

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201911004

晏增, 赵蓬晖, 杨淑红, 等. 冬季郑州市 12 个常绿树种的光合特性及滞尘能力 [J]. 广西植物, 2021, 41(9): 1433-1442.

YAN Z, ZHAO PH, YANG SH, et al. Photosynthetic characteristics and dust retention capacities of 12 evergreen tree species in Zhengzhou City during winter [J]. *Guihaia*, 2021, 41(9): 1433-1442.



# 冬季郑州市 12 个常绿树种的光合特性及滞尘能力

晏 增, 赵蓬晖, 杨淑红\*, 马永涛, 张江涛

( 河南省林业科学研究院, 郑州 450008 )

**摘 要:** 为筛选出北方城市冬季生态效益突出的常绿树种,以缓解大气 CO<sub>2</sub>和粉尘颗粒物污染,并为这些树种的园林应用提供科学支持,该文选取郑州市园林绿化应用广泛的 12 个常绿树种,利用 LI-6400 便携式光合测定仪和洗脱-质量差值法,并对其光合特性及滞尘能力进行测定,计算出其光合参数[叶片的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )]和滞尘参数(单位叶面积滞尘量、单叶滞尘量、单位面积树冠滞尘量),并分别进行聚类分析。结果表明:(1)大叶女贞、黄杨、海桐、枇杷叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  值均极显著高于其他树种( $P<0.01$ );香樟、银木、黄杨、枇杷叶片  $C_i$  值极显著高于其他树种( $P<0.01$ )。大叶女贞、海桐、石楠叶肉细胞保持着较高的光合活性,而香樟、银木叶片光合活性较弱,低温抑制明显。(2)洗淋后 7 d 和 14 d,枇杷、广玉兰、桂花各滞尘参数均极显著高于其他树种( $P<0.01$ )。洗淋后 14 d,枇杷、广玉兰、桂花单位面积树冠的滞尘量累积在  $6.65 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{crown}^{-1}$  以上,滞尘能力强;石楠、银木、大叶女贞、法国冬青、黄杨单位面积树冠的滞尘量在  $3.99 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{crown}^{-1}$  以上。(3)聚类分析结果表明,黄杨、大叶女贞和海桐光合特性优势明显,其次为法国冬青、广玉兰、枇杷、石楠和乐东拟单性木兰;广玉兰、桂花、枇杷滞尘能力最强,其次为大叶女贞、法国冬青、石楠和银木。综上所述,大叶女贞、广玉兰、枇杷、法国冬青、黄杨、石楠对改善北方城市冬季空气质量及滞尘均有重要贡献,生态调节能力强,可作为园林绿化优先选用树种。

**关键词:** 常绿树种, 冬季光合, 滞尘, 环境污染, 生态调节, 植物生态

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2021)09-1433-10

## Photosynthetic characteristics and dust retention capacities of 12 evergreen tree species in Zhengzhou City during winter

YAN Zeng, ZHAO Penghui, YANG Shuhong\*, MA Yongtao, ZHANG Jiangtao

( Henan Academy of Forestry, Zhengzhou 450008, China )

**Abstract:** In this study, 12 evergreen tree species were selected in Zhengzhou City, and their photosynthetic characteristics and dust retention capacity in winter were determined and analyzed differentially to select the evergreen tree species with outstanding ecological benefits for alleviating atmospheric CO<sub>2</sub> and particulate pollution, and to provide scientific support for the application of these trees in gardens. The photosynthetic parameters including the net

收稿日期: 2020-04-26

基金项目: 河南省科技攻关项目(152102110118); 河南省林业科学研究院基本科研业务费项目(2020JB02005, 2018JB01006) [Supported by Henan Key Program of Science and Technology (152102110118); Basic Scientific Research Program of the Henan Academy of Forestry (2020JB02005, 2018JB01006)].

作者简介: 晏增(1973-), 硕士, 工程师, 主要从事园林植物研究, (E-mail) yangshh0315@163.com。

\* 通信作者: 杨淑红, 高级工程师, 主要从事园林植物研究, (E-mail) 123397510@qq.com。

photosynthetic rate ( $P_n$ ), transcription rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and dust retention parameters (dust retention per unit leaf area, dust retention capacity of single leaf and dust retention in crown per unit area) of each tree species in January were measured by LI-6400 portable photosynthesis analyzer could with the elution-mass method, and the results of each parameter were analyzed by cluster analysis. The results were as follows: (1) The  $P_n$ ,  $T_r$  and  $G_s$  values of leaves from *Ligustrum lucidum*, *Buxus sinica*, *Pittosporum tobira* and *Eriobotrya japonica* were significantly higher than those of other eight species ( $P < 0.01$ ), and the  $C_i$  values of leaves from *Cinnamomum camphora*, *C. septentrionale*, *Buxus sinica* and *Eriobotrya japonica* were extremely significant ( $P < 0.01$ ) higher than those of other eight species. The mesophyll cells of *Ligustrum lucidum*, *Pittosporum tobira* and *Photinia serratifolia* maintained higher photosynthetic activities, but the activities of mesophyll cells of *Cinnamomum camphora*, *C. septentrionale* were significantly inhibited by low temperature and were weaker than those of other species. (2) 7 d and 14 d after washing, the dust retention parameters of *Eriobotrya japonica*, *Magnolia grandiflora* and *Osmanthus fragrans* were significantly higher than those of other species ( $P < 0.01$ ). 14 d after washing, the dust retention amount of *Eriobotrya japonica*, *Magnolia grandiflora* and *Osmanthus fragrans* accumulated to more than  $6.65 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{crown}^{-1}$ , and showed a strong dust retention capacity. In addition, the amount of *Photinia serratifolia*, *Cinnamomum septentrionale*, *Ligustrum lucidum*, *Viburnum odoratissimum* and *Buxus sinica* accumulated to more than  $3.99 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{crown}^{-1}$ . (3) The result of cluster analysis indicated that *Buxus sinica*, *Ligustrum lucidum* and *Pittosporum tobira* had the strongest leaf photosynthetic properties, followed by *Viburnum odoratissimum*, *Magnolia grandiflora*, *Eriobotrya japonica*, *Photinia serratifolia* and *Parakmeria lotungensis*; *Magnolia grandiflora*, *Osmanthus fragrans* and *Eriobotrya japonica* had strong dust retention abilities, followed by *Ligustrum lucidum*, *Viburnum odoratissimum*, *Photinia serratifolia* and *Cinnamomum septentrionale*. Therefore, the six evergreen tree species including *Ligustrum lucidum*, *Magnolia grandiflora*, *Eriobotrya japonica*, *Viburnum odoratissimum*, *Buxus sinica*, and *Photinia serratifolia*, could be used as the priority tree species for greening because they have strong capacity on ecological regulation through improving the air quality and dust retention in northern cities in winter.

