

四川大头茶净光合作用 生理生态的初步研究*

缪世利

(西南师范大学生物系)

摘要

为了探讨重要生理生态因子在自然条件下对四川大头茶净光合作用(P_n)的影响,本文采用改良半叶法测定净光合作用的日变化和年变化。结果表明:春夏秋三季晴天 P_n 日变化呈双峰曲线型,即上、下午各出现一次 P_n 高峰,峰谷则是 P_n 中午降低现象。冬季晴天 P_n 呈单峰曲线型。5月至11月 P_n 平均值为 $9.00 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 最高值 $23.44 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 出现在8月底。

一定程度上, P_n 年变化曲线与温度年变化曲线相似,可以明显地区分为三部分。第一部分是从1月至5月, P_n 随着温度的逐步上升而逐步升高。5月至10月为第二部分,此间 P_n 波动较大。10月至12月为第三部分, P_n 随着逐步下降的温度而逐步降低。 P_n 季节变化显著,与植物生长、发育节奏相关。

温度和光照强度是影响 P_n 最重要的生态因子,相对湿度,叶绿素含量和SLW对 P_n 影响不大。温度与 P_n 呈一不对称钟形曲线, P_n 的最低温度是 $4-5^\circ\text{C}$,最适温度是 $25-30^\circ\text{C}$,或稍高于 30°C ,最高温度则大于 30°C 。 P_n 的光饱和点在 $70,000 \text{ lx}$ 左右,光补偿点约为 $3,000 \text{ lx}$ 。在最适温度($25-30^\circ\text{C}$)范围内, P_n 主要由光强所控制,并与光强呈正相关。一旦低于或超过最适温度, P_n 则主要由温度所决定,与温度呈正相关。

遮阴实验表明,四川大头茶是具相当耐阴能力的阳性植物。

四川大头茶(*Gordonia acumenata*)是山茶科常绿阔叶乔木,天然分布于川东、川南海拔200—1,450米左右地区。四川大头茶是亚热带常绿阔叶林优势种之一,近来发现它具有生长迅速,耐瘠薄的特点。

为了探讨重要生理生态因子,如光照强度、温度、相对湿度,叶绿素含量和叶结构(SLW,单位叶面积干重;SLA,单位叶面积率)在自然条件下对四川大头茶净光合作用(P_n)影响,本文主要测定净光合作用的日变化和年变化。并通过遮阴实验研究四川大头茶对光照强度的适应性。无疑,本文研究结果可为亚热带地区营造和管理亚热带常绿阔叶林和常绿针阔混交林提供一定的理论依据和具体措施。

在自然条件下测定植物光合作用有多种方法。目前,用手提式红外线气体分析仪较为简便。由于缺乏此种仪器,本文采用改良半叶法(沈允钢,1980)测定植物净光合作用。

一、生境和工作方法

本实验在缙云山自然保护区朱家湾四川大头茶、马尾松、杉人工幼林中进行。工作样地海拔600米,东偏南15度,坡度25度。

缙云山位于东经 $106^\circ 22' - 106^\circ 29'$,北纬 $29^\circ 46' - 29^\circ 54'$,海拔800米左右。土壤系三迭

* 本文是在钟章成副教授指导下所做研究生毕业论文的一部分。谈锋讲师、何显寿讲师和董鸣同志分别在实验室、计算和野外工作中给予帮助。陶存副教授、王天铎副研究员和邱国雄先生对本文提出宝贵修改意见,在此一并致谢。

纪砂岩为母质发育的酸性黄壤。具典型的亚热带季风型气候, 四季分明, 夏季炎热多雨, 最热月(7月)平均气温 28.6°C ; 冬季温和少雨, 最冷月(1月)平均气温 7.5°C 。极端最低气温 -0.7°C , 极端最高气温 40.7°C 。全年 $>10^{\circ}\text{C}$ 的积温为 $5,956^{\circ}\text{C}$ 。无霜期年均334天。年平均降水为 $1,143.1$ 毫米。年平均相对湿度 80% , 秋冬大于春夏。

