

DOI: 10.20103/j.stxb.202209242725

关家欣, 李小琴, 张明伟, 解李娜, 何鹏, 马成仓. 沿干旱梯度小叶锦鸡儿灌丛化对草本植物叶片矿质元素浓度及地上生物量累积的影响. 生态学报, 2023, 43(19): 8047-8056.

Guan J X, Li X Q, Zhang M W, Xie L N, He P, Ma C C. Effects of *Caragana microphylla* encroachment on mineral element concentrations in leaves and aboveground biomass accumulation of herbaceous plants along an aridity gradient. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(19): 8047-8056.

沿干旱梯度小叶锦鸡儿灌丛化对草本植物叶片矿质元素浓度及地上生物量累积的影响

关家欣, 李小琴, 张明伟, 解李娜, 何 鹏*, 马成仓

天津师范大学生命科学学院, 天津 300387

摘要: 草原灌丛化通过改变物种之间的相互作用深刻影响着群落的结构和功能。然而, 当前有关灌木如何影响不同功能群草本植物对矿质元素吸收和累积的研究仍明显不足。在内蒙古草原沿干旱梯度选取了 4 个研究地点, 对比分析了小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla*) 灌丛斑块内和斑块外群落中禾草和非禾草功能群植物叶中矿质元素浓度以及地上生物量生产的差异, 旨在阐明干旱和灌木对群落草本植物叶元素累积的影响, 揭示灌草间相互作用的元素利用特征及其随干旱梯度的变化。结果显示: 1) 随干旱加剧, 灌丛斑块内的非禾草功能群植物地上生物量保持恒定, 但叶中的 K、Ca、Mg、Fe、Mn 和 Cu 元素浓度显著增加 ($P < 0.05$)。该结果表明群落中的非禾草功能群植物通过提高叶中的矿质元素水平来抵御和适应干旱胁迫。2) 随干旱加剧, 灌丛对非禾草功能群植物地上生物量, 叶中 Ca、Fe、Cu 和 Zn, 禾草功能群植物叶中的 P 的累积影响从负 ($R_{II} < 0$) 或中性 ($R_{II} = 0$) 转变为正效应 ($R_{II} > 0$)。该结果与胁迫梯度假说相符, 表明灌木对草本植物的促进效应随干旱胁迫加剧而增加。3) 灌丛的“沃岛”效应是驱动灌木对草本植物元素累积正效应的主要机制。研究结果揭示了锦鸡儿属灌木的促进效应在维持内蒙古干旱、半干旱草原群落植物物种共存和生态系统功能稳定中的重要性。

关键词: 干旱胁迫; 灌丛化草原; 胁迫梯度假说; 种间相互作用; 叶片功能性状

Effects of *Caragana microphylla* encroachment on mineral element concentrations in leaves and aboveground biomass accumulation of herbaceous plants along an aridity gradient

GUAN Jiaxin, LI Xiaoqin, ZHANG Mingwei, XIE Lina, HE Peng*, MA Chengcang

College of Life Science, Tianjin Normal University, Tianjin 300387, China

Abstract: Shrub encroachment in grasslands profoundly affects the structure and function of communities by altering species interactions. However, current research about the influences of shrubs on the uptake and accumulation of the mineral elements in herbaceous vegetation is still obviously insufficient. We selected four study sites along an aridity gradient in the Inner Mongolia grassland, and compared and analyzed the differences in leaf mineral element concentrations and aboveground biomass production of grasses and forbs outside and inside canopies of *Caragana microphylla* shrub patches. We aimed to clarify the effects of drought and shrubs on leaf element accumulation of herbaceous plants in communities, and revealed the interactions between shrubs and herbs with respect to utilization characteristics and corresponding variations along the aridity gradient. The results showed that: 1) with the increasing aridity, the aboveground biomass of the forbs inside canopies of shrub patches remained constant, but the K, Ca, Mg, Fe, Mn and Cu concentrations in their leaves

基金项目: 国家自然科学基金 (32001147, 31901140)

收稿日期: 2022-09-24; 网络出版日期: 2023-03-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hepeng8518@163.com

increased significantly ($P < 0.05$). The results indicated that forbs in communities resisted and adapted to drought stress by increasing the levels of mineral elements in their leaves. 2) With the increasing aridity, the effects of shrubs on biomass, leaf Ca, Fe, Cu and Zn accumulation of forbs as well as on leaf P accumulation of herbs shifted from negative ($R_{II} < 0$) and neutral ($R_{II} = 0$) to positive ($R_{II} > 0$). The results were consistent with the stress-gradient hypothesis, suggesting that the facilitation effect of shrubs on herbaceous plants increased with drought stress. 3) The “fertile islands” effect was the main mechanism driving the positive impact of shrubs on the accumulation of elements in herbaceous plants. Our results reveal the importance of the facilitation effect of *Caragana* shrubs in maintaining vegetation species coexistence and ecosystem functioning stability in arid and semiarid grasslands of the Inner Mongolia.

Key Words: drought stress; shrub encroachment; Stress Gradient Hypothesis; interspecific interaction; leaf functional traits

灌丛化是指草原生态系统中以原生灌木为主的木本植物的密度、盖度和生物量增加的现象^[1]。在全球变化背景下,灌丛化已成为干旱和半干旱地区草原退化的主要表现^[2]。近年来,气候干旱显著提高了内蒙古草原以锦鸡儿属(*Caragana*)植物为主的灌丛扩张速率^[3-4],对内蒙古草地生态系统的结构与功能产生显著影响^[5]。灌木的扩增会促进其冠层下方土壤水分和养分的积累,进一步形成“沃岛”^[6]。“沃岛”效应通过改善群落中的湿度、热量和光照等非生物条件而影响草本植物。灌木也作为护卫植物,通过缓解生境胁迫而促进其冠幅下方草本植物的生存、生长与繁殖^[7]。相反,灌木能与草本植物共享和抢夺有限的生境资源而形成竞争关系^[8]。探究干旱、半干旱地区灌草种间相互作用已成为当前生态学关注的热点之一。

