

北京市行道树绒毛柃的水力结构对城市不透水表面比例的响应

王嘉仪¹ 王襄平² 徐程扬¹ 夏新莉³ 谢宗强⁴ 冯 飞¹ 樊大勇^{1*}

¹森林培育与保护教育部重点实验室, 干旱半干旱地区森林培育及生态系统研究国家林草局重点实验室, 城市林业研究中心, 北京林业大学, 北京 100083; ²北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083; ³北京林业大学生物科学与技术学院林木育种国家工程实验室, 北京 100083; ⁴中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 了解和量化城市树木耐旱性的变异性和潜在的驱动机制对于预测和管理全球气候变化下的城市生态系统稳定性至关重要。该研究以北京市常见行道树绒毛柃(*Fraxinus velutina*)为研究对象, 选取6个不同不透水表面比例(用归一化建筑指数(NDBI)反映)的实验地点。利用遥感数据提取各地的NDBI和月地表平均温度(T_s)参数, 并实地测定了空气水汽压亏缺(VPD)和黎明前水势(Ψ_{pd}), 在生长季采用自然干燥法拟合各地点绒毛柃枝条木质部脆弱性曲线, 并计算得到木质部栓塞脆弱性, 测定各地点凌晨和中午枝条的自然栓塞化程度以获取不同地点木质部栓塞的恢复程度; 同时测定了比导率(k_s)和叶比导率(LSC)、气孔导度(G_s)和最大光化学量子效率(F_v/F_m)。研究了不同不透水表面比例下树木栓塞脆弱性(耐旱性)的适应性, 以及耐旱性与其他水力性状之间的相关性。结果表明: 1)不透水表面比例与50%导水率损失对应的水势值(Ψ_{50})显著负相关, 不透水表面比例越高耐旱性越高; 2) Ψ_{50} 与 Ψ_{pd} 及VPD显著相关; 3) k_s 与 Ψ_{50} 间有显著权衡, 但LSC与 Ψ_{50} 相关关系不明显; 4)栓塞修复能力与 Ψ_{pd} 呈正相关关系; 5)处于不同不透水表面比例地区的绒毛柃的 F_v/F_m 无显著差异; 6)随不透水表面比例的增加, 绒毛柃光合速率下降。该研究结果表明, 不透水表面比例是影响绒毛柃耐旱性的关键城市环境指标之一, 不透水表面比例提高导致绒毛柃耐旱性的提高, 同时绒毛柃白天出现的栓塞可以在夜晚进行积极的修复, 这两个特征均说明城市树木对于城市环境表现出水力结构的适应性, 但这种适应性以光合速率下降为代价。该研究结果为快速城市化和全球气候变化场景下北京城市生态系统健康程度、弹性和稳定性评价提供了重要研究数据, 并为决策者制定切实可行的北京城市树木管理策略提供了理论依据。

关键词 归一化建筑指数; 城市树木; 栓塞脆弱性; 水力效率; 气孔导度

王嘉仪, 王襄平, 徐程扬, 夏新莉, 谢宗强, 冯飞, 樊大勇 (2023). 北京市行道树绒毛柃的水力结构对城市不透水表面比例的响应. 植物生态学报, 47, 998-1009. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0091

Response of hydraulic architecture in *Fraxinus velutina* street trees to the percentage of impervious pavement in Beijing

WANG Jia-Yi¹, WANG Xiang-Ping², XU Cheng-Yang¹, XIA Xin-Li³, XIE Zong-Qiang⁴, FENG Fei¹, and FAN Da-Yong^{1*}

¹The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem of State Forestry and Grassland Administration, Research Center for Urban Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ³National Engineering Laboratory of Tree Breeding, College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; and ⁴State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

Abstract

Aims Understanding and quantifying the variability of drought tolerance and the potential driving mechanism in urban trees are critical to the prediction and management of urban ecosystem stability under global climate change. The objectives of this study were: 1) to identify the branch hydraulic traits of trees at urban sites with different percentages of impervious pavements in Beijing, and 2) to investigate if the drought tolerance of urban trees is adapted to urbanization.

Methods The investigated species in the study was *Fraxinus velutina*. This species is widely applied to street planting in Beijing. We selected six sites along the north-south axis of the city with different percentages of impervious pavements as represented by normalized difference built-up index (NDBI). The NDBI and monthly surface temperature at each site were obtained by remote sensing. The bench dehydration technique was used to assess site-specific branch vulnerability to drought-induced xylem cavitation. Net photosynthesis rate, stomatal

收稿日期Received: 2022-03-09 接受日期Accepted: 2022-07-06

基金项目: 国家自然科学基金(32271652)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32271652)。

* 通信作者Corresponding author (dayong73fan@163.com)

conductance, and maximal efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m) were also measured with a photosynthesis instrument.

Important findings The percentage of impervious pavements was positively correlated with the water potential corresponding to 50% loss of hydraulic conductivity (Ψ_{50}), while Ψ_{50} was found to correlate with pre-dawn xylem water potential (Ψ_{pd}) and vapor pressure deficit. A significant trade-off relation was found between specific conductivity and Ψ_{50} , but not between leaf specific conductivity and Ψ_{50} . The embolism repair ability was significantly positively correlated with Ψ_{pd} . The net photosynthetic rate decreased with the increase in percentage of impervious pavement, whereas the F_v/F_m did not show significant difference among sites. The results suggest that the percentage of impervious pavements is one of the key urban environmental indicators affecting the drought tolerance of urban trees. The hydraulic architecture of *F. velutina* showed adaptability to the urban environment in the city. The study not only provides important research data for evaluation of the health, resilience, and stability of the urban ecosystems under the scenarios of rapid urbanization and global climate change, but also a theoretical support for decision-makers to formulate practical and feasible management strategies for street planting in Beijing.

Key words normalized difference built-up index; urban trees; embolism vulnerability; hydraulic efficiency; stomatal conductance

Wang JY, Wang XP, Xu CY, Xia XL, Xie ZQ, Feng F, Fan DY (2023). Response of hydraulic architecture in *Fraxinus velutina* street trees to the percentage of impervious pavement in Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 998-1009. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0091

气候变化和城市化是近些年全球范围内变化最显著的因素,城市生态系统对气候和环境变化的响应模式极具研究价值(Grimm *et al.*, 2008)。城市化通过城市地表和大气之间的相互作用,在区域尺度和全球尺度的气候变化中发挥着重要作用(Oleson *et al.*, 2011)。有研究认为,在全球气候变化的同时,城市化水平提高导致的植被减少及不透水表面比例提高,热岛效应加剧等,可能使得干旱胁迫发生频率和程度增加,但是城市生态系统树木维持水分平衡更加困难,因干旱引起的树木死亡也会影响城市生态系统的健康发展(Savi *et al.*, 2015)。尽管有大量报道全球气候变化下有关自然生态系统植物水力结构适应性方面的研究,但是城市生态系统下树木水力结构如何应对城市复杂环境目前还很少报道。城市生态系统健康程度、弹性和稳定性直接关系到人类福祉,如何缓解城市化给植被带来的负面效应成为了生态学关注的问题(Meineke *et al.*, 2013)。

城市树木在城市生态系统中具有美学、净化环境、改善人类健康和促进经济(Livesley *et al.*, 2016)的功能。城市树木的健康状态直接影响城市生态系统的可持续性。全球气候变化下,干旱胁迫的加剧显著地影响树木生长(Choat *et al.*, 2018)。大量研究表明,干旱胁迫使土壤水势下降,植物输水管道系统产生空穴化,引起木质部水力导度降低,叶片水势下降和气孔关闭,限制了树木的光合作用和生产力,极端干旱情况下木质部灾难性的水力崩塌会导