**Key words:** evergreen tree species, winter photosynthesis, dust retention, environmental pollution, ecoregulation, plant ecology

全球工业化和城市化的快速发展使地球生态环境和大气气候受到极大破坏,空气  $\text{CO}_2$  和大气颗粒物污染是城市大气环境污染的最主要问题(黄丽坤等,2011)。大气颗粒物能间接影响全球气候,通过吸收或散射太阳辐射产生光化学烟雾,加剧局地“热岛效应”,甚至引发一些化学反应加重空气污染等,引起一系列环境问题(Stoker & Seager,1972;Kalnay & Cai,2003)。大气中直径小于  $100 \mu\text{m}$  的悬浮颗粒物能直接降低大气通风度,其成分极其复杂,可作为载体吸附空气中的重金属、多环芳烃、细菌和病毒等多种有毒、有害物质,部分颗粒物本身即为有毒物质,尤其是其重要组成成分的可吸入细颗粒物(直径小于  $10 \mu\text{m}$  的  $\text{PM}_{10}$ ) 和入肺颗粒物(直径小于  $2.5 \mu\text{m}$  的  $\text{PM}_{2.5}$ ) (Sehmel,1980;于建华等,2004;庞博等,2009;吴明宏等,2018)。研究表明,小于  $5 \mu\text{m}$  的尘埃即可避开上呼吸道的保护组织进入肺中; $0.5 \sim 5 \mu\text{m}$  的尘埃可以沉积在细支气管中,经数小时后由纤毛

作用排除掉;而小于  $0.5 \mu\text{m}$  的尘埃能到达并滞留于肺泡中达数月或数年,对人体的健康影响显著(Nowak et al.,2014)。面对城市生活环境中十分严峻的大气污染问题,完全依赖污染源治理来解决并不现实,利用自然植物的清除机制已经成为缓解城市环境污染压力的有效途径(刘学全等,2004;王赞红和李纪标,2006;李海梅和刘霞,2008)。有些城市绿地系统的降尘、滞尘作用也已成为衡量绿地生态效益的重要量化指标之一(Freer-Smith et al.,1997)。

绿色植物通过叶绿体同化  $\text{CO}_2$  提供  $\text{O}_2$ 、能量和有机物,因此,对缓解全球气候变暖、稳定和降低大气中温室气体浓度、净化空气有着重要的生态调节功能(于贵瑞和王秋风,2010;张娇等,2013;尹婷辉等,2019)。植物的树冠可起到对空气污染物的直接吸纳、阻滞和改变空间空气流通、减弱噪音的过滤作用(Beckett et al.,1998;Nowak et al.,2006;Popek et al.,2013;赵晨曦等,2013)。植物叶表特性

及一定的湿润度也非常适合对大气颗粒物的沉降,当气流经过树冠时,部分较大的颗粒粉尘会被阻挡直接降落,另一部分则被滞留在枝叶表面一段时间后被雨水冲洗掉(Stoker & Seager, 1972)。经过长期积累,植物滞尘量能够反映大气环境颗粒物的累积污染情况(庞博等, 2009; 吴明宏等, 2018)。Nowak et al. (2013) 对美国 10 个城市的研究表明,当地的植物每年都将直接滞留空气中 4.7~64.5 t 的  $PM_{2.5}$ , 道路旁的植被滞尘效果更加明显。植被滞尘量不仅与绿地绿量、区域条件、空间结构有关,更与树种的滞尘能力密切相关,树种滞尘能力差异又与自身生理、生长特性有着密切关系(Givoni, 1991; 陈玮等, 2003; 李海梅和刘霞, 2008; Jim & Chen, 2008)。目前,如何综合衡量绿化树种的生态效益已成为业界关注的热点。

冬季北方城市常常困顿于雾霾、沙尘暴等严重空气污染问题中,居民的生活和健康受到严重威胁与影响,此时常绿树种发挥着重要的生态调节作用。选取郑州市绿地中的 12 个常绿树种,测定其冬季叶片光合特性和滞尘能力,并进行聚类分析,以期筛选出能有效改善冬季空气质量和缓解颗粒物污染的优良树种,为进一步研究常绿树木的生态效益提供依据,也为北方城市常绿植物的应用提供科学支持。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

郑州市(112°42'—114°14'E、34°16'—34°58'N)属温带-亚热带、湿润-半湿润季风气候,春秋较短,四季分明。冬季寒冷干燥少雨雪,春季干旱多风沙,夏季炎热多雨,秋季晴朗日照长。

测试及采样区域为河南省林业科学研究院封闭园区内,园区以东为河南移动公司,以西为郑州市动物园,南北均为居民小区。

### 1.2 供试树种

12 个常绿树种,每树种选取生长环境、状况基本一致,孤植,长势好,树冠匀称,种植时间 6 a 以上的植株各 3 株作为固定供试植株,树木基本情况见表 1。

### 1.3 测定指标及研究方法

1.3.1 光合特性测定 2019 年 1 月 23 日上午 10:00,采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便

捷式光合测定仪开放式气路测定叶片的光合特性。以供试植株的健康功能叶为待测叶,随机选取上、东、南、西、北 5 个方向树冠外围的 3~5 片叶进行测量,设置 3 组重复。

1.3.2 生理指标与计算 测定叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ ),待仪器读数稳定约 3~4 s 后,连续记录 6 组数据,测定结果取平均值。

1.3.3 滞尘量测定 有研究表明,15 mm 以上的降雨可将植物叶片上的粉尘淋洗干净,进而重新开始粉尘积累(张新献等, 1997)。结合郑州市区实时天气情况及降水特点,在 2019 年 1 月 9 日,利用自然降雨雪和人工自来水补充淋洗的方式冲洗各种树种叶片上滞尘,使树木上叶片达到初始零积尘量状态(这时假定叶片上的粉尘量为零)(张新献等, 1997),分别在降水(淋洗)后 7 d(1 月 16 日)、14 d(1 月 23 日)进行采样测定。

1.3.3.1 样品采集 在树冠外围上、东、南、西、北 5 个方向各选取枝条 2~4 枝,根据叶片大小,随机采取枝条上、中部多点叶片 30~60 枚(范舒欣等, 2017),每树种采取 3 株,避免震动将叶片密封后立即带回实验室(每个密封袋提前称得质量并标记)。

1.3.3.2 样叶处理 采取带袋称量的方式,利用 1/10000 天平进行第一次带尘叶片称重,称得质量减去密封袋质量,即为叶片初始带尘的质量( $W_1$ )。利用蒸馏水快速冲洗 2 次,立即用湿润酒精棉球对叶片表面进行彻底洗脱擦拭清除叶片所滞粉尘,对叶片第二次重量,测得不含尘质量( $W_2$ ),每树种供试样叶随机测定,测定设置 3 组重复,取 3 株平均值。

1.3.3.3 指标测定与计算 叶面积测定:处理后的叶片利用手持式激光叶面积仪(CI-203, CID, USA)进行叶面积测定,单叶重复测定 3 次,取平均值,代表单叶叶面积  $S_0$ ,计算每树种供试样叶平均叶面积,取 3 株的平均值为样叶平均叶面积  $S$ 。

