

综 述

水生植物的气体交换与输导代谢

成水平 吴振斌 夏宜璋

(中国科学院水生生物研究所;淡水生态与生物技术国家重点实验室,武汉 430072)

REVIEW ON GAS EXCHANGE AND TRANSPORTATION IN MACROPHYTES

CHENG Shui-Ping, WU Zhen-Bin and XIA Yi-Cheng

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Wuhan 430072)

关键词: 水生植物;气体交换与输导;环境因子;生态效应

Key words: Macrophyte; Gas exchange and transportation; Environmental factor; Ecological effect

中图分类号: Q89 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2003)04-0413-005

水生植物能够生长在长期淹水的缺氧底泥中,其根系输氧作用是其生存的关键因素之一。水生维管束植物有一个用于气体交换和输导的通气组织,将氧气输送到地下器官供植物呼吸作用,一部分氧气还通过根系向根区释放,维持根区氧化状态,起到脱毒作用^[1,2]。水生植物通气量的大小直接关系到植物生长的水深和根系在底泥中的扩展程度^[3,4]。另外,通气组织还为其他气体如 CO₂、CH₄ 等的传输提供通道^[5]。国外学者对植物的气体交换与输导代谢作了较多的研究,包括对水生植物气体代谢的存在、类型、传输机制和影响因素等做了不同程度的探讨^[5-11]。国内也有关于一些农作物和木本植物释放 N₂O 的报道^[12,13]。本文综述水生植物气体交换与输导代谢的研究现状,为相关研究工作提供了借鉴。

1 气体交换与输导代谢的类型

本文主要涉及气体在植物体内的运动以及植物与外界之间的气体交换等研究结果,包括气体在大气与植物体之间的交换,在植物体内的传输,经由根系向底泥、土壤中的释放,底泥土壤中微生物产生的气体通过植物体向大气释放,以及植物体本身产生的痕量气体的释放等。目前,气体交换与输导代谢的研究主要集中在探讨气体运动机制, O₂ 和 CO₂ 的交换和传输途径, CH₄、C₂H₆、N₂O 等痕量气体的释放等方面。

1.1 O₂

水生植物具有光合放氧的作用。白天,暴露在空气或水

体中的植株部分能固定 CO₂ 放出氧气,一部分氧气直接释放到空气或水中,一部分则供自身呼吸作用消耗,还有一部分通过植物的通气组织向下输送到地下器官、经由根系向底泥中释放,这是水生植物根系呼吸作用和维持根区氧化状态所必需的;夜间或植株地上部分枯死,光合作用无法进行时,大气中的氧气也可以通过植物叶表面、茎秆等的孔隙进入植物体内,供植株呼吸或输送释放到底泥维持根区的氧化状态^[2,7,8]。有报道,在莎草(*Cyperus papyrus*)枝条与大气之间,白天没有 O₂ 的交换;但夜间, O₂ 由大气进入枝条的速率为 1.16 mmol m⁻² s⁻¹,从而保证了植物夜间呼吸需氧。而从枝条向根系输送 O₂ 的速率,白天为 3.19 mmol m⁻² s⁻¹,夜间则更高达 4.27 mmol m⁻² s⁻¹^[14]。Brix 的研究表明枯死的芦苇(*Phragmites australis*)枝条仍然是 O₂ 从大气扩散到地下部分及根区的通道^[15]。萍蓬草(*Nuphar* sp.)亦通过对流作用快速地自大气向根区输送 O₂^[5]。作者测定发现 5 种水生植物菖蒲(*Acorus calamus*)、凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)、慈菇(*Sagittaria sagittifolia*)、狭叶香蒲(*Typha angustifolia*)和菰(*Zizania latifolia*)等根尖区具有向厌氧介质释放氧气的作用,其相近根根尖区的氧气对外扩散速率大小依次为:香蒲、菰、菖蒲、慈菇和凤眼莲(表 1)^[16]。

