

doi: 10.13866/j.azr.2018.03.17

# 一年生荒漠植物对土壤氮素的生理响应<sup>①</sup>

张永梅<sup>1 2 3</sup>, 黄刚<sup>1 2</sup>, 唐立松<sup>1 2</sup>, 徐志才<sup>1 2 3</sup>, 范连连<sup>1 2</sup>

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲国家重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830011;  
2. 中国科学院阜康荒漠生态系统研究站, 新疆 阜康 831505; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 土壤氮可利用性的季节性对植物生活史、生长和种间关系有重要影响,可确定氮素可利用性季节变化对卷果涩芥开花物候、个体生长、生物量分配及其与夏季一年生植物播娘蒿的种间关系的影响。试验模拟了均匀供氮、春季供氮和夏季供氮3种氮素可利用性的季节变化模式,并测定了3种模式下卷果涩芥开花物候、株高、生物量分配和叶片养分含量。通过比较盆栽植株在独生和与播娘蒿混生条件下的生长变化,分析不同供氮模式对种间关系的影响。结果表明:① 供氮模式显著影响了卷果涩芥的开花物候,独生环境下,卷果涩芥的开花振幅在均匀和春季供氮处理下表现为单峰曲线,在夏季供氮处理下呈双峰形。培养方式对卷果涩芥的开花物候具有显著影响,混生下均匀供氮处理的卷果涩芥的开花峰值较独生提前4~5 d,峰值期的开花比例较独生植株高16%。② 供氮模式和培养方式对卷果涩芥生长具有显著的交互效应。独生环境下,春季供氮处理下的卷果涩芥株高显著高于均匀供氮和秋季供氮处理,混生环境下,供氮处理对卷果涩芥的株高、地上、地下生物量、单株总生物量和根冠比无显著影响。③ 氮供应模式和培养方式对卷果涩芥叶片总氮(TN)和总磷(TP)含量及氮磷比无显著影响。当卷果涩芥与播娘蒿混生时,卷果涩芥对氮素的竞争力优于播娘蒿。结果说明,氮可利用性的季节性会对荒漠草本植物的物候进程、生长及未来的群落组成变化产生影响。

**关键词:** 一年生植物; 卷果涩芥; 播娘蒿; 季节变化; 开花物候; 土壤氮素

荒漠生态系统土壤有效N素具有显著的季节特征<sup>(1-4)</sup>。受降水脉冲驱动,土壤有效N素也表现出脉冲特征<sup>(5-7)</sup>。在生长季,植物群落中各植物N素需求与土壤N可利用性的匹配关系,将影响植物群落中物种的生理生态<sup>(8)</sup>、生长和繁殖<sup>(9-11)</sup>、植物间的相对优势度<sup>(12-13)</sup>,以及植物间的相对竞争能力,并进而影响群落物种组成和结构<sup>(14-17)</sup>。然而,目前的研究仅仅关注N素可利用量对植物群落生长的影响,而N素可利用性的季节变化对植物群落生长和种间关系的影响尚缺乏系统研究<sup>(18-19)</sup>。

草本植物层片是古尔班通古特沙漠极为重要的群落组成,是群落生物量和地表植被覆盖的主要贡献者<sup>(20-22)</sup>。物候和生长监测发现,春季一年生植物(短命植物)和夏季一年生植物在群落物候、生长和光合生理活性上均表现出显著的时间分异<sup>(23-26)</sup>。这两种植物功能型在时间生态位上的分离与其对干旱的耐受程度和生长速率紧密关联<sup>(27)</sup>。土壤资源,

如N素可利用性可能在春季和夏季一年生植物的生长动态上扮演了重要角色,其中降水和N素的可利用性同步变化,N素可利用性大小和季节变化共同发生,很难分离N素可利用性季节变化对春季和夏季一年生植物生长动态的影响。同时,叶片N素浓度与植物生长速率具有显著的正相关关系,春季和夏季一年生植物对N素需求和N素利用期可能存在着很大差异。时间生态位上的分离能够最小化这两种不同生活型植物对群落资源的竞争<sup>(28)</sup>。N素可利用性的季节变化将可能对这两种生活型植物的生长及其种间关系产生影响,然而相关研究却十分稀少。因此,在考虑植物生长对N素可利用性存在敏感性的基础上,探索土壤氮可利用性的季节变化对植物生活史、生长和种间关系的影响具有重要意义。

本研究的目的是检测N素可利用性的季节变化对春季和夏季一年生植物生长和种间竞争关系的

① 收稿日期: 2017-09-19; 修订日期: 2017-10-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370010, 41671051, 31400394)资助

作者简介: 张永梅(1990-),女,硕士研究生,主要从事干旱区植物对水分和氮素利用及生理生态等方面的研究。E-mail: zhangyongmei14@mails.ucas.ac.cn

通讯作者: 唐立松。E-mail: tangls@ms.xjb.ac.cn

影响。为此,选取共同生长于古尔班通古特沙漠植物群落中的春季一年生草本卷果涩芥(*Malcolmia scorpioides*)和夏季一年生草本播娘蒿(*Descurainia sophia*)为试验对象,进行单独和混合培养。试验施予同量的 N,但 N 可利用性呈现出 3 种不同的季节形态:均匀供氮模式(氮分配在整个生长季保持均匀)、春季供氮模式(更多的 N 分配在春季)、夏季供氮模式(更多的 N 分配在夏季)。本研究主要强调如下问题:① N 可利用性是否会影响春季和夏季一年生植物的开花物候、生长?② N 可利用性是否会影响春季和夏季一年生植物的种间关系。

