

华南地区裸子植物与被子植物季节性水分利用的比较研究

叶慧莹^{1,2}, 赵平^{1*}, 李艳琼^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解气候温暖区的裸子植物与被子植物的水分利用异同, 利用 Granier 热消散探针法(TDP)连续监测华南地区裸子植物池杉(*Taxodium ascendens*)、落羽杉(*T. distichum*)和被子植物枫香树(*Liquidambar formosana*)、乐昌含笑(*Michelia chapensis*)的树干液流, 对干湿季裸子植物与被子植物水分利用的差异及其与环境因子的关系进行了研究。结果表明, 光合有效辐射和水汽压亏缺与树木的整树蒸腾速率和整树日均耗水量呈显著正相关; 干季池杉和落羽杉的整树蒸腾速率与整树水力导度均显著低于枫香树和乐昌含笑; 而在湿季则正好相反。这为华南地区园林造景和养护管理提供了科学依据。

关键词: 裸子植物; 被子植物; 蒸腾; 水力导度; 华南地区

doi: 10.11926/jtsb.4179

Comparative Studies on Seasonal Water Use of Gymnosperms and Angiosperms in South China

YE Hui-ying^{1,2}, ZHAO Ping^{1*}, LI Yan-qiong^{1,2}

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the water use characteristics of gymnosperms and angiosperms in warm area, the sap flow of two gymnosperms, *Taxodium ascendens* and *T. distichum*, two angiosperms, *Liquidambar formosana* and *Michelia chapensis*, was continually monitored by using Granier's thermal dissipation probes (TDP) in Guangdong Province of southern China. The results showed that whole tree transpiration rate and daily water consumption were positively correlated with photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit. In the dry season, the water transport capacity in *Taxodium ascendens* and *T. distichum* was significantly smaller than that in *L. formosana* and *M. chapensis*, while it was just the reverse in the wet season. So, these could provide scientific basis for landscape gardening and management in south China.

Key words: Gymnosperms; Angiosperms; Transpiration; Hydraulic conductance; South China

中国是世界上裸子植物物种最丰富的国家^[1], 种类高达 197 种, 约占世界的 17.6%^[2]。有学者认为, 在温暖湿润地区, 具有管胞的裸子植物输水效率低于具有导管的被子植物^[3-4]。由于大部分裸子

植物的叶片面积小, 叶片较为密集, 有更高的总叶面积, 但由于叶片缺少导管而导致较低的光合速率^[3], 在水热条件良好的环境下, 裸子植物的最高生长率通常要低于被子植物^[3]。裸子植物有更强

收稿日期: 2019-12-02 接受日期: 2020-01-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(41630752)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41630752).

作者简介: 叶慧莹(1995~), 女, 在读硕士, 主要从事植物生态系统生理学研究。E-mail: yehuiying@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

的冠层截流能力,使降水更难到达土壤中,导致土壤更加干旱^[5]。被子植物比裸子植物有更高的细根密度和细根量,获取土壤中水分的能力更强^[6]。从整树尺度上比较裸子植物和被子植物的水分利用特征,能从个体角度对两者有更深入直观的了解,为两者的起源发展作补充研究。

华南地区气候温暖湿润,植被多样性丰富,每日的蒸腾耗水量是巨大的,无论是裸子植物还是被子植物,为满足生命活动的需要,都要从土壤吸收水分,通过根系运输到各个器官,并以蒸腾作用的形式从叶片、枝条或树干向外界消散水汽。水力导度反映了树木从土壤到叶片的水分传输能力^[7],可影响气孔的水分调节及气体交换,并影响植株的光合作用和生长速率^[8]。在寒冷干旱背景下裸子植物与被子植物对环境的适应性已有研究^[9-11],但对我国华南湿润地区裸子植物与被子植物水分利用的对比研究并不多。与大多研究的试验地区不同的是,华南地区温暖湿润,更有生活在水中的裸子植物,在这样不受水分限制的情况下,裸子植物和被子植物的输水效率有何差异。

为深入了解裸子植物和被子植物蒸腾耗水的生理过程和差异,我们选择 2 种在华南地区常见的水生裸子植物池杉(*Taxodium ascendens*)和落羽杉(*T. distichum*),以及 2 种被子植物枫香树(*Liquidambar formosana*)和乐昌含笑(*Michelia chapensis*),利用 Granier 热消散探针^[12-13]连续监测 4 树种的树干液流,计算整树水力导度和整树蒸腾速率,对比分析裸子植物与被子植物水分利用的季节差异及其与

环境的关系,为园林绿化配置过程中树种的选择以及养护中的水分管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

研究样地在广东省广州市天河区中国科学院华南植物园内(23°11'N, 113°21'E),分别位于科研区试验田、研究生公寓旁和藤本植物园。该区属于典型的亚热带季风性湿润气候,夏季高温多雨,冬季温和少雨,有明显的干湿季。年均太阳辐射为 4 365~4 600 MJ/m²^[14],年均气温为 21.4~21.9℃,年降雨量约为 1 700 mm,全年约 85%的降水集中在 4-9 月。

1.2 材料

选择华南地区常见的 2 种裸子植物池杉(*T. ascendens*)和落羽杉(*T. distichum*),2 种被子植物枫香树(*Liquidambar formosana*)和乐昌含笑(*Michelia chapensis*)作为试验材料。每种树选择 6 株径级接近的样树,共计 24 株。

1.3 树形特征的测定

用激光测高仪(TruPulse200, USA Laser Technology)测量样树的树高(*H*);用胸径尺测量距离地面 1.3 m 处的直径(DBH);用软皮尺测量冠层投影的长和宽,其乘积即为冠幅(*A_c*);用生长锥钻取木条后,根据边材和心材颜色差异用直尺测量边材宽度,计算边材面积(*A_s*)。