1.2 CO₂

随着 O₂ 自大气扩散到植物体内以及根系向底泥中释放,水生植物呼吸作用产生的 CO₂ 沿着相反的方向自植物体向大气释放,底泥中微生物呼吸、降解作用产生的 CO₂ 则自

收稿日期:2002-12-05;修订日期:2003-02-28

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-SW-102);国家杰出青年基金(39925007);武汉市青年科技晨光计划(20005004044);国家 973 计划(2002CB412300)

作者简介:成水平(1969—),男,湖南衡山人;副研究员,博士;主要从事环境生物学研究。Email:shpcheng@ihb.ac.cn

底泥向植物体和大气扩散。¹⁴C 跟踪试验表明大量的 CO₂ 从底泥向植物体内扩散,且水生植物通过光合作用可以固定来自底泥的部分 CO₂^[5]。Li 和 Jones 测试了莎草的 CO₂ 扩散速率(表 2),白天 CO₂ 从大气向植物枝条内扩散,供植物光合作用;而夜晚,CO₂ 则从植物枝条向大气扩散但速率低一个数量级;CO₂ 从根系向枝条的扩散,白天与夜晚相差不大^[14]。可见,在大气、植物体内通气组织和枝条组织之间,CO₂ 进行着高速的交换。通过以上途径的 CO₂ 扩散,植物体内 CO₂ 浓度可以达到周围大气环境的 74 倍,以满足光合作用的需要,且呼吸作用产生的 CO₂ 也有 35%—57% 被重新固定^[14]。

表 1 不同植物根尖区氧气扩散速率的比较 ^[16]					
Tab. 1 Oxygen diffusion rate of apical region in different species					
种类 Species	狭叶香蒲 <i>Typha angustifolia</i>	菰 <i>Zizania latifolia</i>	菖蒲 <i>Acorus calamus</i>	慈菇 <i>Sagittaria sagittifolia</i>	凤眼莲 <i>Eichhornia crassipes</i>
根长 Root length (mm)	146	140	140	149	140
氧气扩散速率 ODR (ng cm ⁻¹ min ⁻¹)	159.6±0.5	129.9±1.5	122.2±1.0	95.1±0.4	69.3±0.3

表 2 莎草与外界的 CO ₂ 交换速率[mmol m ⁻² s ⁻¹] ^[14]		
Tab. 2 Carbondioxide diffusion rate of <i>Cyperus papyrus</i>		
时段 period	从根系到枝条 from roots to shoots	从大气到枝条 from atmosphere to shoots
白天 daytime	1.85	3.04
夜晚 night	1.82	-0.327

1.3 痕量气体

甲烷、乙烷是厌氧底泥中有机物降解的主要产物,大约有一半或更多的有机碳是被产甲烷细菌降解的^[17]。一般地,对于一个富营养化湖泊而言,底泥 CH₄ 释放速率为 50—300 mL m⁻² d⁻¹^[18]。底泥中产生的 CH₄、C₂H₆ 等气体可以直接通过水体向大气释放,也能通过水生植物通气组织,经由根系到枝条、叶面释放到大气中。试验证明在种植萍蓬草的底泥中产生的 CH₄,有四分之三是通过萍蓬草枝条释放的;白天,根系内的 CH₄ 浓度达 10%,而伸出水面的幼枝条内的浓度大为减少^[19]。不仅活的植株是痕量气体的主要释放通道,枯死的植株也是 CH₄ 等气体从底泥释放的通道。Brix 的研究表明枯死的芦苇枝条仍然是底泥中 CH₄ 释放的主要通道,即使在冬天,通过枯死芦苇叶的 CH₄ 释放速率最高值也可达 64 mL m⁻² d⁻¹^[15]。陈冠雄等发现了高等植物释放 N₂O 的现象,在证实了大豆、小麦、谷子、水稻和玉米等农作物释放 N₂O 之后^[12],又记录了几种针叶、阔叶树中释放 N₂O 的主要途径及其影响因素^[13]。

