两种梭梭属幼苗在土壤N和P梯度下的竞争能力研究①

谢江波[1,2,*]，彭历芝[1,*]，李艳明[1,*]，李 彦[2]

(1 石河子大学，新疆 石河子 832003;
2 中国科学院新疆生态与地理研究所，荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011)

摘 要：梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和白梭梭(*H. persicum*)是古尔班通古特沙漠两个优势树种。两个物种形态相似，但梭梭主要分布在丘间地，而白梭梭主要分布在丘顶。两种梭梭属植物的典型分布格局受到了植物地理或生物地理学家长期关注。但是，我们还远远不能完全理解这种分布格局形成的原因。在本研究中，通过一个竞争实验，试图确定这两个物种在宽幅土壤养分供应处理下的竞争能力，以及检测这两个物种在古尔班通古特沙漠丘顶/丘间地分布格局的潜在原因。结果表明：(1)在幼苗期，高养分条件下梭梭竞争强度大于白梭梭，梭梭为优势竞争者；相反，在低养分条件下白梭梭竞争强度大于梭梭，白梭梭为优势竞争者。在混种盆中相对丰富度指数也展示了同样的结果。实验结果类似于我们在野外观察到的物种分布格局。(2)这两种梭梭截然相反的竞争表现依赖于它们养分生理差异。梭梭高养分吸收能力使自己在高养分条件下具有优势，但在低养分下成了劣势。因为在低养分条件下，养分从土壤到根表面扩散是植物从土壤获取养分的限速步骤，因此，高养分吸收潜力反而对养分获取总量贡献微弱。白梭梭低养分吸收能力暗示着高养分保留率(例如：低流出)。因此，拥有高养分保留率的白梭梭能够在低养分条件下，通过竞争替换拥有高养分吸收能力的梭梭。在土壤贫瘠的地区(如沙漠)，关于种间竞争机制仍不是很清楚。通常认为，植物保留资源能力要比从土壤获取资源能力更重要。但是，结果表明了在养分贫瘠地区养分吸收和养分保留都重要，其中一个关键结果是贫瘠地区种间竞争决定了植物在小尺度上的分布格局。

关 键 词： 种间竞争；土壤养分；氮沉降；荒漠植物；梭梭；白梭梭

中图分类号： Q948 **文献标识码：** A **文章编号：** 1000-6060(2018)01-0083-09(0083~0091)

DOI:10.13826/j.cnki.cn65-1103/x.2018.01.011

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和白梭梭(*H. persicum*)是古尔班通古特沙漠的两个优势物种。这两个物种树冠形态相似但在沙丘尺度上其分布却有显著差异：沙垄顶部(土壤养分和盐分相对低)主要有半乔木白梭梭，而在沙垄下部(土壤养分和盐分相对高)则为小乔木梭梭(图1)。尽管在丘坡两个物种混生，但每个物种都能够在各自的优势区域排除另外一个物种。两个物种分布格局形成了鲜明对比，也激发了研究者们的兴趣[1-5]。很多研究者都检测过不同环境因素，如土壤盐分[3]、水分等[4]，对这两个物种幼苗阶段的影响，但很少取得共识。例如，TOBE等[3]认为白梭梭幼苗不耐盐，不能在盐分高的沙垄下部分布；而梭梭幼苗耐盐性好，能在盐分高的沙垄下部分布；但这不能解释梭梭为什么不能在盐分较低的沙垄顶部分布。因此两种梭梭属植物典型分布格局形成的原因还有待进一步明晰。

以往梭梭属植物的研究，只是考虑单一环境因素的影响(如土壤水分)，而忽略了几种要素共同作用(如水、氮、磷)，更缺少植物个体性状可塑性对资源获取能力影响的相关研究[6]。多年生植物在它们生活史过程中能够跨越大范围个体大小，因此可经历不同环境资源条件，在它们个体发育中形成不同选择压力[7-8]。例如，在荒漠生态系统，土壤湿度是影响植物分布至关重要的因素。如在荒漠生态系统中，水分常常被认为是植物生长的唯一限制因子。

① **收稿日期：** 2017-10-24； **修订日期：** 2018-01-10
基金项目： 荒漠与绿洲生态国家重点实验室基金资助和联合基金项目(项目批准号：U1603105)
作者简介： 谢江波(1982-)，男，籍贯湖南娄底，博士，副教授，主要从事植物生理生态学方面的研究. E-mail: 0208xiejiangbo@163.com
通讯作者： 李彦，男，博士，研究员. E-mail: liyan@ms.xjb.ac.cn
* 谢江波和彭历芝同为第一作者