表 1 样树的形态特征

Table 1 Morphological characteristic of sample trees

	胸径 (DBH, cm) Diameter at breast height	边材面积 (<i>A_s</i> , m ²) Sapwood area	树高 (<i>H</i> , m) Height	冠幅 (<i>A_c</i> , m ²) Canopy
池杉 <i>Taxodium ascendens</i>	39.98±5.90	0.04±0.01	16.63±1.14	14.16±3.41
落羽杉 <i>T. distichum</i>	38.03±6.52	0.04±0.01	17.06±3.73	14.60±5.41
枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	25.21±3.97	0.05±0.02	15.59±3.13	37.50±15.09
乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	22.67±4.17	0.03±0.01	11.87±3.14	37.07±10.66

1.4 环境因子的监测

本研究参考华南植物园小青山生态观测场的环境数据。光合有效辐射传感器[PAR, μmol/(m²·s)]安装在荷木林冠层上方约 1 m 处,空气温度(*T*, °C)和相对湿度(RH, %)的传感器安装在观测塔内距地面高约 18 m 处,即近树冠高度的三分之二处。传

感器均与 DL2e 数据采集仪(Delta-T 公司, 英国)相连,测读频率为 30 s,每 10 min 求 1 次平均值并存储。

空气水汽压亏缺(VPD, kPa),表征 RH 和 *T* 的协同效应^[15], $VPD=a \times \exp[bT/(T+c)](1-RH)$,式中,*a*、*b* 和 *c* 分别是 0.611 kPa、17.502 和 240.97℃。

1.5 树干液流的测定

将 1 对长 20 mm 的 Granier 热消散探针平行安装在北面树干胸高边材里, 上下探针垂直相隔 10~15 cm。用塑料盖罩住探针以防止机械损伤, 外部包裹太阳膜以减少太阳辐射和防止雨水渗入。用四芯屏蔽电缆连接探针和 DL2e 型数据采集仪, 测读频率为 30 s, 每 10 min 求 1 次平均值并存储。上探针外面缠绕 1 层加热丝, 通过供应 0.12 A 的直流电进行加热, 下探针不加热与边材温度保持相近, 2 个探针间产生温度差。在树干液流的影响下, 2 个探针间的温度差会发生改变, 可用于计算树木的瞬时液流密度 [J_s , $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] [16], 即单位时间通过单位边材面积的液流量, $J_s = 119 \times [(\Delta T_m - \Delta T) / \Delta T]^{1.231}$, 式中, ΔT_m 为液流为 0 时的温差; ΔT 为瞬时温差。利用美国杜克大学环境学院开发的 Baseline 3.0 软件将温差数据转化为液流密度值。考虑液流沿边材的径向变化 [17], 0~4 cm 处边材为高液流密度区, 4 cm 以上处边材为低液流密度区, 低密度区平均液流量约为高密度区的 45%, 因此日均液流密度 E_A [$\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$] 采用加权平均值来表示 [18-19]: $E_A =$

$$\frac{\sum_{i=1}^n [J_{si} \times A_{s1i} + J_{si} \times (A_{si} - A_{s1i}) \times 45\%]}{\sum_{i=1}^n A_{si}} \times 10^{-3} \times t$$

式中, A_{si} 为单株样树边材总面积 (m^2); A_{s1i} 为单株样树厚度 0~4 cm 部分的边材面积 (m^2); J_{si} 为单株样树的瞬时液流密度 [$\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]; t 为 1 d 的时间 $8.64 \times 10^4 \text{ s}$ 。

为比较 4 树种在单位时间内整树蒸腾的耗水量, 即整树的蒸腾速率, 选择天气晴朗, 气象因子相接近的干季(3月11-13日)和湿季(7月15-18日)数据, 分析 4 树种的整树蒸腾速率 (E_T , g/s) 的日变化特征, $E_T = J_s \times A_{s1} + J_{s2} \times A_{s2} \times 45\%$, 式中, J_s 为单株样树的瞬时液流密度 [$\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]; A_{s1} 为单株样树厚度 0~4 cm 部分的边材面积 (m^2), A_{s2} 为单株样树厚度大于 4 cm 部分的边材面积 (m^2)。

累计单株整树日均耗水量 (Q_d , kg/d) 根据 $Q_d = [(J_s \times A_{s1}) + (J_{s2} \times A_{s2} \times 45\%)] \times 10^{-3} \times t$ 计算。根据整树蒸腾速率 (E_T) 计算整树水力导度 [k , $\text{g}/(\text{s} \cdot \text{MPa})$] [20], $k = E_T / (\phi_s - \phi_L - \rho_w \cdot g \cdot h)$, 式中, ϕ_s 是凌晨叶片水势 (MPa), ϕ_L 是正午冠层叶片水势 (MPa); ρ_w 是水密度 (998 kg/m^3); h 是树高 (m); g 是重力加速度 (9.8 N/kg)。

1.6 叶片水势的测定

在 2019 年 3 月 1-3 日和 7 月 15-17 日的晴朗

天气下, 分别在黎明前(4:00 或 5:00)、正午(13:00 或 13:30)和日落后(19:00 或 20:00)测定叶片水势 [19], 每株样树分别剪取至少 3 枝带叶枝条, 利用 PMS 压力室 (PMS Instruments, Oregon, USA) 即时测定叶片水势 (ϕ_L , MPa)。

1.7 数据的统计分析

使用 Microsoft Excel 2019 和 SPSS 20.0 统计分析软件进行数据处理和分析, 使用 Origin Pro 制图, 采用 Duncan 检验、单因素方差分析和独立样本 t 检验进行数据的差异显著性分析。空气温度和相对湿度受太阳辐射的影响, VPD 反映空气温度和湿度的共同效应, 为了避免重复分析相互影响的环境因子, 4 种样树整树蒸腾 (E_T) 与光合有效辐射 (PAR) 及 VPD 的相关关系采用偏相关分析法。