## 1 试验材料和方法

### 1.1 试验物种

选取共同生长于古尔班通古特沙漠植物群落中的春季一年生草本卷果涩芥和夏季一年生草本播娘蒿为试验对象。在自然生长状态下,卷果涩芥高 5~30 cm,花期 4—5 月,果期 6 月,可利用积雪融水和春季降水迅速完成生活史;播娘蒿高 20~80 cm,花期 4—5 月,果期 6—9 月<sup>[29]</sup>,生长峰值主要发生于夏季和秋季<sup>[30]</sup>。

### 1.2 试验设计

试验在中国科学院阜康荒漠生态系统观测站温室进行。试验包括 2 种生长方式和 3 种供氮模式。2 种生长方式分别为单种和混种。3 种不同供氮模式分别为均匀供氮模式(每次供氮量保持恒定)、春季供氮模式(供 N 主要集中在春季,且 N 可利用性峰值供与主要春季一年生植物峰值生长期重合)、夏季供氮模式(供 N 主要分配于夏季,与夏季一年生植物峰值生长期重合),氮供应模式如图 1 所示,

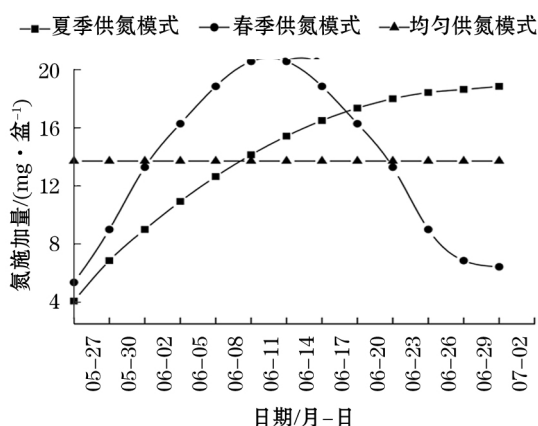


图 1 3 种氮素施加模式

Fig. 1 Three nitrogen application patterns in the experiment

其他营养元素按照 Hoagland 营养液<sup>[31]</sup>添加。

于 2016 年 4 月取回研究区荒漠土壤,过筛,用蒸馏水冲洗以去除沙子中的根系和营养成分,晾干混匀后装入花盆(高 25 cm,上口直径 25 cm),每盆装 6 kg 土壤,共 48 盆,放入温室内。试验期间最高气温 41 °C,最低气温 12 °C。选取颗粒饱满的待试验植物种子,均匀播入花盆中,单种生长方式每个物种 8 盆(卷果涩芥或播娘蒿),混种生长方式 8 盆(卷果涩芥 + 播娘蒿)。每天浇适量的蒸馏水以保证种子萌发及幼苗生长。种子萌发后,在保持各种模式总氮量不变的情况下,利用  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  配成不同浓度的溶液均匀喷洒于土壤表面。在幼苗建成后进行疏苗,每盆保留 6 株生长一致,间距适中的幼苗。试验每 3 d 供氮 1 次,生长期间共供氮 13 次,历时 2 个月。故本试验设定每盆待试验物种生长期总供 N 量为 10 mg,这相当于古尔班通古特沙漠附近年氮沉降量  $1.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ <sup>[32]</sup>。

### 1.3 植物生长状态测定及开花物候记录

在植物长出第一对真叶 2 周后,每隔 8 d 进行 1 次株高测量,直至株高基本不再变化为止。在植物开花时,标记开花植株并记录开花时间。参考 Pickering 的方法<sup>[33]</sup>记录不同供氮模式下植株的始花日期,并且以始花日期 6 月 12 日为第 1 d(记为 1),6 月 13 日为第 2 d(记为 2),后面依此类推。植物的开花振幅为开花期内开花数在各时段的比例。

### 1.4 植物生物量、总氮(TN)、总磷(TP)的测定

在最后一次供氮处理 3 d 后,植株生长基本结束,用水冲洗植株,去除砂土,分离植物的地上和地下部分装入纸袋中,植物样品于 105 °C 下杀青 2 h,再放至 65 °C 下烘干至恒重,称量植株地上部分和地下部分干重。然后分别测定植物叶片总氮(TN)、总磷(TP)及 N/P,具体测量方法见《土壤农化分析》<sup>[34]</sup>。N 含量采用高氯酸-硫酸消化法并使用全自动定氮仪测定(FOSS-1035,德国);磷含量则采用酸溶-钼锑抗比色法并使用紫外-可见分光光度计进行测量(UV-2100 型,日本)。

### 1.5 计算方法和数据处理

2 种生长方式对植株各指标影响的差异采用共存效应来表示<sup>[35]</sup>,计算公式如下:

$$\text{共存效应} = (\text{混生的测量值} - \text{独生的测量值}) / \text{独生的测量值} \times 100\%$$

采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)分析氮素添加模式和生长方式对植株 TN、TP 和 N/P 的

效应;采用单因素方差分析不同氮添加模式的植株地上生物量、地下生物量、单株总生物量以及根冠比;采用 LSD (least significant different) 法进行多重比较 ( $P = 0.05$ )。数据处理用 SPSS 21.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) 软件进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 供氮模式对植物开花物候的影响

卷果涩芥和播娘蒿的开花物候对氮素添加的响应方式显著不同(图2)。试验期间,卷果涩芥在不同供氮模式下表现出不同的开花振幅。独生环境下,均匀供氮和春季供氮的开花振幅表现为单峰曲线,开花比例在始花后第9~10 d 达到峰值;夏季供氮模式的开花振幅呈双峰型,分别在始花后第12 d 和第18 d 为峰值期。混生环境下,均匀供氮的卷果

涩芥植株开花峰值较独生时提前4~5 d,峰值期的开花比例也比独生植株高16%,夏季供氮模式的植株开花振幅变为单峰曲线,并且峰值较独生环境下提前3 d,春季供氮则对2种培养方式下的植株开花振幅无显著影响。