致树木死亡(Mcdowell, 2011)。干旱期间气孔的关闭还可以使非结构性碳水化合物损失,结合高温一起使碳储备耗竭,这会干扰树木抵御病虫害的防御机制,使树木对病虫害的敏感性增加,最后导致树木病虫害暴发(Roman *et al.*, 2015)。有研究认为,植物通过“再充水”“新增木质部”等栓塞修复机制以恢复水力功能(Bucci *et al.*, 2003)。但是也有部分学者认为这种“再充水”修复效应可能是人为测定错误造成的(Scoffoni & Sack, 2015)。

了解和量化城市树木耐旱性的变异性和潜在的驱动机制对于全球气候变化下的城市生态系统稳定至关重要。有别于自然生态系统,不透水表面比例被认为是城市树木水分生理生态学的核心环境驱动因子(Morgenroth *et al.*, 2013)。有研究认为与自然生态系统相比,城市内部绿色空间减少,不透水表面积增加及热岛效应加剧等城市环境因素,会使得城市树木更容易遭受水分胁迫,从而降低其生长和适合度(Chapman *et al.*, 2017)。与此相反,一些城市生态系统研究表明城市化导致树木生长加速,适合度增加,城市树木并未受到明显的水分胁迫。这种观点的提出源于城市热岛和城区内部密集的高层建筑诱发的上升气流可能引发了一种湿对流导致城市局部降水增加(Han *et al.*, 2014)。显然,有关城市环境下树木如何保持体内水分平衡还没有定论。以上矛盾的报道可能与所选取的不同城市环境指标、不同城市生态系统特点及城市树木管护措施等相关,因

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0091

此仍需更多的实例研究来丰富我们的认识。

在过去的40年里,中国经历了急剧的人口增长和城市土地扩张,北京市区面积从801 km²增长到2452 km²,年增长率为3.7% (Sun *et al.*, 2019)。城市一直被认为是全球气候变化对人类社会影响的关键地点,中国的城市森林生态系统对未来全球气候变化的响应更是人们关注的重点(王叶和延晓东, 2006)。作为世界上仅有的几个超大型城市之一,北京城市化对树木耐旱性的影响研究对于北京城市生态系统健康程度、弹性和稳定性评价具有理论和实践意义。研究城市树木耐旱性对城市强度的响应,可以帮助决策者制定切实可行的城市树木管理策略,确保城市生态系统的稳定性和可持续性。本研究在北京城区设置了6个实验地点,以不透水表面比例为关键城市环境因素,选取了同龄的北京市行道树的代表——绒毛栎(*Fraxinus velutina*)为研究对象,绒毛栎作为北京市常见绿化树种,有较强的固碳释氧能力,平均蒸腾吸热、释水量能力也位列前位。测定城市环境下绒毛栎枝条的水力结构和气体交换指标,研究了城市环境与其水力结构的相关性,探讨了城市环境下树木的水力适应性。本研究主要提出了以下假设: 1)不透水表面比例(用归一化建筑指数

(NDBI)反映)会影响植物水力结构; 2)一定干旱胁迫程度下城市树木水力结构具有适应性。

1 材料和方法

1.1 研究区域自然概况

实验在北京市辖区(39.4°–41.6° N, 115.7°–117.4° E)进行。北京位于暖温带半湿润半干旱季风气候区,降水季节分配很不均匀,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥,春秋短促,年降水量600–650 mm,是华北地区降水最多的地区之一(Kuang *et al.*, 2015)。

1.2 实验材料

本研究以北京市城区范围内较好适应本土环境的典型行道树树种绒毛栎为研究对象,该树种在北京市内及城郊均有广泛分布且为常见的行道树种,在北京的园林绿化中具有非常重要的地位。依据调查的综合环境条件沿着北京南北中轴线从南到北选取6个不同不透水表面比例的地点作为实验点(图1)。

1.3 研究方法

1.3.1 城市化程度及环境指标的提取

空气水汽压亏缺(VPD, kPa)表征大气的实际水



图1 在北京选取的6个实验地点的地理位置分布图(图源高德地图)。ADS, 安定路; LDS, 林大路; LTS, 立汤路; SSS, 顺沙路; WJS, 望京路; XZS, 西直门外大街。

Fig. 1 Geographical distribution map of the six experimental sites in Beijing (source: Amap). ADS, Anding Street; LDS, Linda Street; LTS, Litang Street; SSS, Shunsha Street; WJS, Wangjing Street; XZS, Xizhimen Wai Street.

汽压与饱和水汽压之间的差值, 利用瞬时空气温度(T_i , °C)和空气湿度(RH_i , %)进行计算。其中于7月连续3天12:00同步对6个实验位点的 T_i 和 RH_i 进行测定, 利用干湿温度计重复测量3次记下读数, VPD计算为:

$$VPD = a \cdot \exp\left(\frac{bT_i}{c+T_i}\right)(1-RH_i) \quad (1)$$

式中, $a = 0.611$, $b = 17.502$, $c = 240.97$ 。

NDBI是归一化建筑指数, 多项研究表明NDBI能表征不透水表面比例(黄小中等, 2013)。我们提取了空间分辨率为30 m的Landsat数据(<https://espa.cr.usgs.gov/>), 对数据进行预处理, 依据反射率进行波段运算, 求得NDBI为:

$$NDBI = \frac{R_{SWIR} - R_{NIR}}{R_{SWIR} + R_{NIR}} \quad (2)$$

式中, R_{SWIR} 和 R_{NIR} 分别为Landsat8第6波段和第5波段的光谱反射率。NDBI (< 0)越小, 城市建筑用地面积越少, 即不透水表面比例越少。

在美国NASA官网(<https://ladsweb.modaps.eosdis.nasa.gov/search/>)上下载1 km分辨率的MODIS地表温度数据, 利用遥感图像处理软件进行预处理: 拼接、转格式、重投影和重采样。利用对应样地坐标提取各地点月地表平均温度(T_s , °C):

$$T_s = A_0 + A_1 T_{31} - A_2 T_{32} \quad (3)$$

式中, A_0 、 A_1 、 A_2 为劈窗算法参数, T_{31} 、 T_{32} 是MODIS数据第31和32波段的亮度温度。

1.3.2 最长导管测量

Wheeler等(2013)发现天然林中绒毛栲有较长的导管(约1 m)。2021年6月在林大路采集了5根长2 m以上的绒毛栲枝条, 取样后将采得枝条泡入清水中吸足水分, 将完整枝条与软管相连接, 打开XYL'EM仪(Xyl'Em-Xylem Embolism Meter; Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, France)高压系统进行冲刷, 冲刷时间在30 min以上, 通过剪掉样品最前端观察气泡存在与否, 气泡完全冲刷干净即可进行下一步。将高压系统关闭, 取下样品, 将样品底端连接到低压气泵(6 kPa)上, 并将样品最前端放入水中开始观察。在水下从末端开始以1 cm为间隔用枝条剪剪去枝段(整个过程保证在水下完成), 用放大镜观察直到气泡源源不断出现, 测量剩余样品长度, 加0.5 cm即为最长导管长度。所测绒毛栲最长导管的平均值为(78.5 ± 5.5) cm。