1983年7月下旬至1984年7月基本每月上、下旬各选一晴天, 用改良半叶法测定当年生叶片 P_n 的年变化。同时测定生态因子: 光照强度、大气温度和相对湿度。 P_n 的日变化在春夏秋冬四季各选一晴天, 从清晨到下午, 共测5—7次, 生态因子的测定每小时一次。改良半叶法基本上按照沈允钢(1980)的方法, 考虑到四川大头茶叶柄角质层厚, 故在环割叶柄韧皮部后, 再加石蜡烫伤。本文所示 P_n 值为4个样本的均值, 每样本含同一枝条上的5—6片当年生叶。实际称重面积在 $50\text{—}130\text{cm}^2$ 间, 暗叶重量在500毫克以上, 光叶增加至少在4毫克以上。称重在万分之一分析天平上进行, 准确到 0.0001 克。

遮阴实验从1983年9月14日至10月29日, 用不同层数的纱布对3株生活力相对一致的植株的枝条遮阴, 使光照强度分别为自然光照(对照)、 75% 自然光照(遮阴 25% 自然光照)、 38% 自然光照(遮阴 62% 自然光照)和 25% 自然光照(遮阴 75% 自然光照), 然后在农用FQW红外线 CO_2 分析仪上测各处理叶片的光-光合曲线。在721型分光光度计上测叶绿素含量($a+b$) (山东海洋学院等, 1980)。同时测定单位叶面积干重(SLW, $\text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$)和单位叶面积率(SLA, $\text{dm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)。

二、实验结果

1. 四川大头茶的净光合作用

1) 净光合作用的日变化 四川大头茶 P_n 日变化型式有两种: 双峰曲线型和单峰曲线型(图1)。双峰曲线型出现在春、夏、秋三季晴天, 即光合速率分别在上午和下午出现两次高峰, 两次高峰之间是 P_n 的中午降低(“午睡”现象)。清晨 P_n 随光照强度的增高而上升, 大约在10—11点达到日变化的最高值(第一高峰), 春、夏、秋晴天分别为 10.52 、 23.44 和 $11.73\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$; 然后急剧下降, 在12—14点时分别只有 3.29 、 14.52 和 $2.00\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 以后逐渐回升, 春季大约在14点, 夏、秋季大约在16点达到第二高峰, 分别达 7.40 、 16.32 和 $3.82\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 单峰曲线型出现在冬季晴天, 净光合速率低、曲线比较平稳, 高峰值 $3.39\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 出现在14点。

以12点为界, 上、下午 P_n 值存在明显差异(表1)。春、夏、秋三季晴天下午的 P_n 比上午低, 冬季相反, 下午比上午高。春、夏、秋三季晴天 P_n 下午比上午低的原因可能有: P_n 中午降低的峰谷一般在12—14点间(图1); P_n 的第二高峰明显地低于第一高峰, 且持续时间短; 与植物的内生节奏有关(Boardman, 1979)。

从图1可看到, 所有测定日清晨光照强度的增加却伴随着SLW的暂时下降, 随后有一个明显的上升。温度日变化曲线类似一条稍不对称的凸形曲线, 最高日温在13—14点, 1月在15点。与温度日变化曲线相反, 相对湿度日变化曲线则或多或少地类似一条不对称的凹形曲线, 最低值出现在最高温度之后。这说明温度对相对湿度有显著负作用, 相关计算也得到相同的结论。