单位面积树冠 30 cm 厚度空间内持叶量计算:对供试植株分别从上、东、南、西、北 5 个方向,在树冠外层划定 1 m×1 m 的方形界限,向内延伸 30 cm 的树冠厚度,利用标准枝分层法统计树冠内的叶片数量,叶片可在不同方位中重复使用。对界限空间内的树冠进行枝条等级分层,分至可以容易计数叶片的标准小枝为止,对各层枝条数量进行随机抽样统计,并均匀随机选取 30 cm 长的标

准枝3~5枝,统计其叶片数量,计算树冠范围内叶片数量,取5个方向平均值代表植株每平方米30 cm厚度树冠空间的持叶量,每树种取3株平均值(范舒欣等,2017)。

滞尘能力计算:采用质量差值法(范舒欣等,2017),利用叶片处理前后的质量差值,经过公式换算,可得到树木单位叶面积滞尘量( $DPLA, g \cdot m^{-2}$ )、单叶滞尘量( $DPL, g \cdot leaf^{-1}$ )及单位面积树冠滞尘量( $DPC, g \cdot m^{-2} \cdot crown^{-1}$ ),具体计算方法如下。

单位叶面积滞尘量: $DPLA = (W_1 - W_2) / N_0 S$ ;

单叶滞尘量: $DPL = (W_1 - W_2) S_0 / N_0 S$ ;

单位面积树冠滞尘量: $DPC = N(W_1 - W_2) / N_0$ 。

式中: $W_1$ 为叶片擦拭前质量; $W_2$ 为叶片擦拭后质量; $S_0$ 为单个样叶的平均叶面积; $S$ 为树种供试样叶的平均叶面积; $N_0$ 为供试样叶数; $N$ 为树种全株单位面积树冠叶片平均数。

#### 1.4 统计分析

数据使用Excel、SPSS和DPS系统软件进行处理、统计并作图,标出标准误差。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合特性

如图1所示,12个常绿树种叶片的光合特性参数值均差异明显。 $P_n$ 值为大叶女贞>黄杨>海桐>枇杷>石楠>乐东拟单性木兰>法国冬青>广玉兰>桂花>大叶冬青>银木>香樟。大叶女贞、黄杨、海桐叶片的 $P_n$ 值分别为13.66、12.52、11.35  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,极显著高于其他树种( $P < 0.01$ )。枇杷等树种叶片 $P_n$ 值小于8.66  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较大叶女贞下降37%以上。银木、香樟叶片 $P_n$ 值分别为4.52、3.01  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较大叶女贞下降67%以上,两者间差异极显著( $P < 0.01$ )。

$T_r$ 值为黄杨>大叶女贞>枇杷>海桐>石楠>乐东拟单性木兰>广玉兰>桂花>法国冬青>银木>大叶冬青>香樟。黄杨、大叶女贞、枇杷、海桐叶片 $T_r$ 值分别为2.08、1.77、1.49、1.24  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,极显著高于其他树种( $P < 0.01$ )。石楠等叶片 $T_r$ 值小于0.98  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较黄杨下降53%以上。香樟、银木叶片 $T_r$ 值仅为0.35、0.43  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较黄杨下降79%以上,两者间差异不显著( $P > 0.05$ )。

$G_s$ 值为黄杨>大叶女贞>枇杷>海桐>石楠>广玉

兰>乐东拟单性木兰>法国冬青>桂花>大叶冬青>银木>香樟。黄杨、大叶女贞、枇杷叶片 $G_s$ 值分别为0.152、0.124、0.100  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,极显著高于其他树种( $P < 0.01$ )。海桐等叶片 $G_s$ 值小于0.077  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较黄杨下降49%以上。香樟、银木叶片 $G_s$ 值仅为0.004、0.013  $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较黄杨下降91%以上,两者间差异显著( $P < 0.05$ )。

$C_i$ 值为香樟>银木>黄杨>枇杷>大叶女贞>乐东拟单性木兰>广玉兰>桂花>石楠>海桐>大叶冬青>法国冬青。香樟、银木、黄杨、枇杷叶片 $C_i$ 值分别为340.86、294.43、220.94、202.98  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,极显著高于其他树种( $P < 0.01$ )。大叶女贞等叶片 $C_i$ 值小于158.92  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较香樟下降53%以上。法国冬青、大叶冬青 $C_i$ 值仅为54.78、78.00  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ,较香樟下降77%以上,两者间差异极显著( $P < 0.01$ )。

### 2.2 滞尘能力

2.2.1 单位叶面积滞尘量 如图2所示,12个常绿树种单位叶面积滞尘量表现为洗淋后7 d,桂花>枇杷>法国冬青>广玉兰>大叶女贞>石楠>黄杨>海桐>银木>大叶冬青>香樟>乐东拟单性木兰,滞尘量为0.94~3.14  $g \cdot m^{-2}$ ,平均值为1.95  $g \cdot m^{-2}$ 。枇杷、法国冬青、广玉兰、大叶女贞和石楠单位叶面积滞尘量大于2.00  $g \cdot m^{-2}$ ,黄杨等滞尘量小于1.52  $g \cdot m^{-2}$ ,树种间差异极显著( $P < 0.01$ )或显著( $P < 0.05$ )。洗淋后14 d,桂花>枇杷>大叶女贞>法国冬青>广玉兰>石楠>黄杨>香樟>海桐>银木>大叶冬青>乐东拟单性木兰,滞尘量为1.13~3.50  $g \cdot m^{-2}$ ,平均值为2.35  $g \cdot m^{-2}$ 。枇杷、大叶女贞、法国冬青和广玉兰滞尘量大于3.00  $g \cdot m^{-2}$ ,石楠、黄杨、香樟、海桐、银木滞尘量在1.68~2.56  $g \cdot m^{-2}$ 之间,树种间差异极显著( $P < 0.01$ )或显著( $P < 0.05$ ),大叶冬青与乐东拟单性木兰滞尘量小于1.35  $g \cdot m^{-2}$ ,两者间差异不显著( $P > 0.05$ )。桂花、枇杷、大叶女贞、法国冬青、广玉兰单位叶面积滞尘量始终极显著( $P < 0.01$ )高于其他树种。

2.2.2 单个叶片的滞尘量 洗淋后7 d,枇杷>广玉兰>法国冬青>桂花>石楠>大叶女贞>银木>大叶冬青>黄杨>乐东拟单性木兰>香樟>海桐,滞尘量为0.001 5~0.028 9  $g \cdot leaf^{-1}$ ,平均值为0.008 9  $g \cdot leaf^{-1}$ 。广玉兰单个叶片的滞尘量为0.019 3  $g \cdot leaf^{-1}$ ,法国冬青、桂花、石楠、大叶女贞滞尘量

表 1 各常绿树种供试植株基本概况(平均值±标准误)

Table 1 General situation of tested evergreen plants ( $\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$ )