1.3.3 黎明前水势及木质部栓塞脆弱性测定

在5:00–6:00于空气中切割距离枝条末端长度至少超过最长导管两倍的树枝, 每个地点择取朝南面当年生的3根枝条, 剪下后直接用黑色塑料袋包裹, 在30 min内运送到实验室, 使用压力室(1505D; PMS, Albany, USA)测量得到黎明前水势(Ψ_{pd} , MPa), 利用黎明前水势反映对应地点的土壤水势。

用自然干燥法评估树木对干旱诱导的木质部空穴化的脆弱性。所有样地树木脆弱性测量都于2021年7月20日完成, 材料选择来自上层树冠面向南的树冠的外部树枝(1–2年生)取样。在5:00–6:00剪下的枝条(15根以上)用黑色塑料袋进行覆盖, 将切割端留在水中, 并转移到空调实验室(25 °C)。为获得一个比较宽的水势范围, 择选一部分树枝在水下进行二次切割泡入清水中至少10 h, 其余的树枝需要在实验室昏暗的灯光下(光合有效辐射(PAR) $< 10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)边自然干燥边测量(直到测量的导水率下降的百分比(PLC) $> 85\%$)。每根待测枝条装袋至少1 h, 以使木质部压力在整个分枝上平衡, 平衡后从末端方向开始超过一个最大导管长度位置, 切取分支段进行PLC的测量, 测量待测茎段长度(L)。流速使用XYL'EM仪记录。用过滤(0.2 μm)后的10 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ KCl溶液冲洗茎段。在低压(6 kPa)模式下测量初始导水率(K_i , $\text{kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。然后在0.13–0.15 MPa下用KCl溶液冲洗茎段15 min以去除栓塞, 在低压(6 kPa)模式下测量重新饱和状态下样品的最大流速(K_{max} , $\text{kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。栓塞导致的PLC由 K_i 和 K_{max} 求得:

$$\text{PLC} (\%) = 100 \times \frac{K_{\text{max}} - K_i}{K_{\text{max}}} \quad (4)$$

对于各栓塞点所对应的水势(Ψ , MPa), 将采样的叶片被密封在箔片中, 然后在平衡后通过Scholander压力室(PMS Instrument, Corvallis, Oregon, USA)进行测量。利用Weibull函数拟合植物脆弱性曲线(Pammenter & van der Willigen, 1998):

$$\text{PLC} = \frac{100}{1 + \exp(a \times (\Psi - b))} \quad (5)$$

式中, Ψ 为水势, a 是导水率对注入压力或张力(曲线斜率)响应的陡度, b 表示50%导水率损失对应的水势值。系数 a 和系数 b 采用SPSS 10.0中的非线性回归程序进行估计。

通过使用游标卡尺来测量每个枝条的最大(总

横截面)和最小(髓心)直径来确定边材横截面积(茎段边材面积选取茎段中间部位的边材面积或者两端边材面积的平均值),总横截面积减去髓心横截面积即为边材面积(A_s)。利用扫描仪扫描采样叶片,并利用叶面积计算程序Batch Microsoft计算每个叶片样品的面积,相加得到该枝条总叶面积(A_L)。枝条末端的边材面积与该枝条叶面积的比值为胡伯尔值(H_v) (Fan *et al.*, 2011)。

$$H_v = \frac{A_s}{A_L} \quad (6)$$

比导率(k_s , $\text{kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$)和叶比导率(LSC, $\text{kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}$)的计算为:

$$k_s = \frac{K_{\max} \times L}{A_s} \quad (7)$$

$$\text{LSC} = \frac{K_{\max} \times L}{A_L} \quad (8)$$

1.3.4 自然栓塞化的测定

利用当年生绒毛栲枝条测定自然PLC,从面向南的树冠的外部取样。在12:00–13:00之间取样,并利用压力室和XYLEM仪测定得到枝条在对应水势下的PLC以测得每日最小叶水势(Ψ_{\min} , MPa)及其对应水势下的空穴化程度(PLC_{mid} , %)。为了评估栓塞恢复程度,等待过夜后测定次日黎明前(5:00–6:00)水势(Ψ_{pd} , MPa)及对应状态下的空穴化程度(PLC_{pd} , %)。将栓塞修复(ER)简单记为:

$$\text{ER} (\%) = \text{PLC}_{\text{pd}} - \text{PLC}_{\text{mid}} \quad (9)$$

1.3.5 最大光化学效率、净光合速率和气孔导度的测定

在向南面随机选取3–4个当年生完全展开的绒毛栲叶片,测量时 CO_2 浓度(通过 CO_2 小钢瓶控制)设置为 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。采用配备了荧光叶室(LI-6400-40)的LI-6400 XT光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)进行测量,光强设为 $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室的温度控制在 25°C ,空气相对湿度为50%–70%,测定时间为9:00–12:00。记录稳态光合速率条件下的气孔导度(G_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和净光合速率(A , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。记录暗适应30 min后的光系统II (PSII)最大光化学量子产量(F_v/F_m)。

1.4 数据处理

在分析开始之前,数据通过Shapiro-Wilk检验正态分布,并利用Bartlett检验方差齐性。采用最小

显著差异(LSD)多重比较法比较不同位点之间的差异显著性, $p < 0.05$ 表示位点间差异显著。对水力结构性状之间的关系以及环境因子-水力结构性状之间的关系采用Pearson分析。其中对各个地点 Ψ_{50} 间的显著性差异是利用MATLAB 2018b检测95%置信区间是否重叠的方法获得的。

2 结果和分析

2.1 不同不透水表面比例下的环境条件

通过实地调查,我们选择6个环境差异较大的地点。最直观的环境差异为不透水表面比例(用NDBI反映),其中望京路(WJS)、林大路(LDS)和西直门外大街(XZS)三地拥有较小的NDBI (< -0.3),其次为顺沙路(SSS) (-0.219)和安定路(ADS) (-0.180),在立汤路(LTS)升至 -0.123 ,即LTS区域建筑物用地最多,不透水表面比例最大。此外,我们还提取了6个地点生长季4个月(6、7、8、9月)的 T_s ,发现不同地点4个月的 T_s 相差不显著,在6–9月XZS的 T_s 最高为 38.9°C ,WJS的最低为 34.9°C ,其余4地比XZS低 $1\text{--}2^\circ\text{C}$ 。不透水表面可以一定程度地影响VPD及 Ψ_{pd} ,不透水表面比例越高的地点 Ψ_{pd} 相对越低($R^2 = 0.81$, $p = 0.013$),所处区域范围内的VPD越高($R^2 = 0.71$, $p = 0.043$)。LTS和ADS的VPD约为 -1.7 kPa ,比其余4地高 $0.2\text{--}0.6 \text{ kPa}$ 。 Ψ_{pd} 可以一定程度上反映土壤水势(即水分胁迫程度),依据所测得的 Ψ_{pd} 各个地点绒毛栲受水分胁迫程度: $\text{ADS} > \text{LTS} > \text{SSS} > \text{XZS} > \text{LDS} > \text{WJS}$ (表1)。

2.2 不同不透水表面比例下的枝条栓塞脆弱性

图2为自然干燥法测得的6个地点内绒毛栲的木质部栓塞脆弱性曲线,其中 Ψ_{50} 反映了植物木质部栓塞的脆弱性, Ψ_{50} 值越高(趋向于0),植物越易发生栓塞。 Ψ_{50} 在LDS最高为 -0.903 MPa ,在ADS最低为 -1.245 MPa ,6个地点绒毛栲的栓塞脆弱性依次为: $\text{LDS} > \text{WJS} > \text{XZS} > \text{SSS} > \text{LTS} > \text{ADS}$ 。