### 2.2 供氮模式对植物生长和生物量分配的影响

独生环境下,卷果涩芥的株高在春季供氮下显著高于均匀供氮和秋季供氮 ( $F = 3.264, P = 0.048$ ;图3a)。混生环境下,卷果涩芥的株高、地上、地下生物量、单株总生物量和根冠比在3种供氮模式下均无显著影响(图3b,表1)。卷果涩芥和播娘蒿的最大株高、地上生物量在独生环境下高于混生环境(图3a和图3b,图3c和图3d)。混生环境下,播娘蒿地下生物量在夏季供氮模式下显著低于均匀供氮模式(表1),而根冠比则在春季和均匀供

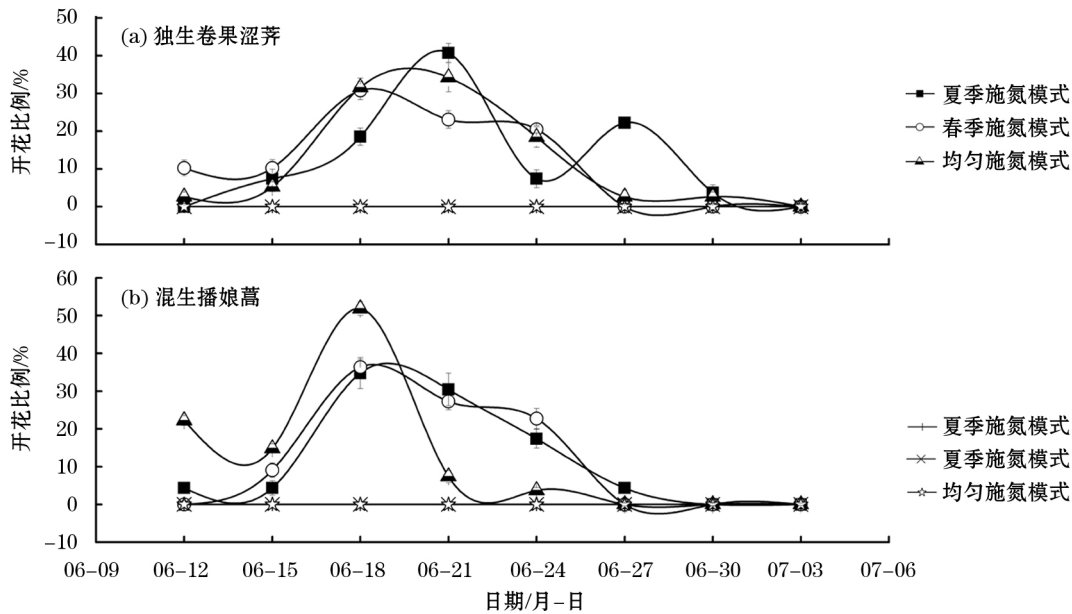


图2 卷果涩芥、播娘蒿个体的开花比例

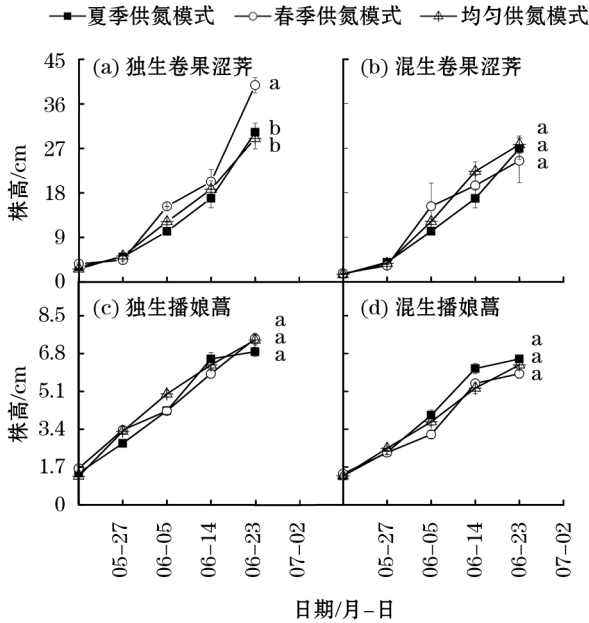
Fig.2 Flowering proportions of *Malcolmia scorpioides* and *Descuminia sophia*

表1 不同处理的植物生物量分配特征(平均值 ± 标准误  $n = 8$ )

Tab.1 Biomass allocation under different nitrogen treatments (mean ± SE,  $n = 8$ )

物种	处理	地上生物量		地下生物量 独生	总生物量 独生	根冠比 独生
		独生	混生			
卷果涩芥	春季供氮	0.16 ± 0.01	0.14 ± 0.03	0.03 ± 0.01	0.20 ± 0.02	0.20 ± 0.05
	夏季供氮	0.13 ± 0.02	0.16 ± 0.03	0.03 ± 0.01	0.16 ± 0.03	0.26 ± 0.07
	均匀供氮	0.14 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.18 ± 0.03	0.23 ± 0.07
播娘蒿	春季供氮	0.30 ± 0.04a	0.11 ± 0.02b	0.08 ± 0.01ab	0.38 ± 0.04	0.28 ± 0.03a
	夏季供氮	0.38 ± 0.03a	0.16 ± 0.03b	0.07 ± 0.01b	0.45 ± 0.03	0.19 ± 0.02b
	均匀供氮	0.37 ± 0.02a	0.12 ± 0.02b	0.12 ± 0.01a	0.49 ± 0.03	0.34 ± 0.02a

