

油页岩废渣场 26 种木本植物光合作用和生长的差异

孔国辉^{1*}, 刘世忠¹, 吴彤¹, 黄娟^{1**}, 林植芳¹, 陈志东², 张进忠^{1***}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国石化集团茂名石油化工公司, 广东 茂名 525011)

摘要: 比较了生长在广东省茂名市茂南区油页岩废渣场 4 a 多的 26 种木本植物的光合作用 - 光响应和生长特征。测定了最大净光合速率(Pmax)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)和株高、胸径(DBH), 并计算了表观光量子效率(AQY)、瞬时光能利用效率(ILUE)。根据上述参数的不同, 参试植物被分成 3 级: 速生种平均 DBH 为 9.44 ± 2.23 cm, 其相应的平均 Pmax 为 18.44 ± 1.38 μmol m⁻²s⁻¹, ILUE 为 1.11 ± 0.68% 和 AQY 为 0.0474 ± 0.007 μmol CO₂ μmol⁻¹ quantum。中速生长植物则分别为 5.09 ± 0.90 cm、11.54 ± 1.01 μmol m⁻²s⁻¹、0.75 ± 0.12% 和 0.0406 ± 0.004 μmol CO₂ μmol⁻¹ quantum。慢速生长的植物中, 各参数则只有 2.03 ± 0.65 cm、6.71 ± 2.82 μmol m⁻²s⁻¹、0.47 ± 0.12% 和 0.0318 ± 0.006 μmol CO₂ μmol⁻¹ quantum。统计分析显示, ILUE 和 Pmax 或 DBH 呈极显著正相关, 株高与 DBH 和总叶面积(TLA)亦呈极显著正相关。结果表明, 植物光合作用 - 光响应曲线和光能利用效率能有效地评价植物对生长环境的适应性。从树种对光能的利用、生长的优势和有较高的水分利用效率综合评价, 提出了对油页岩废渣场生态恢复应用较适宜的树种有: 大叶相思、木棉、刺桐、油榄仁、红胶木、海南红豆、铁刀木、雨树、红荷木和乌墨。

关键词: 油页岩废渣场; 最大净光合速率; 光能利用率; 木本植物; 生长参数

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)06-0467-10

Differences in Photosynthesis and Plant Growth of 26 Woody Species at the Oil Shale Waste Dump

KONG Guo-hui^{1*}, LIU Shi-zhong¹, WU Tong¹, HUANG Juan^{1**},

LIN Zhi-fang¹, CHEN Zhi-dong², ZHANG Jin-zhong^{1***}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. SINOPEC Maoming Petrochemical Corporation, Maoming 525011, China)

Abstract: Photosynthesis-light response and growth feature were compared among 26 woody plants of over 4 years grown at the oil shale waste dump in Maonan district of Maoming city, Gnanngdong Province. A remarkable difference was found in maximum net photosynthetic rate (Pmax), apparent quantum yield (AQY), instantaneous light utilization efficiency (ILUE), plant height and diameter at breast height (DBH) among the tested species. According to growth and photosynthesis features, the trees were divided into 1) the fast-growing plants with the average DBH value of 9.44 ± 2.23 cm, the average Pmax of 18.44 ± 1.38 μmol m⁻²s⁻¹, ILUE of 1.11 ± 0.68% and AQY of 0.0474 ± 0.007 μmol CO₂ μmol⁻¹ quantum; 2) the moderate-growing plants with the above values of 5.09 ± 0.90 cm, 11.54 ± 1.01 μmol m⁻²s⁻¹, 0.75 ± 0.12% and 0.0406 ± 0.004 μmol CO₂ μmol⁻¹ quantum, respectively; and 3) the slow-growing plants with above values dropping to 2.03 ± 0.65 cm, 6.71 ± 2.82 μmol m⁻²s⁻¹, 0.47 ± 0.12 %

收稿日期: 2006-01-25 收稿日期: 2006-05-08

基金项目: 中国石化茂名石油化工公司(1999-2002), 中国石化集团(2002-2005), 广东省环保局科技开发项目(2001-07)资助

* 通讯作者 Corresponding author

**现在上海大学环境与化工学院环境污染与健康研究所 The Institute of Environmental Pollution and Health, the School of Environment and Chemistry, Shanghai University

*** 现在广西农业科学院 Guangxi Academy of Agricultural Sciences

and $0.0318 \pm 0.006 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{ quantum}$, respectively. The statistic analysis showed a very significantly positive relationship between ILUE and Pmax or DBH, and plant height also positively correlated with DBH and the total leaf area per plant. The results indicated that photosynthesis-light response curve and ILUE are useful to estimate the adaptation of plants to their habitat. Owing to higher ILUE, growth rates and water use efficiency, the woody species suitable for the restoration of the oil shale waste dump are as follows, *Acacia auriculiformis*, *Bombax malabaricum*, *Erythrina indica*, *Terminalia bellirica*, *Tristania conferta*, *Ormosia pinnata*, *Cassia siamea*, *Samanea saman*, *Schima wallichii*, *Syzygium cumini*.

Key words: Oil shale waste dumps; Maximum net photosynthetic rate; Light use efficiency; Woody plants; Growth features

我国是个油页岩资源丰富的国家,油页岩探明加预测储量为 $4.83 \times 10^{11} \text{ t}$, 所含页岩油资源量 $2.90 \times 10^{10} \text{ t}$, 居世界第 4 位。广东油页岩资源相当丰富,探明储量 $7.57 \times 10^9 \text{ t}$, 位居全国第二, 其中茂名占 $5.1 \times 10^9 \text{ t}$ 。早在 1955–1993 年中国石化集团茂名石化公司已在茂名生产页岩油, 其生产过程所产生的干馏和燃烧后的半焦灰渣先后堆放的面积达 1.4 km^2 (地点为南排) 和 6.7 km^2 (地点为北排), 高出地面 20–30 m。自 1985–1990 年已对南排进行了大面积的绿化, 并取得了良好的环境效益^[2]。为进一步对废渣地进行改造和利用, 自 1999 年至 2003 年先后在北排引种了多种植物, 目的是为北排以及其他类似的页岩油工业废渣地的生态修复提供种质资源和技术参考。