树种 Species	简称 Abbreviation	生长型 Growth form	树龄 Tree age (a)	树高 Tree height (m)	冠幅 Crown width (m)	冠高 Crown height (m)	冠形 Crown shape
黄杨 <i>Buxus sinica</i>	BS	灌木 Shrub	18	2.42±0.08	2.35±0.05	2.15±0.13	球形 Spherical
海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	PT	灌木 Shrub	11	1.80±0.05	2.12±0.18	1.62±0.08	球形 Spherical
香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	CC	乔木 Tree	15	8.67±0.29	5.53±0.55	6.80±0.30	阔卵形 Broadly ovate
大叶女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	LL	乔木 Tree	20	7.30±0.53	3.83±0.29	5.67±0.21	卵形 Ovate
大叶冬青 <i>Ilex latifolia</i>	IL	乔木 Tree	11	5.13±0.51	3.80±0.26	4.27±0.25	伞球形 Umbrella ball
桂花 <i>Osmanthus fragrans</i>	OF	灌木 Shrub	15	3.77±0.15	2.43±0.08	3.10±0.36	椭圆形 Ellipse
石楠 <i>Photinia serratifolia</i>	PS	灌木 Shrub	18	3.60±0.40	3.55±0.05	3.20±0.26	阔球形 Broad sphere
法国冬青 <i>Viburnum odoratissimum</i>	VO	灌木 Shrub	15	3.80±0.20	2.10±0.38	3.07±0.40	倒卵形 Obovate
银木 <i>Cinnamomum septentrionale</i>	CS	乔木 Tree	15	9.01±0.74	5.77±0.25	7.20±0.26	阔卵形 Broad ovate
枇杷 <i>Eriobotrya japonica</i>	EJ	乔木 Tree	14	6.73±0.25	4.60±0.17	5.17±0.21	阔伞形 Broad umbrella
广玉兰 <i>Magnolia grandiflora</i>	MG	乔木 Tree	21	9.17±1.04	7.90±0.79	7.13±0.71	阔球形 Broad sphere
乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria lotungensis</i>	PL	乔木 Tree	12	6.23±0.25	2.80±0.20	4.57±0.31	狭卵形 Narrow ovate

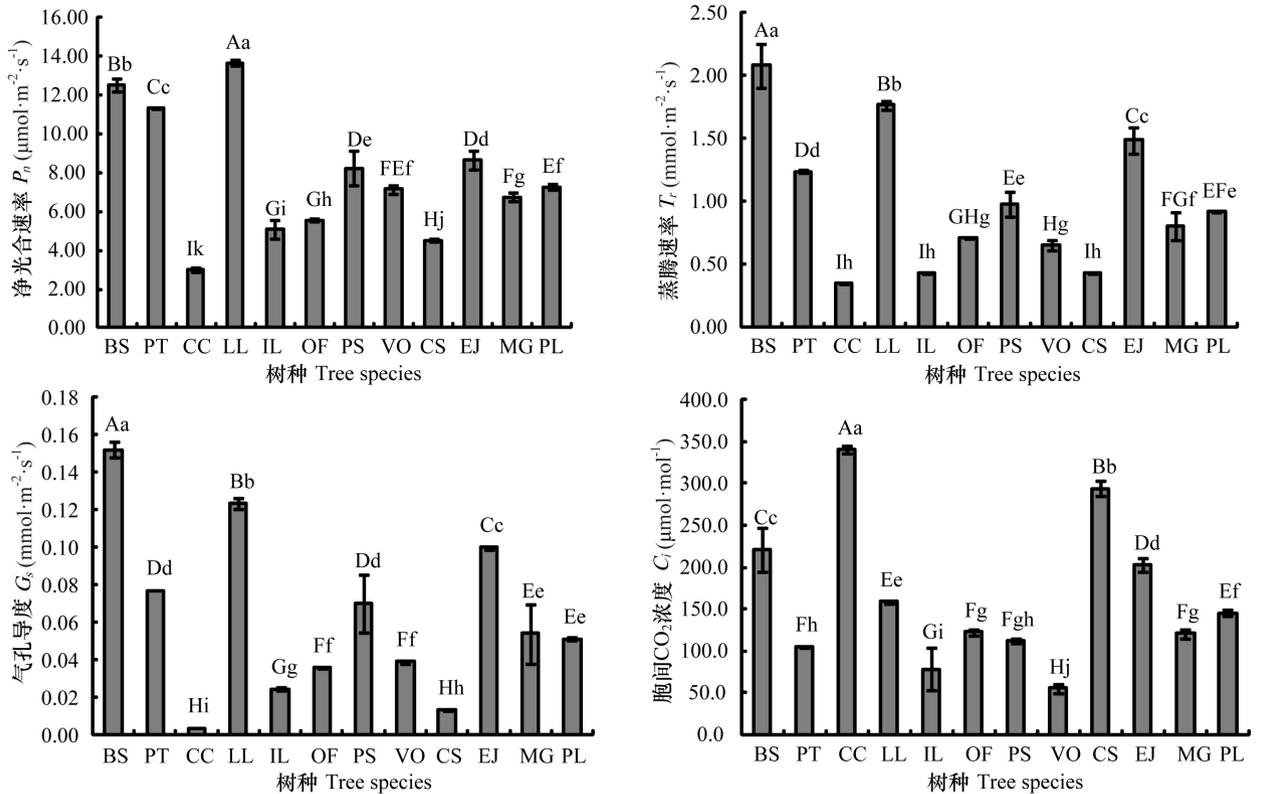
大于 0.008 3 g · leaf<sup>-1</sup>, 黄杨等树种小于 0.002 7 g · leaf<sup>-1</sup>。洗淋后 14 d, 枇杷>广玉兰>法国冬青>桂花>石楠>大叶女贞>银木>大叶冬青>香樟>黄杨>乐东拟单性木兰>海桐, 滞尘量为 0.001 9~0.032 1 g · leaf<sup>-1</sup>, 平均值为 0.010 4 g · leaf<sup>-1</sup>。广玉兰单叶滞尘量为 0.022 0 g · leaf<sup>-1</sup>, 法国冬青、桂花、石楠、大叶女贞滞尘量大于 0.011 1 g · leaf<sup>-1</sup>, 香樟等树种小于 0.003 4 g · leaf<sup>-1</sup>。枇杷、广玉兰单叶滞尘量始终极显著高于其他树种 ( $P<0.01$ ), 且两者间差异极显著 ( $P<0.01$ ), 法国冬青、桂花、石楠和大叶女贞单叶滞尘量也始终极显著高于银木等树种 ( $P<0.01$ )。

2.2.3 单位面积树冠的滞尘量 洗淋后 7 d, 枇杷>广玉兰>桂花>石楠>银木>法国冬青>大叶女贞>黄杨>香樟>海桐>大叶冬青>乐东拟单性木兰, 滞尘量为 0.59~8.48 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>, 平均值为 3.51 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>。广玉兰、桂花滞尘量大于 6.03 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>, 石楠、银木、法国冬青、大叶女贞

滞尘量大于 3.01 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>, 大叶冬青和乐东拟单性木兰低于 1.00 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>。洗淋后 14 d, 枇杷>广玉兰>桂花>石楠>银木>大叶女贞>法国冬青>黄杨>香樟>海桐>大叶冬青>乐东拟单性木兰, 滞尘量为 0.71~8.67 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>, 平均值为 4.12 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>。枇杷滞尘量仍为最高, 广玉兰、桂花滞尘量大于 6.65 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>。石楠、银木、大叶女贞、法国冬青、黄杨滞尘量大于 3.99 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>, 乐东拟单性木兰滞尘量仍低于 1.00 g · m<sup>-2</sup> · crown<sup>-1</sup>。枇杷、广玉兰、桂花单位面积树冠的滞尘量始终极显著高于其他树种 ( $P<0.01$ ), 石楠、银木、大叶女贞、法国冬青也始终极显著高于乐东拟单性木兰和大叶冬青 ( $P<0.01$ )。