此外,从大气到水生植物通气组织之间也存在着 N₂ 的

扩散梯度^[5]。

2 气体运动机制

气体运动方式与气体通过的孔隙大小有关。当孔隙足够大,远远大于气体分子自由运动的半径时,气体以扩散的方式通过;当孔隙大小只与气体分子自由运动半径相当时,气体只能借助内外压强差诱导产生的对流渗透而过。因此,水生植物与大气、底泥之间的气体交换以及植物体内的气体传输方式主要有两种:扩散和对流。当气体在不同的相连通的空间存在一个浓度梯度,并且相连通的空间之间的孔隙足够大时,如植物茎叶的气孔等,气体便从高浓度空间流向低浓度空间,称之为分子扩散。其扩散规律可以用流体力学中 Darcy 扩散定律来描述:

$$Q=KAJ$$

Q:气体通量 K:扩散系数 A:通道面积 J:浓度梯度差

Laing 指出萍蓬草中 O₂ 从叶到根的扩散,CO₂ 沿相反的方向自根到叶的扩散^[20],以及许多的研究结果也表明了这样一种观点,气体通过在植物内不同位置与空间的浓度差来实现扩散,保证气体在植物与外界的交流 and 植物体内的传输。

但有不少研究表明,气体扩散的距离有限,大量的挺水和浮叶植物与外界的气体交换及气体在体内的传输过程,更多的是通过对流来实现^[6]。通过对流作用加强了圆柱状茎秆和片状叶的气体交换与传输^[6,8,21,22],也加强了氧气在根系中的扩散及从根系向根区的扩散。文献报道,在白天,芦苇对流作用下的氧气扩散速率是无对流状态下的 2.38 倍^[6]。另外,在夜间,莎草枝条内 CO₂ 浓度高达周围环境的 74 倍^[14],也不是气体扩散运动所能完成的。许多学者探讨了压强差引起气体对流作用的机制^[5,7,8],认为热力学诱导和湿度诱导而引起的气体分子对流渗透作用是完成大部分气体交换的主要机制。这种方式可以用气体运动理论来描述:

$$Es=FA^{-1}\Delta P^{-1}$$
$$\Delta Pt=Pa(Ti^{0.5}Ta^{-0.5}-1) \quad (\text{热力学诱导})$$
$$\Delta Pw=Pwi-Pwa \quad (\text{湿度诱导})$$

Es: 气体对流效率 (cm³ min⁻¹ cm⁻² Pa⁻¹); F: 气流速率 (cm³ min⁻¹); A: 叶片面积 (cm²); ΔP: 压强差; ΔPt: 热力学压强差; ΔPw: 湿度压强差; Pwi: 叶片维管内湿度压强; Pwa: 大气湿度压强; Pa: 大气压强; Ti: 叶片内温度; Ta: 大气温度

通过对莲属 (*Nelumbo* sp.) 植物枯叶的测试, Mewi-Schutz 和 Grosse 发现当周围环境温度与植物叶片腔内的温度存在着差异时,气体对流即发生,温度差迫使气体分子从温度低的一边渗透到温度高的一边,并且温差越大气流速率越大,证明了气体的对流作用和压强差主要源于植物体内外的温度差而非孔隙两边的湿度差^[23]; Grosse 等研究了几种莲属植物的气体代谢机制,认为植物体内外或不同部位的温度差即热力学压强差诱导植物体内以及植物体与外界的气体对流,保持植物地下生长部分的氧气供给,使之能在厌氧的底泥中

生长^[7]。而 Dacey 注意到莲 (*Nelumbo nucifera*) 在大多数环境状况下,叶片的气体对流和压强差主要是湿度差诱导的^[24]。通过核孔膜和离体试验,Armstrong 认为湿度诱导压强差是芦苇与外界进行气体对流的主要机制^[6];同样地,大米草 (*Spartina alterniflora*)^[22]、荸荠 (*Eleocharis sphacelata*)^[25]、狭叶香蒲和宽叶香蒲 (*Typha latifolia*)^[3,4] 和大量的挺水植物^[8] 的研究结果表明湿度诱导压强差是这些植物的气体对流的主要诱导机制。

