

doi : 10. 16473/j. cnki. xblykx1972. 2019. 01. 017

元谋干热河谷桉树人工林内坡柳 叶片功能性状的变化*

余娇娥¹, 司宏敏¹, 吴雪涛¹, 马筱¹, 曹建新², 张光飞¹, 苏文华¹, 周睿¹

(1. 云南大学 生态学与地植物学研究所, 云南 昆明 650500; 2. 云南省林业科学院, 云南 昆明 650201)

摘要: 干热河谷是我国西南地区的典型脆弱区, 过去开展了种植桉树林为主的植被恢复, 但其生态效应评价研究较少。本研究以元谋干热河谷本地典型物种坡柳为研究对象, 在人工桉树林和自然群落 2 个不同类型的群落中, 测量了坡柳的比叶面积 (SLA) 和叶片饱和水分亏缺 (WSD) 等 9 项植物功能性状指数以及土壤水分含量的差异。结果表明: (1) WSD、LRWC、LDMC、LMP 等功能性状指标以及土壤水分含量都表征出在人工桉树林的生境更加干旱; (2) 桉树林下坡柳的 LA、LT 以及 SLA 增大, LD 减小, 这些指标的增大并不利于物种耐受干旱环境。本研究表明, 生长于人工桉树林下坡柳的生境更加干旱, 且产生了不耐旱的性状, 对其生长极其不利。

关键词: 干热河谷; 植物功能性状; 河谷型萨瓦纳; 桉树; 坡柳; 不耐旱性状

中图分类号: S 718. 3 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-8246 (2019) 01-0100-06

Functional Traits of *Dodonaea viscosa* Leaf under Eucalyptus Platation in Dry Hot Valley of Yuanmou County

YU Jiao-e¹, SI Hong-min¹, WU Xue-tao¹, MA Xiao¹, CAO Jian-xin²,
ZHANG Guang-fei¹, SU Wen-hua¹, ZHOU Rui¹

(1. Institute of Ecology and Geobotany Yunnan University, Kunming Yunnan 650500, P. R. China;

2. Yunnan Academy of Forestry, Kunming Yunnan 650201, P. R. China)

Abstract: Dry-hot valley is a typical fragile area in southwestern China. Although vegetation restoration has been carried out in eucalyptus forests in the past, there are few studies on the evaluation of its ecological effects. In this study, a typical native species of *Dodonaea viscosa* in the dry hot valley of Yuanmou was studied. In 2 different Eucalyptus communities which were artificial type and natural type, 9 plant functional traits such as the specific leaf area (SLA) and the water saturation deficit (WSD) and the difference in soil water content were measured. The result showed that: (1) Functional traits such as WSD, LRWC, LDMC, LMP, and soil water content all indicated that the habitat of artificial eucalyptus forests was more arid; (2) Under the eucalyptus forest, LA, LT and SLA increased, while LD decreased. These indexes were not conducive for species tolerance to arid environment. This study indicated that the habitat of *D. viscosa* under artificial Eucalyptus forest was becoming arid and the plant showed a drought-resistant trait which is unfavorable for its growth.

Key words: dry-hot valley; plant functional traits; savanna of valley type; *Eucalyptus*; *Dodonaea viscosa*; drought-resistant trait

* 收稿日期: 2018-06-24

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31260111)。

第一作者简介: 余娇娥 (1994-), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: 1034277404@qq.com

通讯作者简介: 周睿 (1978-), 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: zhour@ynu.edu.cn

干热河谷是我国西南地区典型的生态脆弱区^[1]，该区水热矛盾突出，气候炎热干燥，生态环境非常脆弱，典型植被为呈稀树草地外貌的河谷型萨瓦纳（Savanna of valley type）^[2]。多年来，干热河谷的植被恢复以现有的起源于受人为干扰的原生森林植被或以局部地区种植林木生长状况为依据，一直以造林为主，旨在恢复或部分恢复森林植被^[3]。因此品种多样、生长速度快、耐干旱、耐瘦瘠、适应性广，且用途广泛的桉树成为干热河谷造林的首选^[4]。目前，元谋干热河谷地区现有的人工生态林90%以上都是桉树林^[5]。但一些学者也提出桉树在生长过程中需要消耗大量的水分，包括地表水和地下水，造成林地和周边土地的干旱^[6-8]，引起土地沙漠化等^[9]。目前，该地区还在大量地进行以桉树为主的植树造林工程，而桉树的种植是否会造成生境更加干旱还尚不明确。