注: 相同物种的同一列不同字母代表处理间的差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。



注: 不同字母代表 3 种供氮处理间的差异显著。

图 3 3 种不同氮素处理和 2 种竞争对植物株高生长的影响  
Fig. 3 Effects of 3 patterns of nitrogen treatment and 2 kinds of competition on the height growth of *Malcolmia scorpioides* and *Descuminia sophia*

表 2 卷果涩芥和播娘蒿的共存效应

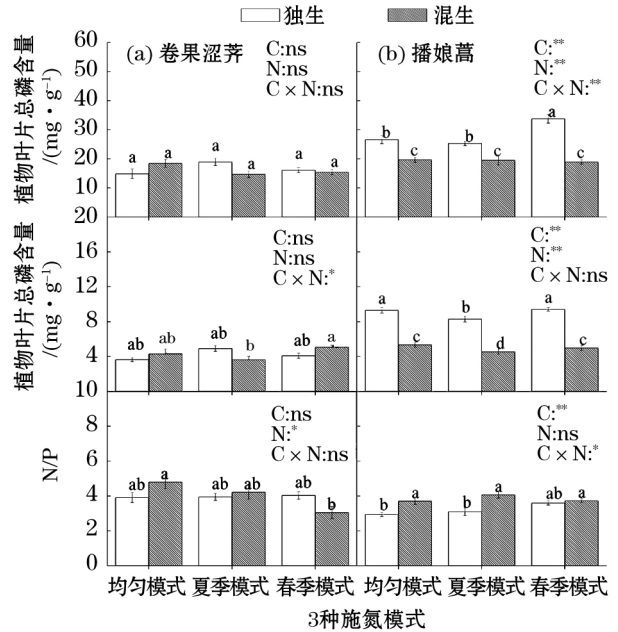
Tab. 2 Inter-effect of *Malcolmia scorpioides* and *Descuminia sophia* cultivated types

	卷果涩芥			播娘蒿		
	秋季供氮	春季供氮	均匀供氮	秋季供氮	春季供氮	均匀供氮
TN	-6.39	-3.92	18.65	-22.64	-17.20	-40.90
TP	-0.50	3.21	38.54	-40.17	-43.13	-45.33
地上生物量	23.10	-12.50	14.30	-57.90	-63.33	-67.60
最终株高	-10.88	-38.46	-4.41	-4.70	-21.15	-15.11
开花总数	-14.81	-43.59	-28.95			
开花峰值	7.39	-3.90	25.62			

氮下显著高于夏季供氮模式。

### 2.3 供氮模式对植物养分的影响

N 供应模式对卷果涩芥叶片 TN 和 TP 含量及 N/P 无显著影响(图 4),但对播娘蒿叶片 TN、TP 含量具有显著影响(图 4)。春季供氮模式下,播娘蒿叶片 TN 含量显著高于均匀和夏季供氮模式,而夏季供氮模式下播娘蒿叶片 TP 含量显著低于均匀和春季供氮模式(图 4)。培养方式对播娘蒿叶片的 TN、TP 含量和 N/P 具有显著影响,独生下播娘蒿叶片 TN、TP 含量均显著高于混生(图 4),但对卷果涩



注: C 为 2 种竞争处理, N 为 3 种供氮处理, 不同字母代表 3 种供氮处理间的差异显著; \* 表示  $P < 0.05$ , \*\* 表示  $P < 0.01$ 。

图 4 不同氮素处理和生长方式对植物营养的影响  
(均值 ± 标准误  $n = 8$ )

Fig. 4 Effects of nitrogen treatments and plant growth patterns on the nutrition of plants (mean ± SE  $n = 8$ )

芥叶片 TN 和 TP 含量及 N/P 没有显著影响。

### 2.4 生长方式对植物竞争的影响

开花总数的共存效应在 3 种供氮模式下均为负值(表 2)表明独生较混生有利于卷果涩芥的繁殖;开花峰值的共存效应在夏季和均匀供氮模式下均为正值,而在春季供氮模式下为负值,这表明在夏季和均匀供氮模式下,混生能够使得卷果涩芥的花期提前。播娘蒿地上生物量的共存效应为负值,表明与卷果涩芥混生不利于播娘蒿地上生物量的积累。2 种植物氮磷含量的共存效应表明混生条件下,在与播娘蒿竞争营养元素中,卷果涩芥占优势。

## 3 讨论

### 3.1 氮素季节变化对卷果涩芥和播娘蒿生长的影响

植物开花物候进程在 3 种氮素季节性添加下出现了显著改变。Kraus 等<sup>(36)</sup>提出的开花碳氮比理论认为,植物体内含糖量和含氮化合物量之间比例(C/N)对控制花器官的形成有关。当 C/N 较大时,则促进植株开花,反之,则促进植株营养生长,延迟开花或不开花<sup>(37)</sup>。有研究表明,当植物体内氮素