2.3 城市化强度与植物耐旱性的相关性

图3显示了我们所提取的城市环境参数与植物栓塞脆弱性(耐旱性, Ψ_{50})之间的相关性。经过相关分析发现, NDBI与 Ψ_{50} 之间呈负相关关系,随着不透水表面百分比的增加, Ψ_{50} 逐渐降低(图3A)。VPD与 Ψ_{50} 也呈负相关关系(图3B)。而 Ψ_{pd} 与 Ψ_{50} 呈正相关关系(图3C)。相比之下, T_s 对 Ψ_{50} 没有直接影响(图3D)。

表1 北京6个实验地点绒毛柽的黎明前水势(Ψ_{pd})、月地表平均温度(T_s)、空气水汽压亏缺(VPD)和归一化建筑物指数(NDBI) (平均值 \pm 标准误)

Table 1 Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}), monthly mean surface air temperature (T_s), vapor pressure deficit (VPD), and normalized difference built-up index (NDBI) at the six sites in Beijing (mean \pm SE)

环境指标 Environment indicator	实验地点 Experimental site					
	LDS	WJS	XZS	SSS	LTS	ADS
NDBI	-0.342	-0.343	-0.302	-0.219	-0.123	-0.180
T_s (°C)	37.135 \pm 1.943 ^{ab}	34.861 \pm 1.083 ^b	38.933 \pm 2.077 ^a	37.590 \pm 1.866 ^{ab}	36.044 \pm 0.930 ^{ab}	37.301 \pm 1.757 ^{ab}
VPD (kPa)	1.227 \pm 0.027 ^c	1.107 \pm 0.092 ^d	1.679 \pm 0.039 ^a	1.539 \pm 0.063 ^b	1.701 \pm 0.102 ^a	1.700 \pm 0.014 ^a
Ψ_{pd} (MPa)	-0.665 \pm 0.039 ^a	-0.651 \pm 0.015 ^a	-0.781 \pm 0.027 ^b	-0.845 \pm 0.019 ^c	-0.994 \pm 0.011 ^d	-1.107 \pm 0.022 ^d

不同小写字母表示各位点间差异显著($p < 0.05$)。实验地点同图1。

Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$). Experimental sites see Fig. 1.

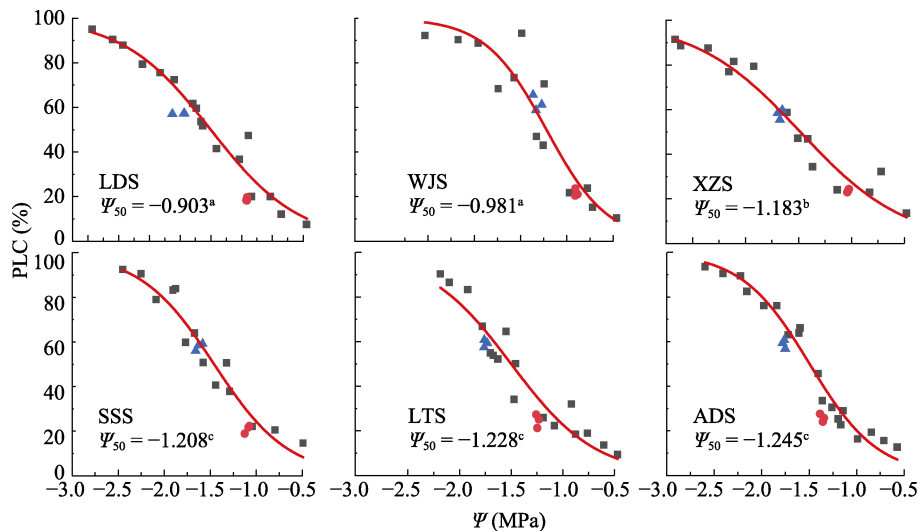


图2 北京6个实验地点绒毛柽的脆弱性曲线。黑色方块, 在实验室中自然干燥过程中所测的绒毛柽枝条导水率损失百分比(PLC)和水势(Ψ)对应点; 红色点, 黎明所测的自然PLC及对应水势; 蓝色三角, 午时所测的自然PLC及对应水势。ADS, 安定路; LDS, 林大路; LTS, 立汤路; SSS, 顺沙路; WJS, 望京路; XZS, 西直门外大街。同图一不同小写字母表示各位点间差异显著($p < 0.05$)。 Ψ_{50} 位点间的差异是采用95%置信区间是否重叠方法获得的。

Fig. 2 Vulnerability curves of *Fraxinus velutina* at the six study sites in Beijing. Black squares, the corresponding point of the percentage loss (PLC) and water potential (Ψ) measured during bench-dehydration of branches in the laboratory; Red circle, natural PLC measured at dawn and their corresponding water potentials; Blue triangle, natural PLC measured at noon and their corresponding water potentials. ADS, Anding Street; LDS, Linda Street; LTS, Litang Street; SSS, Shunsha Street; WJS, Wangjing Street; XZS, Xizhimen Wai Street. Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$). The difference between Ψ_{50} among sites is tested by the 95% CI-overlay method.

2.4 不同不透水表面比例下水分传输效率与安全性之间的关系

LSC和 k_s 均可以反映植物供水能力的强弱, 两个指标最高值均位于LDS, 说明该地点绒毛柽水分传输效率最高, 最低值出现在ADS (图4A、4B)。 k_s 和 Ψ_{50} 呈正相关关系(图5A); LSC与 k_s 呈显著正相关关系, 但与 Ψ_{50} 相关性不显著(图5B)。而 H_v 可以反映向单位叶面积水分供应的边材横截面积, 是植物水力结构适应环境变化的主要决定因子, H_v 越大抗旱性越强, 其中 H_v 的最大值位于LTS (图4C), 但 H_v 和 Ψ_{50} 之间相关性不显著。

2.5 枝条栓塞修复能力与黎明前水势关系

北京6个地点的午间PLC约为60%, 而黎明前自然PLC的变化较大。其中黎明PLC最低的地点出现于WJS, PLC最高的地点出现在ADS, 在WJS的绒毛柽共恢复了40.21%的栓塞, 恢复程度最明显, 在ADS恢复程度降至33.33%。经过分析发现栓塞修复性与 Ψ_{pd} 近似呈正相关关系, 但未达到显著水平(图6)。

2.6 气孔导度、光合速率与最大光化学量子效率

随着水分胁迫加剧, 绒毛柽的 G_s 呈现下降趋势。LDS水分条件较好, G_s 最高达 $0.383 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在LTS降至 $0.138 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。同时各地的 G_s 和LSC

