#### DOI: 10.5846/stxb202006111521

陶思晨,张笑颜,赵珍,林兴稳,房荷丹,胡卓尔,骆超男,叶昕宇,沈菲儿,张振振.不同城市化梯度下木荷(Schima superba)功能性状差异.生态学报,2021,41(10):4099-4109.

Tao S C, Zhang X Y, Zhao Z, Lin X W, Fang H D, Hu Z E, Luo C N, Ye X Y, Shen F E, Zhang Z Z.Different functional traits of *Schima superba* along the urbanization gradients. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(10):4099-4109.

# 不同 城 市 化 梯 度 下 木 荷 (*Schima superba*) 功 能 性 状 差异

# 陶思晨,张笑颜,赵 珍,林兴稳,房荷丹,胡卓尔,骆超男,叶昕宇,沈菲儿, 张振振\*

浙江师范大学地理与环境科学学院,金华 321004

**摘要**:城市化过程会引起周边环境要素的改变,而这种变化是否会对植物功能性状产生影响目前尚不清楚。选择我国亚热带 常绿阔叶林优势树种木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)为研究对象,分别在杭州市中心(HZ)、郊区(FY)及偏远地区(JD) 3 个位置采集阴生和阳生枝条样品进行植物枝条功能性状测定,并对各功能性状在 3 个区域间的差异性以及阴生阳生枝条功 能性状间的差异性进行双因素方差分析(Two-way ANOVA)和多重比较(Tukey 法),对所有区域的功能性状与环境气象因子进 行相关分析。结果表明,从 JD 到 HZ,阳生枝条水力结构性状枝条密度( $\rho$ ),叶片比叶面积(SLA)及叶枝比( $A_L$ : $A_s$ )逐渐降低, 而边材导水率( $K_s$ )则逐渐增加。而阴生枝条除了 $A_L$ : $A_s$ 不受影响以外,其他水力结构性状也存在相同的变化趋势。在叶片气 体交换能力上,阳生枝条叶片最大净光合速率( $A_a$ ),蒸腾速率( $E_1$ )以及气孔导度( $g_s$ )均从 JD 到 HZ 逐渐增加,其中 HZ 的阳 生枝条 $E_1$ 是 JD 的 2.8 倍,而水分利用效率(WUE)以及<sup>13</sup>C 同位素丰度( $\delta^{13}$ C)则逐渐降低。阴生枝条除了 $A_a$ 不存在显著差异以 外(P > 0.05),其他与阳生枝条也具有相同的变化趋势。此外,阳生和阴生枝条的对比结果表明,除了 WUE 和 $\delta^{13}$ C,两者的 各功能性状均存在显著差异,并且阳生枝条对于城市化的环境效应的敏感性更高。植物水力结构性状和叶片气体交换功能性 状之间存在显著相关性(P<0.05),尤其是 $K_s$ 与叶片气体交换能力( $A_a, E_1$ )。而 3 个区域温度( $T_a$ )和水汽压亏缺(VPD)的变 化对植物水力结构性状的影响较大。这些结果表明,城市化会导致植物的生存策略向高气体交换能力-低水力安全阈值转变。 **关键词**:城市化;植物功能性状,权衡策略;阴生枝条;阳生枝条

# Different functional traits of Schima superba along the urbanization gradients

TAO Sichen, ZHANG Xiaoyan, ZHAO Zhen, LIN Xingwen, FANG Hedan, HU Zhuoer, LUO Chaonan, YE Xinyu, SHEN Feier, ZHANG Zhenzhen\*

College of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

Abstract: Urbanization will induce substantially environmental changes. However, the potential effects of urbanization on plant functional traits are still not understood. In this study, the dominant species *Schima superba* Gardn. et Champ. was selected to measure the plant leaf and shoot functional traits under both sunlit and shaded conditions along the urbanization gradients (including urban site HZ, suburban site FY and rural site JD) around the urban center Hangzhou. Two-way analysis of variance (Two-way ANOVA) and multiple comparisons (Tukey) were conducted to analyze the differences of those traits among the three studied sites, and the differences between sunlit and shaded traits for different sites, as well as the sensitivity to the urbanization were also compared. Pearson correlation analysis was adopted to detect the relationships

收稿日期:2020-06-11; 网络出版日期:2021-03-28

\* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhangzhen@ zjnu.cn

基金项目:国家自然科学基金项目(41701226);浙江省公益技术研究计划项目(LGF19C030002);退化生态系统植被恢复与管理重点实验室开 放课题(DE2018030);国家级大学生创新创业训练计划(201910345037)

among these functional traits and the meteorological factors of the three sites. The Two-way ANOVA indicated the co-varying of these functional traits due to the urbanization. Specifically, the hydraulic traits including shoot density ( $\rho$ ), specific leaf area (SLA), and leaf shoot ratio ( $A_L:A_s$ ) were found to decrease, while the sapwood area specific hydraulic conductance ( $K_s$ ) increased significantly. The shaded traits shifted in the same way, with the exception of the  $A_L:A_s$ . As to the gas exchange traits, the sunlit leaf maximum photosynthetic rate ( $A_n$ ), transpiration rates ( $E_1$ ), and stomatal conductance  $g_s$ increased from JD to HZ sites, among which, the  $E_1$  at HZ site was 2.8 folds of that at JD site. The water use efficiency (WUE) and abundance of <sup>13</sup>C ( $\delta^{13}$ C) in HZ was also decreased significantly. Besides, the shaded traits shared the same pattern with the exception of the  $A_n$  (P > 0.05). In addition, the comparisons between sunlit and shaded traits showed significant difference between these two groups and the sunlit traits had higher sensitivity in response to the urbanization. Our results indicated that plants hydraulic traits and gas exchanges traits were highly related, especially for the relationships between  $K_s$  and the  $A_n$ ,  $E_1(P<0.05)$ . Besides, the variation of temperature ( $T_n$ ) and vapor pressure deficit (VPD) have significant effect on the hydraulic traits. These results could provide some evidence that urbanization would lead to the shift of survival strategies into high gas exchange ability and low hydraulic threshold.