根据以上文献的不同结论表明,植物气体对流的发生主要有两种不同的压强机制。不同的植物或以湿度诱导渗透为主或以热力学压强传输为主;同一植物也可能拥有两种不同的压强机制,但在不同的条件下主要的诱导机制有所不同。

3 气体交换与输导代谢的影响因素

根据水生植物的气体交换与输导的诱导机制,其代谢容量主要受光照、温度和湿度影响,此外还有地理因素和生存状况等。

3.1 光照

光照能加强水生植物的气体对流作用。水生植物在光照下,其枝条内的温度升幅远远高于环境温度的升幅,形成了一种“温室效应”^[21]。由于这种作用,导致了以下几种效应增强植物体的气体交换和传输。首先,增强了水生植物体内的水汽蒸发,维持内部的高湿度,加大了湿度诱导的压强梯度,加快气体从大气中进入植物体内。其次,增加了植物体内的温度,提高了热力学诱导渗透,加快气体对流。还有,周围大气更加干燥,湿度降低,减少了植物枝条表面湿地诱导对流的阻力。经测试,强光下芦苇叶内外的静压强差是弱光下的 4.2 倍;在光照 $500-1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 条件下,芦苇叶内气体对流速率为 $0.0324 \times 10^{-6} \text{m}^3 \text{s}^{-1}$,为 $75 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光照条件下的 8.5 倍;野外试验表明,中午日照条件下,空气相对湿度达到最低(42%),芦苇叶内气流速率达最大值($0.266 \times 10^{-6} \text{m}^3 \text{s}^{-1}$)^[21]。光照能使切下的白睡莲 (*Nymphaea alba*) 叶内外产生一个温度差,诱导气体对流的产生,而一旦停止光照,气流则停止^[7]。从北美洲的香蒲气体交换调查结果来看,在光密度为 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,气孔输导速率可达最大值的 90%,而光密度低于 $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,气孔输导速率便降至 $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以下,只有最大值的 30% 左右^[9]。

光照加强了水生植物的光合作用,有效光合辐射比红外线更能诱导气体对流的发生,并且该过程导致的气体对流渗透的成分与空气组分相似^[6]。

光照还可能通过影响气孔的开来影响植物体与外界的气体对流作用。强光刺激下气孔开度加大,大的气孔开度能帮助增加植物体与外界的湿度梯度,从而加强了大气气体向植物体枝条内的扩散。夜间,植物与外界的气体对流作用较弱亦可能是大气湿度增加、气孔开度小或关闭、无光合作用的结果。在夜间或光照很弱时,周围环境相对湿度达 100%,芦苇叶内气流基本停止^[6],而香蒲气孔关闭,气孔输

导速率为零,对流作用明显受到抑制^[9]。

3.2 温度

温度是影响气体交换的一个重要因子。热力学诱导对流机制便是水生植物体内外的温度差,形成了内外的热力学压强差,促使气体从低温处向高温处渗透。前面提及的光照因子中有一项便是光照引起植物体内的温度升幅大于外界空气温度的升幅,形成更大的热力学压强差,加强气体向植物体内的对流。周围环境温度的升高,也有利于植物体气体的对流。当环境相对湿度维持在 50% 时,温度为 24°C 时的芦苇枝条的气流量比 17°C 时高 50% 左右^[6]。随着环境温度的升高,狭叶香蒲的气体对流效率加大^[3]。在全日照条件下,温度是影响水生植物光合作用和气孔输导速率的最大的环境因子之一。气孔输导速率随着环境温度的升高而增加。对于香蒲而言,环境温度从 25°C 升至 35°C ,气孔输导速率由 $349.9 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 上升到 $1298.3 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ^[9]。