在一定范围内,植物光合速率随植物氮素营养水平的提高而提高<sup>(38)</sup>。植物体内氮同化通过影响碳同化过程中关键酶活性而影响碳同化速率,合理利用氮素对于提高植物光合作用和植物体内含糖量的积累有重要意义<sup>(39)</sup>。氮素添加对植物开花物候的影响因植物种类而异。在青藏高原高寒草甸进行 3 a 的氮添加试验发现,氮添加显著推迟了禾本科植物的首花日期,但是提前了大多数杂草类的首花日期<sup>(40)</sup>。在内蒙古多伦草原进行的氮添加试验发现,氮添加除显著推迟了阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)开花物候,对克氏针茅(*Stipa krylovii*)、冰草(*Agropyron cristatum*)和委陵菜(*Potentilla chinensis*)等的物候均没有显著影响<sup>(41)</sup>。笔者在古尔班通古沙漠进行的氮添加试验表明,氮添加一致提前了尖喙牻牛儿苗(2.8 d)、条叶庭荠(1.4 d)、卷果涩芥和丝叶芥(3.9 d)等短命植物的开花物候<sup>(40)</sup>。对植物氮素可利用性的季节变化与物候关系的报道还很少。与平均施氮模式相比,单峰施氮模式增加了植物繁殖期的氮素可利用性,并增加了植物开花总数。一些研究发现,植物首花日期与繁殖分配呈负相关关系<sup>(42)</sup>。推迟的开花峰值和有延长开花期的趋势说明单峰施氮模式下,卷果涩芥倾向于增加繁殖生长。在高寒草甸的研究发现,杂草类繁殖物候的变化与植株个体大小相关,同时也是营养和繁殖生长之间的权衡<sup>(40)</sup>。本试验中,春季供氮模式下卷果涩芥最大株高、株高相对生长速率均显著大于其他两种施氮模式,反映了繁殖物候对 N 添加季节变化的响应受植株个体大小的影响,但与草甸植物不同,荒漠短命植物的生长受限于生长期的资源可利用性(水分和养分)而非个体竞争,所以,卷果涩芥繁殖生长与植株大小是正相关,而非是权衡关系。在土壤可利用资源峰值推后的情景即夏季供氮模式下,短命植物可避免繁殖失败,通过延长开花和推迟开花峰值,卷果涩芥可能产生更多的种子,从而增加在复合种群中的定殖能力。不难发现每一种植物生长的各个阶段氮素需求是不同的,如果施氮量在植物快速生长期能够相对充足,有利于植物的生长、繁殖并加速植物物候。施氮量与植物生长所需氮素动态变化越一致,就越有利于植物生长。反之,施氮量与植物生长所需氮素变化重合度越小,则供氮模式对植物生长越不利。笔者的结果强调了 N 素可利用性的季节变化对植物物候的影响,考虑到荒漠区,水分与土壤可利用性资源的脉冲特性,需要集合更

多荒漠植物物候对土壤 N 素可利用性变化的响应,从而阐明荒漠植物群落的形成和动态变化与土壤资源可利用性的关系。

### 3.2 供氮模式对卷果涩芥和播娘蒿氮、磷元素的影响

已有研究表明,在荒漠地区,土壤可利用氮含量的增加会增加植物叶片氮含量,并促进植物生长和生物量增加<sup>(43)</sup>。本实验中卷果涩芥的氮和磷元素浓度含量在 3 种氮添加模式下没有发生显著变化。这与春季供氮下卷果涩芥的株高和生物量增加的规律不一致,因为光合速率与植物叶片氮素含量呈正相关关系。卷果涩芥叶片氮含量在不同氮季节添加下没有差异的原因可能有两点:卷果涩芥具有较高的叶片再回收率,叶片氮回收效率可达 34%<sup>(44)</sup>,叶片氮可能已经返回至根部,同时,卷果涩芥类似于莲座状草本植物<sup>(29)</sup>,叶片寿命短暂,在生长过程中叶片逐渐更新,新叶或许利用了老叶的养分,减少了对根系吸收养分的依赖;另外,卷果涩芥具有较高的菌根侵染率<sup>(45)</sup>,依赖菌根广泛分布的菌丝网,植物可以获取到超出根际范围的养分,增大了根系养分的吸收来源,这可能是它对氮素可利用性变化不敏感的原因之一。Yuan 等<sup>(46)</sup>发现改变可利用氮素的季节性变化会改变羊草(*Leymus chinensis*)和虎尾草(*Chloris virgata*)的氮浓度,羊草在单峰氮可利用性季节模式下具有最高的叶片氮浓度,虎尾草在双峰氮可利用性季节变化下具有最高叶片氮浓度。因此,植物对氮的季节性变化响应依赖于植物对氮素利用效率和植物功能特征。卷果涩芥为 C<sub>3</sub> 植物,多年的降水添加试验表明,限制其生长的最关键的环境因子是水分,高的叶片养分回收率、稳定和低的氮素利用策略可能是其对氮素利用变化不敏感的原因。

另外,种间竞争没有显著影响卷果涩芥对氮素变化的响应,但对播娘蒿具有显著的影响。混生下播娘蒿叶片的氮、磷含量均显著低于独生。独生下,春季供氮模式的播娘蒿叶片氮含量显著高于均匀供氮模式,但在混生下,各供氮模式间的叶片氮含量没有显著差异。与卷果涩芥相比,播娘蒿是具有较长生活史的荒漠植物,生长速率缓慢。本实验结果表明,当生长速率快的短命植物与生长速率慢的植物混生时,生活史较短的植物对养分的吸收具有竞争优势。在古尔班通古特沙漠,凋落物在冬季分解,养分集中在早春释放,土壤可利用 N 素在早春表现出

明显峰值。植物群落中早春短命植物对“春季 N 素脉冲”的季节模式具有很好的适应能力和竞争优势,因而,在群落中短命草本植物是群落覆盖度和生物量的主要贡献者。研究预测未来古尔班通古特沙漠 N 素沉降量逐渐增加,这将改变“春季 N 素脉冲”的季节模式,增加 N 素在季节间的分配,从而可能延后短命植物的开花物候,减弱了与一年生植物的竞争优势,同时伴随一年生植物的增加,群落演替将向有利于一年生植物的方向演进。

## 4 结论

(1) 供氮模式对春季一年生植物(卷果涩芥)的开花物候具有显著影响,并且与培养方式具有交互效应。独生环境下,卷果涩芥的开花振幅在均匀和春季供氮处理下表现为单峰曲线,在夏季供氮处理下呈双峰形。在均匀供氮处理下,混生的卷果涩芥的开花峰值较独生时提前 4~5 d,峰值期的开花比例比独生植株高 16%。