植物功能性状是指对植物体定植、存活、生长和死亡存在潜在显著影响的一系列植物属性，且这些属性能够单独或联合指示生态系统对环境变化的响应，并且能够对生态系统过程产生强烈影响^[10-11]。在干旱、半干旱生态系统中，水分是影响植物分布和生长的最主要的环境限制因子，水分状况及水分生理特征影响着植物的形态建成和生理生化过程，限制植物存活、生长和分布^[12-14]。植物体内水分状况在一定程度上反映了植物与环境之间的水分关系，尤其是在自然环境中，可以反映出植物对外界干旱胁迫的抵御及适应能力^[15]。Tardieu提出了叶片的功能性状决定了水分的流失，即叶片与耐旱性能密切相关^[16]。比叶面积（Specific leaf area，SLA）能很好的反映植物对周围环境的适应特征^[17-18]；植物的叶片相对含水量（Relative leaf water content，LRWC）、叶密度（Leaf density，LD）、叶干物质含量（Leaf dry matter content，LDMC）、叶片水势（Leaf water potential，LWP）、饱和亏缺（Water saturation deficit，WSD）等也均与其抗旱应对策略有关^[19-24]。如果在干热河谷中种植桉树会引起生境旱化，原生的坡柳（*Dodonaea viscosa*）叶片与水分相关的功能性状就应该发生变化。本研究以元谋干热河谷人工桉树林和自然植被2种不同生境中的典型物种坡柳为研究对象，测定其与水分相关的功能性状值，探讨桉树种植的生态效应，为该地区的生态恢复提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点为元谋干热河谷，位于金沙江流域干热亚区^[25]，地理位置为25°31′-6°07′N，101°36′-102°07′E，是金沙江干热河谷的典型区域。属南亚热带干季风气候，该区年均降雨量为613.8mm，全年干湿季分明，雨季（5-10月）降雨量为611.3mm，占年降雨量的92%，年均蒸发量为3911.2mm，是降雨量的6.2倍，年均相对湿度53%，年均干旱指数2.8，年平均气温为21.9℃，≥10℃的年积温8003℃，年日照时数2670.4h，最热月（5月）均温为27.1℃，最冷月（12月）均温为14.9℃，基本无霜，其气候与稀树草原（Savanna）气候相似^[26]。其基带土壤为燥红土，另有变性土、薄层土及紫色土。元谋干热河谷的典型自然植被之一是以坡柳+黄茅（*Heteropogon contortus*）灌草丛为主^[2]。在该类群落的一些地段，人工种植赤桉（*Eucalyptus camaldulensis*）。目前，赤桉树高在5±2m之间，胸径在8±5cm之间，每100m²有18±5株。

1.2 植物样本的采集

本研究选择元谋干热河谷的2017年旱季（4月）进行，在干热河谷典型区域海拔1300m处分别设置4-8个10m×10m自然群落样地以及人工桉树林样地。根据Pérez-Harguindeguy等人^[27]的植物功能性状采集手册进行采样。每个样地内的坡柳随机采集至少10株阳面且没有遮阴的带有叶片的枝条，并从每株中选取3片无明显病虫害、完全展开的当年生叶片装入塑料自封袋内，然后放入便携式冷藏箱保存，带回室内测定。

采样当天用精度为0.001g的电子秤、0.01mm的厚度仪和叶面积仪（LT-3000A）分别测定叶片鲜质量、厚度（Leaf thickness，LT）和面积（Leaf area，LA）。称取鲜重后，用蒸馏水浸泡5h，取出后擦干样品表面水分，然后立即称饱和鲜重。随后将叶片放置在70℃烘箱烘至恒质量称量干重。叶水势（LWP）采用露点水势仪进行测定。叶片干物质含量（LDMC）是叶片干质量与鲜质量之比（kg/m³）；比叶面积（SLA）是新鲜叶片的叶面积与叶片干质量的比值（cm²/g）；比叶重（SLW）是叶片单位体积的重量，为叶干重与叶面积的比值（g/m²）；叶组织密度（LD）是比叶质量（叶片干质量/新鲜叶片的叶面积）与叶片厚度的比值