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

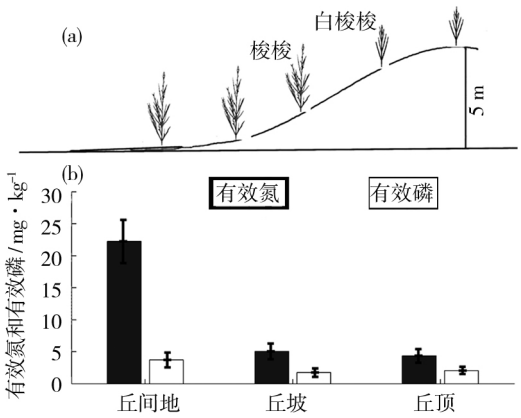

图 1 梭梭白梭梭在沙丘上的分布(a);丘间地、丘坡和丘顶的土壤有效 N 和 P 含量(b). 误差棒为均值标准误差($n=120$)

Fig. 1 The distribution patterns of *H. ammodendron* and *H. persicum* over a sand dune(a); the soil N and D contents at the dune(b)

但在古尔班通古特沙漠,最新的研究结果已经表明:对众多土壤因素进行冗余分析发现,土壤水分、土壤有效氮和有效磷是影响植物生长三个主效因子;并且在植物生长初期(4 月),土壤养分是驱动植物生长最主要因素;而在植物生长后期(5 月以后),土壤水分是限制植物生长最主要因素[9]。尽管荒漠生态系统土壤水分和养分含量相对较低,但可以确定的是荒漠生态是一个受土壤水分和养分交替控制的生态系统[9]。这是因为在古尔班通古特沙漠,早春三月的融雪让土壤含水量在这个时期相对较高,此时土壤养分水平就成了影响幼苗建成的决定因素。融雪后,梭梭和白梭梭种子在沙丘顶部或丘间沙地萌发。由于这两个物种更新依赖于幼苗建成,幼苗阶段行为将极大地影响成年植株分布[10]。另外,前期野外调查数据表明,梭梭和白梭梭幼苗有相似的资源利用(图 2)(生态位重叠)[白梭梭氮素的生态幅为(N) 2.8 ~ 11.2 mg·kg^{-1},磷为(P) 0.465 ~ 3.72 mg·kg^{-1},区域 I;而梭梭为(N) 2.8 ~ 44.8 mg·kg^{-1} 和(P) 0.465 ~ 14.88 mg·kg^{-1},区域 II]。此外,同属物种共有很多形态学和生理学性状,因此在交错区它们的竞争比不相关的两个物种更为激烈[11-12]。这些现象表明,幼苗阶段的养分竞争和养分生理是解释它们地理分布差异的重要因素。在截然不同的养分状况下,梭梭和白梭梭幼苗竞争力对其空间分布和未来格局起决定因素。然而,竞争能力影响与两个物种的空间分布关系目前仍不清楚。

因此,本文设计了一个种间竞争实验来研究这两个物种在养分梯度下的竞争能力差异。我们假设:在区域 I 的生境中(图 2),白梭梭幼苗竞争能力与梭梭幼苗有相同或更强的竞争力;而在除区域 I 以外的其他区域,梭梭幼苗竞争能力比白梭梭幼苗强。同时,本文检测了与竞争能力相关的一些植物性状,寻找幼苗竞争能力差异的原因。此外,模拟 N 沉降或 P 的沉降梭梭和白梭梭幼苗竞争能力的变化趋势,并对未来这两种建群种的更新能力做出预测。

1 实验材料与方法

1.1 植物栽培

实验在中科院新疆生态与地理研究所阜康荒漠生态站展开,实验开始于 2011 年 5 月 20 日,到当年 11 月 15 日结束。养分根据梭梭和白梭梭分布的生境土壤 N 和 P 元素含量,设计了 6 个 N 梯度和 6 个 P 梯度的交叉施肥(一共 36 种元素添加处理)实验(36 个处理是为了方便进行趋势分析,图 3)。N 肥用 NH_4NO_3 溶液,6 个 N 梯度为 2.8、5.6、11.2、22.4、33.6 和 44.8 mg·kg^{-1} 土壤;P 肥用 PH_2PO_4

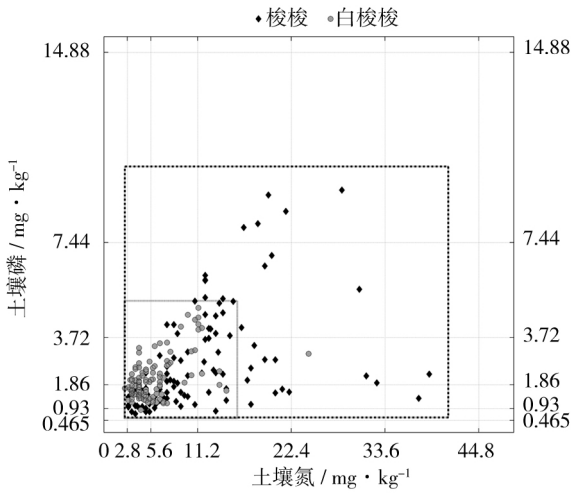

图 2 古尔班通古特沙漠梭梭和白梭梭幼苗生境土壤有效 N 和有效 P 含量

(白梭梭氮素的生态幅宽度为(N) 2.8 ~ 11.2 mg·kg^{-1},磷为(P) 0.465 ~ 3.72 mg·kg^{-1},参照区域 I;而梭梭为(N) 2.8 ~ 44.8 mg·kg^{-1} 和(P) 0.465 ~ 14.88 mg·kg^{-1},参照区域 II)

