278. (in Chinese)
- [20] Zhang Z X (张振贤), Liang S H (梁书华), Chen L P (陈利平). Studies on diurnal change and midday depression of photosynthetic rate in Chinese cabbage leaves under field conditions [J]. Acta Bot Sin (植物学报), 1991, 36(suppl.):97–101. (in Chinese)
- [21] Mooney H A, Bjorkman O, Hall A E, et al. The study of the physiological ecology of tropical plants. Current status and needs [J]. BioSci, 1980, 30:22–26.
- [22] Wang Y H (王玉辉), Zhou G S (周广胜). Analysis and quantitative simulation of stomatal conductance of *Anurolepidium chinense* [J]. Acta Phytoecol Sin (植物生态学报), 2000, 24(6): 739–743. (in Chinese)
- [23] Penuelas J, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* [J]. J Exp Bot, 1998, 282:439–442.
- [24] Zhao P (赵平), Sun G C (孙谷畴), Zeng X P (曾小平), et al. A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan [J]. Chin J Appl Ecol (应用生态学报), 2000, 11(3):327–332. (in Chinese)
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33:317–345.
- [26] Mott K A. Sensing of atmospheric CO₂ by plants [J]. Plant Cell Envir, 1990, 13:731–737.