r_{12} : 净光合作用与光照强度的相关系数

r_{13} : 净光合作用与温度的相关系数

r_{14} : 净光合作用与相对湿度的相关系数

r_{15} : 净光合作用与SLW的相关系数

n : 取样数 $P < 0.05$

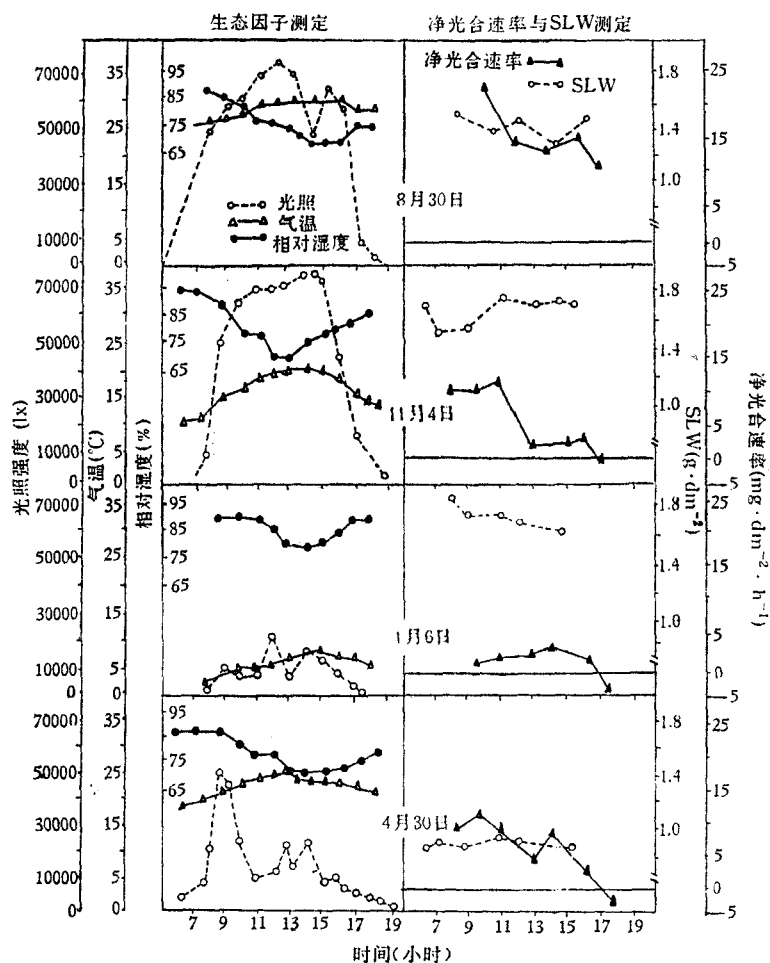


图 1 四川大头茶净光合速率和生理生态因子的日变化

Fig.1 The diurnal variation in net photosynthesis and ecological factors for *Gordonia acumenata*

表 1 四川大头茶光合作用日变化值

Table 1 The net photosynthesis of *Gordonia acumenata* in diurnal patterns

项 目 时 间	净光合速率($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)		
	上午(A)	下午(B)	B/A(%)
8月30日	19.63 ± 3.81	14.05 ± 1.32	72
11月4日	10.73 ± 0.54	1.81 ± 0.66	17
1月6日	1.39 ± 0.37	2.33 ± 0.52	167
4月30日	8.48 ± 1.03	2.55 ± 1.73	30

表 2 日进程中净光合作用与生理生态因子的相互联系

Table 2 The correlation coefficients between ecophysiological factors and net photosynthesis in diurnal patterns

时 间	相关系数	r_{12}	r_{13}	r_{14}	r_{15}	n
8 月 30 日		0.6271	-0.4844	0.7848	0.2295	5
11 月 4 日		-0.6418	-0.7703	0.6849	-0.7564	6
1 月 6 日		0.7908	0.8091	-0.9158*	-0.7010	5
4 月 30 日		0.8213*	-0.5250	0.4621	-0.5092	6

计算日进程中 P_n 与生理生态因子的相关系数(表 2), 结果差异很大。例如 1、4 和 8 月光照强度与 P_n 正相关, 而 11 月却呈负相关。温度也有类似情况。

2) 净光合作用的年变化 一定程度上, 净光合作用的年变化曲线与温度的年变化曲线相似, 可以明显地区分为三部分(图 2)。第一部分是 1 月至 5 月, P_n 随着逐步上升的温