废渣场虽然地下环境条件恶劣, 但光照条件良好适于栽种一些能有效利用强光条件和耐贫瘠土壤的阳生植物种类。通常, 阳生型植物种类有较高的生理代谢速率, 其光饱和和光合速率, 光饱和点和光能利用效率等均高于耐阴种^[3–4]。光是植物进行光合作用的能源, 植物对光能的吸收、利用与其遗传特性和环境条件的变化密切相关。光合作用-光强响应曲线很早就被用来评价植物光合速率及其相关的光合特征^[5–6], 显示其在一定范围的光照强度下潜在的光合能力^[7]及生长发育态势, 并可作为选育和鉴定具高光效、耐强光的优良品种的一个重要指标^[8]。据此, 本文通过测定净光合速率-光响应曲线, 了解废岩渣地引种植物中主要种类的光合效率及与植物生长速率关系, 探讨不同植物种对油页岩废渣场恶劣环境的适应性, 为废渣场生态恢复中的植物种类选择提供科学依据。

1 试验区环境

1.1 自然环境

试验区位于广东省茂名市 ($21^{\circ}25' - 22^{\circ}42' \text{ N}$,

$110^{\circ}21' - 111^{\circ}46' \text{ E}$) 的茂南区。地处热带北缘, 属南亚热带向热带过渡的季风海洋性气候, 年均温 23.2°C , 1 月平均气温 15°C , 最低气温 1.7°C , 全年无霜, 7 月平均气温 28.4°C , 极端高温 37.8°C 。年均降雨量 1567 mm , 集中在 4–9 月, 占全年降水量的 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, 8 月中旬在 10:00–14:00 的光照强度可持续高达 $1900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 以上, 最大光照强度达 $1970 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 年平均日照时数为 1916 h , 最高达 2237 h 。雨热同季, 气候条件有利于植物的生长。

本区大部分为台地和平原, 主要土壤类型是赤红壤、砖红壤和水稻土, 地带性的土壤为砖红壤。地带性植被为热带季雨林, 但已不复存在。代之为人工林, 种植的树种主要有桉 (*Eucalyptus spp.*)、相思 (*Acacia spp.*)、松 (*Pinus spp.*) 和木麻黄 (*Casuarina equisetifolia*) 等绿化树种, 分布于近村落的台地和低丘。

1.2 油页岩废渣地试验环境

废渣场堆置物由黑灰色的焦灰渣 (500°C 干馏后排出)、赤色的灰渣 (800°C 燃烧充分的灰渣)、褐色的岩渣 (为碎小的油页岩) 和剥离土 (为油页岩矿表层土壤) 所组成。灰渣中 Al_2O_3 及 SiO_2 的含量较高, 而 CaO 与 MgO 的含量较低, Ca 趋于淋失, Al 趋于富集, 灰渣水浸出液呈强酸性反应^[9]。岩渣基质呈强酸性 ($\text{pH } 3.74 - 4.52$), 有机质含量低 ($0.40\% - 11.84\%$)、 N 、 P 含量低, 属养分贫瘠土壤^[10]。土壤交换性铝含量高, 0–80 cm 的土层平均为 $67.40 \text{ mmol kg}^{-1}$, 比当地砖红壤高 6.3 倍, 越往下层越高^[11]。岩渣土保水性能尚好, 0–80 cm 土层冬、夏季平均含水量分别为 17.78% 和 25.77%。

2 材料和方法

2.1 供试植物

大叶相思(*Acacia auriculiformis* A. Cunn. ex Benth.)、刺桐(*Erythrina variegata* L.)、油榄仁(*Terminalia bellirica* (Gaertn.) Roxb.)、云南石梓(*Gmelina arborea* Roxb.)、铁刀木(*Cassia siamea* Lam.)、木棉(*Bombax malabaricum* DC.)、桉树(*Eucalyptus* sp.)、红荷木(*Schima wallichii* (DC.) Choisy)、东京油楠(*Sindora tonkinensis* A. Cheval. ex K. & S. S. Larsen)、红胶木(*Tristania conferta* R. Br.)、雨树(*Samanea saman* (Jacq.) Merr.)、竹节树(*Carallia brachiata* (Lour.) Merr.)、海南红豆(*Ormosia pinnata* (Lour.) Merr.)、火力楠(*Michelia macclurei* Dandy)、降香黄檀(*Dalbergia odorifera* T. Chen)、紫檀(*Pterocarpus indicus* Willd.)、格木(*Erythrophleum fordii* Oliv.)、铁冬青(*Ilex rotunda* Thunb.)、土沉香(*Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng.)、乌墨(*Syzygium cumini* (L.) Skeels)、柚木(*Tectona grandis* L. f.)、山楝(*Aphanamixis polystachya* (Wall.) R. N. Parker)、非洲楝(*Khaya senegalensis* (Desr.) A. Juss.)、大头茶(*Gordonia axillaris* (Roxb.) Diels.)、艳榄仁(*Terminalia superba* Engl. & Diels.)、青梅(*Vatica astrotricha* Hance)共 26 种。

2.2 方法

植物栽种与管理 参试植物先后栽植于 1999–2001 年,为 1 a 生苗,株行距 2 m×2 m,大穴(50 cm×50 cm×60 cm)种植,每穴施腐熟塘泥 5 kg,土杂肥 2 kg,复合肥 0.25 kg,充分拌匀。选择在当地多雨季节 4–5 月份,把握降雨或雨后适时种植,因缺水及浇灌设施,种后全无淋水。

植物生长观测 测量株高、基径,待株高增至 1.3 m 后,增测胸径(DBH)、冠幅、基部(株高 50 cm 以下)分枝数,以后每年秋冬季均进行同样测定,每种观测 10 株。树冠总叶面积(TLA)=冠幅面积×叶面积指数。

光合作用 - 光响应曲线的测定 采用 Li-6400 便携式光合作用系统(LI-COR, Inc USA)进行测定。设定光合有效辐射(PAR)为 1 800、1 400、1 000、700、400、200、150、100、50、0 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),测定的光合参数包括:净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)、叶室温度(Tc)、叶面温度(Tl)、叶室相对湿

度(Rh%)、空气中的 CO₂ 浓度(Ca)和胞间 CO₂ 浓度(Ci)。净光合速率 - 光响应曲线在低光强(0–150 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)下呈直线部分的斜率即表观量子效率(AQY),该直线与 x 轴的交点为其光补偿点(LCP),与 y 轴的交点则为光下的暗呼吸速率(Rd)^[8],将测得的最大净光合速率(Y)与相应的光量(x)做直线回归 $Y=a+bx$, a 为暗呼吸速率, b 为表观光量子效率, a/b 为光补偿点,以 90% Pmax 时的 PAR 值计算出光饱和点(LSP)^[12]。水分利用效率 $WUE=Pn/Tr$,瞬时光能利用效率 $ILUE = Pmax/PARmax \times 100\%$ 。气孔限制值 $Ls=1-Ci/Ca$ ^[13]。测定时间为 2004 年 8 月 12–14 日,上午 8 时至 12 时,少数种延至下午 4 时。为了尽可能缩短种之间在测定时间上的差距,采用两台 Li-6400 光合仪(使用前先作校准),分别由两人同时测定不同的植物种类。供试的每一种植物选择 3–4 株,从中测定 4–7 片叶子。样叶取自植株中上部分向阳的健壮成熟叶。