2 结果和分析

2.1 日均液流密度的干湿季变化

从图 1: A 可见, 在干季(3月), 池杉和落羽杉的日均液流密度 (E_A) 显著低于枫香树和乐昌含笑 ($P < 0.05$), 枫香与乐昌含笑的 E_A 较高, 分别为 404.63 和 457.11 $\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$; 池杉与落羽杉的较低, 分别为 71.74 和 123.83 $\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。从图 1: B 可见, 在湿季(7月), 裸子植物池杉和落羽杉与被子植物枫香树和乐昌含笑的 E_A 没有显著差异 ($P > 0.05$), 枫香与乐昌含笑的 E_A 分别为 745.87 和 1 154.66 $\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$; 池杉与落羽杉分别为 1 071.46 和 990.67 $\text{kg}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。这说明在水热条件良好的情况下, 裸子植物单位面积边材的输水效率与被子植物相近。

2.2 整树蒸腾速率的干湿季变化

在干湿季的晴朗天气下, 4 种样树的整树蒸腾速率 (E_T) 均呈现出明显的日变化, 与光合有效辐射 (PAR)、空气水汽压亏缺 (VPD) 呈现出一致的变化趋势 (图 2: A, B)。从图 2: C, D 可见, 干湿季池杉和落羽杉均在 14:00 左右达到蒸腾速率峰值, 而枫香树和乐昌含笑则在 13:00 左右达到峰值, 裸子植物的 E_T 峰值出现时间要晚于被子植物, 这可能是裸子植物与被子植物木质部结构不同而导致的。干季池杉和落羽杉的 E_T 显著低于枫香树和乐昌含笑 ($P < 0.05$), 其中枫香树的最高, 池杉的最低。湿季池杉和落羽杉的 E_T 显著高于枫香树和乐昌含笑 ($P < 0.05$),

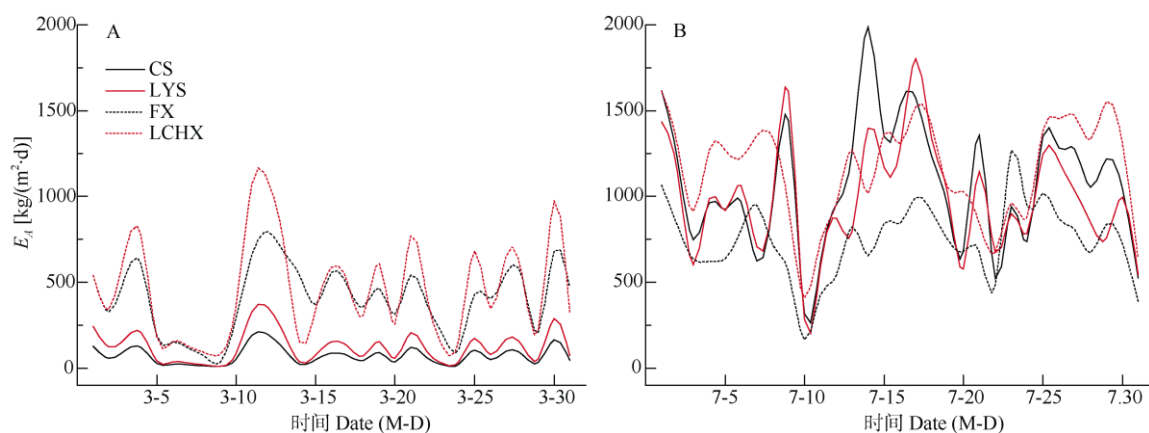


图 1 裸子植物与被子植物日均液流密度(E_d)的干(A)湿(B)季变化。CS: 池杉; LYS: 落羽杉; FX: 枫香树; LCHX: 乐昌含笑。以下图表同。

Fig. 1 Changes in daily sap flow density (E_d) of gymnosperms and angiosperms in dry (A) and wet (B) seasons. CS: *Taxodium ascendens*; LYS: *T. distichum*; FX: *Liquidambar formosana*; LCHX: *Michelia chapensis*. The same is following Figures and Table.