Key Words: urbanization; plant functional traits; trade-off strategy; sunlit shoots and leaves; shaded shoots and leaves

过去几十年, CO<sub>2</sub>、O<sub>3</sub>浓度的增加、温度的升高以及酸雨的加重对森林生态系统的影响正在受到越来越多的关注<sup>[1]</sup>。相关研究表明,相较于不受或少受影响的偏远山区森林,面对极端环境事件,城市森林会表现出 更高的脆弱敏感性<sup>[1-2]</sup>,森林生物量和生物多样性的急剧减少<sup>[3-5]</sup>。然而目前国内外学者对其内在机制尚不 清楚,因此也就很难制定相应的预防措施来减缓城市森林功能的丧失<sup>[6-7]</sup>。

植物叶片的光合能力以及枝条的导水能力的权衡变化是决定森林生物多样性变化的关键因素<sup>[8]</sup>。普遍的观点认为,CO<sub>2</sub>浓度增加能够提高植物的光合能力,促使植物的功能性状朝着有利于植物生长的方向发展<sup>[9]</sup>,而温度的增加会增加导管直径和边材比导率,提高叶片光合能力<sup>[10]</sup>。然而高温引发的干旱环境则会引起植物导管栓塞和水力失衡,从而引起植物死亡<sup>[11]</sup>。因此在城市化的背景下,面对多种因素的综合影响, 植物光合能力和导水能力的权衡关系将会发生怎样的变化目前尚不清楚。

另外,不同位置枝条由于其种结构和功能性状的差异,可能会具有不同的响应方式。一般来讲,阳生枝条具有较高的边材导水率、叶绿素含量以及光合速率,叶片厚度也较大<sup>[12]</sup>,因此对资源的利用能力也较强。 Herrick 等<sup>[13]</sup>发现,CO<sub>2</sub>浓度增加,北美枫香(*Liquidambar styraciflua*)阳生枝条的净光合速率的增加幅度 (60%)显著高于阴生枝条(3%)。Kitao 等<sup>[14]</sup>则发现,O<sub>3</sub>浓度的增加引起了欧洲山毛榉树(*Fagus sylvatica*)阳 生枝条的气孔关闭,但对阴生枝条的影响较小。然而 Warren 等<sup>[15]</sup>则发现欧洲山毛榉树阴生枝条和阳生枝条 的气孔导度均没有受到O<sub>3</sub>增加的影响。因此,面对城市化及其带来的环境效应,阴生枝条和阳生枝条的敏 感性是否相同,也需要进行验证。

本研究以亚热带常绿阔叶树种木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ.)为对象,开展植物功能性状的测定,研究城市及周边不同区域木荷功能性状的差异,揭示城市化对植物功能性状的影响。具体的讲,本研究 主要关注以下两个方面:(1)不同城市化梯度下植物叶片的光合和枝条导水能力会发生怎样的变化;(2)面 对城市化带来的环境效应,阳生枝条是否具有更高的敏感性?这些结果将有利于更好的理解当前城市化变化 背景下环境变化与森林群落更替规律间的关系。

## 1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究区域位于高度城市化的钱塘江流域。以杭州市为中心,沿钱塘江流域选择位于杭州小和山城市森

林生态站(120.04°E, 30.20°N),富阳庙山坞国家自然保护区(120.02°E, 30.08°N),建德新安江林场(119.26°E, 29.46°N)的3个典型亚热带常绿阔叶林为研究对象(图1)。3个区域均为亚热带季风气候,每个区域在南坡海拔100m左右设有3个100×100m的样方(图1)。小和山年均温为15.9—17.8℃,年均降水量1320mm,土壤为黄红壤。庙山坞年均气温16.1℃,年均降水量1441.9mm,以红壤和黄红壤为主。新安江林场年均气温17.4℃,年均降水量1600mm。





Fig.1 The annual average of nighttime light data during 2012-2017 in Zhejiang Province and the locations of three sites for plant functional traits measurements

方框为每个区域设置的3个样方

使用夜间灯光指数数据(DN)评价杭州及周边地区的城市化程度(图 1)。本研究所使用的夜光遥感数据 是由中科院陈甫团队在 NPP/VIIRS 数据基础上处理所得。中科院版全球高清夜光数据集结合辐射传输模型,通过对 2012—2017 年 NPP/VIIRS 夜光数据的统计和平均降噪,平滑不同年份之间地表因素以外的干扰,使得数据精度提高。目前完整版的五年期监测图已经在网址 http://www.tinyurl.com/night-light-cas 公 开发布。由图 1 可知, 3 个区域的 DN 值大小顺序分别为 HZ > FY > JD。根据 DN 值,本研究将 3 个区域分 别归类为城区(HZ),郊区(FY)和偏远地区(JD)。

1.2 环境梯度数据获取

为了评价 3 个区域的气象环境差异,从中国气象数据共享网(http://data.cma.cn)上获取了 2010—2019 年 3 个区域的气象数据,包括累年月平均气温( $T_a$ ,  $\mathbb{C}$ ),累年月平均气温日较差( $\Delta T_a$ ,  $\mathbb{C}$ ),累年月平均相 对湿度(RH,%),累年月平均风速( $\mu$ , m/s),累年平均年降水量(P, mm),同时根据 RH 和  $T_a$ 计算了累年月 平均水汽压亏缺(VPD)<sup>[16]</sup>。

1.3 植物功能性状测定

选择优势树种木荷作为研究对象,从 2018 年 7 月 3 日至 7 月 24 日,在各个样方中选择健康成株若干(树龄分别为 HZ:13—26 a, FY:15—22 a, JD:13—28 a),利用高枝剪(长 10 m)从东西南 3 个方向截取来自