3.3 湿度

湿度对水生植物的气体传输作用有着重要意义。湿度诱导机制表明水生植物的内部湿度与外界环境湿度存在着一定的差异时,气体对流作用便发生了。周围环境湿度越大,与植物体内的湿度相差就可能越少,湿度诱导的气体对流便弱。反之,当环境湿度越小,与植物体内的湿度存在较大的差异时,湿度诱导的气体对流使气体大量进入植物体内。前面提及光照影响气体交换的因素之一便是直接减少周围环境的湿度,增加周围体内外的湿度差,加强气体的对流作用。试验表明,芦苇枝条在 24°C 的环境温度条件下,相对湿度 41% 时的气体交换量是相对湿度 74% 时的 3.5 倍,而环境相对湿度达到 100% 时,气流则终止^[6]。

3.4 其他因素

不同的地理位置,水生植物的气体代谢容量不一样。低纬度地区的水生植物气体交换较活跃。Knapp 等对北美洲几个地区的香蒲种类的气孔输导速率进行了测试,发现最大的气孔输导速率发生在佛罗里达州为 $1298.3 \text{mmol/m}^2 \text{s}^{-1}$,而往北的其他地区较低,平均值在 $716.6 \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 左右^[9]。水生植物的气体代谢也与叶龄有关。新鲜叶内的热力学诱导气体对流量高于老叶内的气体流量^[7];而老叶内静压力较低,气体对流左右较弱,新鲜叶内静压力可达 47Pa s mm^{-2} ,老叶内只有 $3-3.5 \text{Pa s mm}^{-2}$ ^[4]。对于整株植物而言,切除了老叶后,剩余叶的内部压强有所增强,气体对流速率有所提高^[4]。 CH_4 在老叶内的浓度高于新鲜叶内的浓度也表明老叶气体扩散慢,新鲜叶气流速率快^[15]。

此外,环境胁迫影响植物的气体交换速率。干旱、高盐条件下以及臭氧的存在都导致气孔输导速率下降^[10,26,27]。

4 气体代谢与水生植物生长、分布

Den Hartog 等认为植物内部的气体交换容量和供给根系的氧气是否充足是水生植物能否在水中生存与生长的主要因素之一^[28]。一般地,植物根系能吸收土壤中的氧气进行呼吸。但当土壤淹水,氧气耗尽时,植物根系呼吸作用和根

区的好氧作用、脱毒作用便不能顺利进行,还原态的某些元素和有机物的浓度可达到有毒的水平。处于缺氧状态的植物根系和根区只有通过其他途径获得氧气才能正常地生长发育和脱毒。Teal 和 Kanvisher 指出大米草能输送比根系呼吸所需更多的氧气至根区,从而能促使根区土壤呈氧化态^[29];Amstrong 的研究发现三种湿地植物根区氧衰减半径直接与其能耐受的还原条件有关^[30]。可见,水生植物能通过通气组织向下传输氧气,供根系呼吸和根区的脱毒作用^[2],并向上输送二氧化碳供植物光合作用或排到大气中,维持水生植物在厌氧底泥中的正常生长发育。