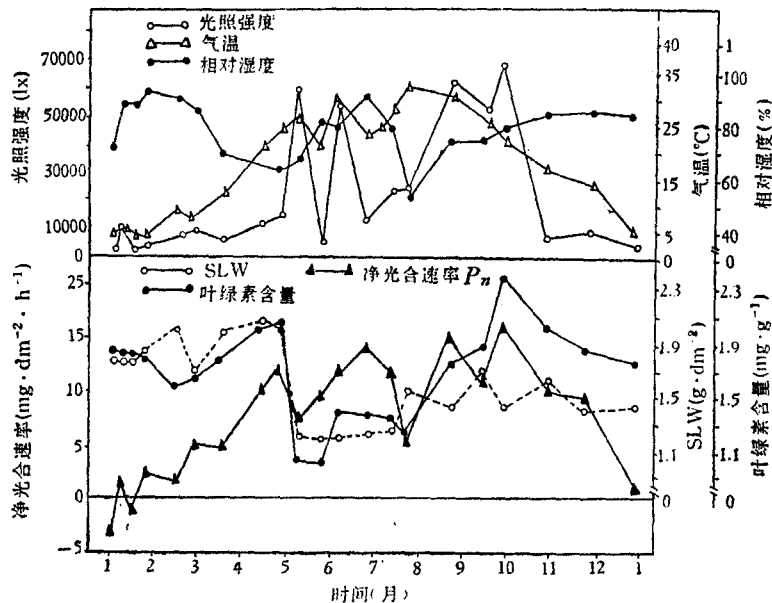


图 2 四川大头茶净光合速率和生理生态因子的年变化
Fig.2 The seasonal variation in net photosynthesis and ecological factors for *Gordonia acumenata*

度而逐步增高。5 月至 10 月为第二部分, 此期间 P_n 波动较大, 5 月初 P_n 值低是因为当年生新叶角质化程度不高, 容易失水萎蔫造成。而 7 月中旬 P_n 下降则是由于高温的缘故。10 月至 12 月为第三部分, P_n 随着温度的下降而降低。

P_n 季节变化显著, 与植物生长、发育节奏紧密相关(表 3)。从表 3 可看到除秋季外, 植物当年生枝条生长速率与 P_n 正相关。秋季枝条生长减慢可能是被植物开花所抑制。四川大头茶九月初开花, 花期长达 1—2 月左右。植物开花是以减缓生长或分枝为代价的。年进程中, 较高的 P_n 与较快的植物生长和发育同步。

表 3 年进程中四川大头茶净光合作用与植物生长的关系

Table 3 The relationship between net photosynthesis and the growth of *Gordonia acumenata* in seasonal variation

季节	Pn mg·dm ⁻² ·h ⁻¹	生长速率	
		枝条伸长长度 (厘米/枝条·季节)	叶片数目 (每枝每季)
春	7.49	11	9—10 (大)
夏	12.59	16	—
秋	10.51	2.3	5—8 (小)
冬	1.10	—	—

3) 生理生态因子与净光合作用的关系

(1) 光照强度与净光合的关系: 光照强度是瞬时变化较大的生态因子, 全年测定结果在 2,000—74,000lx 间。秋、夏大于春、冬 (图 3:A₂) 图 3:A₁ 表明, 在光强 4,000—70,000 lx 间, 净光合作用随光强升高而增大, 但在弱光 3,500—12,500lx 范围内, P_n 表现出很大的波动, 最高与最低值可相差 4 倍。这说明在弱光范围内, 只要温度等其他条件适宜, 四川