(kg/m^3)；叶片相对含水量 (LRWC) 为叶鲜重与叶干重的差比上叶饱和吸水重与叶干重的差；水分饱和和亏缺 (WSD) 为 1 减去 LRWC^[28]。

1.3 土壤样本的采集

每个样方内设置 3 个取样点，每个取样点在 50cm 处取 1 个样。取样之后先称其鲜重，然后放置烘箱内 105℃ 烘干至衡重后称其干重。土壤含水量% = (鲜重-干重) / 干重

1.4 统计分析

采用 SPSS 11.0、Origin 2015 及 WPS 软件对数据进行统计分析并作图，利用 SPSS 11.0 软件进行 95% 水平单因素方差 (ANOVA) 分析，并用箱式

图 (箱体由中位数、25%、75% 组成，误差条表示 10% 和 90%，其余为异常值进行展示 (显著性标准, $P < 0.05$ 为显著, $P < 0.01$ 为极显著)。

2 结果与分析

2.1 种植桉树对坡柳功能性状的影响

自然坡柳群落和人工桉树林中坡柳叶片的 SLA、LT 和 LA 均具有极显著差异 ($P = 0.00 < 0.01$)，且均呈现出自然群落中的性状值极显著低于人工桉树林中的性状值 (图 1a, b, e)。人工种植桉树后，坡柳叶片变得更大和更厚。