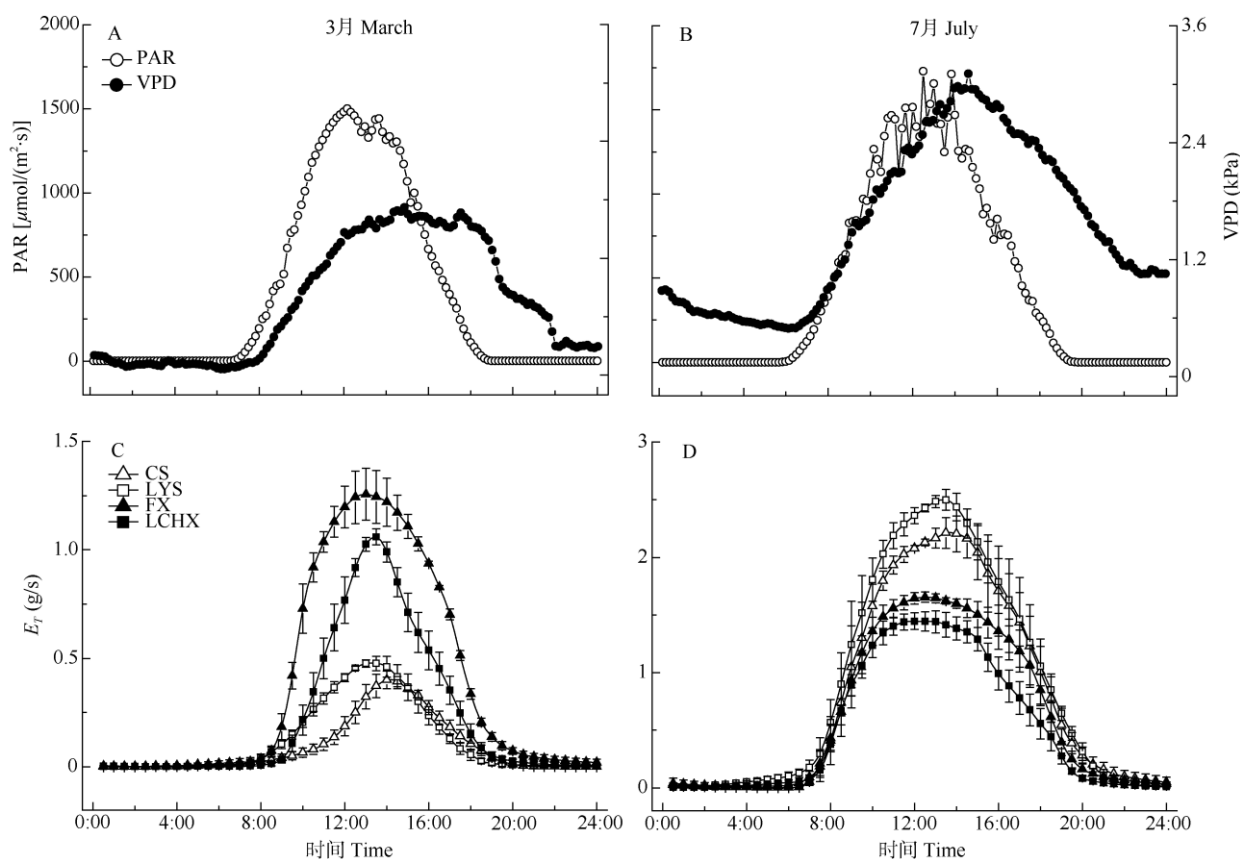


图 2 光合有效辐射(PAR)、空气水汽压亏缺(VPD)、裸子植物和被子植物的整树蒸腾速率(E_T)的干(C)湿(D)季日变化

Fig. 2 Daily changes in photosynthetic active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD) and whole tree transpiration rate (E_T) of gymnosperms and angiosperms in dry (C) and wet (D) seasons

其中池杉的最高, 乐昌含笑的最低。

2.3 整树水力导度的干湿季差异

如图 3 所示, 在干季(3 月), 2 种裸子植物池杉和

落羽杉的整树水力导度(k)都显著低于 2 种被子植物枫香树和乐昌含笑($P < 0.05$); 池杉与落羽杉间、枫香树与乐昌含笑间没有显著差异。在湿季, 4 种样树的整树水力导度比干季都显著增加, 池杉和落羽杉的整

树水力导度显著高于枫香树和乐昌含笑($P<0.05$); 裸子植物间和被子植物间有显著差异($P<0.05$)。

2.4 偏相关分析

偏相关分析可见, 4 种样树的整树蒸腾速率(E_T)都与光合有效辐射(PAR)和空气水汽压亏缺(VPD)存在偏相关关系, 池杉的 E_T 在干湿季与 PAR 的偏相关程度都要低于 VPD 的。而落羽杉、枫香树和

乐昌含笑的 E_T 在干湿季与 PAR 的偏相关程度都要高于 VPD 的。因此, PAR 与 VPD 对不同树种的 E_T 存在不同的影响。

对 4 种样树的日均耗水量(Q_d)和环境变量(PAR 或 VPD)进行拟合, 无论是干季还是湿季, Q_d 都随 PAR 增加呈现线性增长趋势, Q_d 都随 VPD 的增加呈现出对数增长趋势(图 4)。拟合曲线的斜率反映了蒸腾速率对气象因子响应的敏感性, 湿季各树种

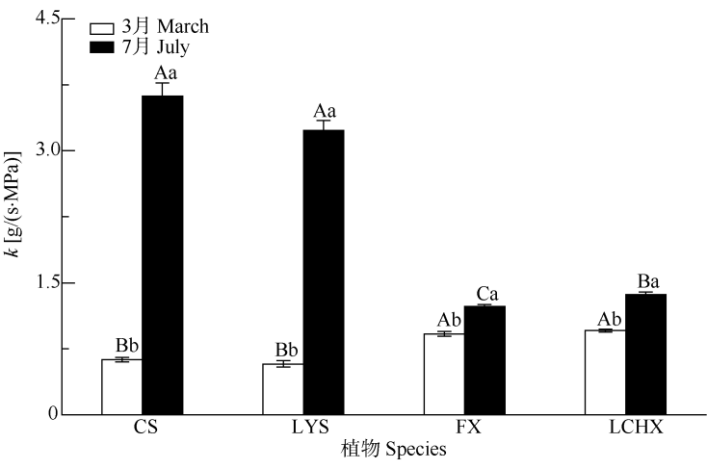


图 3 裸子植物与被子植物整树水力导度(k)的干湿季变化。柱上不同小写字母表示干湿季差异显著; 不同大写字母表示不同树种同一季节差异显著。
Fig. 3 Change in whole tree hydraulic conductance (k) of gymnosperms and angiosperms in dry and wet seasons. Different small letters indicate significant difference between dry and wet seasons at 0.05 level, while different capital letters indicate significant difference among different species at the same season at 0.05 level.

表 2 整树蒸腾速率(E_T)与 PAR 和 VPD 的偏相关关系

Table 2 Partial correlations of whole tree transpiration rate (E_T) with PAR and VPD

季节 Season	树种 Species	变量 Variable	控制变量 Control variable	df	E_T	
					偏相关系数 Partial correlation	Sig.
干季 Dry	池杉 <i>Taxodium ascendens</i>	PAR	VPD	141	0.353	0
		VPD	PAR	141	0.640	0
	落羽杉 <i>T. distichum</i>	PAR	VPD	141	0.906	0
		VPD	PAR	141	0.307	0
	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	PAR	VPD	141	0.945	0
		VPD	PAR	141	0.676	0
	乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	PAR	VPD	141	0.747	0
		VPD	PAR	141	0.380	0
湿季 Wet	池杉 <i>Taxodium ascendens</i>	PAR	VPD	141	0.757	0
		VPD	PAR	141	0.906	0
	落羽杉 <i>T. distichum</i>	PAR	VPD	141	0.857	0
		VPD	PAR	141	0.854	0
	枫香树 <i>Liquidambar formosana</i>	PAR	VPD	141	0.877	0
		VPD	PAR	141	0.723	0
	乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	PAR	VPD	141	0.927	0
		VPD	PAR	141	0.302	0