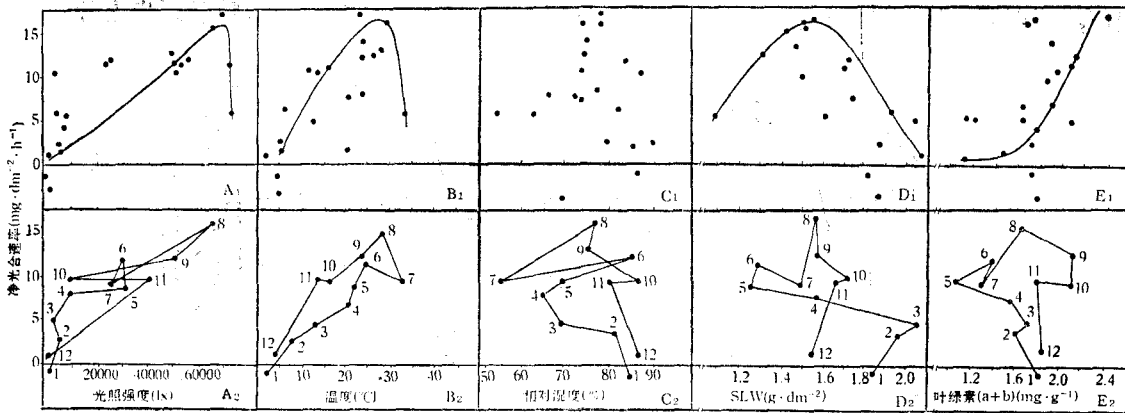


图 3 年进程中四川大头茶净光合速率与生理生态因子的关系
上图为年变化数据散点图, 下图为各月均值图 (图中数字示月份)。

Fig.3 The relationship between net photosynthesis and ecophysiological factors throughout the year in *Gordonia acumenata*

The upper diagram is the scattered one and the lower is the mean values of each month (the numbers indicate the months)

大头茶仍可具有较高的 P_n。当光照强度超过 70,000lx, P_n 陡然下降。据此可推测 P_n 的光饱和点¹⁾ 在 70,000lx 附近。冬季当温度为 5℃, 光强分别为 3,500 和 2,000lx 时, P_n 分别为 1.41 和 -1.16 mg·dm⁻²·h⁻¹, 可知其光补偿点¹⁾ 在 3,000lx 左右。

(2) 温度与净光合作用的关系: 气温月变化明显。所测全年最低气温 1℃, 最高 34℃, 温度与 P_n 的散点图大致呈一不对称钟形曲线 (图 3:B₁), 从此图可看到, 在气温为 4—30℃ 间, P_n 随气温增高而增加, 在 25—30℃ 左右达到最高值, 超过 33℃ 后, P_n 陡然下降。由此可以分析 P_n 的最低温度在 4—5℃, 最适气温在 25—30℃ 或稍高于 30℃, 最高气温则大于 30℃。

(3) 相对湿度与净光合作用的关系: 全年相对湿度秋冬大于春夏。除 7 月相对湿度为 53% 外, 其余各月均在 63—90% 间 (图 3:C₂)。图 3:C₁ 和 C₂ 所示, 相对湿度对 P_n 无明显的

1) 此光饱和点与光补偿点受其他环境条件 (如温度、湿度等) 的影响, 与人工控制其他环境条件测得的光饱和点与光补偿点在含义上有所不同。

影响。

(4) 叶绿素含量 ($a+b$) 与净光合作用的关系: Gabrielsen(1948) 报道叶的光吸收能力与单位叶面积的叶绿素含量有关, 而与单位叶鲜重的叶绿素含量无关。图 3:D₁ 表明在叶绿素含量为 $1.40-2.20\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 间, P_n 有随叶绿素含量增加而增加的趋势。但分析图 3:E₂ 可看出, 年进程中叶绿素含量不是影响 P_n 的主要因子。例如 8、11、12 三月叶绿素含量相差不到 $0.05\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 而 P_n 相差极为悬殊, 8 月比 11 月高 88%, 比 12 月则高达 11 倍之多。