物种间的相互作用主要包括正效应(促进)、负效应(竞争)和中性效应。传统生态学理论普遍把种间竞争视作制约群落物种共存的主要生物驱动因素。随着研究深入,种间促进效应逐渐被广泛接受^[9]。更为重要的是,研究发现,物种间正效应的强度和重要性会随着环境胁迫程度的加剧而显著增加,即胁迫梯度假说(Stress Gradient Hypothesis SGH)^[10]。SGH自提出以来,有效地预测和揭示了各类生态系统中种间相互作用随环境胁迫梯度的变化规律及其发生机制。在干旱、半干旱地区,解析灌木和草本植物相互作用沿水分梯度的演变已成为验证SGH假说最为普遍的方法之一^[11]。当前,灌木促进效应的研究主要是围绕着灌木对草本植物多样性、密度、生物量、存活率和繁殖率等性状^[12-14]。有关灌木如何影响草本植物对必需矿质元素吸收和累积过程的研究还相对匮乏。

灌丛化过程将对区域生物地球化学循环产生显著影响^[15]。一方面,灌丛扩张促使土壤元素由灌丛间裸地向灌木冠层下方富集^[16-17],灌木对凋落物的截获和自身根系分泌物积累也会显著提升土壤有机质和速效养分的含量。另一方面,灌丛斑块内的土壤微生物多样性和土壤酶活性通常显著高于灌丛斑块外^[18],因此灌木的存在会直接或间接影响到土壤养分的存储与周转。综上所述,在日趋干旱的背景下,草原灌丛化的加剧深刻改变了生态系统的元素平衡和循环,灌木和草本植物相互作用也会随之发生转变。值得注意的是,以往学者主要关注灌木对草本植物碳、氮元素吸收的影响^[19-20],而对其它重要的植物必需矿质元素,例如磷(P)、钾(K)、钙(Ca)、镁(Mg)、铁(Fe)、锰(Mn)、铜(Cu)和锌(Zn)元素的关注明显不足。这些大量和微量矿质元素已被证实会通过控制气孔功能、参与酶的合成和调控光合机制等一系列生理过程来影响植物应对干旱胁迫的适应和耐受能力^[21]。由于不同草本功能群对环境变化的适应策略往往存在差异^[22],因此在遭受干旱胁迫时对生境资源的利用方式也会不同。为了验证这个推论,需要从元素分配和累积角度,探究随干旱程度变化灌木对不同草本功能群植被的影响。研究结果能为SGH假说的普适性提供实践证据,同时也能揭示干旱、半干旱草原灌木和草本植物的共存机制。

基于以上背景,我们在内蒙古草原沿自然干旱梯度选取了4个小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛斑块草地为研究对象,对比了灌丛斑块外和灌丛斑块内群落中禾草和非禾草两个功能群植物叶片矿质元素含量和地上生物量的差异,试图回答以下两个科学问题:1)沿环境梯度,群落草本植物的叶矿质元素含量和地上

生物量如何变化? 2) 灌丛化对群落禾草和非禾草功能群植物叶片矿质元素含量和地上生物量的累积效应是否存在差异?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

在内蒙古草原干旱、半干旱区,选取西乌珠穆沁旗、锡林浩特、苏尼特右旗和苏尼特左旗 4 个研究地点(42°21'00"—44°36'50"N, 112°56'39"—117°38'53"E)开展实地调查和采样工作(表 1)。其中,西乌珠穆沁旗具备典型的温带大陆性气候特征,年均温为 2.42℃,年均降雨量为 354mm;锡林浩特属中温带半干旱大陆性气候,年均温为 3.72℃,年均降雨量为 301mm;苏尼特右旗具有典型的干旱性大陆性气候特征,年均温为 6.23℃,年均降雨量为 220mm;苏尼特左旗属半干旱大陆性气候,年均温为 4.66℃,年均降雨量为 173mm。因此,4 个取样地点的气候特征为从最东北点(西乌珠穆沁旗)向最西南点(苏尼特左旗)干旱程度逐渐加剧。

在 4 个研究地点中,灌木群落均以小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam.)为主。其中,西乌珠穆沁旗和锡林浩特位于典型草原,优势物种为羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.)、冰草(*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.)和大针茅(*Stipa grandis* P. Smirn.)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng)等。苏尼特右旗和苏尼特左旗位于荒漠草原,优势物种为冰草(*Agropyron cristatum* (L.) Gaertn.)、克氏针茅(*Stipa capillata* L.)、多根葱(*Allium polyrhizum* Turcz. Ex Regel)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica* (Roshev.) Ohwi)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集

2020 年 7 月下旬,在 4 个研究地点选取人类活动干扰较轻且地势平坦的区域建立一个 100m×100m 的采样样地。在每个样地内,随机设置 6 个 5m×5m 的灌木大样方,样方内包含植株健壮,个体大小一致的锦鸡儿灌木一株,测量其高度和直径。在灌木的冠层正下方设置 1 个 50cm×50cm 的草本样方(灌丛斑块内)。同样,在距离每个灌木大样方外缘 2m 距离以上配对设置一个尺寸一致(0.25m²)的草本样方(灌丛斑块外)。设置灌丛斑块外的草本样方时,我们确保了该斑块只受目标灌木的影响,不存在邻近其它灌木的干扰。随后,分别对每个灌丛斑块内和灌丛斑块外进行 6 组重复并对草本样方开展调查取样工作。记录样方内的物种组成、多度、高度和密度。齐地剪取样方内的所有物种,按照禾草(Grasses)和非禾草(Forbs)功能群分类并保存。将植物样品带回实验室后在 105℃ 条件下杀青 30min,随后 65℃ 烘干至恒重,称量干重。随后,取一定量烘干样品用球磨机研磨以用于元素的测定。

1.2.2 化学指标测定

采用钼锑抗分光光度法对植物叶全磷进行测定;采用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS)法测定钾、钙、镁、铁、锰、铜、锌含量。

1.2.3 干旱指数计算

样点的气象数据来源于内蒙古气象站(<http://nm.cma.gov.cn>)(表 1)。每个地点的干旱程度用生长季(当年 3—9 月)的平均水分平衡指数(Climatic Water Balance, CWB₃₋₉)指示^[23]。具体公式为生长季月平均降水量减去月平均潜在蒸散量,其中月潜在蒸散量通过彭曼公式(Penman-Monteith)计算求得。在本研究中,4 个沿样带自东北向西南分布的样点,其 CWB₃₋₉ 值逐渐减少,由 -21.25 到 -37.60,表明干旱程度逐渐加剧(表 1)。

1.3 数据处理与统计分析

采用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验干旱程度与灌丛以及二者交互效应对两个草本功能群叶片矿质元素含量和地上生物量的影响。