的 Q_d 对 VPD 响应曲线的斜率高于干季, 说明湿季各树种对 VPD 的响应比较迅速(图 4: B, D)。在干季, 池杉和落羽杉的 Q_d 对 PAR 和 VPD 响应曲线的斜率显著低于枫香树和乐昌含笑(图 4: A, B), 从图 4: C, D 可见, 池杉和落羽杉的 Q_d 在湿季对 PAR 和 VPD 响应曲线的斜率高于枫香树和乐昌含笑。湿季池杉

和落羽杉对 PAR 和 VPD 响应曲线的斜率非常接近, 说明这 2 种树在湿季对 PAR 和 VPD 的响应趋同; 但在干季时落羽杉对 PAR 和 VPD 响应曲线的斜率明显高于池杉, 说明落羽杉在干季时的储水能力可能要高于池杉。无论是干季还是湿季, 枫香树对 PAR 和 VPD 响应曲线的斜率都要高于乐昌含笑。

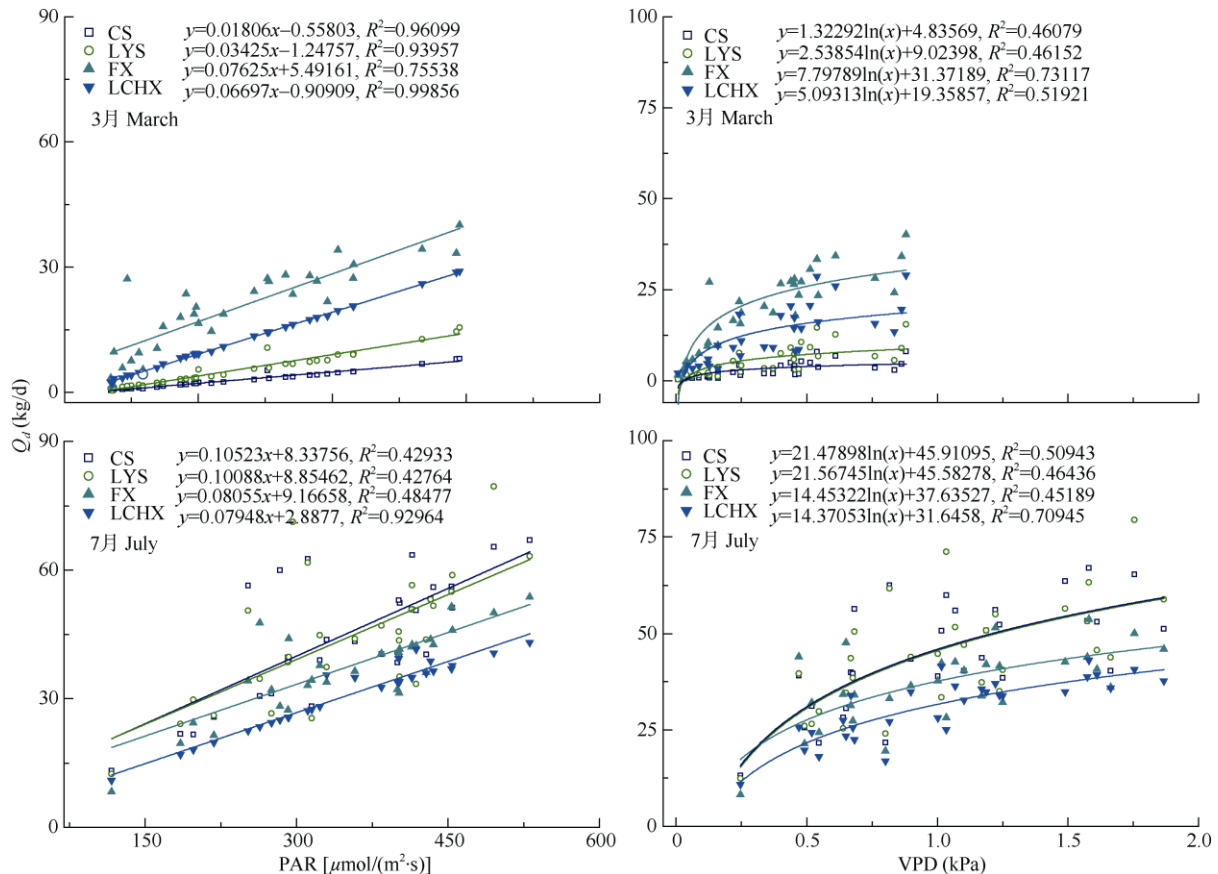


图 4 干湿季植物整树日均耗水量(Q_d)与光合有效辐射(PAR)、空气水汽压亏缺(VPD)的关系

Fig. 4 Relationship between photosynthetically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD) and daily water consumption (Q_d) of plants in dry and wet seasons

3 结论和讨论

我国裸子植物多集中在山地^[21], 物种多样性总体呈南高北低趋势, 裸子植物与被子植物的比例受能量和水分的显著影响, 当能量降低和水分减少时, 裸子植物所占的比例会显著升高^[22]。系统发育显著影响裸子植物的木材性状, 裸子植物的基本密度、气干密度、径向收缩系数、切向收缩系数、体积收缩系数、抗弯强度均显著低于被子植物, 但横截面硬度却显著高于被子植物^[23]。金鹰等^[24]的研究表明, 我国 3 种温带地区裸子植物 7 月的叶导水率