不同个体的阳生枝条和阴生枝条各 10 枝, 枝条粗细为 0.7 cm, 长度约 50 cm, 迅速插入水中, 使用 LI-6800 便携式光合仪 (LI-COR, Lincoln, USA)自带红蓝光源, 测定其完全展开的成熟叶片的气体交换参数。天气 晴朗时, 每天 9:30—11:30 进行气体交换能力的测定, 根据以往对木荷的研究<sup>[17]</sup>,本研究将光强设定为 1500  $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s, 为了保证 3 个区域叶片测定时的 CO<sub>2</sub>浓度达到周边环境水平, 减少空气环境波动对测定的影响, 光合仪外接 CO<sub>2</sub>小钢瓶, 浓度设定为 500  $\mu$ mol/mol。为避免较高的 VPD 对实验的干扰,本研究将叶室温湿 度分别设定为 20  $\mathbb{C}$ 和 60%。叶片气体交换测定前进行充分光适应,测定时当各光合参数达到平衡 30 s 后结 束测定,测定指标包括最大净光合速率( $A_n$ ), 瞬时气孔导度( $g_s$ ), 瞬时蒸腾速率( $E_1$ )。由于七月份室外温 度较高(11:00 温度可达 30  $\mathbb{C}$ 以上), 叶室内外较大的温差经常会导致叶室内结露, 引起仪器高湿报警, 因 此每隔半小时部分打开干燥剂,让空气进行部分干燥,降低空气的湿度,并进行匹配校准。每天 12:00 在光合 仪上外接缓冲瓶,测定大气 CO<sub>2</sub>浓度。为验证离体测定叶片气体交换的可靠性, 每个样点测定之前,选择木 荷低矮枝叶片(n=10)进行原位测定, 10 min 之后将其离体, 对同一叶片进行测定, 并与原位测定进行对比。 各参数在采样方式间的差异并不显著(P > 0.05),表明离体测定叶片气体交换的方法可行。利用  $A_n$ 和  $g_s$ , 本研究计算了瞬时水分利用效率(WUE, mmol/mol):

$$\text{WUE} = A_n / g_s \tag{1}$$

气体交换测定结束后,在水下将枝条从基部切除 10 cm 左右的茎段,之后给叶片喷水套上黑塑料袋,防止枝条水分继续散失,并立即带回实验室进行边材导水能力的测定。使用高压导水率测定仪(HPFM Gen3; Dynamx Corp., Elkhark, Indiana, USA)测定枝条比导率(K<sub>s</sub>),方法如下:在水下将枝条从基部切除 5 cm 后将剩余部分枝条自基部开始环剥树皮约 3 cm 长,并用游标卡尺测定基部直径(*d*)后将枝条立即浸没在纯净水中;在纯净水中完成枝条与 HPFM 的连接;连接后将 HPFM 设置为准稳态测定模式,在 0.5 MPa 稳定压强下将去气的纯净水通过 HPFM 灌注到枝条内,直到达到稳定流速(大约需要 5—10 min)获得整枝导水率(K<sub>L</sub>)。根据 *d*,计算枝条基部横截面积(A<sub>s</sub>),整枝 K<sub>s</sub>=K<sub>L</sub>/A<sub>s</sub>。之后摘取枝条上所有的叶片收集成袋用于总叶面积的计算。剩余枝条部分,取枝条基部的茎段 10cm 去皮,用排水法测定茎段的体积(V)后,在烘箱烘干称重(G),枝条密度(ρ):

$$\rho = G/V \tag{2}$$

取收集成袋的成熟叶片 10—20 片,用打孔器(打孔直径 10 mm)避开主叶脉取小圆片 20 片,置于信封袋中,剩余叶片放置于另一信封袋中,同时在烘箱中 65℃烘干至恒重后,用精度为千分之一的电子秤分别称取小圆片干重 w<sub>0</sub>和叶片总干重 W(其中包括小圆片干重)。叶片比叶面积:

$$SLA = w_0 / (20 \times a) \tag{3}$$

式中,a为单个小圆片的面积。枝条总叶面积( $A_L$ )可通过 W×SLA 计算获得。之后计算叶片总叶面积与边材面积的比值,即叶枝比 $A_L$ : $A_s$ 。

1.4 叶片<sup>13</sup>C 同位素丰度的测定

上述烘干后的叶片,用药用粉碎机(虹立 HFSJ-280)研磨,过 100 目筛。采用稳定同位素比例质谱仪 (DELTA V Advantage, USA)测定叶片碳稳定性同位素组成(δ<sup>13</sup>C,‰)。具体方法参见夏大娟等<sup>[18]</sup>。植物 δ<sup>13</sup>C 因与内禀水分利用效率(WUE<sub>i</sub>)正相关,因此可用于指示 WUE<sub>i</sub>的变化。

1.5 数据分析与处理

为评价城市化对不同植物功能性状的影响,采用 SPSS 25(version 25.0, IBM SPSS Inc., Chicago, USA)对 3 个区域的环境气象因子进行方差分析(ANOVA)和多重比较(Tukey 法),分析城市化对环境要素的影响;对不同 区域的阴生枝条和阳生枝条的 9 个功能性状( $\rho$ , SLA,  $A_L$ : $A_s$ ,  $K_s$ ,  $E_1$ ,  $A_n$ ,  $g_s$ , WUE,  $\delta^{13}$ C)进行了双因素方差分 析(Two-way ANOVA)和多重比较(Tukey 法),通过对比 JD 和 HZ 的功能性状变化,来探讨阴生和阳生枝条对城 市化进程响应的敏感性差异;对所有枝条功能性状进行 Pearson 相关分析,研究他们之间的相互联系;对不同区 域气象因子和功能性状进行 Pearson 相关分析,研究环境变化与植物功能性状变化间的关系。