叶面积指数的测定 采用植物冠层分析仪(LAI-2000 Plant Canopy Analyzer, LI-COR, Inc, USA)。

数据分析用 Microsoft Excel 2003 和 SPSS 11.0。

3 结果

3.1 光合作用测定时外界微气候条件

测定期间自然光合有效辐射(PAR)均值为 1 202 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,最大为 1 966 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,叶室平均气温为 34.91±0.16℃,叶面平均温度为 34.26±0.29℃,最高温度出现在 14 时,分别为 39.73±0.07℃(叶室)和 38.20±0.37℃(叶面);平均相对湿度为 58.12±0.72%(室外)和 65.63±0.87%(叶室内),最低相对湿度同样出现在 14 时,分别为 40.91±0.68%(室外)和 50.29±2.04%(叶室内)。叶室 CO₂ 平均浓度为 351.46±6.27 $\mu\text{mol mol}^{-1}$,最高和最低分别为 376.48±25.90 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 和 329.51±4.03 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。

3.2 光合作用 - 光强反应曲线的特征

图 1 可见,26 种植物的光合速率 - 光强响应曲线呈典型的双曲线模式,光合速率随光强增大而表现为快速增加→缓慢增加→近乎恒定的三个阶段。不同物种之间的差别主要在于这些曲线中所包含的相关参数值大小不一。其中最明显的差别是青梅的整条曲线在微弱上升后即呈水平状,Pn 数值极低。

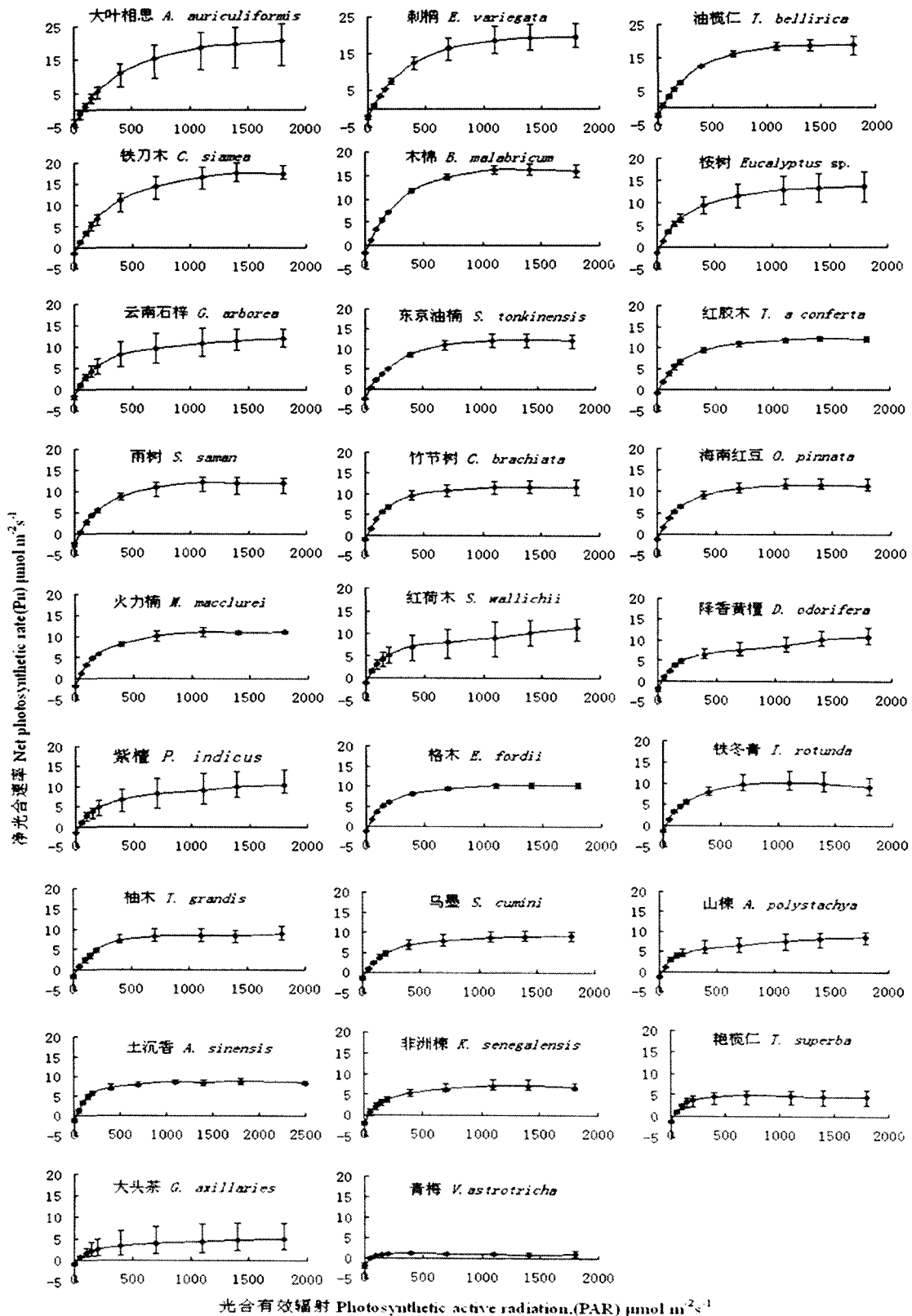


图 1 北排废渣场 26 种植物的净光合速率 - 光响应曲线

Fig. 1 Pn-light response curves of 26 woody species grown at the oil shale waste dump