显著低于同地区的 6 种被子植物。虽然裸子植物和被子植物的水力结构不同, 但并不代表裸子植物对水的运输能力比被子植物弱。虽然裸子植物的传输速率比被子植物慢, 但有些裸子植物的整体运输量还是惊人的, 加州红杉(*Larix potaninii*)从叶片到根的运输距离可达 110 m^[25]。

整树水力导度指的是植物将水分从根部附近的土壤运送至冠层的效率, 树木会形成不同的形态结构和水分输送策略来适应生存环境, 改变整树水力导度能调节植物在生长发育过程中对水分的需求^[26]。整树水力导度是树木水分传输效率在树木水

力结构上的间接反映^[27]。裸子植物与被子植物在树木水力结构上有着极大的差异,大量的研究表明裸子植物的管胞结构在运输能力上要比被子植物的导管结构弱^[3,25,28]。华南地区属于亚热带季风性湿润气候,湿季降雨充足且气温较高,适合多种植物生长,周娟等^[26]的研究表明,华南地区的被子植物荷木(*Schima superba*)在湿季的水力导度比干季下降,但并不显著,这与本研究中2种被子植物样树的结果一致。程静等^[29]的研究表明,华南鼎湖山地区的裸子植物马尾松干湿季的液流密度与被子植物锥栗和荷木相近,且干湿季液流密度差异显著,这也与本研究结果一致。

Caitlyn 等^[30]在美国得克萨斯州的研究表明,裸子植物火炬松(*Pinus taeda*)的蒸腾速率显著高于2种栎属被子植物(*Quercus stellata* 和 *Q. marilandica*),火炬松的液流密度比这2种栎属植物高约36%,这与本研究中湿季的结果一致。在华南地区,裸子植物池杉和落羽杉的整树蒸腾和整树水力导度在湿季(7月)均显著高于被子植物枫香树和乐昌含笑。总体来说,4种树的整树水力导度从干季到湿季都有显著增长,其中,池杉和落羽杉的涨幅最大,这可能与池杉与落羽杉的生长习性相关,池杉和落羽杉是落叶植物,在干季整树叶面积急剧降低,整树水力导度也会随之下降。池杉和落羽杉都是华南地区常见水生树种,池杉和落羽杉都有较强的耐水性,但耐旱性较弱^[31-32],华南地区湿季水热条件良好,这2种裸子植物的生长环境几乎不会出现干旱缺水的情况,可能由此导致两者整树水力导度的剧增。

PAR 主要调节叶片气孔开度,VPD 则是蒸腾作用的驱动力,所以这2个因子是控制蒸腾最主要的气象因子。很多研究表明环境因子 PAR 和 VPD 对树木蒸腾耗水有一定的影响,不同季节的 PAR 和 VPD 显著影响荷木的整树蒸腾,但影响程度有所不同^[13],推测可能是由荷木的内在调节造成的;柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)和金合欢(*Acacia auriculaeformis*)的液流密度与 PAR 和 VPD 都呈显著正相关^[33];有研究表明,柚木(*Tectona grandis*)的液流密度在干湿季都与 VPD 呈显著相关,但与 PAR 的相关程度较弱^[34]。在本研究中,4种样树干湿季的日均耗水量和整树蒸腾速率都与 PAR 和 VPD 有显著相关关系,但在不同季节的相关程度不同,这与倪广艳等^[19]的研究结果一致。罗紫东等^[35]报道,枫香树的叶子在干季的衰老过程中还能进行光合作用,

也就意味着蒸腾和呼吸作用还在持续,这与本研究中干季枫香树树干仍有液流的结果相符合。

研究表明,温带森林中的裸子植物具有很高的耐受适应性,往往分布在相对寒冷贫瘠的地方^[36]。生存环境对裸子植物的水分运输能力的影响很大,在华南温暖地区,裸子植物池杉和落羽杉的根部对缺氧的水下环境具有较强的耐受适应性,使自身长期处于一种不受水分限制影响的环境中,这可能是植物对环境的一种适应策略,这种策略使这两种裸子植物在华南地区湿季可以达到比被子植物更高的水分运输效率。从本研究结果来看,池杉和落羽杉的整树蒸腾速率受环境因子的影响,在湿季有显著提高,且高于枫香树和乐昌含笑。由此,我们推测,裸子植物的管胞输水效率在适宜的环境条件下高于被子植物的导管。裸子植物在地球上出现的时间远比被子植物早,本研究结果能从水分运输方面说明裸子植物对环境有更强的适应能力,也从侧面反映了裸子植物能够在地球上存活较长时间的原因。

华南地区水热充沛、河网密布,池杉和落羽杉能很好地适应水岸边的生活环境,本研究对华南地区森林修复,人工林以及园林造景的树种选择具有重要的参考价值。从微观角度对池杉、落羽杉、枫香树和乐昌含笑的水力结构对比还有待进一步研究。目前,对于从整树尺度上对比裸子植物和被子植物水分运输差异的研究还比较少,日后还应继续深入研究其他多种裸子植物与被子植物的水分运输差异。

参考文献

- [1] YING T S, CHEN M L, CHANG H C. Atlas of the Gymnosperms of China [M]. Beijing: China Science and Technology Press, 2004: 1-238.
- [2] YANG Y, WANG Z H, XU X T. Taxonomy and Distribution of Global Gymnosperms [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2017: 14-16.
杨永, 王志恒, 徐晓婷. 世界裸子植物的分类和地理分布 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2017: 14-16.
- [3] BOND W J. The tortoise and the hare: Ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence [J]. Biol J Linn Soc, 1989, 36(3): 227-249. doi: 10.1111/j.1095-8312.1989.tb00492.x.
- [4] KOZLOWSKI G, STOFFEL M, BÉTRISEY S, et al. Hydrophobia of gymnosperms: Myth or reality? A global analysis [J]. Ecohydrology, 2015, 8(1): 105-112. doi: 10.1002/eco.1492.
- [5] AUGUSTO L, de SCHRIJVER A, VESTERDAL L, et al. Influences of

- evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests [J]. *Biol Rev*, 2015, 90(2): 444–466. doi: 10.1111/brv.12119.
- [6] WANG C G, MCCORMACK M L, GUO D L, et al. Global meta-analysis reveals different patterns of root tip adjustments by angiosperm and gymnosperm trees in response to environmental gradients [J]. *J Biogeogr*, 2019, 46(1): 123–133. doi: 10.1111/jbi.13472.
- [7] ZHAO P. Compensation of tree water storage for hydraulic limitation: Research progress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(6): 1565–1572. doi: 10.13287/j.1001-9332.2010.0203.
- 赵平. 树木储存水对水力限制的补偿研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1565–1572. doi: 10.13287/j.1001-9332.2010.0203.
- [8] ZHAO P, SUN G C, NI G Y, et al. Seasonal differences in the leaf hydraulic conductance of mature *Acacia mangium* in response to its leaf water use and photosynthesis [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2013, 24(1): 49–56. doi: 10.13287/j.1001-9332.2013.0126.
- 赵平, 孙谷畴, 倪广艳, 等. 成熟马占相思水力导度对水分利用和光合响应的季节性差异 [J]. *应用生态学报*, 2013, 24(1): 49–56. doi: 10.13287/j.1001-9332.2013.0126.
- [9] ZHANG L, LUO T X. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28(6): 844–852. doi: 10.17521/cjpe.2004.0110.
- 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844–852. doi: 10.17521/cjpe.2004.0110.
- [10] CHEN P, WAN F X, GU T H, et al. Physiological and biochemical response and drought tolerance evaluation on five tree species under drought stress [J]. *China For Sci Technol*, 2012, 26(4): 43–48. doi: 10.3969/j.issn.1000-8101.2012.04.011.
- 陈平, 万福绪, 顾汤华, 等. 干旱胁迫下侧柏、苦楝等树种的生理生化响应及抗旱性评价 [J]. *林业科技开发*, 2012, 26(4): 43–48. doi: 10.3969/j.issn.1000-8101.2012.04.011.
- [11] MA Z Y, SANDEL B, SVENNING J C. Phylogenetic assemblage structure of North American trees is more strongly shaped by glacial-interglacial climate variability in gymnosperms than in angiosperms [J]. *Ecol Evol*, 2016, 6(10): 3092–3106. doi: 10.1002/ece3.2100.
- [12] GRANIER A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements [J]. *Tree Physiol*, 1987, 3(4): 309–320. doi: 10.1093/treephys/3.4.309.
- [13] ZHAO P, RAO X Q, MA L, et al. Responses of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(7): 1149–1156. doi: 10.13287/j.1001-9332.2006.0230.
- 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 马占相思林冠层气孔导度对环境驱动因子的响应 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1149–1156. doi: 10.13287/j.1001-9332.2006.0230.
- [14] HU Y T, ZHAO P, NIU J F, et al. Characteristics of canopy stomatal conductance in plantations of three re-vegetation tree species and its sensitivity to environmental factors [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26(9): 2623–2631. doi: 10.13287/j.1001-9332.20150630.021.
- 胡彦婷, 赵平, 牛俊峰, 等. 三种植被恢复树种的冠层气孔导度特征及其对环境因子的敏感性 [J]. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2623–2631. doi: 10.13287/j.1001-9332.20150630.021.
- [15] CAMPBELL G S, NORMAN J M. *An Introduction to Environmental Biophysics* [M]. 2nd ed. Pullman: Springer, 1998: 36–51, 221–246.
- [16] ZHOU C M, ZHAO P, NI G Y, et al. Whole-tree water use characteristics of *Schima superba* in wet and dry seasons based on sap flow and soil-leaf water potential gradient analysis [J]. *Chin J Ecol*, 2011, 30(12): 2659–2666. doi: 10.13292/j.1000-4890.2011.0423.
- 周翠鸣, 赵平, 倪广艳, 等. 基于树干液流和土壤-叶片水势梯度分析荷木干湿季整树水分利用特征 [J]. *生态学杂志*, 2011, 30(12): 2659–2666. doi: 10.13292/j.1000-4890.2011.0423.
- [17] MEI T T, ZHAO P, WANG Q, et al. Effects of tree diameter at breast height and soil moisture on transpiration of *Schima superba* based on sap flow pattern and normalization [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(10): 2457–2464. doi: 10.13287/j.1001-9332.2010.0352.
- 梅婷婷, 赵平, 王权, 等. 基于液流格型特征值和标准化方法分析胸径和土壤水分对荷木液流的影响 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(10): 2457–2464. doi: 10.13287/j.1001-9332.2010.0352.
- [18] ZHU L W, ZHAO X H, HU Y T, et al. Water use of diffuse-and ring-porous tree species in a climatic transitional region of Henan Province, China [J]. *Ecol Sci*, 2017, 36(3): 1–7. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2017.03.001.
- 朱丽薇, 赵秀华, 胡彦婷, 等. 气候过渡区环孔材和散孔材树种的水分利用特征 [J]. *生态科学*, 2017, 36(3): 1–7. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2017.03.001.
- [19] NI G Y, ZHAO P, ZHU L W, et al. Hydraulic responses of whole tree transpiration of *Schima superba* to soil moisture in dry and wet seasons [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, 35(3): 652–662. doi: 10.5846/stxb201305070962.
- 倪广艳, 赵平, 朱丽薇, 等. 荷木整树蒸腾对干湿季土壤水分的水力响应 [J]. *生态学报*, 2015, 35(3): 652–662. doi: 10.5846/stxb201305070962.
- [20] ZHU L W, ZHAO P, WANG Q, et al. Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, southern China [J]. *Agric For Meteorol*, 2015, 202: 61–68. doi: 10.1016/j.agrfor.2014.12.003.