(2) 供氮模式和培养方式对卷果涩芥生长具有显著的交互效应。独生环境下,春季供氮处理下的卷果涩芥株高显著高于均匀供氮和秋季供氮处理,混生环境下,供氮处理对卷果涩芥的株高、地上、地下生物量、单株总生物量和根冠比无显著影响。独生环境下,供氮处理对播娘蒿地下生物量和根冠比具有显著影响。

(3) 氮供应模式对卷果涩芥叶片全氮和全磷含量及氮磷比无显著影响,但对播娘蒿叶片全氮、全磷含量具有显著影响。培养方式对播娘蒿叶片的全氮、全磷含量和氮磷比具有显著影响,但对卷果涩芥叶片全氮和全磷含量及氮磷比没有显著影响。

(4) 独生较混生有利于卷果涩芥的繁殖,当播娘蒿与卷果涩芥混生时,卷果涩芥对氮素的竞争力优于播娘蒿,不利于播娘蒿地上生物量的积累。

### 参考文献(References):

(1) Schaeffer S M, Evans R D. Pulse additions of soil carbon and nitrogen affect soil nitrogen dynamics in an arid Colorado Plateau shrubland (J). *Oecologia* 2005, 145(3): 425-433.

(2) 周晓兵, 张元明. 干旱半干旱区氮沉降生态效应研究进展 (J). *生态学报* 2009, 29(7): 3 835-3 845. (Zhou Xiaobing, Zhang Yuanming. Review on the ecological effects of N deposition in arid and semi-arid areas (J). *Acta Ecologica Sinica* 2009, 29(7): 3 835-3 845.)

(3) 隋媛媛, 杜峰, 张兴昌. 黄土丘陵区撂荒群落土壤速效养分空

间变异性研究 (J). *草业学报*, 2011, 20(2): 76-84. (Sui Yuanyuan, Du Feng, Zhang Xingchang. Spatical heterogeneity of available soil nutrients in abandoned ole-field communities in the Loess Hilly Region (J). *Acta Prataculturae Sinica* 2011, 20(2): 76-84.)

(4) Li X, Shi H, Xu W, et al. Seasonal and spatial variations of bulk nitrogen deposition and the impacts on the carbon cycle in the arid/semiarid grassland of Inner Mongolia, China (J). *Plos One* 2015, 10(12): e0144689.

(5) Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, et al. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems (J). *Oecologia* 2004, 141: 221-235.

(6) Jankju-Borzelabad M, Griffiths H. Competition for pulsed resources: An experimental study of establishment and coexistence for an arid-land grass (J). *Oecologia* 2006, 148: 555-563.

(7) B ez S, Fargione J, Moore D I, et al. Atmospheric nitrogen deposition in the northern Chihuahuan desert: Temporal trends and potential consequences (J). *Journal of Arid Environments*, 2007, 68(4): 640-651.

(8) Niu S L, Zhang Y F, Yuan Z Y, et al. Effects of interspecific competition and nitrogen seasonality on the photosynthetic characteristics of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses (J). *Environmental and Experimental Botany* 2006, 57: 270-277.

(9) 杜峰, 梁宗锁, 徐学选, 等. 陕北黄土丘陵区撂荒地群落生物量及植被土壤养分效应 (J). *生态学报* 2007, 27(5): 1 673-1 683. (Du Feng, Liang Zongsuo, Xu Xuexuan, et al. The community biomass of abandoned farm land and its effects on soil nutrition in the Loess Hilly region of Northern Shaanxi, China (J). *Acta Ecologica Sinica* 2007, 27(5): 1 673-1 683.)

(10) Niu S, Liu W, Wan S. Different growth responses of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses to seasonal water and nitrogen regimes and competition in a pot experiment (J). *Journal of Experimental Botany* 2008, 59(6): 1 431-1 439.

(11) Zhou X B, Zhang Y M, Ji X H, et al. Combined effects of nitrogen deposition and water stress on growth and physiological responses of two annual desert plants in Northwestern China (J). *Environmental and Experimental Botany* 2011, 74: 1-8.

(12) Brooks M L, Berry K H. Dominance and environmental correlates of alien annual plants in the Mojave Desert, USA (J). *Journal of Arid Environments* 2006, 67: 100-124.

(13) 陈小燕, 梁宗锁, 杜峰, 等. 土壤养分分布对植物群落数量特征的影响 (J). *草地学报* 2008, 16(4): 380-385. (Chen Xiaoyan, Liang Zongsuo, Du Feng, et al. Effects of soil nutrient distribution on the quantitative characteristics of community (J). *Acta Agrestia Sinica* 2008, 16(4): 380-385.)

(14) Brooks M L. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert (J). *Journal of Applied Ecology* 2003, 40: 344-353.

(15) 陈小燕, 梁宗锁, 杜峰, 等. 施肥干扰对陕北黄土丘陵区三个典型群落结构组成的影响 (J). *生态学报* 2007, 27(7): 3 061-3 071. (Chen Xiaoyan, Liang Zongsuo, Du Feng, et al. The effect of disturbance on the structure and form of three typical communities in Loess Hilly region of the Northern of Shaanxi Province (J). *Acta Ecologica Sinica* 2007, 27(7): 3 061-3 071.)