### 2 结果与分析

#### 2.1 城市化环境梯度

本研究发现 HZ 的  $T_a$ 显著高于 JD(P < 0.05)(图 2),验证了 HZ 的城市热岛效应。此外,HZ 的  $\Delta T_a$ 也显 著低于 FY 和 JD(P < 0.01)。尽管 1—6 月期间 HZ 的 P 显著高于 FY 和 JD,但由于 HZ 的  $T_a$ 较高,导致 HZ 较 低的 RH 和较高的 VPD(图 2)。与此同时,HZ 的 $\mu$  也显著高于 FY 和 JD (P < 0.01),从而进一步加剧了 HZ 的蒸散需求。3 个区域的平均 CO<sub>2</sub>浓度分别为 JD:(413.88±27.67) mg/L,FY:(443.69±24.19) mg/L,HZ: (452.24±28.53) mg/L,并且 HZ 显著高于 JD (P = 0.03).





Fig.2 The monthly mean of the meteorological parameters during the period of 2010-2019 for the three sites

# 2.2 城市化与水力结构性状变化

方差分析表明(表 1), 阴生枝条的 $\rho$ 和 SLA 均显著大于阳生枝条, 而阳生枝条的  $K_{\rm s}$ 和  $A_{\rm L}$ : $A_{\rm s}$ 显著高于阴 生枝条(图 3, P < 0.05)。对于阴生枝条, JD 的 $\rho$  (0.61 g/cm<sup>3</sup>)显著大于 HZ(0.53 g/cm<sup>3</sup>)和 FY(0.55 g/cm<sup>3</sup>) (P = 0.033), 而 3 个区域阳生枝条 $\rho$ 也存在显著差异(P = 0.006), 分别为 0.53, 0.47, 0.41 g/cm<sup>3</sup>(图 3)。从 HZ 到 JD, 阴生枝条和阳生枝条的叶片 SLA 均逐渐增加。其中 HZ 的 SLA 分别为 81.36 cm<sup>2</sup>/g(阳生枝条)和 114.40 cm<sup>2</sup>/g(阴生枝条)。与 SLA 类似, 阳生枝条的  $A_{\rm L}$ : $A_{\rm s}$ 也随着与城市中心的距离增加而逐渐增加,其中 HZ 的均值为 4.72 m<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>, 显著低于 JD (5.95 m<sup>2</sup>/cm<sup>3</sup>)(P = 0.001)。而这种差异并没有表现在阴生枝条上 (P = 0.436)。此外,从 HZ 到 JD,阴生枝条和阳生枝条的  $K_{\rm s}$ 均逐渐降低,并且 HZ 和 JD 之间存在显著差异 (P < 0.05)。与 JD 相比, HZ 阳生枝条的 SLA,  $A_{\rm L}$ : $A_{\rm s}$ 分别减少了 24.80%和 20.82%,而  $K_{\rm s}$ 则下降了 16.67% (表 2)。而阴生枝条除了  $A_{\rm L}$ : $A_{\rm s}$ 与阳生枝条相近以外,其他参数变化幅度均较小(表 2)。

表1 不同区域枝条和阳生枝条功能性状的双因素方差分析结果
------------------------------

Table 1	The ANOVA analysis among	the functional	traits of sunlit and	shaded shoots	for different sites
---------	--------------------------	----------------	----------------------	---------------	---------------------

		双因素方差分析结果 Results of Two-way ANOVA								
功能性状 Traits	ー 样本量 n Sample number	城市化梯度 Urbanization gradients		冠 Canop	层位置 oy positions	城市化梯度×冠层位置 Urbanization gradients× Canopy positions				
	_	$d\!f$	显著性 Sig.	df	显著性 Sig.	$d\!f$	显著性 Sig.			
$\rho /(g/cm^3)$	90	2	0.020 *	1	0.033 *	2	0.217			
$K_{\rm S}/({\rm g~m/MPa^{-1}~min^{-1}~cm^{-2}})$	90	2	0.003 **	1	0.024 *	2	0.193			
$A_{\rm L}: A_{\rm S}/({\rm m}^2/{\rm cm}^2)$	90	2	0.151	1	0.000 **	2	0.007 **			
$SLA/(cm^2/g)$	90	2	0.033 *	1	0.000 **	2	0.055			
$E_{\rm l}/({\rm m \ mol \ m^{-2} \ s^{-1}})$	90	2	0.000 **	1	0.000 **	2	0.000 **			
$A_{\rm n}/(\ \mu{ m mol}\ { m m}^{-2}\ { m s}^{-1})$	90	2	0.023 *	1	0.000 **	2	1.039			
$g_{\rm s}/({\rm mol} {\rm m}^{-2} {\rm s}^{-1})$	90	2	0.000 **	1	0.000 **	2	0.003 **			
WUE/(mmol/mol)	90	2	0.007 **	1	0.078	20	0.005 **			
$\delta^{13} C/\%$	90	2	0.076	1	0.135	20	0.004 **			

\*, P<0.05; \* \*, P<0.01;  $\rho$ : 枝条密度 Sap wood density;  $K_s$ :枝条导水率 Sap wood specific conductivity;  $A_L:A_s$ :叶枝比 Ratio of leaf area to sap wood area; SLA:比叶面积 Specific leaf area;  $E_1$ :蒸腾速率 Transpiration rate;  $A_a$ :净光合速率 Maximum net photosynthetic rate;  $g_s$ :气孔导度 Stomatal conductance; WUE:水分利用效率 Water use efficiency;  $\delta^{13}C:^{13}C$  同位素丰度 Abundance of <sup>13</sup>C isotope

表 2 阳生和阴生枝条不同功能性状在城市化的影响下的变化幅度(同一参数 HZ: JD 的比率)