采用相对相互作用指数(Relative Interaction Index; RII)评估灌木对禾草和非禾草功能群矿质元素的影响;

$$RII = (X_s - X_o) / (X_s + X_o)$$

式中, X_s 和 X_o 分别表示灌丛斑块内和灌丛斑块外指标数值。RII 的值介于 -1—1 之间; $RII > 0$ 或 < 0 或 $= 0$ 分别表示灌木的存在对群落内草本植物指标具有正效应或负效应或中性效应。采用线性回归分析检验各指标 RII 值沿干旱梯度的变化规律。所有数据在统计分析前进行了正态性和方差齐性检验。采用 SPSS IBM 20 软件进行回归分析,并用 Origin 2019 软件作图。

表 1 研究地点地理和气候条件

Table 1 Geographical and climatic conditions of the research site

地点 Site	经度/(°) Longitude	纬度/(°) Latitude	海拔/m Altitude	年均降水 Mean annual precipitation/ mm	年均气温 Mean annual temperature/ °C	灌木高度 Shrub height/cm	水平衡 指数 CWB ₃₋₉ Climatic water balance ₃₋₉	禾草功能群 Grasses	非禾草功能群 Forbs
西乌珠穆沁旗	117°38'53"	44°36'50"	1024	354	2.42	51.17	-21.25	羊草,大针茅,糙隐子草等	黄囊墓草,冷蒿等
锡林浩特	115°53'19"	43°56'10"	1059	301	3.72	45.56	-27.83	羊草,大针茅,糙隐子草等	黄囊墓草,冷蒿等
苏尼特右旗	112°56'39"	42°21'00"	1144	220	6.23	29.00	-35.92	羊草,冰草,克氏针茅等	黄囊墓草,多根葱,蒺藜等
苏尼特左旗	113°37'32"	43°48'59"	1059	173	4.66	21.50	-37.60	羊草,克氏针茅,无芒隐子草等	黄囊墓草,多根葱,蒙古韭等

2 结果与分析

2.1 干旱和灌丛对草本植物叶矿质元素含量和地上生物量的影响

生长季干旱程度(CWB₃₋₉)和灌丛对群落中禾草功能群植物叶片大量元素 K、Ca、Mg 和微量元素 Mn、Cu 含量具有显著影响($P < 0.05$),而且二者具有显著交互效应($P < 0.05$);禾草叶片中的 Fe 含量仅受干旱程度的影响,P 和 Zn 含量受灌丛和干旱与灌丛交互效应的显著影响($P < 0.05$)。群落中非禾草功能群植物叶片中的 Ca 元素含量受干旱、灌丛以及二者交互效应的显著影响($P < 0.05$),K 和 Mg 元素含量受干旱和灌丛的显著影响;非禾草的 P、Fe、Mn 和 Cu 元素的含量仅受生长季干旱程度的影响,而 Zn 元素不受任何因子的影响。群落中禾草功能群植物的地上生物量仅受生长季干旱程度的影响,而非禾草功能群的地上生物量受干旱程度和干旱与灌丛交互效应的影响(表 2)。

表 2 干旱程度和灌丛对不同草本功能群叶矿质元素含量及地上生物量影响的方差分析结果

Table 2 ANOVA analysis of the effects of drought degree and shrubland on leaf nutrient content and aboveground biomass in different herbaceous functional groups

处理 Control	大量元素 Macroelement				微量元素 Microelement				地上生物量 Aboveground biomass
	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn	
禾草功能群 Grasses									
CWB ₃₋₉	2.80 ^{ns}	8.10 ^{**}	10.34 ^{**}	14.66 ^{**}	52.24 ^{**}	132.93 ^{**}	30.24 ^{**}	2.82 ^{ns}	15.24 ^{**}
灌丛 Shrubland	8.45 ^{**}	27.91 ^{**}	8.78 ^{**}	17.30 ^{**}	0.21 ^{ns}	15.28 ^{**}	4.12 [*]	4.54 [*]	0.16 ^{ns}
CWB ₃₋₉ ×灌丛	3.58 [*]	9.24 ^{**}	5.46 ^{**}	6.34 ^{**}	0.78 ^{ns}	10.04 ^{**}	4.01 [*]	3.76 [*]	0.56 ^{ns}
非禾草功能群 Forbs									
CWB ₃₋₉	4.96 ^{**}	8.48 ^{**}	38.80 ^{**}	12.44 ^{**}	46.57 ^{**}	30.03 ^{**}	6.51 ^{**}	1.72 ^{ns}	3.71 [*]
灌丛 Shrubland	0.34 ^{ns}	4.83 [*]	6.24 [*]	5.45 [*]	0.13 ^{ns}	2.20 ^{ns}	1.72 ^{ns}	0.81 ^{ns}	0.17 ^{ns}
CWB ₃₋₉ ×灌丛	0.53 ^{ns}	1.28 ^{ns}	16.33 ^{**}	2.58 ^{ns}	1.15 ^{ns}	0.32 ^{ns}	0.98 ^{ns}	2.45 ^{ns}	2.94 [*]

CWB₃₋₉: 生长季干旱程度 Drought degree in growing season; 表中数据为 F 值; ** : $P < 0.01$; * : $P < 0.05$; ns : $P > 0.05$

2.2 沿干旱梯度群落草本植物叶大量和微量矿质元素含量的变化

随干旱缓解(即 CWB₃₋₉ 值递增),灌丛斑块内、外禾草功能群叶 Mg 含量和灌丛斑块内禾草叶 P、K、Ca 含

量显著递减 ($P < 0.05$); 灌丛斑块内、外非禾草功能群叶 K、Ca、Mg 含量与 CWB_{3-9} 值呈现显著负相关关系 ($P < 0.05$, 图 1)。灌丛斑块内、外群落中草本植物叶微量元素 (除 Zn 之外) 含量随干旱梯度显著变化 ($P < 0.05$); 随 CWB_{3-9} 值递增, 灌丛斑块内、外禾草功能群叶 Fe、Mn、Cu 含量显著递减 ($P < 0.05$), 同样斑块内、外非禾草功能群叶 Mn 含量和斑块内非禾草功能群叶 Fe、Cu 含量显著递减 ($P < 0.05$, 图 2)。