Fig. 2 The soil N and P contents under seedlings of *H. ammodendron* or *H. persicum* recorded in the Gurbantonggut Desert ($n=120$, each dot represents one location)

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

溶液,6 个 P 梯度为 0.456、0.93、1.86、3.72、7.44 和 14.88 mg · kg^{-1} 土壤。元素添加方式覆盖了梭梭和白梭梭所有生境,超过生境部分用于模拟 N 或 P 沉降。除 N 和 P 外,其它营养元素采用 HOAGLAND[13] 配方,微量元素采用 JENSEN[14] 配方,这样就保证了除了 N 和 P 元素外,其它元素都相等,排除了其他营养元素影响可能。

沙土采自古尔班通古特沙漠,播种之前用水反复冲洗 5 次,基本除去沙子中含有的营养物质,自然晾干后,装入直径 20 cm、高 25 cm 的塑料花盆内(装干沙土约 1.1 kg),盆底部有 4 个直径为 1 cm 小孔。本研究的目的是评估在不同 N 和 P 添加处理下对梭梭和白梭梭幼苗竞争能力的影响,所以盆栽采用两种方式: 单种和混种(图 3)。单种盆: 每个盆里只有一个种的幼苗,最后保持 8 株幼苗; 混种盆: 两种都有,总数也是 8 株幼苗,但每个种只有 4 棵幼苗(从幼苗期开始,经常间苗,去除过大或者过小的苗,尽量不让植株之间互相覆盖,以不互相影响为宜,但最终都要维持单种盆中有 8 棵,混种盆中每个种各有 4 棵)。总共盆栽数为: 36 个处理 ×3 单种/混种盆 ×5 重复 =540 盆。5 月 20 日播种,播种后每 5 d 用 250 mL 溶液浇灌,以保证盆内的养分状况恒定。为了避免离子积累造成毒害,每 10 d 用 500 mL 自来水冲洗一次,然后再浇 250 mL 溶液。因为每次施肥都是浇透,所以土壤中的 N 和 P 元素和溶液中的相同。

11 月 15 开始收获。每次取样都以盆为单位,单种盆先将地上部分砍掉,并将根系挑出洗干净; 混种盆根系连同地上部分一起挖出,再根据地上部分小心将两种幼苗根系分开,然后再分出每一种的地上部分和根系。取样后将样品 105℃杀青 30min,然后 65℃烘干至衡重,根系和地上部分别称重(混种盆还要区分不同种),记录重量。单种盆总生物量以盆为单位计算; 混种盆总生物量也以盆为单位,但区分不同种。烘干后,将地上部分和根系全部粉碎,粉碎后搅拌混匀,用纸袋保存起来,以备将来分析。

全 N 的测定采用凯氏法; 待测液的制备采用硫酸 - H_2O_2 消煮法。定 N 仪为瑞典的 Tecator 公司生产的 KJELTEC system 1026 distilling unit,标样测定偏差在 2% 以内,样品测定偏差在 5% 以内。

全 P 的测定采用钼锑抗比色法,分光光度计为日本岛津公司的紫外与可见光分光光度计 UV - 2550,测定误差在 3% 以内; 待测液的制备采用硫酸 - H_2O_2 消煮法。测全 P 和测全 N 采用同一份消煮液,分根系和地上部分分别测定。

1.2　数据准备与统计分析

根据根系和地上部分生物量,分别计算不同盆栽模式下不同种的总生物量(Total biomass),根系生物量分配比例(Root biomass ratio = root biomass/total biomass)。