(5) SLW 与净光合作用的关系: 单位叶面积干重 SLW 可以粗略地表示叶中同化产物的含量, 具有显著的日变化和年变化特点, 并不是一个相对恒定的常数。本文通过实测数据画散点图, 得到一条类似于许大全和沈允钢 (1980) 称做的钟罩形曲线 (图 3:D₁)。曲线表明 SLW 与净光合作用不呈简单的正相关或负相关的直线关系, 曲线顶部所对应的 SLW 值为最适范围 ($1.40-1.53\text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$), 当超过此范围, 与净光合呈负相关; 当低于时, 则呈正相关; 而在最适范围内, 影响不大, 似乎没有明显关系。年进程中, 绝大多数月分的 SLW 值在最适范围内 (图 3:D₂), 说明在自然条件下, SLW 一般不会抑制四川大头茶的净光合作用。

进一步, 结合图 3:A₂ 和 B₂ 可以综合分析光照强度和温度对 P_n 的影响。在最适温度 $25-30^\circ\text{C}$ 范围内, P_n 主要由光照强度所控制。比如 6、8 和 9 月份的温度在最适范围, 它们的 P_n 是与光照强度呈正相关的。一旦低于或超过最适温度范围, P_n 则主要由温度所决定。例如 1、2 和 3 月份光强在 $2,500-5,000\text{lx}$ 间, 极端差异不过两倍。但 P_n 差异却相当大, 3 月份的 P_n 大约比 1 月份高 30 倍。因此温度和光照强度是决定 P_n 的两个重要的生态因子。

2. 四川大头茶对荫蔽的生理适应性

1) 遮阴对光合特性的影响 在农用 FQW 红外线 CO_2 分析仪上, 测得 4 种遮阴处理的光-光合曲线 (图 4) 和将数据制成的表 4, 清楚地表明遮阴后叶片光合特性发生变化。净光合作用以对照

最高, 为 $18.79\text{mg}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, 遮阴 25% 和 62% 自然光其次, 分别比对照下降 25.1% 和 22.8%, 遮阴 75% 自然光照最低, 比对照降低 84.5%。可见, 从自然光照到 38% 自然光照间, 四川大头茶仍具有较高的饱和净光合速率, 而遮阴 75% 自然光照超过了它对荫蔽的适应能力。

为了适应荫蔽条件, 四川大头茶采取了一系列策略有效地利用弱光降低光饱和点和光补偿点, 增加光-光合曲线的初始斜率, 降低暗呼吸等。遮阴 62% 自然光照的 P_n 比遮阴 25% 自然光照高的原因之一就是前者的暗呼吸速率陡然下降。

在荫蔽条件下, 植物用降低暗呼吸来适应弱光是相当普遍的现象。但植物的暗呼吸是有一定目的的。降低暗呼吸, 会延续生长, 影响

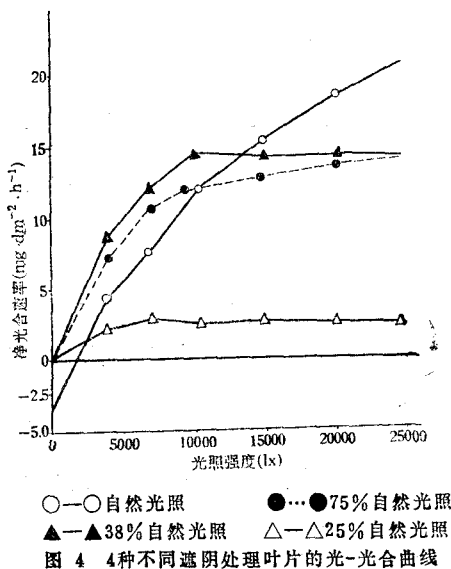


图 4 4 种不同遮阴处理叶片的光-光合曲线
Fig. 4 Net photosynthetic response curves of four shade treatments in *Gordonia acumenata*

表 4 遮阴对四川大头茶光合特性的影响

Table 4 The effects of shading on net photosynthetic characteristics of *Gordonia acumenata*

处 理 项 目	饱和净光合速率 ($\text{mg}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)	光饱和点 ($\text{l}\cdot\text{x}$)	光补偿点 ($\text{l}\cdot\text{x}$)	初始斜率 (α)	暗呼吸 $\text{mg}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$
自然光照	> 18.79	720,000	1,500	1.6425	-3.00
75%自然光照	14.08	15,000—20,000	250	2.5452	-1.17
38%自然光照	14.51	10,000—15,000	200	4.2493	-0.05
25%自然光照	2.92	3,500—7,000	—	1.5850	-0.03