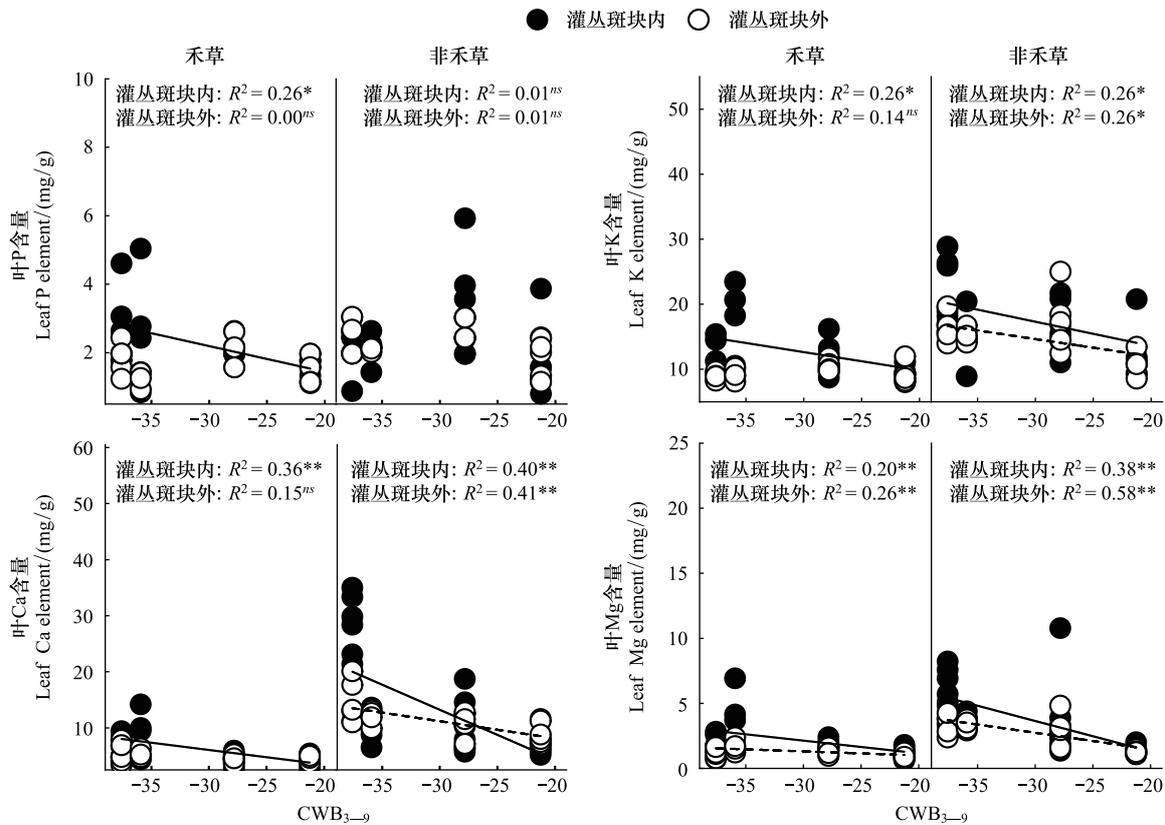


图 1 禾草和非禾草功能群物种叶片大量元素浓度与干旱程度回归分析

Fig. 1 Regression analysis between leaf abundance and drought degree in grasses and forbs species

实线表示灌丛斑块内草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析; 虚线表示灌丛斑块外草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析; CWB_{3-9} : 生长季干旱程度 Drought degree in growing season; P: 磷 Phosphorus; K: 钾 Potassium; Ca: 钙 Calcium; Mg: 镁 Magnesium

2.3 沿干旱梯度群落草本植物地上生物量的变化

随 CWB_{3-9} 值递增, 灌丛斑块内、外禾草功能群生物量和斑块外非禾草功能群生物量显著递增 ($P < 0.05$), 而灌丛斑块内非禾草功能群的生物量保持相对恒定 ($P > 0.05$, 图 3)。

2.4 灌木对群落草本植物叶矿质元素及地上生物量累积的促进效应沿着干旱梯度的变化

随 CWB_{3-9} 值递增, 灌木对群落内草本植物叶元素含量累积的促进效应逐渐减弱; 具体表现在, 禾草功能群的 RII_{-P} 值由干旱地区 (苏尼特左旗, $CWB_{3-9} = -37.60$) 大于 0 逐渐变化为湿润地区 (西乌珠穆沁旗) 的等于 0, 表明随干旱缓解锦鸡儿灌木对禾草功能群叶片 P 含量的累积从促进转变为中性效应。非禾草功能群的 RII_{-Ca} 、 RII_{-Fe} 、 RII_{-Cu} 和 RII_{-Zn} 值由相对干旱地区 (苏尼特左旗) 大于 0 逐渐变化为湿润地区 (西乌珠穆沁旗) 的小于 0, 表明随干旱缓解, 锦鸡儿灌木对非禾草功能群叶片微量元素的累积由促进向抑制作用转变 (图 4)。随 CWB_{3-9} 的增加, 非禾草功能群的 $RII_{-地上生物量}$ 由正值转变为负值, 表明随干旱的缓解, 灌木对非禾草生物量由促进效应向抑制效应转变 (图 5)。