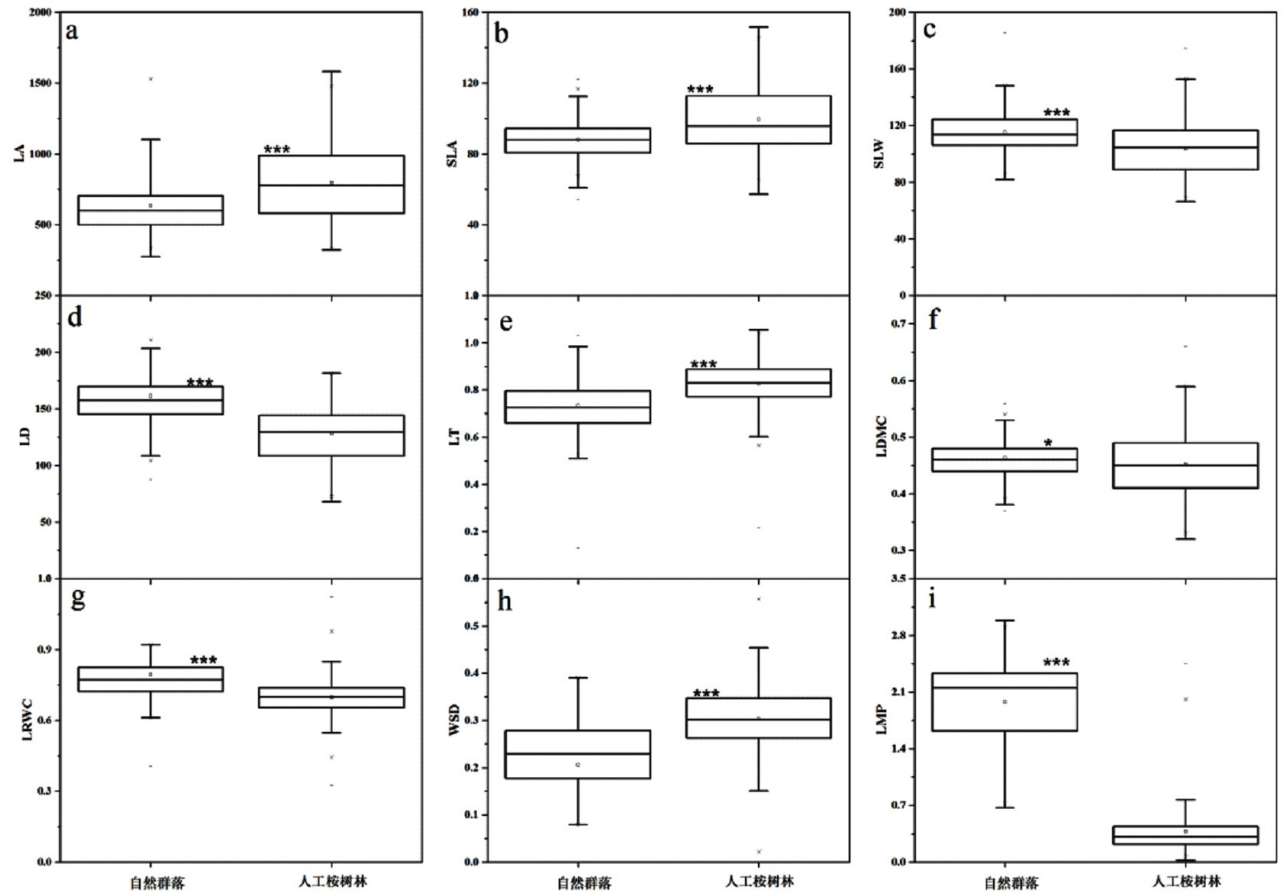


图 1 各性状在不同生境条件下的比较

注: *** 表示 $P < 0.001$; ** 表示 $P < 0.01$; * 表示 $P < 0.05$

Fig. 1 Comparison of various traits under different habitat conditions

自然坡柳群落和桉树人工林中的坡柳叶片的 SLW、LD 和 LMP 也具有极显著差异 ($P = 0.00 < 0.01$)，自然群落坡柳显著高于人工桉树林群落 (图 1c, d, i)。两种群落的 LDMC 也具有显著差异 ($P = 0.014 < 0.05$)，自然群落坡柳的 LDMC 高于人工桉树林群落 (图 1f)。人工种植桉树后，坡柳叶

片建成投资低，含水量低以及旱季叶片水势低。

LRWC 和 WSD 具有极显著差异 ($P = 0.00 < 0.01$)，自然群落坡柳的 WSD 低而 LRWC 高，人工桉树林群落 WSD 高而 LRWC 低 (图 1g, h)。人工种植桉树后，坡柳叶片的渗透调节能力以及抗旱性能降低。

2.2 功能性状的主成分分析

主成分分析将植物的 9 个功能性状分为 2 个主成分。由表 1 可知，第 1 主成分的特征值为 6.015，贡献率为 66.830%。第 2 主成分的特征值

为 1.373，贡献率为 15.253%。前 2 个主成分的累积贡献率达到 82.083%。因此前 2 个主成分足以代表原始因子所代表的大部分信息。

表 1 总方差解释

Tab. 1 The explained total variance

成分	初始特征值			提取载荷平方和		
	总计	方差百分比	累积/%	总计	方差百分比	累积/%
1	6.015	66.830	66.830	6.015	66.830	66.830
2	1.373	15.253	82.083	1.373	15.253	82.083
3	0.828	9.198	91.281			
4	0.575	6.385	97.666			
5	0.122	1.355	99.021			
6	0.062	0.685	99.706			
7	0.025	0.273	99.980			
8	0.002	0.020	100.000			
9	6.626E-18	7.363E-17	100.000			

综合总方差解释和主成分分析后的成分荷载矩阵（表 1-表 2），可见第一主成分贡献率最高 66.830%，其主要综合了叶厚度、叶片相对水含量、饱和水分亏缺以及叶水势。第二主成分则主要综合了叶面积、比叶面积、比叶重、叶密度和叶干物质含量。

表 2 主成分分析旋转后的成分荷载矩阵

Tab. 2 Rotated component matrix of PCA (principal component analysis)

	成分	
	1	2
叶厚度	0.655	-0.549
叶面积	0.537	-0.636
比叶面积	0.474	-0.816
比叶重	-0.401	0.842
叶密度	-0.507	0.799
叶片相对水含量	-0.962	0.131
饱和水分亏缺	0.962	-0.131
叶干物质含量	0.148	0.723
叶水势	-0.855	0.387