### 2.3 聚类分析

如图 3 所示, 光合特性聚类分析结果如下: 第一类为黄杨、大叶女贞和海桐聚, 光合特性能力强, 生态调节功能优势明显; 第二类为法国冬青、



BS. 黄杨; PT. 海桐; CC. 香樟; LL. 大叶女贞; IL. 大叶冬青; OF. 桂花; PS. 石楠; VO. 法国冬青; CS. 银木; EJ. 枇杷; MG. 广玉兰; PL. 乐东拟单性木兰。不同大小写字母分别表示不同树种间极显著差异 ( $P < 0.01$ ) 和显著差异 ( $P < 0.05$ )。下同。

BS. *Buxus sinica*; PT. *Pittosporum tobira*; CC. *Cinnamomum camphora*; LL. *Ligustrum lucidum*; IL. *Ilex latifolia*; OF. *Osmanthus fragrans*; PS. *Photinia serratifolia*; VO. *Viburnum odoratissimum*; CS. *Cinnamomum septentrionale*; EJ. *Eriobotrya japonica*; MG. *Magnolia grandiflora*; PL. *Parakmeria lotungensis*. Different uppercase and lowercase letters respectively mean extremely significant differences ( $P < 0.01$ ) and significant differences ( $P < 0.05$ ) among different species. The same below.

图 1 各常绿树种光合特性参数

Fig. 1 Photosynthetic characteristic parameters of different evergreen tree species

广玉兰、枇杷、石楠和乐东拟单性木兰, 光合特性能力一般; 第三类为大叶冬青、桂花、银木和香樟, 光合特性能力相对较低。

滞尘能力聚类分析结果如下: 第一类为广玉兰、桂花和枇杷, 滞尘能力最强; 第二类大叶女贞、法国冬青、石楠和银木, 滞尘能力一般; 第三类为海桐、大叶冬青、黄杨、香樟和乐东拟单性木兰, 滞尘能力相对较低。

### 3 讨论与结论

常绿阔叶树因其复杂的结构、显著的小气候改善能力成为衡量区域生态平衡的重要植被。区域常绿阔叶林生态系统的退化, 可表现为自身的

功能衰退, 也是其他生态环境恶化的根源, 严重影响区域的生态质量和安全 (Hua et al., 2000; 刘其霞等, 2004)。配置一定比例的常绿树种, 既可体现北方城市绿地景观的异质和生物多样性, 又可净化空气、降低污染、增加大气环境容量, 发挥生态调节功能的目的 (苑征等, 2010)。植物光合作用是生态系统物质循环的一个重要过程, 是固碳的基础, 冬季常绿植物的光合特性水平不仅反映叶片光合能力的大小, 也是物种对生境异质及环境变化适应性进化的反映, 并直接影响其在群落中的地位 (Reich et al., 1997; Escobedo & Nowak, 2009; 程冬梅等, 2012)。植物通过气孔调节来降低越冬时叶片光系统活性损伤和维持叶片绿色, 以提高光合水分利用率和光能利用及分配 (白坤

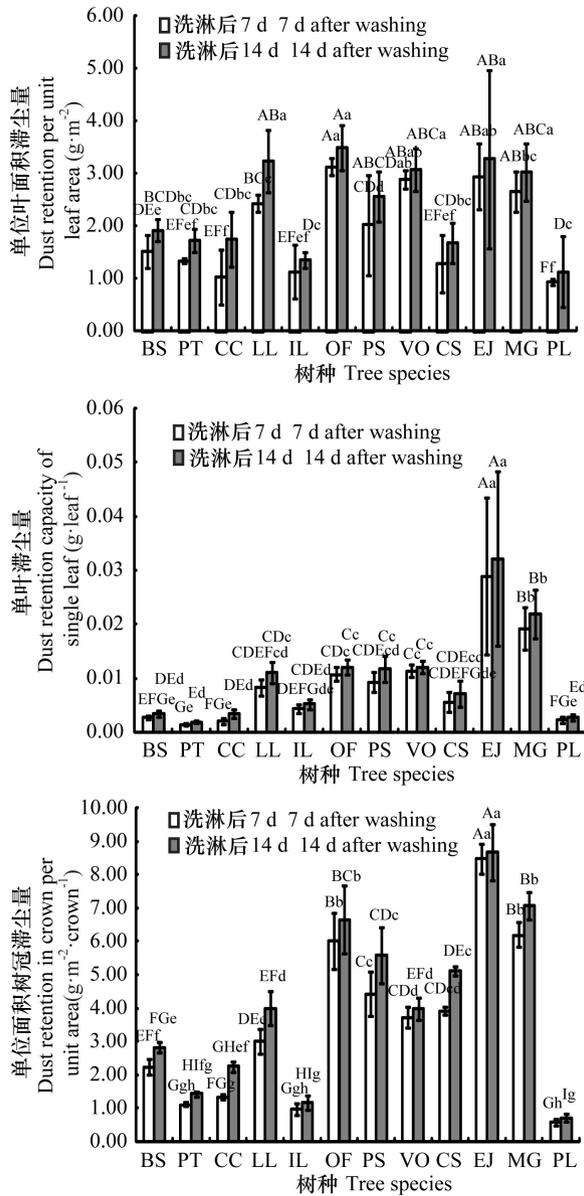


图2 各常绿树种积滞参数

Fig. 2 Product lag parameters of each evergreen tree species

栋等, 2010), 胞间  $CO_2$  浓度变化是叶片气孔导度和叶肉细胞光合活性的反映(陈云根等, 2010)。冬季大气中较高浓度的  $PM_{2.5}$  等颗粒物污染对常绿植物的影响, 也可通过光合能力变化间接反映出来, 叶片对光能的吸收、利用受环境因子的影响也更多取决于物种本身(杨静慧等, 2017)。比较分析常绿树种冬季光合特性及滞尘能力, 有利于选出生态调节功能较强的树种。

本研究中, 各树种叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  值大小排序变化不大, 大叶女贞、黄杨、海桐、枇杷叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、