发育 (Grabrielsen, 1948)。遮阴期间正值植物长秋叶, 根据记录, 对照长秋叶 4 片, 遮阴 25% 自然光照长 2—3 片, 而遮阴 62% 和 75% 自然光照完全没有展叶。当移去处理, 恢复原来光照 1 周, 遮阴 25% 和 62% 自然光照各展叶 1 片, 而遮阴 75% 直到第二年 4 月才展秋叶, 且所展出的秋叶远远小于正常秋叶。

2) 遮阴对光合器官特性的影响 遮阴对光合作用的主要器官——叶片的叶绿素含量, SLA 和 SLW 等都有一定的影响 (表 5)。对照叶片含有以面积为单位的较高的叶绿素含量, 以鲜重为单位的较低的叶绿素含量, 这是一般阳生植物的特点 (Chatteron et al., 1972)。遮阴叶片以面积为单位的叶绿素含量分别比对照下降 1%、7% 和 12%, 而以鲜重为单位的叶绿素含量则分别比对照增大 14%、26% 和 18%。

单位叶面积率 (SLA) 是反映叶片厚度, 容易随环境因子, 特别是光因子变化而变化的参数。各遮阴叶片 SLA 的变化在 9—35% 间, 遮阴后 SLW 值减小, 说明光合产物出现亏缺。光合产物的亏缺与遮阴叶片光合作用和呼吸作用的下降有关。

表 5 遮阴对四川大头茶叶片生理特征的影响

Table 5 The effects of shading on the physiological property of leaves in *Gordonia acumenata*

处 理 项 目	叶绿素含量 (a + b)		SLA	SLW
	$\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}$	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	$\text{dm}^2\cdot\text{g}^{-1}$	$\text{g}\cdot\text{dm}^{-2}$
自然光照	6.952 ± 0.05	1.548 ± 0.02	0.550 ± 0.01	1.819 ± 0.02
75%自然光照	6.933 ± 0.33	1.765 ± 0.04	0.600 ± 0.01	1.666 ± 0.07
38%自然光照	6.466 ± 0.30	1.945 ± 0.07	0.665 ± 0.01	1.504 ± 0.06
25%自然光照	6.142 ± 0.17	1.820 ± 0.04	0.741 ± 0.01	1.350 ± 0.04

三、讨 论

净光合速率是单位时间、单位面积内总光合速率扣除呼吸速率部分。它表示单位时间、单位面积内植物制造光合产物的速度, 它的大小制约着植物的生长。自然条件下, 四川大头茶当年生叶片净光合速率可高达 $23.44\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, 冬季晴天日均值为 $0.93\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, 5—11 月日均值为 $9.00\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 。这与公认的阔叶速生树泡桐在生长季节 (5—10 月) 日均值 $5.55\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 相比高 61% (户茆义次, 1973)。可见四川大头茶是一种净光合速率较高的植物。

遮阴实验揭示了四川大头茶具有阳性植物的一些特点 (根据 Boardman, 1977): 较高的光饱和点 ($>20,000\text{l}\cdot\text{x}$) 和净饱和光合速率 ($>18.79\text{mg}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$), 较低的光补

偿点(1,500lx左右)和 SLA 值。同时遮阴实验也提示了在遮阴25%和62%自然光照条件下,净饱和光合速率和SLA不随遮阴处理而发生显著变化,这说明四川大头茶对光强有一定的适应能力,并具有相当的耐阴能力(Fitter, 1981)。可以认为四川大头茶是一种具有相当耐阴能力的阳性植物。鉴于四川大头茶的喜阳耐阴,可以作为营造常绿阔叶林和常绿针阔混交林树种栽在一定范围的森林破坏迹地上。另一方面,利用它的耐阴能力,也可用来改造“小老头树林”和择伐林,作为林冠下造林树种,但注意遮阴程度应高于38%自然光照。