(16) Bai Y, Wu Jianguo, Clark C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem func-

- tioning: Evidence from Inner Mongolia Grasslands (J). *Global Change Biology* 2010, 16(1): 358–372.
- (17) 何玉惠, 刘新平, 谢忠奎. 氮素添加对黄土高原荒漠草原草本植物物种多样性和生产力的影响 (J). *中国沙漠* 2015, 35(1): 66–71. (He Yuhui, Liu Xinpin, Xie Zhongkui. Effect of nitrogen addition on species diversity and plant productivity of herbaceous plants in desert grassland of the Loess Plateau (J). *Journal of Desert Research* 2015, 35(1): 66–71.)
- (18) 刘学军, 张福锁. 环境养分及其在生态系统养分资源管理中的作用: 以大气氮沉降为例 (J). *干旱区研究* 2009, 26(3): 306–311. (Liu Xuejun, Zhang Fusuo. Nutrient from environment and its effect in nutrient resources management of ecosystems: A case study on atmospheric nitrogen deposition (J). *Arid Zone Research* 2009, 26(3): 306–311.)
- (19) 常运华, 刘学军, 李凯辉, 等. 大气氮沉降研究进展 (J). *干旱区研究* 2012, 29(6): 972–979. (Chang Yunhua, Liu Xuejun, Li Kaihui et al. Research progress in atmospheric nitrogen deposition (J). *Arid Zone Research* 2012, 29(6): 972–979.)
- (20) 王雪芹, 蒋进, 雷加强, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物分布及其沙面稳定意义 (J). *地理学报*, 2003, 58(4): 598–605. (Wang Xueqin, Jiang Jin, Lei Jiaqiang et al. The distribution of ephemeral vegetation on the longitudinal dune surface and its stabilization significance in the Gurbantungut Desert (J). *Acta Geographica Sinica* 2003, 58(4): 598–605.)
- (21) 袁素芬, 唐海萍. 新疆准噶尔荒漠短命植物群落特征及其水热适应性 (J). *生物多样性* 2010, 18(4): 346–354. (Yuan Sufen, Tang Haiping. Patterns of ephemeral plant communities and their adaptations to temperature and precipitation regimes in Dzungaria Desert, Xinjiang (J). *Biodiversity Science*, 2010, 18(4): 346–354.)
- (22) 梁存柱, 王伟, 朱宗元, 等. 荒漠区一年生植物层片的组织格局与生态适应模式 (J). *干旱区资源与环境* 2002, 16(1): 77–83. (Liang Cunzhu, Wang Wei, Zhu Zongyuan et al. The organization patterns and ecological adaptive modes of annual plant synusia in desert regions (J). *Journal of Arid Land Resources and Environment* 2002, 16(1): 77–83.)
- (23) 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要 (J). *干旱区研究* 1994, 11(3): 1–26. (Mao Zumei, Zhang Dianmin. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang (J). *Arid Zone Research* 1994, 11(3): 1–26.)
- (24) 袁素芬, 唐海萍. 短命植物生理生态特性对生境的适应性研究进展 (J). *草业学报* 2010, 19(1): 240–247. (Yuan Sufen, Tang Haiping. Research advances in the eco-physiological characteristics of ephemerals adaptation to habitats (J). *Acta Prataculturae Sinica* 2010, 19(1): 240–247.)
- (25) Wang X, Jiang J, Wang Y et al. Responses of ephemeral plant germination and growth to water and heat conditions in the southern part of Gurbantungut Desert (J). *Chinese Science Bulletin* 2006, 51(Suppl. 1): 110–116.
- (26) 邱娟, 谭敦炎, 樊大勇. 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点 (J). *植物生态学报* 2007, 31(5): 883–891. (Qiu Juan, Tan Duenyan, Fan Dayong. Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the junggar desert (J). *Journal of Plant Ecology* 2007, 31(5): 883–891.)
- (27) 任运涛, 张晨曦, 尚占燕, 等. 阿拉善荒漠区 5 种植物叶片性状的动态 (J). *干旱区研究* 2017, 34(4): 823–831. (Ren Yuntao, Zhang Chenxi, Shang Zhanyan et al. Seasonal variation of leaf traits of five eremophyte species in the Alxa Desert (J). *Arid Zone Research* 2017, 34(4): 823–831.)
- (28) Silvertown J. Plant coexistence and the niche (J). *Trends in Ecology & Evolution* 2004, 19(11): 605–611.
- (29) 周太炎, 郭荣麟, 蓝永珍, 等. 中国植物志: 十字花科 (M). 北京: 科学出版社, 1987: 363–448. (Zhou Taiyan, Guo Ronglin, Lan Yongzheng et al. The Flora of China: Cruciferae (M). Beijing: Science Press, 1987: 363–448.)
- (30) 兰海燕, 张富春. 新疆早春短命植物适应荒漠环境的机理研究进展 (J). *西北植物学报* 2008, 28(7): 1478–1485. (Lan Haiyan, Zhang Fuchun. Reviews on special mechanisms of adaptability of early-spring ephemeral plants to desert habitats in Xinjiang (J). *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(7): 1478–1485.)
- (31) 马宗琪, 邱念伟. 植物营养液的配制与应用 (J). *生物学教学*, 2012, 37(2): 57–58. (Ma Zongqi, Qiu Nianwei. Preparation and application of plant nutrient solution (J). *Biology Teaching* 2012, 37(2): 57–58.)
- (32) Liu X J, Zhang Y, Han W X et al. Enhanced nitrogen deposition over China (J). *Nature* 2013, 494(7438): 459–462.
- (33) Pickering C. Variation in flowering parameters within and among five species of Australian alpine Ranunculus (J). *Australian Journal of Botany* 1995, 43(1): 103–112.
- (34) 鲍士旦. 土壤农化分析 (M). 第 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 1–329. (Bao Shidan. Soil and Agricultural Chemistry Analysis (M). 3rd. Beijing: China Agriculture Press 2000: 1–329.)
- (35) Tielborger K, Kadmon R. Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants (J). *Ecology* 2000, 81(6): 1544–1553.
- (36) Kraus, Jacob Ezra, Kraybill, et al. Vegetation and Reproduction with Special Reference to the Tomato (J). Corvallis, 1918.
- (37) 张志良. 赤霉素与植物开花 (J). *生物学教学* 1959, 2(7): 13–16. (Zhang Zhiliang. Gibberellin and plant flowering (J). *Biology Teaching* 1959, 2(7): 13–16.)
- (38) 吴巍, 赵军. 植物对氮素吸收利用的研究进展 (J). *中国农学通报* 2010, 26(13): 75–78. (Wu Wei, Zhao Jun. Advances on plants' nitrogen assimilation and utilization (J). *Chinese Agricultural Science Bulletin* 2010, 26(13): 75–78.)
- (39) Evans J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) (J). *Plant Physiology* 1983, 72(2): 297–302.
- (40) Zhang Z, Niu K, Liu X et al. Linking flowering and reproductive allocation in response to nitrogen addition in an alpine meadow (J). *Journal of Plant Ecology* 2013, 7(3): 231–239.
- (41) Xia J, Wan S. Independent effects of warming and nitrogen addition on plant phenology in the Inner Mongolian steppe (J). *Annals of Botany* 2013, 111(6): 1207.
- (42) 艾沙江·阿不都沙拉木, 谭敦炎, 吾买尔夏提·塔汗. 新疆郁金香营养生长、个体大小和开花次序对繁殖分配的影响 (J). *生物多样性* 2012, 20(3): 391–399. (Aysajan Abudushalamu, Tan Dunyan, Omarxat T. Effects of vegetative growth, plant size and flowering order on sexual reproduction allocation of *Tulipa sinkiangensis* (J). *Biodiversity Science* 2012, 20(3): 391–399.)
- (43) 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 等. 模拟氮沉降和干旱对准噶尔盆地