水生植物的生长分布与其气体交换和输导容量密切相关。Ashraf 研究表明四倍体芸薹属植物 (*Brassica* sp.) 生长(鲜重)与气孔输导速率、CO₂ 通量呈显著相关性^[31]。植物通气量的大小直接关系到其生长的水深和根系在底泥中的扩展程度。Yamasaki 调查了两种挺水植物芦苇和菰的通气量、植株茎秆腔内氧气的浓度和生态分布^[32]。菰生长在较深的水域,芦苇则较浅,在其各自占优势的生境和同样水深的生境中,菰的通气量都大于芦苇植株,因而菰比芦苇能耐受更深的水体环境;随着水深的增加,菰植株茎秆腔内的氧气浓度将达到最低值,表明氧气是其向深水域扩展生长的限制性因子。Bendix 和 Tornbjerg 等对宽叶香蒲和狭叶香蒲内部气体输导规律进行了对比研究,结果表明在相同的环境条件下,狭叶香蒲的气体交换容量是宽叶香蒲的两倍,狭叶香蒲的根系输氧作用更为有效,能生长在较深的水体中^[3,4]。这样也解释了为什么狭叶香蒲能生长的水域比宽叶香蒲深,种群分布比宽叶香蒲广。植物根尖氧气扩散速率的比较研究结果也与植物自然生长状况相吻合^[16]。香蒲是一种挺水植物,普遍生长在浅水池塘或湖泊中,根部深入泥内,长期处于缺氧或无氧环境之下,其根部的各项生理生化活动都需要植株向下输氧,且其根系发达,所需氧气量较根系小的植物更大,相应其氧气扩散速率也大。而凤眼莲是一种漂浮植物,根系生长在水中,该介质本身就含有氧气,可供植物生长需要,故凤眼莲植株向下的输导氧气量小,氧气扩散速率也小。

水生植物气体代谢不畅也是植株衰退的主要原因之一。直接的机械损伤、擦伤、水质和底泥的状态、水位的高低以及富营养化等因素都将导致芦苇的衰退^[28]。有研究表明,植物尸体的腐烂、超负荷有机物的冲击或富营养化等产生的植物毒素(有机酸、硫化物等)在芦苇组织中的富集是引起芦苇衰退的原因之一^[33]。这些植物毒素对植株的自毒作用,愈伤组织分裂的细胞不断增加、堆积,淤积在植物的通气组织中,削弱乃至阻止植物体内气体的对流,芦苇因此而慢慢地衰退^[34]。

5 气体代谢与污水净化

水生植物能通过根系从污水中吸收营养物质、吸附和富集重金属和一些有毒有害物质,直接去除污水中的污染物质,改善水质。水生植物在污水处理过程中还有一个重要的作用,通过植株枝条和根系的气体传输和释放作用,能将光

合作用产生的氧气或大气中的氧气输送至根区,改变了根区的氧化还原状况,在还原性的底泥中形成了氧化态的微环境^[2],这种有氧区域和无氧区域的共同存在为微生物提供了不同的适宜生境,加强了根区微生物的生长和繁殖,增强了微生物的降解作用。试验表明,人工湿地中香蒲和灯心草 (*Juncus effusus*) 的存在促进了湿地微生物的生长和繁殖,水生植物根系在人工湿地底部的扩展有利于微生物特别是好氧细菌向湿地深处的分布^[35];凤眼莲根区的异养细菌数量也存在着根系>根面>水体的顺序,而细菌活性表现为:新鲜根系>嫩根系>枯根系^[36],体现了不同的根系输氧作用的不同导致根系异养细菌活性的不同。

芦苇是一种常见湿生植物,广泛地用于污水处理。在欧洲建立了大量的芦苇床处理小城镇和村庄的综合污水,但目前芦苇存在着普遍衰退现象^[28],植物毒素对芦苇的伤害^[32],影响了芦苇枝条气体传输作用,降低了其污水处理的效率和容量。一些污水处理系统中的植物,由于根系不能如自然状态向下扩展^[37],根系对根区的输氧作用没有充分地发挥,从而整个系统的污水净化能力受到影响。

因此,水生植物的气体交换与输导作用对以水生植物为主体的生态工程处理系统的正常和高效运行具有重要意义。水生植物的气流通畅不仅为其自身的生存提供保障,也为根区的微生物生长繁殖提供了有利条件,加强了根区的氧化作用,提高根区生物群落对有机物的降解能力。进一步探讨水生植物的气体交换与输导代谢规律、环境因子对气体代谢的影响、气体代谢与水生植物的生长、分布的关系,特别是研究污水处理系统中水生植物的气体代谢规律、如何保持水生植物在系统中的旺盛的气体交换与输导,提高污水处理的能力等将是日后工作的要点。