Table 2	The amplitude of variation of functional traits due to the urbanization (HZ: JD) for the sunlit and shaded shoots									
功能性状 Traits	阳生枝条 Sunlit leaf and shoot	阴生枝条 Shaded leaf and shoot	功能性状 Traits	阳生枝条 Sunlit leaf and shoot	阴生枝条 Shaded leaf and shoot					
ρ	0.78	0.87	$E_l$	2.79	1.70					
SLA	0.75	0.83	$A_n$	1.31	0.94					
$A_{\rm L}$ : $A_{\rm S}$	0.79	1.04	$g_{s}$	2.36	1.77					
K <sub>S</sub>	1.17	1.16	WUE	0.47	0.43					

# 2.3 城市化与叶片气体交换能力变化

如表 1 和图 4 所示,除了 WUE,阳生枝条的其他 3 个指标( $A_n$ ,  $E_1$ ,  $g_s$ )均显著高于阴生枝条(P<0.01)。 3 个区域中,HZ 阳生枝条的叶片  $A_n$ (14.69 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)显著高于其他两个区域(P<0.01),而阴生枝条则差 异不显著(P=0.15)。阴生枝条和阳生枝条的叶片  $E_1$ 均随着与城市距离的增加而逐渐减小。与 JD 相比,HZ 的阳生枝条和阴生枝条的叶片  $E_1$ 分别是 JD 的 2.8 倍和 1.7 倍。3 个区域的叶片  $g_s$ 具有与  $E_1$ 相同的变化趋势。 另外,由于  $E_1$ 的提高,JD 阳生枝条瞬时水分利用效率 WUE 显著高于 HZ 和 FY(P<0.01),HZ 的 WUE 显著 低于其他两个区域(P<0.01)。不同区域间,阴生枝条的叶片  $\delta^{13}$ C 不存在显著差异,而阳生枝条中,HZ 和





**Fig.3** The comparisons of hydraulic traits (sap wood density, specific leaf area, ratio of leaf area to sap wood area, sap wood specific conductivity) (mean±SE) among different sites and between sunlit shaded shoots 不同大/小字母代表阳生/阴生枝条性状在 3 个样点间存在显著差异

FY 的叶片 δ<sup>13</sup>C 显著低于 JD(图 5),表明了其较低的 WUE<sub>i</sub>。此外,阴生枝条与阳生枝条间 δ<sup>13</sup>C 不存在显著 差异(表 1),这些与 WUE 的变化规律基本一致。

2.4 枝条功能性状耦合关系

相关分析表明,无论阳生枝条还是阴生枝条,其 $\rho$ 与 $A_L$ : $A_s$ ,以及 $K_s$ 之间存在显著的负相关关系(P < 0.05),而阳生枝条的 $K_s$ 与 $E_1$ 和 $A_n$ 之间的耦合关系表明,枝条导水能力的大小决定了叶片气体交换能力的强弱(表3)。这种相关性在阴生枝条上表现的相对较差。

2.5 环境因子变化与植物功能性状间的联系

相关分析表明, 3 个区域间,  $T_a$ 与阳生枝条 $\rho_A_L:A_s$ 以及 $K_s$ 的变化存在显著的相关性(表 4)。而 VPD 的 变化则会显著影响 $\rho$ 和 SLA (表 4)。另外  $E_1$ 的变化主要受到  $T_a$ 和 CO<sub>2</sub>的影响。其他气象参数与植物功能性 状之间不存在相关性。对于阴生枝条, 只有 $\rho$ 与 CO<sub>2</sub>浓度的变化存在显著相关, 其他气象参数与植物功能性 状之间不存在相关性(表 4)。

#### 3 讨论

本研究表明,城市化同时带来了气象因子的变化和城区大气 CO<sub>2</sub>浓度升高。这些变化使植物茎干功能 发生了改变。植物边材特征的差异性往往会决定植物对环境的响应方式<sup>[19]</sup>。边材一方面起到了机械支撑的 作用,而另一方面也负责植物的水分运输<sup>[20]</sup>。随着城市化程度的加深, *ρ*显著降低(图 3)。而从 JD 到 HZ, *K*<sub>s</sub>显著增加(图 3)表明较小的*ρ*能够保证植物具有较高的导水能力<sup>[21]</sup>。*K*<sub>s</sub>增加和*ρ*降低的主要原因可能与 早材的增加和晚材的减少有关<sup>[22]</sup>。研究表明温度和 CO<sub>2</sub>浓度的增加会显著的促进森林生长季的延长<sup>[23]</sup>,且



图 4 3个区域阴生和阳生枝条气体交换性状 $(A_n, E_1, g_s, WUE)$ (均值±标准误)的比较

Fig.4 The comparisons of gas exchange characteristics (maximum net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance and water use efficiency) (mean $\pm SE$ ) among different sites and between sunlit and shaded shoots

不同大/小字母代表阳生/阴生枝条性状在3个样点间存在显著差异

早材径向生长对温度变化也比较敏感<sup>[24]</sup>。因此城市化 引起城市热岛效应<sup>[25]</sup>,提高了由较大孔径导管组成的 早材的比例。而相关分析也表明,ρ的变化与*T*<sub>a</sub>和 VPD的变化紧密相关(表4)。这些结果表明城市化会 促进植物输水能力的提高,从而影响植物叶片的气体 交换<sup>[26-27]</sup>。