表 1 列出光合作用 - 光响应曲线模式所显示的参数最大光合速率(Pmax)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸(Rd)和 Rd/Pn 比率。结果看出不同植物种的 Pmax 值有显著的差异,变幅在 20.08–1.25 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 之间。大致可区分为高、中、低三种水平。Pmax 在 16–20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的高值者共有 6 个种,即大叶相思、刺桐、油榄仁、云南石梓、铁刀木和木棉。Pmax 为 10–13 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的中值类,包括桉树、东京油楠、红胶木、雨树、红荷木、竹节树、海南红豆、火力楠、降香黄檀、紫檀、格木和铁冬青 12 种。Pmax 值小于 10 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的 8 个种类为乌墨、柚木、土沉香、山楝、非洲楝、大头茶、艳榄仁和青梅。26 种中,大叶相思的 Pmax 最高,青梅的 Pmax 最低,前者的 Pmax 为后者的 16.06 倍。

表观光量子效率 AQY 反映叶片在低光下光

合作用的光化学效率,高 Pmax 的 6 个种的 AQY 为 0.0375–0.0554 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ quantum,平均为 0.0474 ± 0.0701 。中等 Pmax 12 个种的 AQY 为 0.0347–0.0449 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ quantum,平均为 0.0406 ± 0.0039 。低 Pmax 的 8 个种的 AQY 在 0.0207–0.0401 $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1}$ quantum 之间,均值为 0.0318 ± 0.0060 。这些变化的趋势与 Pmax 相似。

光饱和点 LSP 在 26 种植物之间的变化也呈与 Pmax 和 AQY 相近的趋势,即高 Pmax 和高 AQY 的种类,其 LSP 也较高。

26 种植物的暗呼吸速率的变幅由 0.78 到 4.34 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,大多数植物的 Rd 处于 $>1 < 2 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的区间。高 Pmax 的 6 个种的 Rd 均值达 $2.34 \pm 1.05 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。计算 Rd/Pmax 比值看出,低 Pmax 的种类有较高的 Rd/Pmax,尤以青梅的比值高达 1.54,表明其极低的净光合速率与其相对较

表 1 油页岩废渣地 26 种木本植物的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters of 26 woody species grown at the oil shale waste dump

植物种 Species	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	最大净光合 速率 Pmax ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	暗呼吸 Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	暗呼吸/ 净光合 Rd/Pn	表观光量子 效率 AQY ($\mu\text{mol CO}_2$ μmol^{-1} quantum)
大叶相思 <i>Acacia auriculiformis</i>	1648	20.08±5.26	68.49±7.36	-4.34±1.01	-0.21	0.0554±0.0045
刺桐 <i>Erythrina variegata</i>	1544	19.50±2.75	38.64±5.73	-2.31±0.41	-0.12	0.0508±0.0026
油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	1620	18.90±2.28	41.69±7.61	-2.38±0.36	-0.12	0.0533±0.0021
云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	1354	18.33±3.48	44.3±13.87	-1.96±0.81	-0.13	0.0412±0.0075
铁刀木 <i>Cassia siamea</i>	1271	17.58±1.60	29.52±3.27	-1.46±0.16	-0.08	0.0461±0.0058
木棉 <i>Bombax malabricum</i>	1260	16.25±1.15	30.55±1.72	-1.57±0.14	-0.10	0.0375±0.0077
桉树 <i>Eucalyptus</i> sp.	1261	13.67±3.31	26.90±2.21	-1.36±0.06	-0.10	0.0431±0.0033
东京油楠 <i>Sindora tonkinensis</i>	1260	12.23±1.40	52.54±4.72	-2.53±0.18	-0.08	0.0419±0.0009
红胶木 <i>Tristania conferta</i>	1260	12.20±0.37	17.02±8.03	-0.78±0.20	-0.21	0.0394±0.0059
雨树 <i>Samanea saman</i>	990	12.17±1.54	48.83±5.75	-2.46±0.34	-0.06	0.0449±0.0004
红荷木 <i>Schima wallichii</i>	1260	12.01±2.17	18.37±2.44	-1.02±0.16	-0.20	0.0347±0.0082
竹节树 <i>Carcinia brachiata</i>	1275	11.65±1.55	18.19±6.53	-1.06±0.42	-0.09	0.0443±0.0039
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	990	11.53±1.05	22.20±1.29	-1.28±0.06	-0.11	0.0441±0.0021
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	991	11.20±0.22	33.27±3.34	-1.83±0.2	-0.16	0.0440±0.0007
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	1260	10.79±1.64	44.10±11.50	-1.89±0.42	-0.17	0.0349±0.0041
紫檀 <i>Pterocarpus indicus</i>	1261	10.69±2.91	34.18±7.73	-1.49±0.07	-0.14	0.0349±0.0090
格木 <i>Erythrophleum fordii</i>	1364	10.30±0.60	18.48±1.18	-1.13±0.11	-0.11	0.0413±0.0016
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	1100	10.05±2.02	23.69±6.70	-1.31±0.23	-0.13	0.0391±0.0022
乌墨 <i>Syzygium cumini</i>	1261	9.34±1.03	33.60±7.38	-1.39±0.42	-0.07	0.0344±0.0043
柚木 <i>Tectona grandis</i>	1260	8.88±1.40	38.07±9.56	-1.70±0.39	-0.15	0.0352±0.0044
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	1279	8.68±0.68	23.82±12.28	-1.17±0.49	-0.19	0.0401±0.0003
山楝 <i>Aphanamixis polystachya</i>	1621	8.57±1.46	26.81±3.27	-1.29±0.15	-0.15	0.0348±0.0058
非洲楝 <i>Khaya senegalensis</i>	1184	7.19±0.98	48.7±16.54	-1.99±0.4	-0.29	0.0330±0.0010
大头茶 <i>Gordonia axillaries</i>	1619	4.98±2.70	36.66±4.25	-0.98±0.24	-0.20	0.0207±0.0109
艳榄仁 <i>Terminalia superba</i>	775	4.79±1.47	35.27±10.35	-1.34±0.21	-0.28	0.0305±0.0050
青梅 <i>Vatica astrotricha</i>	360	1.25±0.19	66.13±7.06	-1.93±0.56	-1.54	0.0260±0.0049

高的暗呼吸速率相关, 26 种植物的 P_{max} 与 R_d 相关分析表明两者呈弱显著性负相关, 相关系数为 -0.45 ($P < 0.05$)。

3.3 瞬时光能利用率、气孔导度和细胞间 CO_2 浓度

饱和光强下的 P_{max} 代表植物利用光能的最大潜力。若忽略叶片的形态特性及着生角度, 而以单位叶面积上的 $(P_{max}/PAR_{max}) \times 100\%$ 之值表示高光强下的瞬时光能利用效率 (ILUE), 同样看到不同植物种之间存在显著的差别。26 个种植物的 ILUE 在 $0.28\% - 1.26\%$ 之间 (表 2)。其中 ILUE 大于 1% 的种类有铁刀木、木棉、大叶相思、雨树、刺桐、油榄仁、海南红豆、云南石梓。ILUE 低于 0.6% 者包括紫檀、格木、非洲楝、乌墨、柚木、山楝、青梅和大头茶, 其余的 10 种植物的 ILUE 值居中。根据光能利用率的高低值可将这些种类区分为 3 种水平, 表 2 中从铁刀木至云南石梓 8 种为高光能利用率