$G_s$  值极显著高于其他树种 ( $P < 0.01$ ), 银木、香樟叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  值均为最低,  $P_n$  值较大叶女贞下降 67% 以上,  $T_r$  和  $G_s$  值较黄杨分别下降 79% 和 91% 以上。各树种叶片  $C_i$  值大小排序变化明显, 香樟、银木、黄杨、枇杷叶片  $C_i$  值极显著高于其他树种 ( $P < 0.01$ ), 法国冬青、大叶冬青叶片  $C_i$  值最低, 较香樟下降 77% 以上。原理上植物叶片净光合速率高, 蒸腾速率强, 释放出的氧气就多, 吸收利用的  $CO_2$  也多(陈根云等, 2010)。叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  值较高的大叶女贞、海桐、石楠  $C_i$  值处于中等水平, 说明叶肉细胞保持较高的光合活性, 对  $CO_2$  吸收利用较充分; 黄杨、枇杷叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和  $C_i$  值均较高, 考虑是气孔因素引起呼吸作用加强, 使胞间积累较多的  $CO_2$ 。冬季是常绿植物最敏感的生长阶段, 低温胁迫引起的低温光抑制是影响其叶片光合活性的主因之一(程冬梅等, 2019)。香樟、银木叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  值较低,  $C_i$  较高, 说明叶肉细胞的光合活性弱, 低温抑制明显; 大叶冬青、法国冬青叶片  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和  $C_i$  值均较低, 较低的光合速率主要归因于气孔限制因素。聚类分析结果表明, 黄杨、大叶女贞、海桐叶片光合特性能力最强, 能同化更多的空气  $CO_2$  提供  $O_2$ , 对缓解、降低冬季大气温室气体浓度、净化空气和改善空气质量具有重要贡献; 其次为法国冬青、广玉兰、枇杷、石楠和乐东拟单性木兰。

12 个常绿树种叶片和树冠的滞尘量均差异极显著 ( $P < 0.01$ ) 或显著 ( $P < 0.05$ )。洗淋后 14 d, 枇杷、广玉兰、桂花单位面积树冠的滞尘量大于  $6.65 g \cdot m^{-2} \cdot crown^{-1}$ , 单位叶面积、单叶和单位面积树冠的滞尘量均极显著高于其他树种 ( $P < 0.01$ ); 石楠、银木、大叶女贞、法国冬青单位面积树冠的滞尘量在  $3.99 g \cdot m^{-2} \cdot crown^{-1}$  以上; 乐东拟单性木兰单位面积树冠的滞尘量低于  $1.00 g \cdot m^{-2} \cdot crown^{-1}$ , 单位叶面积和单叶的滞尘量也始终较低。滞尘参数聚类分析结果表明, 广玉兰、桂花、枇杷的滞尘能力最强, 发挥出更高的生态效益; 其次为大叶女贞、法国冬青、石楠和银木。本研究中, 植物个体叶片和单位面积树冠滞尘能力差异较大, 总体趋势基本表现为单位面积树冠的滞尘水平与树种滞尘能力成正比, 这与张新献等(1997)研究结果相同。植物通过停着、附着和粘附等方式滞尘, 方式和机理因树种不同具有一定差异 (Mcpherson et al., 1998)。停着多为对较大颗粒物

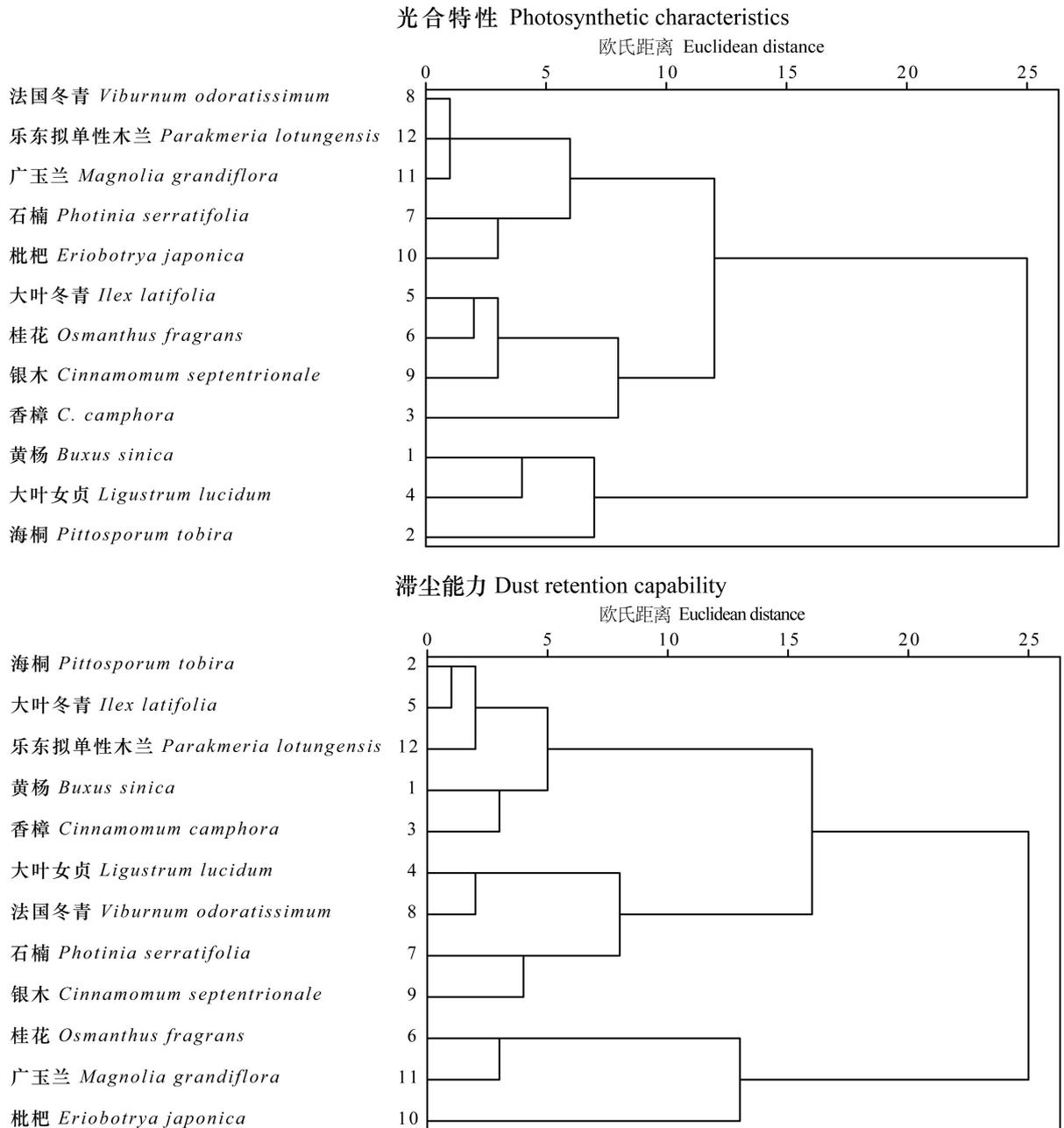


图 3 聚类分析图

Fig. 3 Cluster analysis chart

的降尘,受环境影响较大;附着多为植物表面具有绒毛、褶皱等特征,使大气颗粒物附着在上面,效果相对稳定;粘附多为植物分泌有粘附物质或结构,滞尘效果最为稳定(柴一新等,2011)。可见附着与粘附能力均与植物的生理形态有密切关系,植物表面特征及微形态结构直接关系着其表面的粗糙程度,是影响植物滞尘能力的重要因素