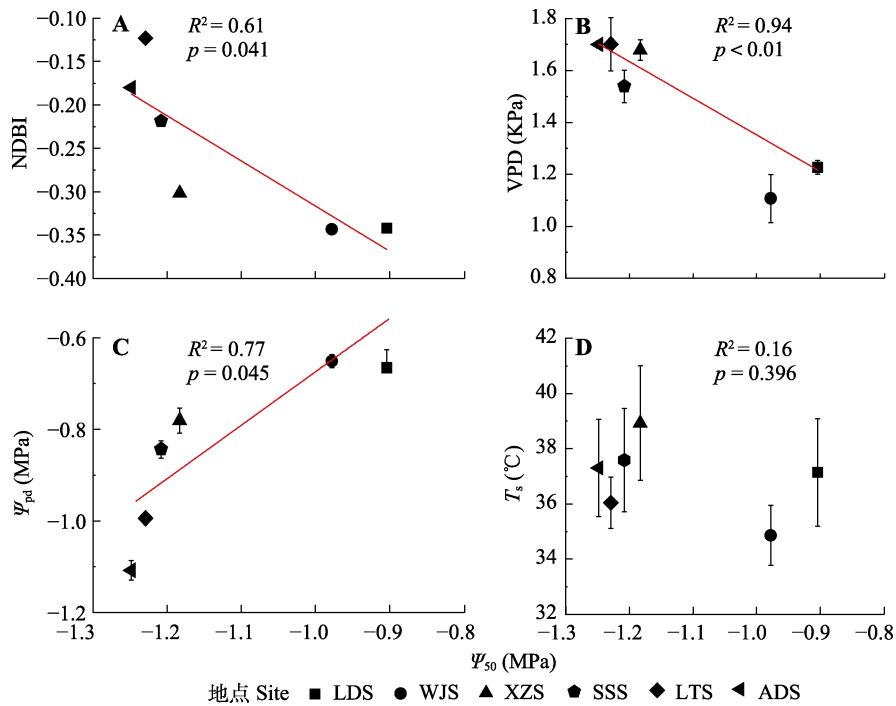


图3 北京6个地点归一化建筑指数(NDBI) (A)、空气水汽压亏缺(VPD) (B)、黎明前水势(Ψ_{pd}) (C)、月地表平均温度(T_s) (D)的平均值与50%导水率损失对应的水势值(Ψ_{50})之间的相关性(平均值 \pm 标准误)。地点同图1。

Fig. 3 Correlations between 50% loss of hydraulic conductivity (Ψ_{50}) and normalized difference built-up index (NDBI) (A), vapor pressure deficit (VPD) (B), pre-dawn leaf water potential (Ψ_{pd}) (C), monthly mean surface air temperature (T_s) (D) at the six study sites in Beijing (mean \pm SE). Site see Fig. 1.

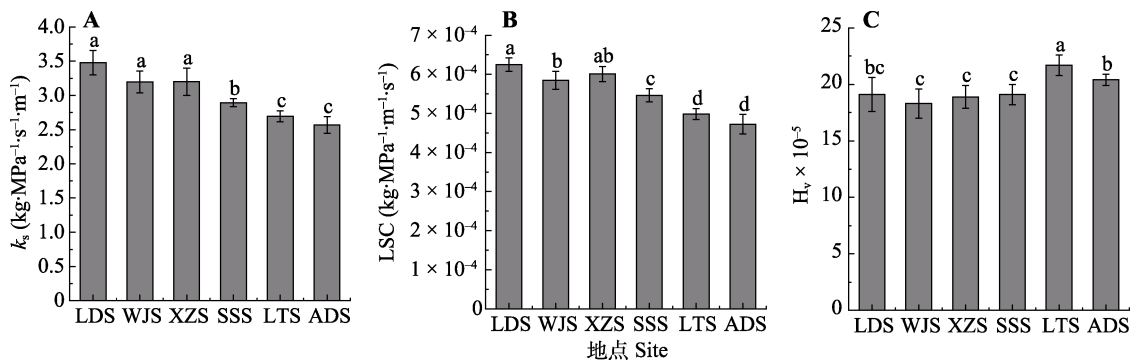


图4 北京6个实验位点绒毛栲的比导率(k_s) (A)、叶比导率(LSC) (B)和胡伯尔值(H_v) (C) (平均值 \pm 标准误)。不同小写字母表示各地点间差异显著($p < 0.05$)。地点同图1。

Fig. 4 Specific conductivity (k_s) (A), leaf specific conductivity (LSC) (B) and Huber values (H_v) (C) of *Fraxinus velutina* measured at the six study sites in Beijing (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$). Site see Fig. 1.

显著相关(图7)。对应6个地点光合速率最高点也出现于LDS ($21.17 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 最低值位于LTS ($14.11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。6个地点的 F_v/F_m 没有显著差异, 实验期间各地点的绒毛栲均处于健康状态, 数值位于0.828 6–0.841 9之间(表2)。

3 讨论

3.1 不透水表面比例与树木耐旱性有密切关系

本研究结果表明, 不透水表面比例与植物抗空

穴化能力(耐旱性)显著正相关(图3A), 因此不透水表面比例是影响树木耐旱性的关键城市环境指标。城市与自然生态系统环境因子最不相同的就是不透水表面比例, 大范围不透水建筑及路面的铺设长时间下可以改变土壤的物理和化学性质, 包括水分含量、温度和pH等(Messenger, 1986)。城市环境中不透水地表覆盖增加会增加城市森林和生态系统的水压力(Iakovoglou *et al.*, 2001), 一方面建筑物及不透水路面积阻碍了雨水下渗, 使得土壤含水量下降

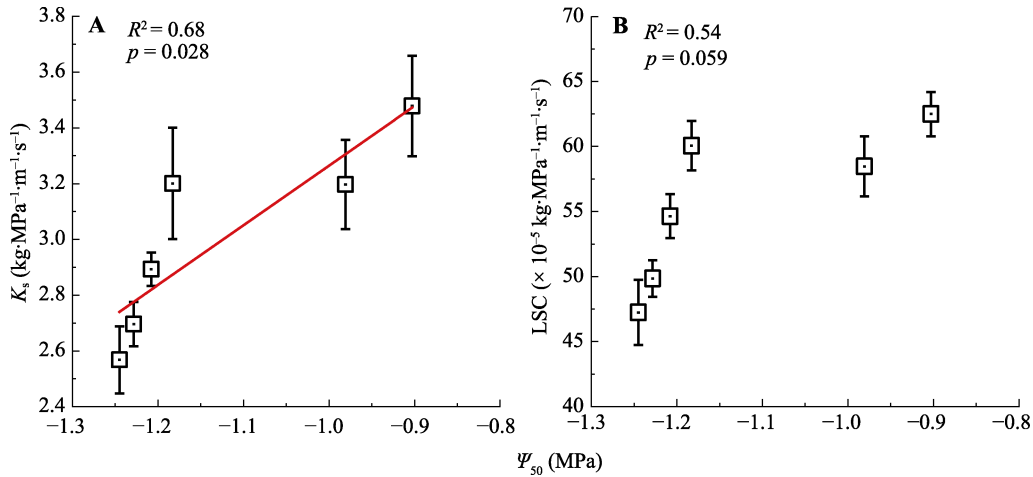


图5 北京6个地点绒毛栎比导率(k_s) (A)、叶比导率(LSC) (B)与50%导水率损失对应的水势值(Ψ_{50})间的相关性(平均值 \pm 标准误)。 Fig. 5 Relationships between specific conductivity (k_s) (A), leaf specific conductivity (LSC) (B) and 50% loss of hydraulic conductivity (Ψ_{50}) in *Fraxinus velutina* at six experimental sites in Beijing (mean \pm SE).

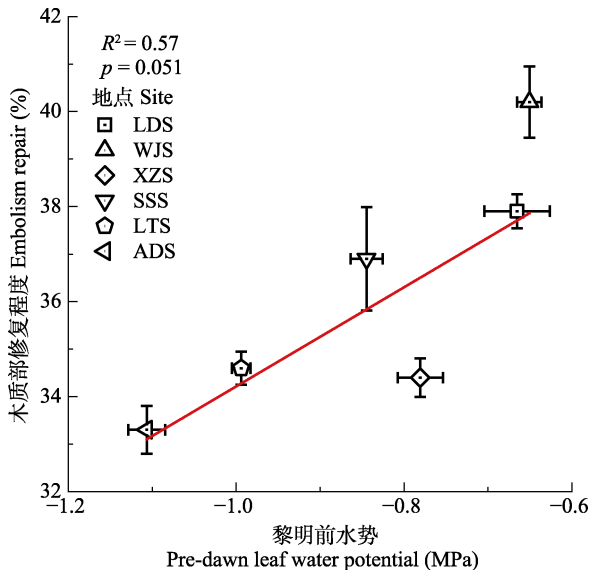


图6 北京6个实验点的黎明前水势与对应位点绒毛栎栓塞修复力之间的相关关系(平均值 \pm 标准误)。地点同图1。 Fig. 6 Correlation between pre-dawn leaf water potential and embolism repair ability of *Fraxinus velutina* at six experimental sites in Beijing (mean \pm SE). Site see Fig. 1.