- 两种一年生荒漠植物生长和光合生理的影响 (J). 植物生态学报 2010, 34(12): 1394 - 1403. (Zhou Xiaobin, Zhang Yuanming, Wang Shasha, et al. Combined effects of simulated nitrogen deposition and drought stress on growth and photosynthetic physiological responses of two annual desert plants in Junggar Basin, China (J). Chinese Journal of Plant Ecology 2010, 34(12): 1394 - 1403.)
- (44) 王斌, 黄刚, 马健, 等. 5 种荒漠短命植物养分再吸收对水氮添加的响应 (J). 中国沙漠 2016, 36(2): 415 - 422. (Wang Bin, Huang Gang, Ma Jian, et al. Responses of nutrients resorption of five desert ephemeral plants to water and nitrogen additions (J). Journal of Desert Research 2016, 36(2): 415 - 422.)
- (45) 石兆勇, 高双成, 王发园. 荒漠生态系统中丛枝菌根真菌多样性 (J). 干旱区研究 2008, 25(6): 783 - 789. (Shi Zhaoyong, Gao Shuangcheng, Wang Fayuan. Biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in desert ecosystems (J). Arid Zone Research 2008, 25(6): 783 - 789.)
- (46) Yuan Z Y, Liu W X, Niu S L, et al. Plant nitrogen dynamics and nitrogen-use strategies under altered nitrogen seasonality and competition (J). Annals of Botany 2007, 100(4): 821 - 830.

## Physiological Response of Annual Desert Plants to Soil Nitrogen

ZHANG Yong-mei<sup>1,2,3</sup>, HUANG Gang<sup>1,2</sup>, TANG Li-song<sup>1,2</sup>, XU Zhi-cai<sup>1,2,3</sup>, FAN Lian-lian<sup>1,2</sup>

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China;

2. Fukang Station of Desert Ecosystem, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831505, Xinjiang, China;

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

**Abstract:** Seasonality of available soil nutrient has an important effect on plant life history, plant growth and interspecies relations. It can be confirmed that the seasonal variation of soil nitrogen affects the process of flowering phenology, plant growth and biomass allocation of *Malcolmia scorpioides* and its interspecies relations with *Descuminia sophia*. In this study, the seasonal variation of available soil nitrogen was tested and simulated under three nitrogen treatments, i. e. the uniform, spring and summer nitrogen application modes, and the values of flowering phenology, plant height, biomass allocation and leaf nutrient content of *M. scorpioides* under three nitrogen treatments were measured. The growth situations of *M. scorpioides* plants potted alone and planted in a mixed way with *D. sophia* were compared, and the effects of different nitrogen application modes on the interspecies relations were analyzed. The main results are as follows: ① The process of flowering phenology of *M. scorpioides* was significantly affected by the nitrogen application modes, and the curves of flowering amplitude of *M. scorpioides* plants potted alone were unimodal under uniform and spring nitrogen application modes but bimodal under summer nitrogen application mode. Cultivation ways affected significantly the process of flowering phenology of *M. scorpioides*. The flowering peak of *M. scorpioides* plants planted in a mixed way was 4 - 5 days earlier under the uniform nitrogen allocation mode, and the flowering proportion at flowering peak was 16% higher than that of plants potted alone; ② There was no significant interaction effect of nitrogen treatments and cultivation ways on the growth of *M. scorpioides*. The height of *M. scorpioides* plants potted alone was higher under spring nitrogen application mode than that under the uniform and autumn nitrogen application modes. Under the mixed environment, there was no significant effect of different nitrogen treatments on the plant height, aboveground biomass, underground biomass, total biomass of individual plants and root-shoot ratio of *M. scorpioides*; ③ There was no significant effect of nitrogen application modes and cultivation ways on the TN, TP and TN: TP ratio in leaves of *M. scorpioides*. The competitiveness of *M. scorpioides* was higher than that of *D. sophia* when these two plant species were planted in a mixed way. The study results revealed that the seasonality of available soil nitrogen affected the phenological process, growth and community composition of desert herbs.

**Key words:** annual plant; *Malcolmia scorpioides*; *Descuminia sophia*; seasonal variation; flowering phenology; nitrogen