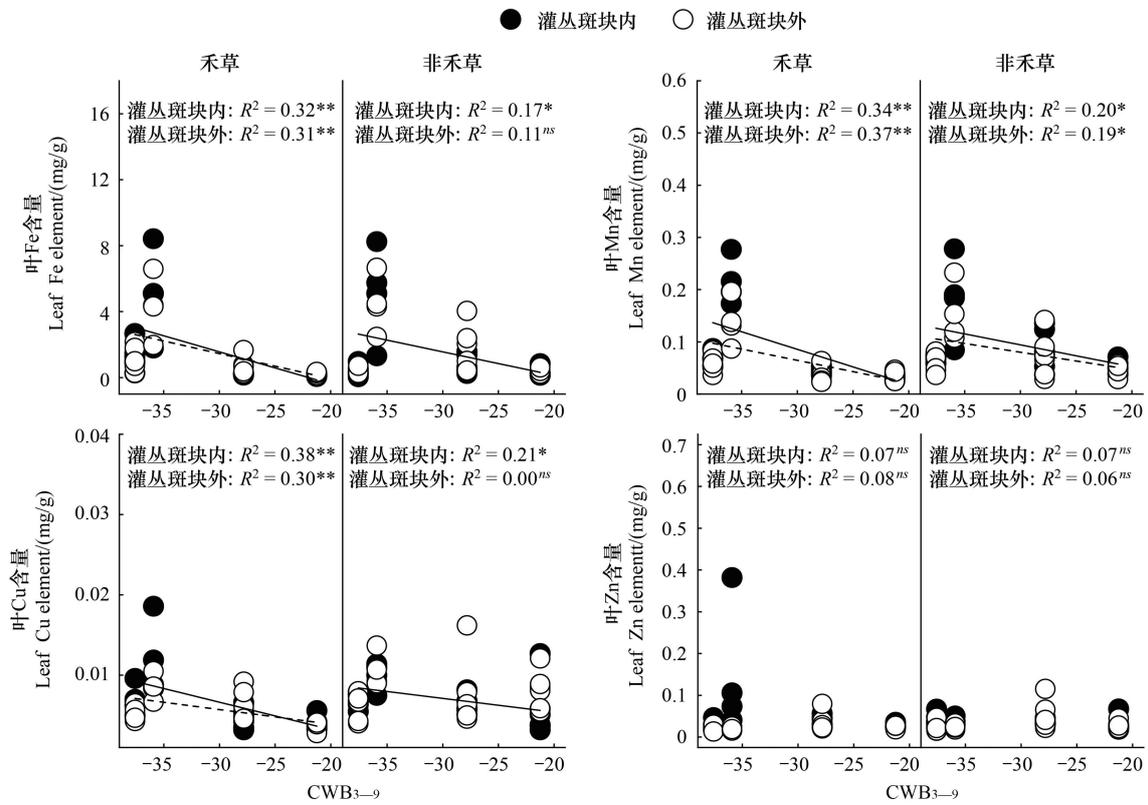


图2 禾草和非禾草功能群物种叶片微量元素浓度与干旱程度回归分析

Fig.2 Regression analysis between leaf trace element concentration and drought degree in grasses and forbs species

实线表示灌丛斑块内草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析;虚线表示灌丛斑块外草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析;Fe: 铁 Ferrum; Mn: 锰 Manganese; Cu: 铜 Cuprum; Zn: 锌 Zinc

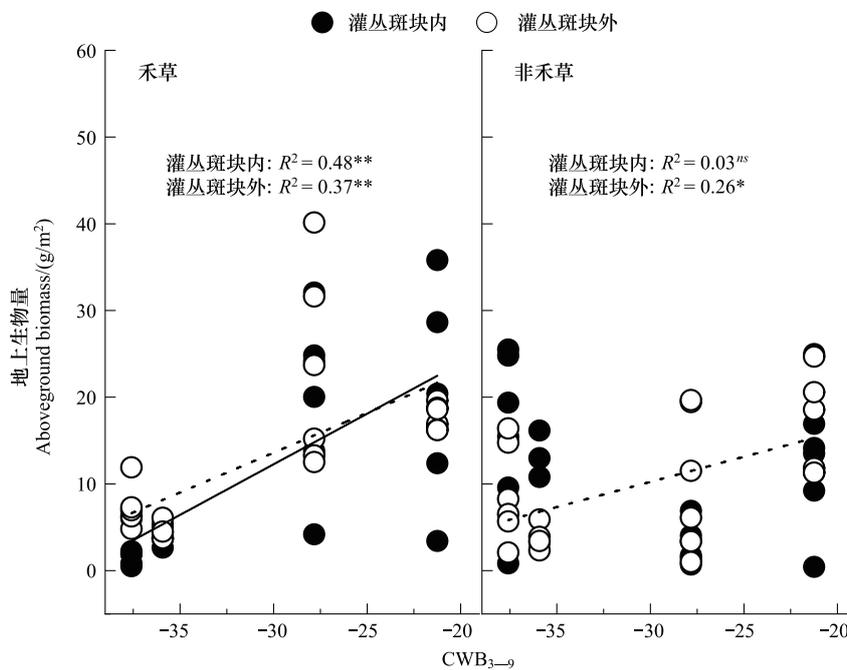


图3 禾草和非禾草功能群物种地上生物量与干旱程度回归分析

Fig.3 Regression analysis between aboveground biomass and drought degree of grasses and forbs species

实线表示灌丛斑块内草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析;虚线表示灌丛斑块外草本植物叶片元素浓度与干旱程度回归分析

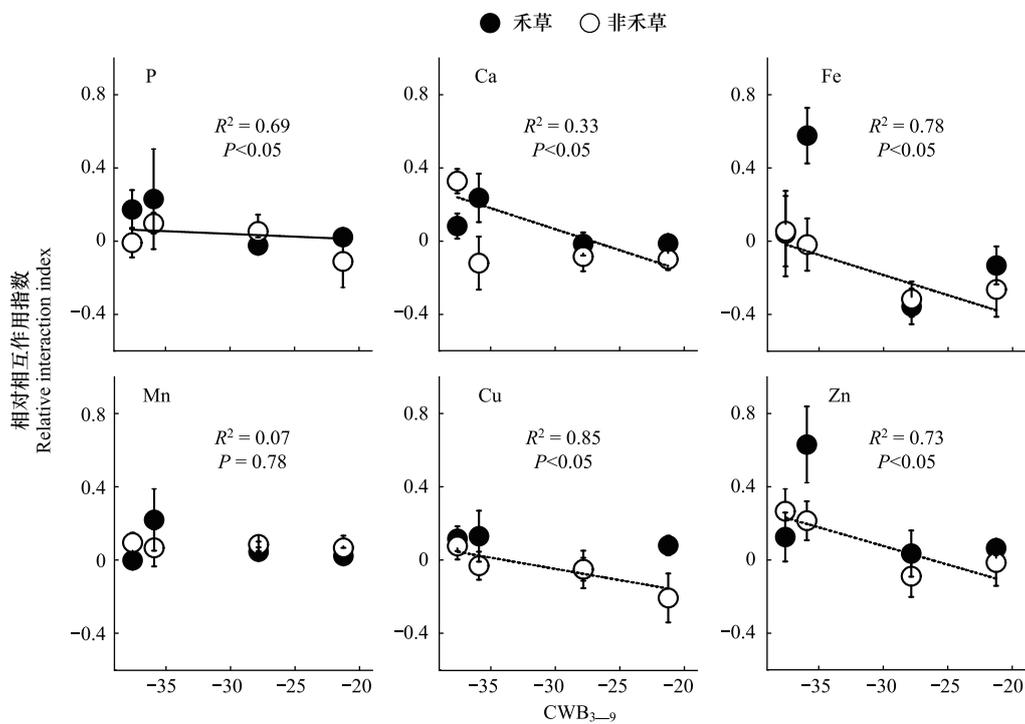


图4 沿干旱梯度小叶锦鸡儿灌丛对禾草和非禾草功能群叶片矿质元素浓度的影响

Fig.4 Effects of *Caragana microphylla* shrublands on mineral element concentrations in the leaves of grasses and forbs species along a drought gradient