由主成分分析的 9 个与水分相关性状综合来看，自然群落与人工桉树林群落的坡柳被明显划分为两类适应响应类群（图 2）。人工桉树林的 6 个样地均落在了第一主成分的正向区域，表明叶厚度、饱和水分亏缺相对较高，但叶片相对含水量以

及叶水势低。即，生境更加旱化，而植物的抗旱能力更低；而自然群落的 7 个样地大部分落在了第二主成分的正向区域，表明比叶重、叶密度及叶干物质含量相对较高，叶面积与比叶面积低。即，生境旱化程度低，且植物产生了更加抗旱的能力。

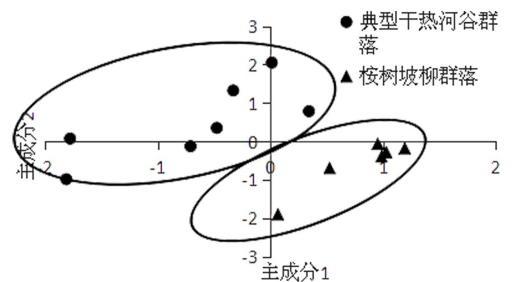


图 2 主成分分析第一主成分、第二主成分得分图

Fig. 2 PCA score for PC1 and PC2

2.3 元谋干热河谷有无桉树种植对土壤水分含量的影响

土壤水分是影响植物生长发育的主要因子，也是决定植被地理分布和限制作物生长产量的主要因素。当植物耗水大于吸水时，植物内部会发生水分亏缺，过度水分亏缺会使正常生理活动受到干扰^[29]。由表 3 可知，坡柳林地自然群落与人工桉树林之间的土壤水分有极显著差异 ($P=0.00<0.01$)，表现为典型干热河谷自然群落的土壤水分含量极显著高于人工桉树林的土壤水分含量（图 3）。

表3 元谋干热河谷有无桉树种植对土壤水分含量的影响

Tab. 3 Influence of planting *Eucalyptus* on soil water content in Yuanmou Dry-hot Valley

	平方和	自由度	均方	F	显著性
组间	0.012	1	0.012	13.857	0.000
组内	0.098	112	0.001		
总计	0.110	113			

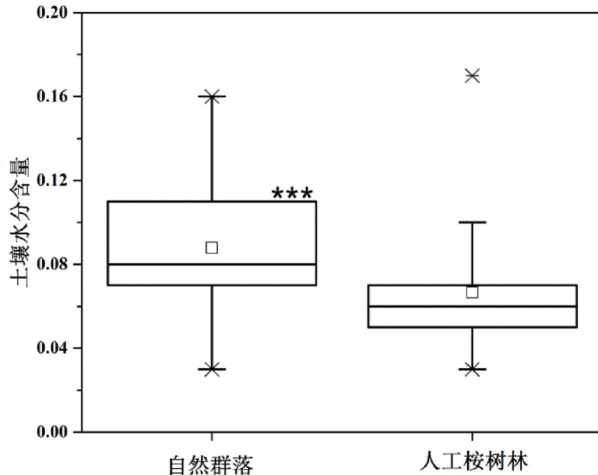


图3 元谋干热河谷有无桉树种植土壤水分含量的差异

Fig. 3 Differences in soil water content of *Eucalyptus* Plantation in Yuanmou Dry-hot Valley

3 结论与讨论

植物能够对干旱胁迫产生适应性，叶片相对含水量以及水分饱和亏缺反映在水分不足和高温作用下，植物绿色组织在蒸腾时对耗水的补充程度和恢复能力的差异。植物 LRWC 是植物耐旱性的重要生理指标之一，可以直观地反映植物的抗脱水性，LRWC 越高，抗脱水性就越强，LRWC 较高的叶片有较高的渗透调节功能和较强的抗旱性^[20]。同时，植物的 LRWC 可以反映植物的水分亏缺，只要叶片 LRWC 小于 100%，都可以认为存在着水分亏缺。在干旱环境中植物普遍存在着水分亏缺，不同植物在同样干旱条件下水分亏缺程度相差很大^[30]。WSD 高而 LRWC 低的物种较不抗旱，反之则更抗旱^[22]；LDMC 表征了叶片在自然状态下的含水量状况^[31]；LWP 是衡量植物水分状况的重要指标之一，它的高低表明植物从土壤或相邻细胞中吸收水分以确保其进行生理活动的的能力，低 LWP 是植物对干旱胁迫的一种适应，有利于植物从土壤吸收水分，增强植物抗旱性^[14,23]。在本研究中通过 WSD、LRWC、LDMC、LMP 等功能性状指标以及土壤水