参考文献:

[1] Armstrong W. Oxygen diffusion from the roots of some British bog plants[J]. *Nature*, 1964, **204**:801-802

[2] Woolhouse H W W. *Advances in Botanical Research*, Vol. 7 London: Academic Press 1979, 225-332

[3] Bendix M, Tornbjerg T, Brix H. Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 1. Humidity-induced pressurization and convective through-flow [J]. *Aquatic Botany*, 1994, **49**: 75-89

[4] Tornbjerg T, Bendix M, Brix H. Internal gas transport in *Typha latifolia* L. and *Typha angustifolia* L. 2. Convective through-flow pathways and ecological significance [J]. *Aquatic Botany*, 1994, **49**: 91-105

[5] Dacey J W H. Pressurized ventilation in the yellow water lily [J]. *Ecology*, 1981, **62**:1137-1147

[6] Armstrong J, Armstrong W. A convective through-flow of gases in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud [J]. *Aquatic Botany*, 1991, **39**:75-88

[7] Grosse W, Buchel H B, Tiebel H. Pressurized ventilation in wetland plants[J]. *Aquatic Botany*, 1991, **39**:89-98

[8] Brix H, Sorrell B K, Orr P T. Internal pressurization and convective

- gas flow in some emergent freshwater macrophytes [J]. *Limnol. Oceanogr.*, 1992, **37**:1420—1433
- [9] Knapp A K, Yavitt J B. Gas exchange characteristics of *Typha latifolia* L. from nine sites across North America [J]. *Aquatic Botany*, 1995, **49**:203—215
- [10] Jensen C R, Jacobsen S E, Andersen M N, et al. Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying [J]. *European Journal of Agronomy*, 2000, **13**(1):11—25
- [11] Flexas J, Gullás J, Jonasson S, et al. Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L [J]. *Acta Ecologica*, 2001, **22**(1):33—43
- [12] Chen G X, Shang S H, Yu K W, et al. Investigation on the emission of nitrous oxide by plant [J]. *Chinese J Applied Eco.* 1990, **1**(1):94—96. [陈冠雄, 商曙辉, 于克伟, 等. 植物释放 N_2O 的研究. 应用生态学报, 1990, **1**(1):94—96]
- [13] Yang S H, Chen G X, Lin J H, et al. N_2O emission from woody plants and its relation to their physiological activities [J]. *Chinese J Applied Eco* 1995, **6**(4):337—340. [杨思河, 陈冠雄, 林继惠, 等. 几种木本植物的 N_2O 释放与某些生理活动的关系. 应用生态学报, 1995, **6**(4):337—340]
- [14] Li M, Jones M B. CO_2 and O_2 transport in the aerenchyma of *Cyperus papyrus* L [J]. *Aquatic Botany*, 1995, **52**:93—106
- [15] Brix H. Gas exchange through dead culms of reed, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud [J]. *Aquatic Botany*, 1989, **35**:81—89
- [16] Wu Z B, He F, Chen W Y, et al. Studies on the oxygen transportation of roots in anaerobic media with polarography, *Acta phytophysiological Sinica*, 2000, **26**(3):177—180. [吴振斌, 贺锋, 程旺元, 等. 极谱法测定无氧介质中根系氧气输导. 植物生理学报, 2000, **26**(3):177—180]
- [17] Rudd J W H, Hamilton R D. Methane cycling in a eutrophic shield lake and its effects on whole lake metabolism [J]. *Limnol Oceanogr.* 1978, **23**:337—348
- [18] Cicerone R J, Shetter J D. Sources of atmospheric methane: Measurements in rice paddies and a discussion [J]. *J Geophys Res*, 1981, **86**:7203—7209
- [19] Dacey J W H, Klug M J. Methane efflux from lake sediments through waterlilies [J]. *Science*, 1979, **203**:1253—1255
- [20] Laing H E. The composition of the internal atmosphere of *Nuphar advenum* and other water plants [J]. *American J Bot.* 1940, **27**:862—868