(表1); 另一方面建筑物及不透水路面压实抑制了行道树根系呼吸, 影响了根系对水分的吸收(Arnfield, 2003)。

在建筑物比例较高的地区往往伴随着较高的VPD和较低的凌晨水势, 可能原因是热辐射的增加导致的气温上升使得VPD增加, 以及地表蒸散的增加和不透水表面的增加使得土壤水势降低。高度城市化导致VPD的升高也是近几十年来最显著的气候变化趋势(Eamus *et al.*, 2013)。随着不透水表面比例的增加, Ψ_{pd} 降低, 以及VPD的升高可能加剧植物

表2 北京6个实验点绒毛栎的气孔导度(G_s)、光系统II (PSII)最大光化学量子产量(F_v/F_m)和净光合速率(A) (平均值 \pm 标准误)。

Table 2 Stomatal conductance (G_s), maximal efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m), and net photosynthesis rate (A) of *Fraxinus velutina* measured at the six experimental sites in Beijing (mean \pm SE)

实验点 Experimental site	G_s (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	F_v/F_m	A (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
LDS	0.383 \pm 0.034 ^a	0.828 6 \pm 0.048 3	21.17 \pm 1.730 ^a
WJS	0.350 \pm 0.016 ^a	0.841 9 \pm 0.027 2	19.66 \pm 1.456 ^{ab}
XZS	0.254 \pm 0.022 ^b	0.839 7 \pm 0.011 5	20.04 \pm 1.174 ^a
SSS	0.181 \pm 0.026 ^c	0.833 4 \pm 0.023 0	17.34 \pm 1.166 ^b
LTS	0.138 \pm 0.023 ^c	0.837 4 \pm 0.035 1	14.11 \pm 1.274 ^c
ADS	0.157 \pm 0.015 ^c	0.826 3 \pm 0.019 4	14.63 \pm 1.334 ^c

不同小写字母表示各实验点间差异显著($p < 0.05$)。实验点同图1。 Different lowercase letters indicate significant differences among sites ($p < 0.05$). Experimental sites see Fig. 1.

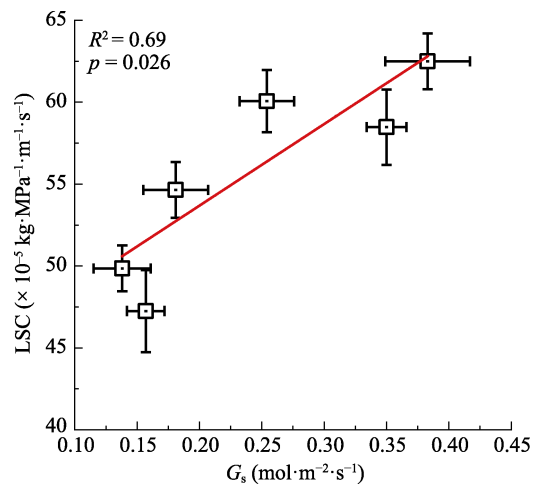


图7 绒毛栎气孔导度(G_s)和叶比导率(LSC)的关系(平均值 \pm 标准误)。 Fig. 7 Relationship between leaf specific conductivity (LSC) and stomatal conductance (G_s) of *Fraxinus velutina* (mean \pm SE).

水分胁迫和相关的死亡风险(Liu *et al.*, 2013)。此外,除了对土壤蒸发的影响外,VPD还通过影响气孔关闭,限制光合作用和碳代谢,制约着水分关系(Eamus *et al.*, 2008)。需要注意的是,在本实验中VPD和 Ψ_{50} 两者相关性极显著可能是由数据点聚集在两端所导致,这可能是由于取样点仅有6个,导致环境差别不够大,需要进一步深入研究。

3.2 绒毛栲水力结构对北京城市环境有适应性

随着不透水表面比例的加剧,土壤水势下降和VPD的上升都说明随着水分胁迫的加剧, Ψ_{50} 随之降低,即绒毛栲的耐旱性增加,与此同时栓塞的修复力有所提升(图6)。空穴化是树木在长期进化过程中形成的一种适应环境的重要生理生态学特征(张硕新等, 2000)。大量基于自然生态系统的研究表明植物的抗旱性除了与物种相关外还受生长环境与气候等因素的影响(Pfautsch *et al.*, 2016),随着环境干旱程度的增加,树木会增加其耐旱性,降低其水力结构的脆弱性,表现出适应性。比如Pockman和Sperry(2000)的研究发现干旱地区生长的同种树木木质部抗栓塞能力明显高于生长在湿润地区的树木。Pritzkow等(2019)的研究也提出树木耐旱性具有种内可塑性,湿润区起源的品种在一定程度干旱胁迫下可以增强其耐旱性。然而在Savi等(2015)于意大利里雅斯特进行的实验中,随着以*Quercus ilex*为中心,半径为25 m的圆形区域不透水表面比例增加,土壤水分和空气水分亏缺均增加,与此同时*Quercus ilex*的木质部栓塞脆弱性也增加,耐旱性降低。这种相悖的结果可以用水力区隔化(segmentation)来解释:意大利实验中4个位点的VPD和凌晨水势与本实验选择的北京相比低得多,说明该地区的水分胁迫非常严重,这与意大利的地中海气候(生长季高温少雨)可能有密切关系。在这种情况下,树木可以通过“区隔化”以应对严重干旱胁迫,植物通过牺牲部分枝条来保证主干和其他枝条的水分平衡,出现末端枝条木质部栓塞脆弱性加剧的现象(Johnson *et al.*, 2016),同时其所测定的 F_v/F_m 降低到0.8以下,出现明显的环境胁迫症状。不同城市环境下的树种可能受到的干旱胁迫程度会不一样,树木采取不同的策略以应对干旱胁迫程度不同的城市环境,并且可能与所处地区降雨的季节性密切相关(Liu *et al.*, 2021)。水分胁迫不严重且生长季降雨相对充沛条件下树木会提高其耐旱性,表现出一定的水力结构适应性。