实线表示禾草功能群叶片元素 RII 值与干旱程度之间的回归分析;虚线表示非禾草功能群叶片元素 RII 值与干旱程度之间的回归分析

3 讨论

3.1 随干旱程度加剧草本植物的叶矿质元素浓度增加

植物叶矿质元素是研究植物养分限制、养分循环和植物对气候变化响应的关键指标^[24]。本研究发现,禾草和非禾草两种功能群植物叶片中的大量(P、K、Ca和Mg)和微量(Fe、Mn和Cu)元素含量主要受生长季干旱程度的影响。具体表现为,随干旱加剧(即CWB₃₋₉值降低),草本植物叶中的元素浓度普遍呈升高趋势(图1和2)。通常认为,土壤养分的有效性以及植物的元素吸收能力受气候干旱的负面影响。其原因是:(1)干旱显著抑制土壤微生物的活性,进而限制土壤养分的矿化速率;(2)土壤水分降低会阻碍离子的析出和移动,从而限制土壤养分的有效性^[25]; (3)长期暴露于干旱环境中的植物会降低叶气孔导度,导致沿土壤-植物-大气连续体有效蒸腾通量的减少,最终引起根系对养分的吸收和向茎叶垂直运移的动力不足^[26]。以上这些过程最终都会降低植物叶片中养分的分配和累积。本研究发现,随干旱程度的缓解(即CWB₃₋₉值的增加),灌丛斑块内、外群落中的禾草和灌丛斑块外群落中的非禾草功能群的地上生物量均显著增加(图3)。结合此结果,我们认为,地上生物量增加所造成的“稀释效应”^[27]是草本植物叶中矿质元素浓度随干旱的缓解而降低的主要原因。

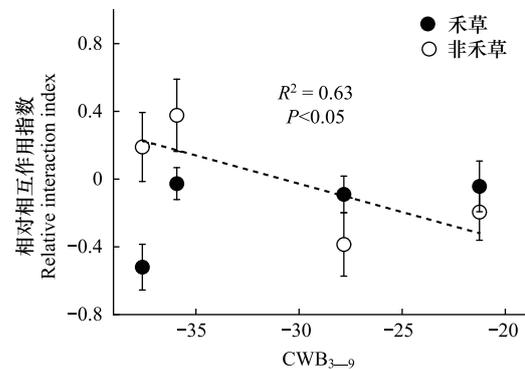


图5 沿干旱梯度小叶锦鸡儿灌丛对禾草和非禾草功能群地上生物量的影响

Fig.5 Effects of *Caragana microphylla* shrublands on aboveground biomass of grasses and forbs species along a drought gradient

虚线表示非禾草功能群叶片元素 RII 值与干旱程度之间的回归分析

尽管干旱将显著抑制植物对必需元素的吸收,但仍有许多研究表明,作为适应干旱胁迫的一种生理调节机制,植物可能在缺水条件下提高其叶中元素的水平^[28]。在本研究中,小叶锦鸡儿灌丛内的非禾草功能群叶片矿质元素含量的变化特征验证了这一结论。随生境干旱程度的加剧,灌丛斑块内非禾草功能群的地上生物量并未变化,但是叶片中除 P 和 Zn 之外的矿质元素的浓度却显著递增(图 1, 2 和 3)。以前的研究也有类似的结果;如, Sardans 等^[29]发现在地中海开展的持续 6 年的干旱处理增加了圣栎(*Quercus ilex*)和草莓树灌木(*Arbutus unedo*)叶片中的 Mg 浓度,戴媛等^[30]和谭晓荣等^[31]证实轻度干旱增加了小麦幼苗叶中 Fe、Mn、Cu 和 Zn 元素的含量。矿质元素在植物叶片中的富集能够提升其对干旱的抵抗力。P、K 和 Mg 元素对于维持细胞的渗透势、调节气孔导度具有重要作用^[32-33]。这三种元素还参与植物光合和呼吸等生理过程,与碳水化合物的合成、运输和存储密切相关^[34-35]。Ca 元素已被证明在渗透调节中发挥重要作用^[36]。Fe、Mn、Cu 和 Zn 作为植物生长必需的微量元素,主要是作为植物光合、呼吸和氧化还原等生理过程的相关酶的激活剂或辅助因子,因此植物叶金属元素含量的增加能够有效缓解干旱胁迫^[37]。基于此,我们推测相比禾草功能群,非禾草功能群植物具有更为积极的生态策略,灌丛斑块内的非禾草功能群能通过保持干旱条件下对矿质元素的吸收和累积来维持其存活能力和竞争优势。这可能是因为非禾草物种的根系多为直根系,其根部下扎较深,能够汲取深层土壤的离子,即便在干旱胁迫下,仍能维持叶中的元素浓度^[38]。值得注意的是,前人研究表明,在内蒙古草原,大尺度上物种组成的变化也会影响群落水平元素含量对干旱的响应^[39]。然而,在我们的研究中,禾草和非禾草功能群物种组成沿干旱梯度并未出现显著差异,物种周转对群落中草本植物叶元素含量变化的影响并不重要。

3.2 随干旱程度加剧锦鸡儿灌木的促进效应提升

研究结果显示,群落中草本植物的叶片元素浓度受干旱程度和灌丛交互作用的影响(表 2),群落中灌木的存在改变了草本植物叶元素对干旱的响应。随干旱加剧,锦鸡儿灌木对禾草功能群植被叶 P 含量的影响从中性转变为正效应,同样对非禾草功能群植被叶 Ca 和微量元素含量以及生物量的累积从负效应转变为正效应(图 4 和图 5)。以上结果表明,干旱显著提升了灌木对草本植物地上器官中矿质元素累积的促进效应,这一发现符合梯度胁迫假说。植物种间促进效应在胁迫环境中的重要性已被普遍证实^[13, 40]。例如, Schöb 等^[41]和 Pugnaire 等^[42]发现,沿干旱梯度灌木对群落中草本植物物种多样性和生物量的促进作用逐步增强; Zhang 等^[22]发现,随干旱胁迫加剧,锦鸡儿灌木的存在提升了群落中草本植物对 N 元素的吸收和累积。本研究进一步证实了干旱胁迫下锦鸡儿灌木对共存草本植物养分吸收和资源利用的积极效应。