在叶片气体交换能力上,从JD 到HZ,阳生枝条的 叶片  $E_1$ 和  $g_s$ 均大幅度提升(分别提高了 1.8 倍和 1.33 倍)(图 4),与之对应叶片光合能力同样显著提高(提 高了 0.21 倍)。相关分析表明, $E_1$ 的变化与  $CO_2$ 和  $T_a$ 间 存在显著正相关(表 4)。因此,提高单位面积的气体 交换效率是植物适应快速的城市化所带来的环境变化 而采取的响应策略。而这也引起了水分利用效率的降 低(图 4)。在本研究中,从JD 到 HZ,与光合速率相 比,蒸腾速率的增加幅度更大,所以导致了 WUE 的下 降。同时相关分析也表明,WUE 与  $E_1$ 呈显著负相关 (表 3)。另外 HZ 和 JD 较高的  $\delta^{13}$ C 也进一步验证了城 市化会导致内禀水分利用效率 WUE<sub>i</sub>的降低(图 5)。类



**图 5 3 个区域阴生和阳生枝条<sup>13</sup>C 同位素丰度值**(δ<sup>13</sup>C)(均值± 标准误)的比较

Fig.5 The comparisons of abundance of  $^{13}C$  isotope ( $\delta^{13}$ C) (mean  $\pm$  SE) among different sites and between sunlit and shaded shoots

不同大/小字母代表阳生/阴生枝条性状在3个样点间存在显著 差异 似的结果也存在于其他研究中,如城市环境变化显著的降低了豌豆(*Pisum sativum*)的 WUE<sup>[28]</sup>。这些结果表明,城市化会使植物的资源利用策略从节约型向粗放型转变<sup>[29]</sup>。

表 3 3 个区域木荷所有样本阳生(右上)和阴生(左下)枝条、叶片功能性状(n=90)的 Pearson 相关性, Table 3 Pearson correlation r values among 9 selected sunlit (Lower triangle) and shaded (upper triangle) traits (n=90) measured from the three sites

unce sites									
功能性状 Traits	ρ	$K_{\rm S}$	$A_{\rm L}$ : $A_{\rm S}$	SLA	$E_1$	$A_n$	$g_{s}$	WUE	$\delta^{13}C$
ρ		-0.606 *	-0.557 *	0.185	-0.274	-0.176	-0.047	0.080	0.067
$K_{\rm S}$	-0.783 *		0.350	-0.504 *	0.266	0.328	0.127	-0.078	0.003
$A_{\rm L}$ : $A_{\rm S}$	-0.541 *	0.734 *		-0.572 *	0.662 *	0.512 *	0.499	-0.244	-0.36
SLA	0.173	-0.601 *	-0.269		-0.538 *	-0.396	-0.194	-0.316	-0.44
$E_1$	-0.264	0.788 *	0.598 *	-0.291		0.748 *	0.827 *	-0.200	-0.327
$A_{\rm n}$	-0.167	0.767 *	0.653 *	-0.639*	0.839 *		0.562 *	-0.312	0.488 *
$g_{ m s}$	-0.045	0.411	$0.480^{*}$	-0.583 *	0.891 *	0.877 *		-0.276	0.136
WUE	0.075	-0.074	-0.230	0.109	-0.511 *	-0.106	-0.313		0.289
$\delta^{13}C$	0.179	-0.056	0.218	-0.132	-0.715 *	0.339	-0.576 *	0.544 *	

\*表示相关性达到显著水平(P<0.05)

#### 表 4 3 个区域阳生和阴生枝条不同功能性状参数与环境因子间的 Pearson 相关系数

 Table 4
 The person correlation index between the functional traits and meteorological parameters of the three sites for sunlit leaf and shoot and shaded leaf and shoot

类别 Type	气象参数 Meteorological parameters	ρ	SLA	A <sub>L</sub> :A <sub>S</sub>	$K_{\rm S}$	$E_1$	$A_n$	$g_s$	WUE	$\delta^{13}C$
阳生枝条	T <sub>a</sub> ∕℃	-0.998 *	-0.992	-0.999*	0.999 *	0.974 *	0.756	0.944	-0.867	-0.817
Sunlit leaf and	$\Delta T_{\mathrm{a}}$ /°C	0.982	0.991	0.957	-0.955	-0.884	-0.897	-0.829	0.711	0.644
shoot	RH /%	0.984	0.993	0.960	-0.958	-0.890	-0.892	-0.836	0.720	0.654
	<i>P</i> /mm	-0.958	-0.973	-0.923	0.920	0.832	0.937	0.768	-0.637	-0.564
	$\mu/(m/s)$	-0.978	-0.988	-0.951	0.948	0.874	0.906	0.818	-0.697	-0.629
	VPD ∕kPa	-1.000 **	-0.997 *	-0.996	0.995	0.960	0.789	0.925	-0.839	-0.786
	$CO_2/(mg/L)$	-0.964	-0.948	-0.987	0.988	1.000 *	0.611	0.991	-0.949	-0.916
阴生枝条	$T_{\rm a}$ /°C	-0.980	-0.867	0.325	0.602	0.814	-0.186	0.820	-0.905	0.874
Shaded leaf	$\Delta T_{\mathrm{a}}$ /°C	0.897	0.965	-0.074	-0.785	-0.935	0.429	-0.939	0.983	-0.721
and shoot	RH /%	0.903	0.962	-0.086	-0.777	-0.931	0.418	-0.934	0.981	-0.730
	<i>P</i> /mm	-0.848	-0.987	-0.027	0.843	0.966	-0.518	0.969	-0.997	0.648
	$\mu/(m/s)$	-0.888	-0.970	0.054	0.797	0.942	-0.448	0.945	-0.987	0.707
	VPD/kPa	-0.968	-0.892	0.275	0.643	0.844	-0.237	0.849	-0.926	0.847
	$CO_2/(mg/L)$	-1.000 **	-0.751	0.506	0.431	0.683	0.013	0.690	-0.802	0.953

\*, P<0.05; \* \*, P<0.01; T<sub>a</sub>:累年月平均气温 Monthly mean of temperature; ΔT<sub>a</sub>:累年月平均气温日较差 Monthly mean daily temperature range; RH: 累年月平均相对湿度 Monthly mean of relative humidity; P: 累年月平均降水量 Monthly mean precipitation; VPD: 累年月平均水汽压亏 缺 Monthly mean vapor pressure deficit; CO<sub>2</sub>:二氧化碳浓度 Carbon dioxide