自然条件下所测得的各地点绒毛栲午间PLC和次日黎明前PLC之间存在显著差异,表明绒毛栲在昼夜间存在栓塞修复现象。本研究表明修复能力与凌晨水势有相关关系,凌晨水势越高,修复能力也越强。有关于树木木质部的栓塞修复多存在争议,最初部分学者认为栓塞的修复只能在木质部压力为正或稍负的情况下出现(Holbrook *et al.*, 2001),但是一些研究者提出在树木导管发生了空穴化后,树体可以通过夜间的水分补充,使空穴化的导管恢复导水性(孙青等, 2007),Salleo等(1996)的实验中木质部处于-0.101 MPa水势时,经过一夜对应的栓塞木质部恢复了输水能力;申卫军等(2000)的实验中榛(*Corylus heterophylla*)和榆树(*Ulmus pumila*)的水势分别为-0.34 MPa和-0.60 MPa,在这种情况下导水率经过不同时间后均能恢复至原先的90%,其中白榆经过一夜便可以完全恢复;相关文献中也有实验证明小直径树枝的导水率从清晨开始损失,但经过一夜可以恢复(Christman *et al.*, 2012); Klein等(2013)对侧柏(*Platycladus orientalis*)和松树(*Pinus* spp.)水力结构进行研究也发现了栓塞的形成和恢复的现象,并且栓塞修复能力的强弱一定程度上与凌晨水势大小及 Ψ_{50} 相关。然而有关于栓塞机制的途径有不同猜测,但多位学者均在相关实验中表明植物的确存在一种栓塞修复机制,并与植物栓塞脆弱性一起调节干旱胁迫状态下植物的正常生长发育(Brodersen & McElrone, 2013),综合本实验结果我们认为,当木质部压力为负值时栓塞也可能修复,修复的能力随凌晨水势增加而增加。

3.3 水分传输效率与安全性的权衡

植物叶和枝条通过形成的不同形态结构和水分运输供给策略对干旱胁迫进行响应(Pratt & Jacobsen, 2017)。其中 k_s 和LSC可以分别反映出树木输水系统的效率,实验结果表明随着水分条件变差,绒毛栲对应茎段和单位叶面积的供水情况均变差,单位有效面积的输水能力降低。刘娟娟(2009)对绒毛栲、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和元宝枫(*Acer truncatum*)进行不同程度干旱处理后也发现 k_s 和LSC都有不同程度下降。前人大量报道了 k_s 、LSC和栓塞脆弱性彼此的相关关系(Gleason *et al.*, 2016)。本研究结果表明, Ψ_{50} 与 k_s 呈正相关关系,反映了种内水分传输效率与安全性的权衡,这与Bucci等(2006)的研究一致。但 Ψ_{50} 却与LSC没有太大的相关性(图

5), 这可能与 H_v 的调节相关。Nardini和Luglio (2014) 综合分析了全球130个木本被子植物叶片水力数据也发现 Ψ_{50} 与基于叶面积水平的水导率没有明显相关性。此外, 叶片水平的水力导度包括叶木质部水力导度(K_x)和木质部外水力导度($K_{out-xylem}$) (罗丹丹等, 2021)。而有研究表明木质部外水力导度对叶水力导度有显著贡献(Scoffuni & Sack, 2015)。

G_s 是衡量植物叶片内 H_2O 和 CO_2 运输阻力的主要参数, 是决定气体交换速率的主要指标(金鹰和王传宽, 2015)。LSC可以很好地反映树木叶片的水分供应状况, 而叶片水分状况的影响会直接体现在光合上(Brodribb & Feild, 2000)。本研究表明LSC与 G_s 有密切关系, 证实了水力信号对气孔导度具有一定的控制作用。这可能是由于输水管道系统的水势降低, 张力信号直接传递给气孔保卫细胞, 导致其关闭气孔(Tardieu, 1998)。当然, 也不排除化学信号与物理信号的共同作用(罗丹丹等, 2019), 值得进一步研究。

本研究表明城市化会导致树木生长受抑制。随着不透水表面比例的增加, 绒毛栲受环境胁迫程度的指标(F_v/F_m)未发现明显变化, 但净光合速率呈下降趋势。大量研究表明, F_v/F_m 可以作为植物是否受环境胁迫的经验指标(Baker, 2008), 如果 F_v/F_m 降到0.75以下表明植物明显受到环境胁迫。许多自然生态系统研究结果表明, 干旱胁迫下水分安全性的上升使得水分传输效率下降, 引起气孔导度的下降, CO_2 扩散阻力增强, 使得光合速率下降, 导致生长缓慢。但是在Saxe等(2001)的研究中城市化会促进城市树木的生长。Imhoff等(2004)的研究也指出城市化会依据城市地理位置和气候等对植被生长产生增强或抑制两种不同影响。出现这种现象的原因可能是在统计植被生长情况时多采用遥感统计(Edmondson *et al.*, 2016)和森林清查(Fang *et al.*, 2001)两种方法, 无论哪种方法都无法排除测量间隔时期人为种植或砍伐的影响。

4 结论

综上所述, 随城市区域内不透水表面比例的增加, 行道树绒毛栲的耐旱性增加。不透水表面比例的上升导致VPD上升和 Ψ_{pd} 下降, 最终对树木水力结构产生影响。在本次实验中随着不透水表面比例升高, 相应昼夜时间尺度上绒毛栲木质部栓塞恢复

能力降低, 光合速率受到了抑制, 但由于6个地点的 F_v/F_m 均大于0.81, 说明目前尚不存在环境胁迫症状, 表明绒毛栲对北京城市环境具有较好的水力结构适应性。同时城市树木的气孔导度对枝条导水率起到了调节作用。本研究结果为快速城市化和全球气候变化场景下北京城市生态系统健康程度、弹性和稳定性评价提供了重要研究数据, 并为决策者制定切实可行的北京城市树木管理策略提供了理论依据, 为保障北京城市生态系统的稳定性和可持续性提供支持。

致谢 感谢北京林业大学新进教师科研启动基金(BLX202011)资助。

参考文献

- Arnfield AJ (2003). Two decades of urban climate research: a review of turbulence, exchanges of energy and water, and the urban heat island. *International Journal of Climatology*, 23, 1-26.
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89-113.
- Brodersen CR, McElrone AJ (2013). Maintenance of xylem network transport capacity: a review of embolism repair in vascular plants. *Frontiers in Plant Science*, 4, 108. DOI: 10.3389/fpls.2013.00108.
- Brodribb TJ, Feild TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1381-1388.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello PI, Villalobos-Vega R, Bustamante M, Miralles-Wilhelm F (2006). Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell & Environment*, 29, 2153-2167.
- Bucci SJ, Scholz FG, Goldstein G, Meinzer FC, Sternberg LDSL (2003). Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1633-1645.
- Chapman S, Watson JEM, Salazar A, Thatcher M, McAlpine CA (2017). The impact of urbanization and climate change on urban temperatures: a systematic review. *Landscape Ecology*, 32, 1921-1935.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531-539.
- Christman MA, Sperry JS, Smith DD (2012). Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a