的种, ILUE 值为 $1.26\% - 1.02\%$, 平均值为 $1.11 \pm 0.67\%$, 而 ILUE 值中等 ($0.87\% - 0.62\%$, 平均值为 $0.75 \pm 0.12\%$) 的有东京油楠至降香黄檀 10 种, 低 ILUE 值 ($0.59\% - 0.28\%$, 平均值为 $0.47 \pm 0.11\%$) 的有紫檀至大头茶 8 种。这种 ILUE 水平的粗略分级与表 1 中的 P_{max} 和 AQY 的种间比较分级的结果几乎一致, 表明 P_{max} 和 AQY 对 ILUE 有重要的影响作用。

气孔是植物与外界进行气体和水分交换的通道, 气孔的开闭在调控光合速率和蒸腾速率中具有重要的作用。细胞间 CO_2 浓度 C_i 取决于外界的 CO_2 浓度 C_a 、气孔导度 G_s 及植物利用 C_i 的能力。与上述相应的 3 组植物的 C_i 均值分别为 $261.60 \pm 14.99 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 、 $250.50 \pm 33.16 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 和 $244.25 \pm 28.23 \mu\text{mol mol}^{-1}$; 其相应的 G_s 均值分别为 $0.479 \pm 0.20 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $0.306 \pm 0.11 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $0.197 \pm 0.04 \text{ mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。 C_i 与 G_s 有显著相关性, 相关系数为 0.45 ($P < 0.05$)。

表 2 油页岩废渣地 26 种木本植物的气体和水分交换参数及光能利用效率

Table 2 Gas and water exchange parameters and light use efficiency of 26 species grown at the oil shale waste dump

植物种 Species	瞬时光能 利用率 ILUE (%)	蒸腾速率 Tr ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	水分利用效率 IWUE ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	气孔限制值 Ls
铁刀木 <i>Cassia siamea</i>	1.26	5.90 ± 1.67	3.16 ± 0.66	0.525 ± 0.177	264.50 ± 12.22	0.22
木棉 <i>Bombax malabriculum</i>	1.16	3.73 ± 0.09	4.12 ± 0.26	0.411 ± 0.028	281.50 ± 10.50	0.22
大叶相思 <i>Acacia auriculiformis</i>	1.12	10.38 ± 2.16	1.97 ± 0.37	0.793 ± 0.274	269.50 ± 14.52	0.19
雨树 <i>Samanea saman</i>	1.11	6.81 ± 0.82	1.79 ± 0.01	0.313 ± 0.081	247.33 ± 9.81	0.25
刺桐 <i>Erythrina variegata</i>	1.08	5.64 ± 1.03	3.48 ± 0.15	0.575 ± 0.240	274.00 ± 22.64	0.23
油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	1.05	8.72 ± 0.73	2.19 ± 0.38	0.651 ± 0.083	268.00 ± 10.49	0.19
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	1.05	2.49 ± 0.28	4.88 ± 0.13	0.166 ± 0.025	237.33 ± 2.49	0.35
云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	1.02	8.91 ± 2.31	1.57 ± 0.26	0.361 ± 0.173	250.67 ± 18.71	0.25
东京油楠 <i>Sindora tonkinensis</i>	0.87	7.17 ± 0.46	1.70 ± 0.11	0.257 ± 0.029	235.33 ± 4.50	0.29
红胶木 <i>Tristania conferta</i>	0.87	5.30 ± 1.34	2.29 ± 0.88	0.27 ± 0.013	259.00 ± 13.40	0.24
竹节树 <i>Carcinia brachiata</i>	0.84	2.91 ± 0.36	4.01 ± 0.03	0.226 ± 0.052	267.00 ± 60.00	0.27
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	0.83	4.32 ± 0.51	2.31 ± 0.22	0.353 ± 0.086	281.00 ± 5.72	0.16
桉树 <i>Eucalyptus</i> sp.	0.76	4.76 ± 0.90	2.87 ± 0.45	0.449 ± 0.194	295.67 ± 10.40	0.18
红荷木 <i>Schima wallichii</i>	0.75	3.13 ± 0.71	3.79 ± 0.42	0.176 ± 0.047	234.00 ± 9.72	0.34
艳榄仁 <i>Terminalia superba</i>	0.68	0.65 ± 0.15	7.23 ± 1.11	0.042 ± 0.013	182.33 ± 5.25	0.51
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	0.63	2.91 ± 0.10	2.99 ± 0.34	0.19 ± 0.014	282.00 ± 12.00	0.23
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	0.62	4.35 ± 0.66	2.61 ± 0.37	0.207 ± 0.018	240.67 ± 1.25	0.30
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	0.62	2.74 ± 1.36	3.42 ± 0.75	0.122 ± 0.062	232.00 ± 12.90	0.38
紫檀 <i>Pterocarpus indicus</i>	0.59	2.96 ± 1.00	3.68 ± 0.23	0.208 ± 0.104	260.33 ± 19.75	0.29
格木 <i>Erythrophleum fordii</i>	0.57	2.45 ± 0.01	4.21 ± 0.27	0.151 ± 0.002	244.00 ± 6.00	0.33
非洲楝 <i>Khaya senegalensis</i>	0.55	4.71 ± 1.99	1.88 ± 0.87	0.162 ± 0.04	264.00 ± 19.95	0.26
乌墨 <i>Syzygium cumini</i>	0.49	5.62 ± 0.55	1.59 ± 0.21	0.235 ± 0.045	264.00 ± 13.60	0.23
柚木 <i>Tectona grandis</i>	0.49	6.46 ± 2.56	1.57 ± 0.5	0.248 ± 0.174	232.00 ± 46.56	0.32
山楝 <i>Aphanamixis polystachya</i>	0.48	3.14 ± 1.38	3.35 ± 1.46	0.157 ± 0.072	280.00 ± 44.11	0.26
青梅 <i>Vatica astrotricha</i>	0.31	0.57 ± 0.12	2.32 ± 0.65	0.016 ± 0.002	206.33 ± 19.70	0.41
大头茶 <i>Gordonia axillaries</i>	0.28	1.90 ± 1.39	3.05 ± 0.62	0.079 ± 0.067	203.33 ± 32.62	0.42