分含量都表征出在人工桉树林中生长的坡柳产生了更加抗旱的性状，即人工桉树林的生境更加干旱。

通常情况下，干旱和半干旱地区生长的植物叶片通常表现为小而厚，且 SLA 较小^[32]，LD 变大^[33]。低 SLA 植物投资较高，能够适应干旱和光强环境^[34]，高 LD 则是资源有效保护对策对资源相对匮乏的生境有利^[33]。种植桉树后尽管生境更加旱化，但坡柳叶片的 SLA 没有变小，而是变大；LD 没有变高，而是变低。这种状况可能是由于种植桉树生境旱化的同时，桉树生长形成的遮阴，使生长在桉树林下的坡柳 LA、LT 以及 SLA 增大，LD 变低。LA 和 LT 以及 SLA 增大叶片能获得更多光量子，适应桉树遮阴的环境，但 LA、LT 以及 SLA 增大叶片水分散失增加。种植桉树后一方面生境更加旱化，另一方面植物叶片失水增加，植物更加不易维持水分平衡。种植桉树后，林下环境面临光照和土壤水分资源匮乏。叶片高 SLA 和低 LD 是植物在资源相对丰富的环境中才采用的高速生长对策。这会大大降低植株对胁迫的耐受和抵抗能力。

王克勤等人提出为了保护生态防护功能，应降低桉树种植密度^[35]；赵琳等人认为云南干热河谷采取的人工植被恢复措施所遵循的原则是以恢复生态植被为主，而不应片面强调经济用途成林成材^[36-37]，本研究结果支持这一观点。本研究中的 WSD、LRWC、LDMC 和 LMP 等功能性状指标以及土壤水分含量都表明人工桉树林生境比自然群落更为干旱，但 LT、LA、SLA、SLW 和 LD 指标则表征出坡柳耐旱性减弱。一方面，人工桉树林的生境更加干旱，但另一方面生长在人工桉树林中的本地优势物种却产生了更加不耐旱的性质。因此，认为桉树在干热河谷地区的种植对生境水分平衡和生物多样性是十分不利的。人工种植桉树林会造成本地地区的生境更加干旱，且对本地物种造成威胁，破坏原有的生态环境。

参考文献：

- [1] 张荣祖. 横断山区干旱河谷[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [2] 金振洲, 欧晓昆, 周跃. 云南元谋干热河谷植被概况[J]. 植物生态学报, 1987, 11(4): 308-317.
- [3] 费世民, 王鹏, 陈秀明, 等. 论干热河谷植被恢复过程中的适度造林技术[J]. 四川林业科技, 2003, 24(3): 13-22.
- [4] 林义辉. 广东省桉树人工林生态问题评价[J]. 林业与环境科学, 2001, 17(4): 32-36.
- [5] 王克勤, 陈奇伯. 金沙江干热河谷人工生态林的林

分环境分析[J]. 中国水土保持科学, 2003, 1(1): 74-79.

[6] Tang C Q, Hou X, Gao K, *et al.* Man-Made versus Natural Forests in Mid-Yunnan, Southwestern China: Plant diversity and initial data on water and soil conservation[J]. Mountain Research & Development, 2007, 27(3): 242-249.

[7] 高洁, 刘成康, 张尚云. 元谋干热河谷主要造林植物的耐旱性评估[J]. 西南林学院学报, 1997, 17(2): 19-24.

[8] 苏贻攀. 桉树连栽对土壤养分含量的影响及应对措施[J]. 福建林业科技, 2016, 43(2): 206-211.

[9] 石忠强, 蒋云东, 周志忠, 等. 云南桉树研究现状和存在的问题[J]. 西部林业科学, 2015, 44(1): 152-156.

[10] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.

[11] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.