- ring-porous tree species. *New Phytologist*, 193, 713-720.
- Eamus D, Boulain N, Cleverly J, Breshears DD (2013). Global change-type drought-induced tree mortality: vapor pressure deficit is more important than temperature per se in causing decline in tree health. *Ecology and Evolution*, 3, 2711-2729.
- Eamus D, Taylor DT, Macinnis-Ng CMO, Shanahan S, de Silva L (2008). Comparing model predictions and experimental data for the response of stomatal conductance and guard cell turgor to manipulations of cuticular conductance, leaf-to-air vapour pressure difference and temperature: feedback mechanisms are able to account for all observations. *Plant, Cell & Environment*, 31, 269-277.
- Edmondson JL, Stott I, Davies ZG, Gaston KJ, Leake JR (2016). Soil surface temperatures reveal moderation of the urban heat island effect by trees and shrubs. *Scientific Reports*, 6, 33708. DOI: 10.1038/srep33708.
- Fan DY, Jie SL, Liu CC, Zhang XY, Xu XW, Zhang SR, Xie ZQ (2011). The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area. *Tree Physiology*, 31, 865-877.
- Fang JY, Chen AP, Peng CH, Zhao SQ, Ci LJ (2001). Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, 292, 2320-2322.
- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao KF, Cochard H, Delzon S, Domec JC, Fan ZX, Feild TS, *et al.* (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 209, 123-136.
- Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu J, Bai X, Briggs JM (2008). Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756-760.
- Han JY, Baik JJ, Lee H (2014). Urban impacts on precipitation. *Asia-Pacific Journal of Atmospheric Sciences*, 50, 17-30.
- Holbrook NM, Ahrens ET, Burns MJ, Zwieniecki MA (2001). *In vivo* observation of cavitation and embolism repair using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology*, 126, 27-31.
- Huang XJ, Li JC, Ding F (2013). Extraction of impervious surface extraction information of impervious surface area based on improved NDBI. *Geospatial Information*, 11(5), 63-64. [黄小巾, 李家存, 丁凤 (2013). 基于改进NDBI指数法的不透水面信息提取. 地理空间信息, 11(5), 63-64.]
- Iakovoglou V, Thompson J, Burras L, Kipper R (2001). Factors related to tree growth across urban-rural gradients in the Midwest, USA. *Urban Ecosystems*, 5, 71-85.
- Imhoff ML, Bounoua L, DeFries R, Lawrence WT, Stutzer D, Tucker CJ, Ricketts T (2004). The consequences of urban land transformation on net primary productivity in the United States. *Remote Sensing of Environment*, 89, 434-443.
- Jin Y, Wang CK (2015). Trade-offs between plant leaf hydraulic and economic traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1021-1032. [金鹰, 王传宽 (2015). 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. 植物生态学报, 39, 1021-1032.]
- Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Jordan-Meille L, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec JC (2016). A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology*, 36, 983-993.
- Klein T, Shpringer I, Fikler B, Elbaz G, Cohen S, Yakir D (2013). Relationships between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. *Forest Ecology and Management*, 302, 34-42.
- Kuang WH, Liu Y, Dou YY, Chi WF, Chen GS, Gao CF, Yang TR, Liu JY, Zhang RH (2015). What are hot and what are not in an urban landscape: quantifying and explaining the land surface temperature pattern in Beijing, China. *Landscape Ecology*, 30, 357-373.
- Liu H, Ye Q, Gleason SM, He P, Yin D (2021). Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: climatic seasonality matters. *New Phytologist*, 229, 1440-1452.
- Liu HY, Williams AP, Allen CD, Guo DL, Wu XC, Anenkhonov OA, Liang EY, Sandanov DV, Yin Y, Qi ZH, Badmaeva NK (2013). Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia. *Global Change Biology*, 19, 2500-2510.
- Liu JJ (2009). *Influences of Elevated CO₂ Concentration and Drought Stress on Water Transport of Tree Species*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. 10-181. [刘娟娟 (2009). CO₂浓度升高与干旱胁迫对苗木水分运输的影响. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京. 10-181.]
- Livesley SJ, McPherson GM, Calfapietra C (2016). 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*, 45, 119-124.
- Luo DD, Wang CK, Jin Y (2019). Stomatal regulation of plants in response to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 30, 4333-4343. [罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2019). 植物应对干旱胁迫的气孔调节. 应用生态学报, 30, 4333-4343.]
- Luo DD, Wang CK, Jin Y (2021). Response mechanisms of hydraulic systems of woody plants to drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 925-941. [罗丹丹, 王传宽, 金鹰 (2021). 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制. 植物生态学报, 45, 925-941.]
- McDowell NG (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155, 1051-1059.
- Meineke EK, Dunn RR, Sexton JO, Frank SD (2013). Urban warming drives insect pest abundance on street trees. *PLoS*

- ONE, 8, e59687. DOI: 10.1371/journal.pone.0059687.
- Messenger S (1986). Alkaline runoff, soil pH and white oak manganese deficiency. *Tree Physiology*, 2, 317-325.
- Morgenroth J, Buchan G, Scharenbroch BC. (2013). Below-ground effects of porous pavements—Soil moisture and chemical properties. *Ecological Engineering*, 51, 221-228.
- Nardini A, Luglio J (2014). Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28, 810-818.
- Oleson KW, Bonan GB, Feddema J, Jackson T (2011). An examination of urban heat island characteristics in a global climate model. *International Journal of Climatology*, 31, 1848-1865.
- Pammenter NW, van der Willigen C (1998). A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 18, 589-593.
- Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, Smith R, Macfarlane C, Tjoelker MG, Reich PB, Adams MA, Adams MA (2016). Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecology Letters*, 19, 240-248.
- Pockman WT, Sperry JS (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *American Journal of Botany*, 87, 1287-1299.
- Pratt RB, Jacobsen AL (2017). Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment*, 40, 897-913.
- Pritzkow C, Williamson V, Szota C, Trouvé R, Arndt SK (2019). Phenotypic plasticity and genetic adaptation of functional traits influences intra-specific variation in hydraulic efficiency and safety. *Tree Physiology*, 40, 215-229.
- Roman DT, Novick KA, Brzostek ER, Dragoni D, Rahman F, Phillips RP (2015). The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. *Oecologia*, 179, 641-654.
- Salleo S, Gullo MAL, Paoli D, Zippo M (1996). Xylem recovery from cavitation-induced embolism in young plants of *Laurus nobilis*: a possible mechanism. *New Phytologist*, 132, 47-56.
- Savi T, Bertuzzi S, Branca S, Tretiach M, Nardini A (2015). Drought-induced xylem cavitation and hydraulic deterioration: risk factors for urban trees under climate change? *New Phytologist*, 205, 1106-1116.
- Saxe H, Cannell MGR, Johnsen Ø, Ryan MG, Vourlitis G (2001). Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, 149, 369-399.
- Scoffoni C, Sack L (2015). Are leaves ‘freewheelin’? Testing for a wheeler-type effect in leaf xylem hydraulic decline. *Plant, Cell & Environment*, 38, 534-543.
- Shen WJ, Peng SL, Zhang SX (2000). Studies on the xylem draught-tolerant characteristics of three draught-tolerant tree species. *Chinese Journal of Ecology*, 19, 1-6. [申卫军, 彭少麟, 张硕新 (2000). 三个耐旱树种木质部栓塞化的脆弱性及其恢复能力. 生态学杂志, 19, 1-6.]
- Sun Q, Guo R, Shen FY, Gao RF, Shen YB (2007). Discussion on the embolism repairing in xylem of woody plants. *Journal of Beijing Forestry University*, 29(5), 94-98. [孙青, 郭锐, 沈繁宜, 高荣孚, 沈应柏 (2007). 木本植物木质部栓塞修复机制的探讨. 北京林业大学学报, 29(5), 94-98.]
- Sun Y, Xie S, Zhao S (2019). Valuing urban green spaces in mitigating climate change: a city-wide estimate of aboveground carbon stored in urban green spaces of China’s capital. *Global Change Biology*, 25, 1717-1732.
- Tardieu F (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49, 419-432.
- Wang Y, Yan XD (2006). The response of the forest ecosystem in China to global climate change. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 30, 1009-1018. [王叶, 延晓冬 (2006). 全球气候变化对中国森林生态系统的影响. 大气科学, 30, 1009-1018.]
- Wheeler JK, Huggett BA, Tofte AN, Rockwell FE, Holbrook NM (2013). Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1938-1949.
- Zhang SX, Shen WJ, Zhang YY (2000). Ecophysiological effect of xylem embolism in six tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 788-794. [张硕新, 申卫军, 张远迎 (2000). 六种木本植物木质部栓塞化生理生态效应的研究. 生态学报, 20, 788-794.]

责任编辑: 张守仁 责任编辑: 李 敏