3.4 气孔限制性、蒸腾速率和水分利用效率

计算气孔的限制性有助于了解不同植物的光合作用受控于气孔运动的程度及其与环境条件的关系。表2可见,除少数种类之外,气孔运动对Pn的限制性均低于0.35。其中多数光能利用率较高的种有较低Ls值,如铁刀木、木棉、油榄仁、大叶相思等的Ls值<0.22。光能利用率低的大头茶、青梅、艳榄仁,其Ls值>0.40。对26种植物的相关分析结果显示,Ls与ILUE之间呈极显著的负相关,相关系数为-0.54(P<0.01)。Ls与Gs或Ci之间也呈极显著的相关性,相关值分别为-0.56和-0.93(P<0.01)。几种速生树种如木棉、油榄仁、红胶木、大叶相思等均有较高的Gs值和Ci值,说明这些种具有较强的气孔控制能力,其较高的Gs和Ci值有助于叶片对CO₂的固定,提高光能利用率和光合产物的积累,使之更易适应于恶劣环境下生存。

不同植物的蒸腾速率Tr大小的趋势与Gs水平相似。Gs高的种类显示较高的Tr值。3组植物的Tr均值从高到低为6.57±2.69 mol m⁻²s⁻¹、3.83±1.77 mol m⁻²s⁻¹和3.47±1.98 mol m⁻²s⁻¹。Tr和Gs的相关系数为0.69(P<0.01)。

从Pn/Tr比值计算的瞬时水分利用效率IWUE代表植物消耗每mmol H₂O所能同化的μmol CO₂量,WUE是反映植物耐旱性的一个有效指标。生长于油页岩废渣地的供试26种木本植物IWUE大致分为3种水平: IWUE>3.5 μmol mol⁻¹的属高水平,有艳榄仁、海南红豆、格木、木棉、竹节树、红荷木、紫檀7种; IWUE约<2 μmol mol⁻¹,有非洲楝、雨树、东京油楠、乌墨、柚木和云南石梓6种,属低IWUE种类。前者有较多的耐旱种类,如艳榄仁、海南红豆、木棉和红荷木,而耐旱性明显差的种类出现在后者,如云南石梓和柚木,旱季之始即落叶。其余12种植物的IWUE在2~3.5 μmol mol⁻¹之间。

3.5 气体交换参数与光能利用率的关系

分析全部供试植物的Pmax及ILUE之间及其与AQY、Tr、Gs、Rd相关关系的结果(表3)表明,瞬时光能利用率ILUE与Pmax、AQY、Tr和Gs皆呈极显著正相关性,相关系数的大小是Pmax>AQY>Gs>Tr。ILUE与Rd则有显著的负相关性。Pmax与AQY、Tr和Gs之间也有极显著的正相关性,其相关系数值均比ILUE与此3个参数的相关系数值更高,3个相关系数的大小顺序是Gs>AQY>Tr。Pmax与Rd也具有极显著的负相关性。显然,Pmax的大小受到ILUE、AQY、Gs、Tr和Rd所制约,低的ILUE、AQY、Gs和Tr及高的Rd是限制Pmax的主要因子,其中尤以AQY和Gs的影响更为显著。

3.6 植物的生长状况

如表4所示,23种木本植物在油页岩废渣场生长了4年8个月后,反映其生长状况的株高、胸径、冠幅、叶面积指数和总叶面积等参数均有所不同。平均的株高、胸径及冠幅分别为3.84±1.42 cm、5.67±3.39 cm和16.42±11.33 m²。此3个参数在植物种之间的水平由大至小的排序有较佳的规律。胸径是观测木本植物生长状况的重要指标,其数值大小常被用于比较不同生境下树种的生长速度^[4]。因此,我们以胸径值的不同将供试的植物生长速度区分为3个等级。列为速生树种的胸径约为7~14 cm,包括木棉、油榄仁、红胶木、大叶相思、雨树、降香黄檀、海南红豆和柚木。中等生长速率者的胸径约为3.6~6.5 cm,有艳榄仁、乌墨、云南石梓、紫檀、红荷木、非洲楝、铁刀木和山楝。低生长速率的树种胸径在3 cm以下的有竹节树、铁冬青、火力楠、格木、大头茶、青梅和土沉香。

将表4的各个生长指标与Pmax和ILUE作相关分析(表5),结果可见,DBH与Pmax和ILUE之

表3 气体交换参数与光能利用率的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between gas exchange parameters and light use efficiency

	最大净光合速率 Pmax	表观量子效率 AQY	蒸腾速率 Tr	气孔导度 Gs	暗呼吸 Rd
光能利用效率ILUE	0.78 **	0.70 **	0.54**	0.68**	-0.41 *
最大净光合速率Pmax		0.84**	0.77**	0.91**	-0.52**

*显著性相关(P<0.05)。Correlation is significant at 0.05 level.

**极显著相关性(P<0.01)。Correlation is extremely significant at 0.01 level.

间有极显著的正相关性($P < 0.01$), 株高与总叶面积和 P_{max} 极显著相关, 与 $ILUE$ 显著相关。这表明植物的高生长主要取决于叶片总面积和 P_{max} 的大

小, 而 DBH 的横向生长与 P_{max} 和光能利用率密切相关。总的生长量应是单位叶片光合速率、植株总叶面积和光能利用率等综合作用的结果。

表 4 油页岩废渣场种植 4 年 8 个月植物的生长状况
Table 4 Growth features of over 4-year-old trees grown at the oil shale waste dump