植物光合作用是一复杂的生理现象。光合能力的大小不仅决定于植物本身的遗传特性,还决定于外部自然环境条件。因此净光合速率的大小是测定时生理生态因子综合作用的结果。表2试图用相关系数定量探讨日进程中生理生态因子与 P_n 的关系,然后结果矛盾。其原因除了样本数量较少外,重要的是对于“生理生态因子与 P_n 的关系”这一复杂问题,不能用简单的相关分析,特别是当多个变数都处在变化的条件下。当有多个变数时,因子间的一级相关系数混淆着其他变数的效应,这会使得两个因子间的相关系数虚假地偏小或偏大,从而导致不正确的结论。例如表2中,1月6日相对湿度对 P_n 的效应(r_{14})显著,而温度效应(r_{13})居于其次,实际上在 r_{14} 中混淆着温度对相对湿度的负效应(据计算 r_{13} 为 -0.9025),使得 r_{14} 虚假地偏大,导致不正确的结论。

参 考 文 献

- 山东海洋学院 西北农学院 1980 植物生理学实验指导。山东科学技术出版社。
- 许大全, 沈允钢 1982 光合作用产物水平与光合结构运转关系的探讨。植物生理学报 8(2):173—103。
- 沈允钢 1980 改进干重测定光合作用的应用研究。林业科学18(4):417—422。
- 卢刘义次主编; (薛德榕译) 1973 作物的光合作用与物质生产。科学出版社。
- Boardman, TVW. 1979 Comparative photosynthesis of sun and shade Plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:355—377。
- Chatterton, N.J., et al. 1972 Diurnal change in specific leaf weight of *Medicago sativa* L. and *Lea may* L. *Crop Science* 12:576—578。
- Fitter, A.H. and R.K.M. Hay, 1981 *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press London.
- Grabrielsen, E.K. 1948 Effects of different Chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plant.* 1:5—37。

THE PRELIMINARY STUDY ON THE ECOPHYSIOLOGY OF *GORDONIA ACUMENATA* CHANG IN RELATION TO NET PHOTOSYNTHESIS

Miao Shili

(Department of Biology, Southwest China Normal University)

In order to evaluate the effects of important factors on net photosynthesis (P_n) of *Gordonia acumenata* under natural conditions, the diurnal and seasonal variations in P_n were measured with the improved dry-weight method.

The results showed that the diurnal variation in P_n on sunny days in spring, summer and autumn assumed the shape of a bimodal curve with two peaks, one in the morning and the other in the afternoon and midday depression in between. However, in winter, P_n showed an unimodal pattern. The daily average of P_n was $9.00\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ from May to November and the maximum value ($23.44\text{mg}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) was observed at the end of August.

The curve of seasonal variation in P_n was paralleled, to some degree, with that of the seasonal temperature. Three marked stages can be clearly distinguished. The first one lasted from January till May, in which P_n increased gradually with increasing temperature. The second one lay between May and October, and showed great fluctuation. The third period began from October and the P_n decreased with decreasing temperature.

It is suggested that temperature and light intensity are the most important ecological factors affecting P_n , and that relative humidity, chlorophyll contents and SLW have a little on it. The relationship between temperature and P_n could be described by an asymmetric bell-shaped curve, on which the three cardinal temperatures of P_n can be seen: the minimum at $4-5^\circ\text{C}$, the optimum at $25-30^\circ\text{C}$, or slightly higher than 30°C , and the maximum over 30°C . The light saturation point of P_n was $70,000\text{lx}$, whereas the light compensation point was $30,000\text{lx}$ or so. Within the optimum temperature ($25-30^\circ\text{C}$), P_n was largely controlled by light intensity. While once below or over it, P_n was mainly determined by temperature.

It was demonstrated by shade experiment as well that *Gordonia acumenata* is a light-demanding but fairly shade-tolerant tree species.