然而,城市化在带来导水能力提高的同时,也将导致植物水力灾害的风险的显著增加<sup>[30-31]</sup>。大量的研 究表明,植物导管结构总是在传输效率和水力安全之间进行权衡,一方的提高总是以另一方的牺牲为代 价<sup>[32-33]</sup>。这种权衡变化往往会迫使植物做出相应的补偿措施。例如,在叶片结构上,HZ的 SLA 是 JD 的 0.71倍(图 3)。在本研究中,SLA 与 *K*<sub>s</sub>之间存在显著的负相关关系(表 4)。因此可以推测 SLA 的下降可能 与 *K*<sub>s</sub>的增加引起的叶片快速的水分流失有关<sup>[34-35]</sup>。这种变化在城市热岛效应的作用下可能更加显著<sup>[36]</sup>。 SLA 的降低有助于减少蒸腾面积,提高植物对干旱胁迫的耐受性<sup>[37-38]</sup>,因此体现了植物应对水分胁迫的适 应性调整。此外,*A*<sub>L</sub>:*A*<sub>s</sub>显著降低则表明(图 3),尽管边材导水能力增加,但同时枝条能够支撑的叶片总量也 会减少, 以应对树干密度减小和的机械强度减弱带来的风险。

本研究表明,除了 WUE,3 个区域的阳生枝条功能性状均与阴生枝条之间存在显著差异性(图3,5), 这与前人的研究结果相一致。然而值得注意的是,尽管在城市化的影响下阴生枝条的大部分功能性状与阳 生枝条同步发生了变化(图3,5),但阴生枝条的变化幅度相对较小(尤其是A<sub>L</sub>:A<sub>s</sub>和A<sub>n</sub>,表2)。这种差异性 表明,光限制的存在会减弱城市化对植物生长的影响。以往的研究发现,相对于阳生植物,阴生植物往往采 用胁迫忍耐策略,形态可塑性较低<sup>[39]</sup>,这种策略能够使植物避免过度伸长,超出自身所能承受的范围,引起 水力灾害的发生<sup>[40]</sup>。事实上,研究发现形态可塑性越高的植物,其阴生环境下的死亡率也越高<sup>[41]</sup>。这可能 是本研究中,阴生枝条功能性状参数的变化幅度相对较小的原因(表2)。可见,阴生枝条这种较低的敏感性 也会减缓城市化带来的森林高水力灾害风险,从而避免较高死亡率的出现。

#### 4 结论

通过对亚热带常绿阔叶树种木荷的研究,本研究认为,城市化会导致植物生存策略发生变化。一方面, 枝条密度的降低,显著提高了植物的导水能力,使植物叶片的单位叶面积的气体交换速率增加,并降低水分 利用效率;但另一方面,较高的导水能力往往会使植物的水力灾害风险增加,并且在叶片上,城市森林较低 的比叶面积和叶枝比的体现了植物对高温干旱和极端灾害的适应性调整。此外,阴生枝条对城市化带来的 环境效应的响应敏感性相对较低,这可能也是植物降低高水力灾害风险的补偿性措施。

**致谢**:中国林科院亚热带林业科学研究所周本智研究员、杭州富阳庙山坞林场王小明博士对实验提供帮助;中国气象数据共享网(http://data.cma.cn)提供气象数据,特此致谢。

#### 参考文献(References):

- [1] 林杨, 王伟. 城市化进程对森林植物群落多样性的影响分析. 南方农业, 2018, 12(24): 117-118.
- [2] 姚鑫, 赵敏. 城市化对城市森林组成和结构的影响——以上海"城-郊"样带为例. 自然资源学报, 2017, 32(7): 1113-1124.
- [3] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. Ecology Letters, 2012, 15(4): 365-377.
- [4] Aronson M F J, Handel S N, La Puma I P, Clemants S E. Urbanization promotes non-native woody species and diverse plant assemblages in the New York metropolitan region. Urban Ecosystems, 2015, 18(1): 31-45.
- [5] 彭羽, 刘雪华, 薛达元, 邵小明, 姜炎彬. 城市化对本土植物多样性的影响——以廊坊市为例. 生态学报, 2012, 32(3): 723-729.
- [6] Livesley S J, McPherson E G, Calfapietra C. The urban forest and ecosystem services: impacts on urban water, heat, and pollution cycles at the tree, street, and city scale. Journal of Environmental Quality, 2016, 45(1): 119-124.
- [7] 史芳宁, 刘世梁, 安毅, 孙永秀, 董世魁, 武雪. 城市化背景下景观破碎化及连接度动态变化研究——以昆明市为例. 生态学报, 2020, 40(10): 3303-3314.
- [8] Li R H, Zhu S D, Chen H Y H, John R, Zhou G Y, Zhang D Q, Zhang Q M, Ye Q. Are functional traits a good predictor of global change impacts on tree species abundance dynamics in a subtropical forest? Ecology Letters, 2015, 18(11): 1181-1189.
- [9] 王鑫,杨磊,赵倩,张钦弟.黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应.生态学报,2020,40(8):2691-2697.
- [10] Domee J C, Palmroth S, Ward E, Maier C A, Thérézien M, Oren R. Acclimation of leaf hydraulic conductance and stomatal conductance of *Pinus taeda* (loblolly pine) to long-term growth in elevated CO<sub>2</sub>(free-air CO<sub>2</sub> enrichment) and N-fertilization. Plant, Cell & Environment, 2009, 32 (11): 1500-1512.
- [11] Lovisolo C, Schubert A. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in Vitis vinifera L. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(321): 693-700.
- [12] 李理渊,李俊,同小娟,孟平,张劲松,张静茹.黄河小浪底栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应的模拟.植物生态学报,2018,42 (10):1009-1021.
- [13] Herrick J D, Thomas R B. Leaf senescence and late-season net photosynthesis of sun and shade leaves of overstory sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) grown in elevated and ambient carbon dioxide concentrations. Tree Physiology, 2003, 23(2): 109-118.
- [14] Kitao M, Löw M, Heerdt C, Grams T E E, Häberle K H, Matyssek R. Effects of chronic elevated ozone exposure on gas exchange responses of adult beech trees (*Fagus sylvatica*) as related to the within-canopy light gradient. Environmental Pollution, 2009, 157(2): 537-544.
- [15] Warren C R, Löw M, Matyssek R, Tausz M. Internal conductance to CO<sub>2</sub> transfer of adult *Fagus sylvatica*: variation between sun and shade leaves and due to free-air ozone fumigation. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 130-138.