- [21] Armstrong J, Armstrong W. Light-enhanced convective through-flow of increase oxygenation in rhizomes and rhizosphere of *Phragmites australis* (Cav.) Trin Ex Steud [J]. *New phytol.* 1990, **114**:121—128
- [22] Huang Y H, Morris J T. Evidence for hydrometric pressurization in the internal gas space of *Spartina alterniflora* [J]. *Plant physiol.* 1991, **96**:166—171
- [23] Mevi-Schutz J, Grosse W. The important of water vapour for the circulating air through *Nelumbo nucifera* [J]. *J Exp Bot.* 1988, **39**:1231—1236
- [24] Dacey J W H. Knudsen-transitional flow and gas pressurization in leaves of *Nelumbo* [J]. *Plant Physiol.* 1987, **85**:199—203
- [25] Sorrell B K, Boon P I. Connective gas flow in *Eleocharis sphacelata* methane transport and release from wetlands [J]. *Aquatic Botany*, 1994, **47**:197—21
- [26] De Herralde F, Biel C, Savé R, et al. Effect of water and salt stresses on the growth, gas exchange and water relations in argyranthemum coronopifolium plants [J]. *Plant Science*, 1998, **139**(1):9—17
- [27] Zhang J, Ferdinand J A, Vanderheyden D J, et al. Variation of gas exchange within native plant species of Switzerland and relationships with ozone injury: an open-top experiment [J]. *Environmental pollution*, 2001, **113**(2):177—185
- [28] Den Hartog C, Kvet J, Sukopp H, Reed A. A Common species in decline [J]. *Aquatic Bot.* 1989, **35**:1—4
- [29] Teal J M and Kanwisher J W. Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora* [J]. *J Exp Botany*, 1966, **17**:355—361
- [30] Armstrong W. The use of polarography in the assay of oxygen diffusing from roots in anaerobic media [J]. *Physiol Plant.* 1967, **20**:540—553
- [31] Ashraf M. Relationships between growth and gas exchange characteristics in some salt-tolerant amphidiploid Brassica species in relation to their diploid parents [J]. *Environ. Exp. Botany*, 2001, **45**(2):155—163
- [32] Yamasaki S. Role of plant aeration in zonation of *Zizania latifolia* and *Phragmites australis* [J]. *Aquatic Botany*, 1984, **18**:287—297
- [33] Armstrong J, Armstrong W, Wu Z, et al. A role of phytotoxins in the *Phragmites* die-back syndrome? [J]. *Folia Geobot Phytotax.* 1996, **31**:127—142
- [34] Armstrong J, Armstrong W. An overview of the effects of phytotoxins on *Phragmites australis* in relation to die-back [J]. *Aquatic Botany*, 2001, **69**(2-4):251—268
- [35] Cheng S P, Xia Y C. Artificial wetland with cattail (*Typha angustifolia*), rush (*Juncus effusus*), II: purifying space [J]. *J Lake Science* 1998, **10**(1):62—66. [成水平, 夏宜?. 香蒲、灯心草人工湿地的研究. II 净化污水的空间. 湖泊科学, 1998, **10**(1):62—66]
- [36] Zhan F C, Deng J Q, Xia Y C, et al. Studies on community characteristics and heterotrophic activity of heterotrophic bacteria from root-zone of water hyacinth [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1993, **17**(2):150—156. [詹发萃, 邓家齐, 夏宜?, 等. 凤眼莲根区异养细菌的群落特征与异养活性的研究. 水生生物学报, 1993, **17**(2):150—156]
- [37] Edwards G S. Root distribution of soft-stem bulrush (*Scirpus validus*) in a constructed wetland [R]. TVA Coop For Stud Program, TVA Foresty Bulid, Norris, TN37828, USA. 29054194G, 1992, 239—243