[12] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers[J]. Annual Review of Ecology & Systematics, 1973, 4(1): 25-51.

[13] Haase P, Pugnaire F I, Clark S C, *et al.* Environmental control of canopy dynamics and photosynthetic rate in the evergreen tussock grass *stipa tenacissima*[J]. Plant Ecology, 1999, 145(2): 327-339.

[14] Raich J W, Rastetter E B, Melillo J M, *et al.* Potential net primary productivity in south america: Application of a global model[J]. Ecological Applications, 1991, 1(4): 399-429.

[15] 刘家琼, 蒲锦春, 刘新民. 我国沙漠中部地区主要不同生态类型植物的水分关系和旱生结构比较研究[J]. 植物学报, 1987, 29(6): 100-111+135-136.

[16] Tardieu O. Plant tolerance to water deficit: physical limits and possibilities for progress [J]. Comptes rendus - Géoscience, 2005, 337(1): 57-67.

[17] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content[J]. Functional Ecology, 2001, 15(5): 688-695.

[18] 张晶, 左小安. 科尔沁沙地典型草地植物功能性状及其相互关系[J]. 干旱区研究, 2018, 35(1): 137-143.

[19] Bruno H P Rosado, Carlos A, Stephen S O, *et al.* Changes in plant functional traits and water use in Atlantic rain-forest: evidence of conservative water use in spatio-temporal scales[J]. Trees, 2016, 30(1): 47-61.

[20] Fontana V, Kohler M, Niedrist G, *et al.* Decomposing the land-use specific response of plant functional traits along environmental gradients. [J]. Science of the Total Environment, 2017, s 599-600: 750-759.

[21] Lopez-Iglesias B, Villar R, Poorter L. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species[J]. Acta Oecologica, 2014, 56(56): 10-18.

[22] 周海燕. 中国东北科尔沁沙地两种建群植物的抗旱机理[J]. 植物研究, 2002, 22(1): 51-55.

[23] 李昆, 曾觉民, 赵虹. 金沙江干热河谷造林树种游离脯氨酸含量与抗旱性关系[J]. 林业科学研究, 1999, 12(1): 103-107.

[24] 刘美珍, 蒋高明, 李永庚, 等. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征[J]. 生态学报, 2004, 24(7): 1465-1471.

[25] 何毓蓉, 张丹, 张映翠, 等. 金沙江干热河谷区云南土壤退化过程研究[J]. 水土保持学报, 1999, 5(4): 1-5.

[26] Ratnam J, Tomlinson K W, Rasquinha D N, *et al.* Savannas of Asia: antiquity, biogeography, and an uncertain future [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 2016, 371(1703): 1-11.

[27] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2013, 61(3): 167-234.

[28] 罗芳芳, 周睿, 苏文华, 等. 干旱对滇中高原典型植物含水量的影响[J]. 安徽农业科学, 2012, 40(26): 12745-12747.

[29] 曹响, 王国祥. 土壤水分含量对菖蒲 (*Acorus calamus*) 萌发及幼苗生长发育的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1748-1755.

[30] 李善家, 苏培玺, 张海娜, 等. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系[J]. 植物生理学报, 2013, 49(2): 153-160.

[31] 张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(1): 40-44.

[32] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H, *et al.* Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate[J]. Global Ecology & Biogeography, 2005, 14(5): 411-421.

[33] 苏文华, 施展, 杨波, 等. 滇石栎沿纬度梯度叶片功能性状的种内变化[J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(3): 309-317.

[34] Westoby M, Falster D S, Moles A T, *et al.* Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species[J]. Annual Review of Ecology & Systematics, 2002, 33(1): 125-159.

[35] 王克勤, 郭逢春, 贺庭荣, 等. 金沙江干热河谷人工赤桉林群落结构[J]. 中国水土保持科学, 2004, 2(4): 37-41.

[36] 赵琳, 郎南军, 郑科, 等. 云南干热河谷退化生态系统植被恢复影响因子的特征分析[J]. 西部林业科学, 2009, 38(3): 39-44.

[37] 谢飞, 闫倩倩, 郭星, 等. 白龙江干旱河谷5种灌木抗旱性评价及分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38(8): 51-56.