- [21] LI G, SHEN Z H, YING J S, et al. The spatial pattern of species richness and diversity centers of gymnosperm in China [J]. Biodiv Sci, 2009, 17(3): 272–279. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.08327.
李果, 沈泽昊, 应俊生, 等. 中国裸子植物物种丰富度空间格局与多样性中心 [J]. 生物多样性, 2009, 17(3): 272–279. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.08327.
- [22] LÜ L S, CAI H Y, YANG Y, et al. Geographic patterns and environmental determinants of gymnosperm species diversity in China [J]. Biodiv Sci, 2018, 26(11): 1133–1146. doi: 10.17520/biods.2018098.
吕丽莎, 蔡宏宇, 杨永, 等. 中国裸子植物的物种多样性格局及其影响因子 [J]. 生物多样性, 2018, 26(11): 1133–1146. doi: 10.17520/biods.2018098.
- [23] ZHANG M X, JI C J, ZHU J L, et al. Comparison of wood physical and mechanical traits between major gymnosperm and angiosperm tree species in China [J]. Wood Sci Technol, 2017, 51(6): 1405–1419. doi: 10.1007/s00226-017-0954-1.
- [24] JIN Y, WANG C K. Leaf hydraulic traits and their trade-offs for nine Chinese temperate tree species with different wood properties [J]. Chin J Plant Ecol, 2016, 40(7): 702–710. doi: 10.17521/cjpe.2016.0064.
金鹰, 王传宽. 九种不同材性的温带树种叶水力性状及其权衡关系 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(7): 702–710. doi: 10.17521/cjpe.2016.0064.
- [25] LIESCHE J, SCHULZ A. Phloem transport in gymnosperms: A question of pressure and resistance [J]. Curr Opin Plant Biol, 2018, 43: 36–42. doi: 10.1016/j.pbi.2017.12.006.
- [26] ZHOU J, ZHAO P, ZHU L W, et al. Wet-dry seasonal patterns and inter-tree variation of hydraulic conductance of *Schima superba* [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2015, 21(2): 333–340. doi: 10.3724/SP.J.1145.2014.10011.
周娟, 赵平, 朱丽薇, 等. 荷木(*Schima superba*)水力导度的干湿季变化及个体差异 [J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(2): 333–340. doi: 10.3724/SP.J.1145.2014.10011.
- [27] TYREE M T, SPERRY J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. Annu Rev Plant Phys Plant Mol Biol, 1989, 40(1): 19–36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315.
- [28] MOU F J, LI J P, CHEN L P, et al. The progress on the relationship between the morphological and anatomical characters and the resistant-drought in gymnosperms [J]. J Fujian For Sci Technol, 2016, 43(3): 237–243. doi: 10.13428/j.cnki.fjlk.2016.03.049.
牟凤娟, 李军萍, 陈丽萍, 等. 裸子植物形态解剖结构特征与抗旱性研究进展 [J]. 福建林业科技, 2016, 43(3): 237–243. doi: 10.13428/j.cnki.fjlk.2016.03.049.
- [29] CHENG J, OUYANG X, HUANG D W, et al. Sap flow characteristics of four dominant tree species in a mixed conifer-broadleaf forest in Dinghushan [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(12): 4097–4104. doi: 10.5846/stxb201310202533.
程静, 欧阳旭, 黄德卫, 等. 鼎湖山针阔叶混交林 4 种优势树种树干液流特征 [J]. 生态学报, 2015, 35(12): 4097–4104. doi: 10.5846/stxb201310202533.
- [30] COOPER C E, APARECIDO L M T, MUIR J P, et al. Transpiration in recovering mixed loblolly pine and oak stands following wildfire in the Lost Pines region of Texas [J]. Ecohydrology, 2019, 12(1): e2052. doi: 10.1002/eco.2052.
- [31] LI C X, ZHONG Z C, GENG Y H, et al. Comparative studies on physiological and biochemical adaptation of *Taxodium distichum* and *Taxodium ascendens* seedlings to different soil water regimes [J]. Plant Soil, 2010, 329(1/2): 481–494. doi: 10.1007/s11104-009-0174-z.
- [32] HOU C Y, FANG S Z, XUE J H, et al. The effects of drought stress on the one-year seedling growth and physiology properties of *Pteroceltis tatarinowii*, *Taxodium distichum* and *Fraxinus velutina* [J]. J Nanjing For Univ (Nat Sci), 2003, 27(6): 103–106. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2003.06.025.
侯嫦娥, 方升佐, 薛建辉, 等. 干旱胁迫对青檀等树种苗木生长及生理特性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2003, 27(6): 103–106. doi: 10.3969/j.issn.1000-2006.2003.06.025.
- [33] CHEN X, ZHAO P, HU Y T, et al. Canopy transpiration and its cooling effect of three urban tree species in a subtropical city-Guangzhou, China [J]. Urban For Urban Green, 2019, 43: 126368. doi: 10.1016/j.ufug.2019.126368.
- [34] SIDDIQ Z, TOMLINSON K W, ZHU S D, et al. Does fluctuation of meteorological conditions across years influence stand transpiration of *Tectona grandis* plantation? [J]. Ecohydrology, 2019, 12(6): e2116. doi: 10.1002/eco.2116.
- [35] LUO Z D, GUAN H D, ZHANG X P, et al. Changes in photosynthetic capacity during leaf senescence of *Liquidambar formosana* [J]. Chin J Appl Ecol, 2016, 27(10): 3129–3136. doi: 10.13287/j.1001-9332.2016.10.008.
罗紫东, 关华德, 章新平, 等. 枫香叶片衰老过程中光合能力的变化 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(10): 3129–3136. doi: 10.13287/j.1001-9332.2016.10.008.
- [36] LUSK C H, JORGENSEN M A, BELLINGHAM P J. A conifer-angiosperm divergence in the growth vs. shade tolerance trade-off underlies the dynamics of a New Zealand warm-temperate rain forest [J]. J Ecol, 2015, 103(2): 479–488. doi: 10.1111/1365-2745.12368.