在干旱、半干旱地区,灌木对草本植物促进效应的驱动机制通常体现在对逆境胁迫的缓解(主要以“物理庇护”的形式存在)以及对生境资源的富集两个方面^[14]。前者主要表现为群落中的灌木通过遮荫和根部水力提升等作用增加冠层下方的土壤湿度,进而促进土壤中离子的析出和移动,并提高土壤微生物的活性以加速土壤养分的矿化^[6, 43];草本植物叶元素浓度的提升在本质上得益于灌木对生境土壤缺水状况的改善。另一方面,大量研究已证实在干旱胁迫下灌木的“沃岛”效应(即对生境资源的富集作用)更为明显^[44]。尤其对于豆科锦鸡儿属灌丛,其共生根瘤菌能够增加土壤中的 N 素和有机质含量,进而对草本植物的元素累积产生促进作用^[18, 45]。此外,灌木的冠层还能够截留并富集凋落物于冠幅下方,这也对灌丛斑块内土壤养分积累以及草本植物矿质元素吸收具有积极作用。通常情况下,灌木对草本植物的“物理庇护”影响与其尺寸呈正相关,即在长势较好的灌丛遮荫效果和截留凋落物效率更好^[46]。此外,灌木所具备的深根性特征还赋予它们水力提升功能。在本研究中,沿干旱梯度,群落中的小叶锦鸡儿灌木的高度和冠幅均呈减小趋势。基于此,我们推断在干旱地点灌木对草本植物叶片矿质元素累积的积极效应是由灌木的“沃岛”效应而非“物理庇护”作用所驱动的。我们的研究结果从元素分配和累积角度揭示了灌草种间相互作用受气候干旱的深刻影响。随干旱加剧灌木促进效应的增强说明了灌木的存在有效地缓解了草本植物所面临的资源短缺胁迫。该机制在一定程度上能确保灌木和草本植物的稳定共存。值得一提的是,本研究只从植物叶元素浓度变化探究了灌木和草本植物的互作机制,后续仍需补充对其它器官,尤其是根部元素的存储和动态的研究。

4 结论

研究发现,非禾草功能群植物倾向于提高叶矿质元素浓度以抵御干旱胁迫,进而保持相对稳定的地上生产力,该结果强调了必需矿质元素对于群落中多年生非禾草植物适应和抵御干旱胁迫的重要性。研究结果还表明,随干旱加剧,锦鸡儿灌木对群落草本植物叶片矿质元素的累积的促进效应愈发显著。该结果从元素分配和累积角度为梯度胁迫假说提供了数据支持,在一定程度上证实了锦鸡儿属灌木的“沃岛”效应是维持内蒙古干旱草原植被群落物种共存的重要机制。研究结果建议,对内蒙古草原退化生态系统进行植被恢复实践需充分考虑锦鸡儿属灌木对共生草本植物养分累积的积极影响。

参考文献(References):

- [1] Van Auken O W. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2000, 31: 197-215.
- [2] Naito A T, Cairns D M. Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2011, 35(4): 423-442.
- [3] 关林婧, 马成仓. 21 世纪锦鸡儿属植物研究进展. *草地学报*, 2014, 22(4): 697-705.
- [4] 熊小刚, 韩兴国. 资源岛在草原灌丛化和灌丛化草原中的作用. *草业学报*, 2006, 15(1): 9-14.
- [5] 丁威, 王玉冰, 向官海, 迟永刚, 鲁顺保, 郑淑霞. 小叶锦鸡儿灌丛化对典型草原群落结构与生态系统功能的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 33-43.
- [6] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化对水分再分配和利用的影响. *生态学报*, 2014, 34(9): 2256-2265.
- [7] Barbosa da Silva F H, Arieira J, Parolin P, Nunes da Cunha C, Junk W J. Shrub encroachment influences herbaceous communities in flooded grasslands of a neotropical savanna wetland. *Applied Vegetation Science*, 2016, 19(3): 391-400.
- [8] Armas C, Pugnaire F I. Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 2005, 93(5): 978-989.
- [9] Chu C J, Maestre F T, Xiao S, Weiner J, Wang Y S, Duan Z H, Wang G. Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1189-1197.
- [10] He Q, Bertness M D, Altieri A H. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 2013, 16(5): 695-706.
- [11] 崔光帅, 罗天祥, 梁尔源, 张林. 干旱半干旱区灌丛对草本植物的促进作用研究进展. *植物生态学报*, 2022, 1-13.
- [12] Parajuli R, O'Brien M J, Timilsina B, Pugnaire F I, Schöb C, Ghimire S K. Facilitation by a dwarf shrub enhances plant diversity of human-valued species at high elevations in the Himalayas of Nepal. *Basic and Applied Ecology*, 2021, 54: 23-36.
- [13] 郭璞, 解李娜, 满良, 王金龙, 李清芳, 马成仓. 荒漠化草原锦鸡儿属灌丛扩增至对牧草产量和植物多样性的影响. *草业科学*, 2019, 36(5): 1215-1223.
- [14] 张炜平, 潘莎, 贾昕, 储诚进, 肖洒, 林玥, 白燕远, 王根轩. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响: 基于个体模型的研究进展. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 571-582.
- [15] 金钊, 齐玉春, 董云社. 干旱半干旱地区草原灌丛荒漠化及其生物地球化学循环. *地理科学进展*, 2007, 26(4): 23-32.
- [16] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, Roger E, Reynolds J F, Whitford W G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 2011, 14(7): 709-722.
- [17] Ouyang S N, Tian Y Q, Liu Q Y, Zhang L, Sun Y, Xu X L, Liu Y H. Symbiotic nitrogen fixation and interspecific transfer by *Caragana microphylla* in a temperate grassland with 15N dilution technique. *Applied Soil Ecology*, 2016, 108: 221-227.
- [18] Xie L N, Soliveres S, Allan E, Zhang G G, Man L, Mei X F, Li Y, Wang Y T, Ma C C. Woody species have stronger facilitative effects on soil biota than on plants along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 2021, 32(3): e13034.
- [19] Zhang H Y, Lü X T, Knapp A K, Hartmann H, Bai E, Wang X B, Wang Z W, Wang X G, Yu Q, Han X G. Facilitation by leguminous shrubs increases along a precipitation gradient. *Functional Ecology*, 2018, 32(1): 203-213.
- [20] 胡健, 曹全恒, 刘小龙, 陈雪玲, 孙梅玲, 周青平, 吕一河. 草灌植被转变对草地生态系统及其水碳过程的影响研究进展. *生态学报*, 2022, 42(11): 4324-4333.
- [21] Marschner H. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants (Second Edition)*. Academic Press, 1995.
- [22] 王淼, 张宇, 张楚, 陈思思, 王旭, 陈金强, 李瑞强, 曹娟, 辛晓平, 周忠义, 闫瑞瑞. 放牧强度对草甸草原植物群落主要功能群碳氮磷贮量的影响. *草地学报*, 2022, 30(1): 125-133.
- [23] Prăvălie R, Piticar A, Roșca B, Sfică L, Bandoc G, Tiscovschi A, Patriche C. Spatio-temporal changes of the climatic water balance in *Romania*