(Manning, 1971; 郭伟等, 2010; 屈新运等, 2019) 认为高大树木拥有更加粗糙、复杂的叶冠空间,使其比低矮植物能更有效地捕获颗粒物。本研究中,枇杷、广玉兰的滞尘能力较强,除叶片较大外,叶表面的粗糙结构、有褶皱或分泌物以及利于滞尘的枝叶生长角度等均是重要特征;桂花、大叶女贞、法国冬青、石楠和银木叶片大小中等,但枝叶

稠密,其单位叶面积和单位面积树冠的滞尘量均有大幅提高;乐东拟单性木兰、大叶冬青、香樟枝叶稀疏或下垂及低矮的黄杨和海桐,叶表面均较光滑,滞尘能力相对较低。

综上所述,园林应用中,冬季大气污染较轻的城市可选用黄杨、大叶女贞、海桐、法国冬青、广玉兰、枇杷、石楠、乐东拟单性木兰等光合活性高、生态调节功能强的常绿树种。对于大多数冬季大气污染较严重的北方城市,要优先选用大叶女贞、广玉兰、枇杷、法国冬青、黄杨、石楠等光合活性与滞尘能力综合性强的常绿树种。植物的生态功能释放与大气环境质量相辅相成、相互作用,其过程也极其复杂。有研究表明,大气中和叶表滞留的颗粒物均会对植物光合特性产生影响(Prusty, 2005; 吴海天等, 2011)。树种滞留大气颗粒物是否存在选择性,对污染物成分是否有吸收作用,污染物对植物光合特性的影响与机理,以及绿地结构、叶冠结构等对物种单株和群落总叶面积、固碳潜能、滞尘能力的影响均需要进一步研究。

## 参考文献:

- BAI KD, JIANG DB, CAO KF, et al., 2009. Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(4): 905-913. [白坤栋, 蒋得斌, 曹坤芳, 等, 2009. 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应 [J]. *生态学报*, 30(4): 905-913.]
- BECKETT KP, FREER-SMITH PH, TAYLOR G, 1998. Urban woodlands: their role in reducing the effects of particulate pollution [J]. *Environ Poll*, 99(3): 347-360.
- CAI YX, ZHU N, HAN HJ, 2002. Dust removal effect of urban tree species in Harbin [J]. *Chin J Appl Ecol*, 13(9): 1121-1126. [柴一新, 祝宁, 韩焕金, 2002. 城市绿化树种的滞尘效应—以哈尔滨市为例 [J]. *应用生态学报*, 13(9): 1121-1126.]
- CHENG DM, ZHANG ZY, ZHOU SX, et al., 2019. Photoinhibition and recovery of photosystem II of three broad-leaved evergreens under low temperature stress [J]. *Guihaia*, 39(12): 1666-1672. [程冬梅, 张志勇, 周赛霞, 等, 2019. 三种常绿阔叶树光系统II在低温胁迫下的光抑制及恢复 [J]. *广西植物*, 39(12): 1666-1672.]
- CHEN GY, CHEN J, XU DQ, 2010. Thinking about the relationship between net photosynthetic rate and intercellular CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Plant Physiol Comm*, 46(1): 64-66. [陈根云, 陈娟, 许大全, 2010. 关于净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度关系的思考 [J]. *植物生理学通讯*, 46(1): 64-66.]
- CHEN W, HE XY, ZHANG Y, et al., 2003. Dust absorption effect of urban conifers in Northeast China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 14(12): 2113-2116. [陈玮, 何兴元, 张粤, 等, 2003. 东北地区城市针叶树冬季滞尘效应研究 [J]. *应用生态学报*, 14(12): 2113-2116.]
- ESCOBEDO FJ, NOWAK DJ, 2009. Spatial heterogeneity and air pollution removal by an urban forest [J]. *Landscape Urban Plan*, 90(3-4): 102-110.
- FAN SX, CAI X, DONG L, 2017. Dust absorption capacities of eight evergreen broad-leaved plants in Beijing, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 28(2): 408-404. [范舒欣, 蔡好, 董丽, 2017. 北京市 8 种常绿阔叶树种滞尘能力 [J]. *应用生态学报*, 28(2): 408-404.]
- FREER-SMITH PH, HOLLOWAY S, GOODMAN A, 1997. The uptake of particulates by an urban woodland: Sitedescription and particulate composition [J]. *Environ Poll*, 95(1): 27-35.
- GIVONI B, 1991. Impact of planted areas on urban environmental quality: A review [J]. *Atmos Environ Part B -Urban Atm*, 25(3): 289-299.
- GUO W, SHEN TYJ, ZHENG XQ, et al., 2010. Research advances on mechanisms and rules of dust retention of the urban green areas [J]. *Ecol Environ Sci*, 26(6): 1465-1470. [郭伟, 申屠雅瑾, 郑述强, 等, 2010. 城市绿地滞尘作用机理和规律的研究进展 [J]. *生态环境学报*, 26(6): 1465-1470.]
- HUANG LK, WANG GZ, WANG K, et al., 2011. Pollution properties of atmospheric particles in Harbin during heating and non-heating periods [J]. *Chin J Environ Eng*, 5(1): 146-150. [黄丽坤, 王广智, 王琨, 等, 2011. 哈尔滨市采暖与非采暖期大气颗粒物污染特性研究 [J]. *环境工程学报*, 5(1): 146-150.]
- JIM CY, CHEN WY, 2008. Assessing the ecosystem service of air pollutant removal by urban trees in Guangzhou (China) [J]. *J Environ Manag*, 88(4): 665-676.
- KALNAY E, CAI M, 2003. Impact of urbanization and land-use change on climate [J]. *Nature*, 423(6939): 528-531.
- LI HM, LIU X, 2008. Relationships between leaf epidermal morphology and dust-retaining capability of main garden trees in Chengyang District of Qingdao City [J]. *Chin J Ecol*, 27(10): 1659-1662. [李海梅, 刘霞, 2008. 青岛市城阳区主要园林树种叶片表皮形态与滞尘量的关系 [J]. *生态学杂志*, 27(10): 1659-1662.]
- LIU QX, CHANG J, JIANG B, et al., 2004. The biomass of the evergreen broad-leaved ecological public-welfare forests in Zhejiang, East China [J]. *Acta Ecol Sin*, 25(9): 2139-2144. [刘其霞, 常杰, 江波, 等, 2004. 浙江省常绿阔叶生态公益林生物量 [J]. *生态学报*, 25(9): 2139-2144.]
- LIU XQ, TANG WP, ZHOU ZX, et al., 2004. Environmental effects of different greenbelt types in Yichang [J]. *J NE For Univ*, 32(5): 53-55. [刘学全, 唐万鹏, 周志翔, 等, 2004. 宜昌市城区不同绿地类型环境效应 [J]. *东北林业大学学报*, 32(5): 53-55.]
- MANNING WJ, 1971. Effects of limestone dust on leaf condition