植物 Species	株高 Height (m)	基径 Basal diameter (cm)	冠幅 Canopy area (m ²)	叶面积指数 LAI	总叶面积* Total leaf area (m ² plant ⁻¹)	胸径 DBH (cm)
木棉 <i>Bombax malabricum</i>	5.26±0.29	17.26±2.36	22.88±4.26	1.57±0.73	35.82±20.71	13.92±1.46
油榄仁 <i>Terminalia bellirica</i>	5.98±0.81	18.00±2.15	13.89±5.73	3.67±0.86	51.02±24.26	11.44±1.76
红胶木 <i>Tristania conferta</i>	5.74±0.71	13.17±2.11	23.11±4.88	4.99±0.98	115.4±10.66	9.34±1.55
大叶相思 <i>Acacia auriculiformis</i>	5.64±0.75	12.42±0.92	10.99±4.92	4.74±0.81	52.06±19.24	8.82±1.34
雨树 <i>Samanea saman</i>	5.16±0.57	14.62±2.85	23.58±11.1	2.12±0.44	49.9±22.16	8.96±1.83
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	5.06±0.51	16.22±1.76	24.53±7.37	2.78±0.85	68.14±6.36	8.46±1.18
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	4.00±0.30	10.27±2.14	20.75±4.82	6.25±1.29	15.37±7.99	7.63±1.65
柚木 <i>Tectona grandis</i>	5.82±1.38	14.22±3.51	11.54±3.04	1.33±1.20	129.69±36.84	7.02±1.60
艳榄仁 <i>Terminalia superba</i>	4.64±0.24	8.66±1.97	24.60±3.79	2.22±0.75	54.66±25.56	6.52±0.83
乌墨 <i>Syzygium cumini</i>	3.21±0.68	10.7±2.95	15.54±4.29	4.84±0.60	49.39±17.52	6.07±3.25
云南石梓 <i>Gmelina arborea</i>	4.18±1.33	11.17±4.53	21.08±10.9	2.16±0.66	45.52±24.55	5.20±2.23
紫檀 <i>Pterocarpus indicus</i>	4.32±0.58	10.58±2.52	22.35±4.89	2.21±0.33	75.18±27.01	5.16±0.73
红荷木 <i>Schima wallichii</i>	3.15±0.49	9.41±1.21	21.17±2.57	4.64±0.40	101.97±61.35	4.81±1.13
非洲楝 <i>Khaya senegalensis</i>	3.81±1.15	7.47±1.87	20.12±9.47	2.96±0.89	59.56±30.95	4.67±1.73
铁刀木 <i>Cassia siamea</i>	4.02±1.23	9.9±2.64	54.13±22.2	1.88±0.33	98.21±6.36	4.65±1.78
山楝 <i>Aphanamixis polystachya</i>	3.28±0.68	8.4±2.29	10.28±3.85	3.26±0.67	33.46±20.89	3.61±1.29
竹节树 <i>Carcinia brachiata</i>	2.54±0.36	7.02±1.49	2.76±1.62	3.39±0.28	9.38±5.90	2.84±0.87
铁冬青 <i>Ilex rotunda</i>	2.16±0.59	8.31±2.10	10.81±3.90	3.62±0.47	39.1±17.03	2.74±1.40
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	2.31±0.58	5.54±1.04	7.64±1.29	4.97±1.13	10.14±3.42	2.13±0.80
格木 <i>Erythrophleum fordii</i>	2.50±0.45	6.70±2.06	2.09±0.38	4.86±0.87	37.99±14.36	2.08±0.46
大头茶 <i>Gordonia axillaries</i>	2.39±0.51	5.85±1.75	5.22±3.37	3.75±1.50	19.58±21.91	2.01±0.80
青梅 <i>Vatica mangachapoi</i>	1.72±0.41	3.15±0.52	3.63±2.27	2.27±0.78	8.23±6.11	1.32±0.74
土沉香 <i>Aquilaria sinensis</i>	1.33±0.39	4.42±2.12	4.96±2.44	2.96±0.99	14.66±11.77	1.11±0.75

* 总叶面积=叶面积指数×冠幅面积 Total leaf area=leaf area index × canopy area

表 5 植物生长指标与光合参数的相关性
Table 5 Correlations of plant growth indices with their photosynthetic parameters

	基径 Basal diameter	胸径 DBH	最大净光合速率 P_{max}	瞬时光能利用率 $ILUE$	总叶面积 Total leaf area
株高 Height	0.892 **	0.887 **	0.534**	0.442*	0.608**
基径 Basal diameter		0.928**	0.590**	0.486*	0.488*
胸径 DBH			0.547**	0.533**	0.366
最大净光合速率 P_{max}				0.812**	0.212
光能利用 LUE					0.080

* 显著性相关($P < 0.05$)。Correlation is significant at 0.05 level.

** 极显著相关性($P < 0.01$)。Correlation is extremely significant at 0.01 level.

4 讨论

4.1 瞬时光能利用效率

关于光能利用率的概念和计算曾有多种表述,如许大全^[6]认为,光能利用率常以单位土地面积上植物群体光合同化物所含能量与这块土地上所接受的太阳能总量之比来表示。即以相同面积上所接受的太阳能与光合同化产物的能量之比为依据。在应用到不同对象时又有不同的计算方法,如辐射利用效率(RUE)=茎产量/PAR,茎的年生产量及冠幅年 PAR 的截留量需转换成同一的能量单位^[5]。若要计算全部的光合同化物还应包括地下部分、叶量等,则计算方法更为复杂^[6]。黄成林等^[7]认为光能利用率是指净光合速率与光强的比值,并据此比较了爬山虎(*Parthenocissus tricuspidata*)等 5 种植物在相应的不同光强下的光能利用率,其计算方法为:光能利用率(%)=Pn/PAR×100%。本文采用此法计算,以最大净光合速率与最高光强的比值(Pmax/PARmax×100%)作为瞬时光能利用效率,因为所计算的只是瞬时光合作用所同化的 CO₂ 量与相应时间内入射叶片上的 PAR 比值,因此,此值应称为光合瞬时光能利用效率更为确切。这种表述的形式与瞬时水分利用效率的计算相似,方法较简单,便于在短时间内对多种植物的光合潜能做出比较。从文中所得的不同树种之间的此参数的差别及其与 AQY 的极显著相关性,证明将此瞬时光能利用率作为评价植物光合特性与生长速率的一个指标具有可行性。

4.2 不同树种的光合作用和生长对油页岩废渣生境适应性的差别

油页岩废渣场是特殊的生态环境,栽种于此场地近 5 a 的 26 种植物均能存活并以不同速率持续生长,说明这些植物的代谢活性和生长能力对此特殊生境显示了不同程度的适应性。具有较高光合速率和大的胸径的种类有较高水平的 LUE 和 AQY、Gs 和低 Rd, 反映其无论在弱光或强光下利用光能的较强可塑性,较高的气孔开闭调节能力有利于光合作用过程中气体和水分的交换,低的暗呼吸速率降低了光合产物的消耗,因而可积累较多的同化产物供给植株生长之需。这类植物皆为喜光或强喜光性树种,光合作用的光饱和点较高,与其原产地生