- [16] 张振振,赵平,倪广艳,朱丽薇,赵秀华,赵培强,牛俊峰.华南丘陵植被恢复先锋树种木荷与马占相思的水分利用.应用生态学报, 2014, 25(4):931-939.
- [17] 朱婷婷, 王懿祥, 朱旭丹, 尤誉杰. 邱烷婷. 遮光对木荷和枫香光合特性的影响. 浙江农林大学学报, 2017, 34(1): 28-35.
- [18] 夏大娟, 刘秋蓉, Zou L, 葛之葳, 薛建辉, 彭思利. 滨海盐生植物叶片 δ<sup>13</sup>C 与主要养分元素化学计量的关系. 生态学报, 2020, 40(7): 2215-2224.
- [19] 陈志成,陆海波,刘世荣,刘晓静,刘畅,万贤崇. 锐齿栎水力结构和生长对降雨减少的响应. 生态学报, 2018, 38(7): 2405-2413.
- [20] 张林森,张海亭,胡景江,权静,胥生荣,韩明玉,马锋旺.两种苹果砧木根系水力结构及其 PV 曲线水分参数对干旱胁迫的响应. 生态 学报, 2013, 33(11): 3324-3331.
- [21] Barbour M M, Whitehead D. A demonstration of the theoretical prediction that sap velocity is related to wood density in the conifer *Dacrydium* cupressinum. New Phytologist, 2003, 158(3): 477-488.
- [22] Scholz A, Klepsch M, Karimi Z, Jansen S. How to quantify conduits in wood? Frontiers in Plant Science, 2013, 4: 56.
- [23] Reyes-Fox M, Steltzer H, Trlica M J, McMaster G S, Andales A A, LeCain D R, Morgan J A. Elevated CO<sub>2</sub> further lengthens growing season under warming conditions. Nature, 2014, 510(7504): 259-262.
- [24] 赵安玖, 郭世刚, 杨旭, 陈昆. 川西南柳杉早材、晚材年表与温度和降雨的关系. 长江流域资源与环境, 2014, 23(11): 1603-1609.
- [25] 戴晓燕,张利权,过仲阳,吴健平,栗小东,朱燕玲.上海城市热岛效应形成机制及空间格局.生态学报,2009,29(7):3995-4004.
- [26] Martorell S, Diaz-Espejo A, Medrano H, Ball M C, Choat B. Rapid hydraulic recovery in *Eucalyptus pauciflora* after drought: linkages between stem hydraulics and leaf gas exchange. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(3): 617-626.
- [27] Hölttä T, Lintunen A, Chan T, Mäkelä A, Nikinmaa E. A steady-state stomatal model of balanced leaf gas exchange, hydraulics and maximal source-sink flux. Tree Physiology, 2017, 37(7): 851-868.
- [28] Rajput M, Agrawal M. Physiological and yield responses of pea plants to ambient air pollution. Indian Journal of Plant Physiology, 2004, 9(1): 9-14.
- [29] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytologist, 2002, 154(1): 147-157.
- [30] 金鹰, 王传宽, 周正虎. 木本植物木质部栓塞修复机制: 研究进展与问题. 植物生态学报, 2016, 40(8): 834-846.
- [31] 李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民. 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. 植物生态学报, 2016, 40(3): 255-263.
- [32] 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. 植物生态学报, 2016, 40(7): 702-710.
- [33] Manzoni S, Vico G, Katul G, Palmroth S, Jackson R B, Porporato A. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off. New Phytologist, 2013, 198(1): 169-178.
- [34] Lovisolo C, Schubert A. Mercury hinders recovery of shoot hydraulic conductivity during grapevine rehydration: evidence from a whole-plant approach. New Phytologist, 2006, 172(3): 469-478.
- [35] O'Grady A P, Cook P G, Eamus D, Duguid A, Wischusen J D H, Fass T, Worldege D. Convergence of tree water use within an arid-zone woodland. Oecologia, 2009, 160(4): 643-655.
- [36] Farrell C, Mitchell R E, Szota C, Rayner J P, Williams N S G. Green roofs for hot and dry climates: interacting effects of plant water use, succulence and substrate. Ecological Engineering, 2012, 49: 270-276.
- [37] 张增可,郑心炫,林华贞,林欣,黄柳菁.海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律.生态学报,2019,39(10): 3749-3758.
- [38] Yadollahi A, Arzani K, Ebadi A, Wirthensohn M, Karimi S. The response of different almond genotypes to moderate and severe water stress in order to screen for drought tolerance. Scientia Horticulturae, 2011, 129(3): 403-413.
- [39] Valladares F, Martinez-Ferri E, Balaguer L, Perez-Corona E, Manrique E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? The New Phytologist, 2000, 148(1): 79-91.
- [40] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39: 237-257.
- [41] Súnchez-Gómez D, Valladares F, Zavala M A. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. New Phytologist, 2006, 170(4): 795-806.