- foliar disease incidence and microflora of native plants [J]. *Environ Poll*, 2(1): 69–76.
- MCPHERSON EG, SIMPSON JR, SCOTT KI, 1998. Estimating cost effectiveness of residential yard trees for improving air quality in Sacramento, California, using existing models [J]. *Atmos Environ*, 32(32): 75–84.
- NOWAK DJ, CRANE DE, STEVENS JC, 2006. Air pollution removal by urban trees and shrubs in the United States [J]. *Urban For Urban Green*, 4(3–4): 115–123.
- NOWAK DJ, HIRABAYASHI S, BODINE A, et al., 2013. Modeled PM<sub>2.5</sub> removal by trees in ten U. S. cities and associated health effects [J]. *Environ Poll*, 178: 395–402.
- NOWAK DJ, HIRABAYASHI S, BODINE A, et al., 2014. Tree and forest effects on air quality and human health in the United States [J]. *Environ Poll*, 193(4): 119–129.
- PANG B, ZHANG YL, WANG D, et al., 2009. The characteristic of particulate size and heavy metal in foliar dust and surface dust from different urban areas [J]. *Ecol Environ Sci*, 18(4): 1312–1317. [庞博, 张银龙, 王丹, 等, 2009. 城市不同功能区内叶面尘与地表灰尘的粒径和重金属特征 [J]. *生态环境学报*, 18(4): 1312–1317.]
- POPEK R, GAWROŃSKI H, WROCHNA M, et al., 2013. Particulate Matter on Foliage of 13 Woody Species: Deposition on surfaces and phytostabilisation in waxes—a 3-year study [J]. *Int J Phytoremediat*, 15(3): 245–256.
- PRUSTY BAK, MISHRA PC, AZEEZ PA, 2005. Dust accumulation and leaf pigment content in vegetation near the national highway at Sambalpur, Orissa, India [J]. *Ecotox Environ Safe*, 60(2): 228–235.
- QU XY, ZHANG TY, GAO TE, et al., 2019. The relationship between the atmospheric particle-retaining capabilities of 10 evergreen plants and their leaf surface micro-morphology [J]. *J Shaanxi Norm Univ (Nat Sci Ed)*, 47(3): 84–90. [屈新运, 张天翼, 高天娥, 等, 2019. 10种常绿植物滞留大气颗粒物能力与叶表面微结构的关系 [J]. *陕西师范大学学报(自然科学版)*, 47(3): 84–90.]
- SEHMEL GA, 1980. Particle and gas dry deposition: A review [J]. *Atmos Environ*, 14(9): 983–1011.
- STOKER HS, SEAGER SL, 1972. *Environmental chemistry: air and water pollution* [M]. Glenview, IL: Scott, Foresman and Company: 186.
- WANG ZH, LI JB, 2006. Capacity of dust uptake by leaf surface of *Euonymus Japonicus* Thunb. and the morphology of captured particle in air polluted city [J]. *Ecol Environ*, 5(2): 327–330. [王赞红, 李纪标, 2006. 城市街道常绿灌木植物叶片滞尘能力及滞尘颗粒物形态 [J]. *生态环境*, 5(2): 327–330.]
- WU HT, YANG S, CHEN J, et al., 2018. Adsorption capacity and photosynthetic response of *Photinia fraseri* on different particle sizes [J]. *J Fujian Agric For Univ (Nat Sci Ed)*, 47(5): 90–96. [吴海天, 杨山, 陈健, 等, 2018. 红叶石楠吸附不同粒径颗粒物能力及光合响应 [J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 47(5): 90–96.]
- WU MH, FANG FM, YAO YR, et al., 2018. Distribution characteristics and sources of heavy metals in *Photinia* leaves and their directive role in air pollution in Huainan [J]. *J Soil Water Conser*, 32(1): 297–302. [吴明宏, 方凤满, 姚有如, 等, 2018. 淮南市石楠叶片重金属分布特征、来源及对大气污染的指示作用 [J]. *水土保持学报*, 32(1): 297–302.]
- YANG JH, PANG ZR, HUANG HD, et al., 2017. Adsorption of different evergreen plants to PM<sub>2.5</sub> in winter [J]. *J Tianjin Agric Univ*, 24(4): 19–22. [杨静慧, 庞志蕊, 黄晗达, 等, 2017. 冬季不同常绿植物对于大气PM<sub>2.5</sub>浓度影响的研究 [J]. *天津农学院学报*, 24(4): 19–22.]
- YIN TH, DAI YL, HE GQ, et al., 2019. Photosynthetic light response characteristics of sixteen ground cover plants and their landscape application [J]. *J Human Agric Univ (Nat Sci Ed)*, 45(4): 355–361. [尹婷辉, 戴耀良, 何国强, 等, 2019. 16种地被植物的光响应特性及园林应用 [J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 45(4): 355–361.]
- YU GR, WANG QF, 2010. *Ecophysiology of plant photosynthesis, transpiration and water use* [M]. Beijing: Science Press: 149. [于贵瑞, 王秋凤, 2010. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学 [M]. 北京: 科学出版社: 149.]
- YU HL, HUANG JY, 2012. Research advances in mechanism and effect of dust retention of urban green areas [J]. *J NW For Univ*, 27(6): 238–241. [余海龙, 黄菊莹, 2012. 城市绿地滞尘机理及其效应研究进展 [J]. *西北林学院学报*, 27(6): 238–241.]
- YU JH, YU T, WEI Q, et al., 2004. Characteristics of mass concentration variations of PM<sub>10</sub> and PM<sub>2.5</sub> in Beijing area [J]. *Res Environ Sci*, 17(1): 45–47. [于建华, 虞统, 魏强, 等, 2004. 北京地区PM<sub>10</sub>和PM<sub>2.5</sub>质量浓度的变化特征 [J]. *环境科学研究*, 17(1): 45–47.]
- YUAN Z, LI ZD, XU HS, et al., 2010. Comparative analysis of the ratio of evergreen to deciduous trees in green park space [J]. *J Beijing For Univ*, 32(S1): 194–199. [苑征, 李湛东, 徐海生, 等, 2010. 公园绿地常绿与落叶树种比例的比较分析 [J]. *北京林业大学学报*, 32(S1): 194–199.]
- ZHANG J, SHI YJ, ZHU YQ, et al., 2013. The photosynthetic carbon fixation characteristics of common tree species in northern Zhejiang [J]. *Acta Ecol Sin*, 33(6): 1740–1750. [张娇, 施拥军, 朱月清, 等, 2013. 浙北地区常见绿化树种光合固碳特征 [J]. *生态学报*, 33(6): 1740–1750.]
- ZHANG XX, GU RZ, CHEN ZX, et al., 1997. Dust removal by green areas in the residential quarters of Beijing [J]. *J Beijing For Univ*, 19(4): 12–17. [张新献, 古润泽, 陈自新, 等, 1997. 北京城市居住区绿地的滞尘效益 [J]. *北京林业大学学报*, 19(4): 12–17.]
- ZHAO CX, WANG YJ, WANG YQ, et al., 2013. Interactions between fine particulate matter (PM<sub>2.5</sub>) and vegetation: A review [J]. *Chin J Ecol*, 32(8): 2203–2210. [赵晨曦, 王玉杰, 王云琦, 等, 2013. 细颗粒物(PM<sub>2.5</sub>)与植被关系的研究综述 [J]. *生态学杂志*, 32(8): 2203–2210.]