境所决定的生理遗传特性有关,如大叶相思原产澳大利亚^[8],木棉为热带草原半落叶季雨林的大乔木^[9],云南石梓和铁刀木原产中印半岛、菲律宾,散生于季雨林中^[8],故易于适应裸露的油页岩废渣及高光强的生境。光合速率低,生长缓慢的种类与其低水平的 ILUE、AQY、Gs 和 DBH 及高的 Rd/Pn 相对应。低的光能利用率与表观量子效率,低的气孔开闭调节能力将影响植物对光能和 CO₂ 的利用,而较高的 Rd/Pn 则改变了呼吸消耗与净光合合成两者之间的比值。这些将降低光合产物的积累和其分配于生长上的数量。从光合产物积累的优劣势考虑,Rd/Pn<0.01 的种有较多是速生的种类,如红胶木、铁刀木、木棉和桉树,其 Rd/Pn 在 0.064–0.099 间,它们属于高产低消耗的种类。生长最慢的青梅其 Pmax 很低,仅有 1.25±0.19 μmol m⁻²s⁻¹,而 Rd 则为 1.93±0.56 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹, Rd/Pmax 高达 1.54,与大多数植物的 Rd/Pmax 在 0.06–0.279 之间相距甚远,生长近 5 a 后其 DBH 只有 1.32 cm 左右,在同一生境下仅能微弱地生长生存。青梅原为热带雨林、山地雨林的主要树种,生长于湿润沃土中^[20],而本试验地全天日照时间长且光强及气温高,土壤贫瘠,与原生境差异极大。

4.3 油页岩废渣场生态恢复中部分高光效、速生种源的确证

通过本文对 26 个种的光合作用和生长特性的比较分析,初步将其归为 3 个水平的等级,其中各项测定指标较一致的高光效且胸径、株高的生长量较高的树种是大叶相思、木棉、刺桐、油榄仁、海南红豆、云南石梓,其次是雨树和铁刀木。据近 5 a 期间的观察,青梅、大头茶、山楝、土沉香等树种则因其光合能力低下,生长速率缓慢,适应性差,对油页岩废渣场生态重建的作用较小。从树种对光能的利用、生长的优势和有较高的水分利用效率等因素综合考虑,提出以下对油页岩废渣场生态恢复应用较适宜的树种有:大叶相思、木棉、刺桐、油榄仁、红胶木、海南红豆、铁刀木、雨树、红荷木和乌墨。

致谢 对本研究项目的组织和领导做出特殊贡献的郑琪美高级工程师、顾国璋高级工程师、梁朝高级工程师、李丽华高级工程师,以及曾参与本筛选试验的邓钊平高级工程师、柯宏华工程师、敖惠修高级工程师、夏汉平研究员和杨帆工程师等致以诚挚的感谢。

参考文献

- [1] Zhang J Q(张家强), Wang D J(王德杰). 国内外油页岩开发利用前景及对策. <http://www.drc.cgs.gov.cn/study/zlyjck/2004/004.htm>. (in Chinese)
- [2] Deng Z P(邓钊平), Li L H(李丽华), Liang C(梁朝). Experimental investigation on the reuse of resource in Maoming, Guangdong, oil shale disposal [J]. *Ecol Sci (生态科学)*, 2000, 19(4):57-61. (in Chinese)
- [3] Larcher W. *Physiological Plant Ecology* [M]. 3rd ed. Berlin: Springer, 1995. 506.
- [4] Taiz L, Zeiger E. *Plant Physiology* [M]. 2nd ed. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 1998. 792.
- [5] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton [J]. *J Mar Res*, 1980, 38:687-701.
- [6] Harrison W G, Platt T. Photosynthesis- irradiance relationships in polar and temperature phytoplankton populations [J]. *Polar Biol*, 1986, 5:153-164.
- [7] Falkowski P G, Raven J A. *Aquatic Photosynthesis* [M]. Oxford: Blackwell, 1997. 375.
- [8] Xu D Q(许大全). *Photosynthetic Efficiency* [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002. 5. (in Chinese)
- [9] Xu J L(许嘉琳), Liu H(刘虹), Jing H W(荆红卫), et al. Environmental remediation for the shale oil industrial solid wastes dumping area through forestation [J]. *Acta Sci Circunst (环境科学学报)*, 2000, 20(Suppl.9):133-139. (in Chinese)
- [10] Liu S Z(刘世忠), Xia H P(夏汉平), Kong G H(孔国辉), et al. The soil vegetation of oil shale dump in Maoming city [J]. *Ecol Sci (生态科学)*, 2002, 21(1):25-28. (in Chinese)
- [11] Kong G H(孔国辉), Liu S Z(刘世忠), Chen Z D(陈志东), et al. Ecological effect of phytoremediation on oil shale waste dumps [J]. *J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报)*, 2006, 14(1): 61-68. (in Chinese)
- [12] Hieke S, Menzel C M, Ludders P. Effects of light availability on leaf gas exchange and expansion in lychee (*Litsea chinensis*) [J]. *Tree Physiol*, 2002, 22:1249-1256.
- [13] Berry J A, Downton W J S. Environment regulation of photosynthesis [A]. In: Govindjee. *Photosynthesis Vol. II* [M]. New York: Academia Press, 1982. 263-343.
- [14] Prior L D, Eamus D, Bowman D M J S. Tree growth rates in north Australian savanna habitats: seasonal patterns and correlations with leaf attributes [J]. *Austr J Bot*, 2004, 52:303-314.
- [15] Christopher B A, Rodey E W, Marshall A J. Production efficiency and radiation use efficiency of four tree species receiving irrigation and fertilization [J]. *Forest Sci*, 2005, 51(6):556-569.
- [16] Cannell M G R, Milne R, Sheppard L J, et al. Radiation interception and productivity of willow [J]. *J Appl Ecol*, 1987, 24:261-278.
- [17] Huang C L(黄成林), Fu S L(傅松玲), Liang S Y(梁淑云), et al. Relationships between light and physiological characters of five climbing plants [J]. *Chin J Appl Ecol(应用生态学报)*, 2004, 15(7):1131-1134. (in Chinese)
- [18] Zhou T F(周铁峰). *Cultivated Techniques of Tropical Main Economic Trees in China* [M]. Beijing: Chinese Forestry Press, 2001. (in Chinese)
- [19] Fu L G(傅立国). *Higher Plants in China* [M]. Qingdao: Qingdao Press, Vol. 4, 2000; Vol. 5, 2003. (in Chinese)