- as a response to precipitation and reference evapotranspiration trends during 1961-2013. *CATENA*, 2019, 172: 295-312.
- [24] Du B M, Ji H W, Peng C, Liu X J, Liu C J. Altitudinal patterns of leaf stoichiometry and nutrient resorption in *Quercus variabilis* in the Baotianman Mountains, China. *Plant and Soil*, 2017, 413(1): 193-202.
- [25] Kreuzwieser J, Gessler A. Global climate change and tree nutrition: influence of water availability. *Tree Physiology*, 2010, 30(9): 1221-1234.
- [26] Schlesinger W H, Dietze M C, Jackson R B, Phillips R P, Rhoades C C, Rustad L E, Vose J M. Forest biogeochemistry in response to drought. *Global Change Biology*, 2016, 22(7): 2318-2328.
- [27] 闫帮国, 刘刚才, 樊博, 何光熊, 史亮涛, 李纪潮, 纪中华. 干热河谷植物化学计量特征与生物量之间的关系. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 807-815.
- [28] Gessler A, Schaub M, McDowell N G. The role of nutrients in drought-induced tree mortality and recovery. *The New Phytologist*, 2017, 214(2): 513-520.
- [29] Sardans J, Peñuelas J, Ogaya R. Drought's impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S concentration and accumulation patterns in the plants and soil of a Mediterranean evergreen *Quercus ilex* forest. *Biogeochemistry*, 2008, 87(1): 49-69.
- [30] 戴媛, 伏毅, 谭晓荣. 干旱对小麦幼苗 Fe、Zn 含量的影响. *麦类作物学报*, 2009, 29(5): 839-843.
- [31] 谭晓荣, 戴媛, 伏毅. 干旱对小麦幼苗 Cu、Mn 含量的影响及其机理研究. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(1): 152-159.
- [32] Chen X S, Liao Y L, Xie Y H, Li F, Deng Z M, Hou Z Y, Wu C. Concurrent effects of sediment accretion and nutrient availability on the clonal growth strategy of *Carex brevicuspis*-A wetland sedge that produces both spreading and clumping ramets. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1685.
- [33] Zhang D J, Qi Q, Wang X H, Tong S Z, Lv X G, An Y, Zhu X Y. Physiological responses of *Carex schmidtii* Meinsh to alternating flooding-drought conditions in the Momoge wetland, northeast China. *Aquatic Botany*, 2019, 153: 33-39.
- [34] Liu S L, Hou X Y, Yang M, Cheng F Y, Coxico A, Wu X, Zhang Y Q. Factors driving the relationships between vegetation and soil properties in the Yellow River Delta, China. *CATENA*, 2018, 165: 279-285.
- [35] Zhang D J, Qi Q, Tong S Z, Wang J, Zhang M Y, Zhu G L, Lu X G. Effect of hydrological fluctuation on nutrient stoichiometry and trade-offs of *Carex schmidtii*. *Ecological Indicators*, 2021, 120: 106924.
- [36] Li L, Zhang H Q, Tang M, Chen H. Nutrient uptake and distribution in mycorrhizal cuttings of *Populus × canadensis* 'Neva' under drought stress. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2021, 21(3): 2310-2324.
- [37] Hendrix S, Verbruggen N, Cuypers A, Meyer A J. Essential trace metals in plant responses to heat stress. *Journal of Experimental Botany*, 2022, 73(6): 1775-1788.
- [38] 吉文丽, 朱清科, 李卫忠, 姚爱静. 苔草植物分类、利用及物质循环研究进展. *草业科学*, 2006, 23(2): 15-21.
- [39] Luo W T, Zuo X A, Ma W, Xu C, Li A, Yu Q, Knapp A K, Tognetti R, Dijkstra F A, Li M H, Han G D, Wang Z W, Han X G. Differential responses of canopy nutrients to experimental drought along a natural aridity gradient. *Ecology*, 2018, 99(10): 2230-2239.
- [40] Callaway R M, Brooker R W, Choler P, Kikvidze Z, Lortie C J, Michalet R, Paolini L, Pugnaire F I, Newingham B, Aschehoug E T, Armas C, Kikvidze D, Cook B J. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 2002, 417(6891): 844-848.
- [41] Schöb C, Armas C, Guler M, Prieto I, Pugnaire F I. Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, 2013, 101(3): 753-762.
- [42] Pugnaire F I, Zhang L, Li R C, Luo T X. No evidence of facilitation collapse in the Tibetan Plateau. *Journal of Vegetation Science*, 2015, 26(2): 233-242.
- [43] Xie L N, Guo H Y, Liu Z, Gabler C A, Chen W Z, Gu S, Ma C C. Shrubs facilitate recruitment of *Caragana stenophylla* Pojark: microhabitat amelioration and protection against herbivory. *Annals of Forest Science*, 2017, 74(4): 1-12.
- [44] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 干旱半干旱区草原灌丛化研究进展. *草业学报*, 2014, 23(2): 313-322.
- [45] Zhang H Y, Yu Q, Lü X T, Trumbore S E, Yang J J, Han X G. Impacts of leguminous shrub encroachment on neighboring grasses include transfer of fixed nitrogen. *Oecologia*, 2016, 180(4): 1213-1222.
- [46] Blaser W J, Sitters J, Hart S P, Edwards P J, Olde Venterink H. Facilitative or competitive effects of woody plants on understorey vegetation depend on N - fixation, canopy shape and rainfall. *Journal of Ecology*, 2013, 101(6): 1598-1603.