[植物吸收的 N(P) 总量] = [root biomass × 根 N(P) 含量% + shoot biomass × 枝条 N(P) 含量%]。

为了验证本文假设,根据 VENTERINK 和 GUSEWELL(2010) 定义竞争强度的方法,我们将梭

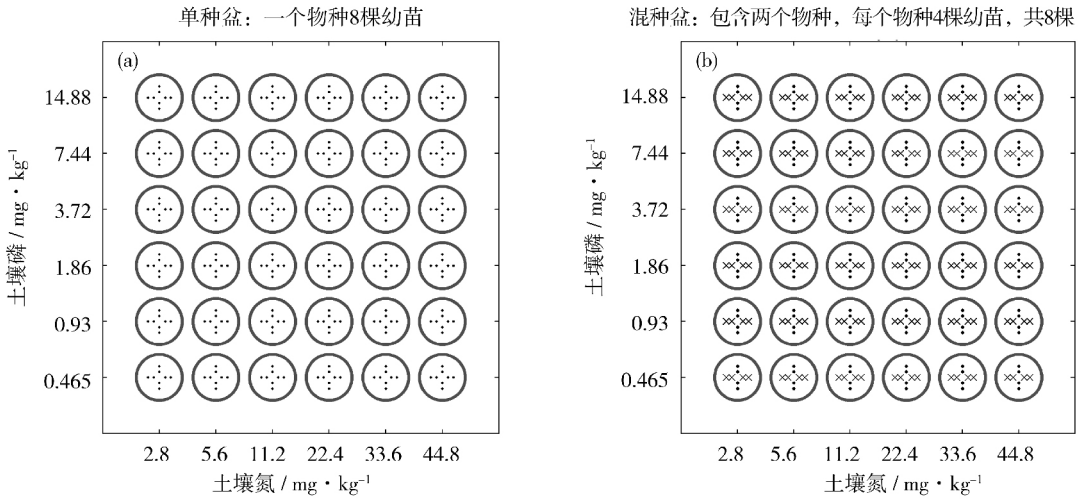

图 3　种间竞争实验设计

(单种盆(a) 和混种盆(b); 圆圈代表一个盆栽; 每个点或叉代表一个物种的幼苗; 坐标轴代表加到盆栽土壤中的 N 和 P)

Fig. 3　Experimental design of inter - specific competition. Monoculture pots (a) and mixture pots (b)

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

梭或白梭梭幼苗的竞争强度(competive strength)定义如下:在每一个处理下,计算了混种盆中梭梭(或白梭梭)的总生物量与梭梭(或白梭梭)单种盆中的总生物量之比(total biomass in mixture pots ×2/total biomass in the monoculture pots of the same species,注意,为了可比性的需要,混种盆总生物量都乘以2,因为混种盆这一种只有4株,而单种盆为8株;混种盆和单种盆均随机选取3个重复)。在某一给定的处理下,如果混种盆中梭梭的总生物量[×2]显著大于单种盆中梭梭的总生物量(competive response >1)或者梭梭使其竞争者白梭梭在混种盆中的生物量显著低于单种盆(competive response <1),我们认为梭梭是优势竞争者(Superior competitor);否则,白梭梭为优势竞争者。此外,在混种情况下(种间竞争),两个物种的生物量与单种相比可能都显著下降(competive response 都 <1,那就需要比较哪个下降的快),因此,本文定义了相对竞争强度(Relative competive strength):

相对竞争强度 = 梭梭的竞争强度/白梭梭的竞争强度;如果相对竞争强度 >1,则认为梭梭是优势竞争者;如果相对竞争强度 <1,则白梭梭是优势竞争者;如果相对竞争强度 =1,则两者具有相同竞争优势(equal competitor)。相对丰富度定义为:混种梭梭的总生物量/混种白梭梭的总生物量。

N-way ANOVA 用来评估 N、P、竞争差异(种内竞争 VS 种间竞争)和种差异对种生物量和其他植物性状的影响。种内和种间竞争(单种与混种)是在分不同物种比较的,而不同种的影响是分别在单种盆和混种盆里比较。Two-way ANOVA 用来评估土壤 N 和 P 添加对竞争力和相对丰富度的影响,为了展示其结果,我们使用了趋势面分析。因为 ANOVA 只是显示处理对性状的均值是否影响,但本文中包含36种养分添加方式,具体是哪两种养分添加方式对性状均值有显著影响,ANOVA 并不能直接表示出来。所以除了用 ANOVA 评估 N、P、竞争类型和物种差异是植物性状平均值差异的来源之外,我们评估每一个性状的每一对平均值之间是否有显著差异。如:我们需要评估添加 2.8 g N 和 0.456 g P 的处理和添加 2.8 g N 和 0.93 g P 处理下总生物量(或竞争强度)之间是否有显著差异,这就需要多重比较方法。在本文中,每一个植物性状有36个平均值,因此有对平局值之间的比较。我们用 MATLAB 提供的多重比较程序(multcompare 函数)比较了每一个性状630对平均值之间的显著差异。并将比较结果用二维(N 和 P)趋势面(或趋势面等高线)表示:在趋势面分析中将同一性状的平均值在同一颜色条(color bar)下用不同的颜色表示两两之间的差异性;若平均值差异显著(不显著),则在趋势面上它们之间的颜色差异也显著(不显著);方法见 MATLAB 提供的 Multi-dimensional multivariable least squares regression(MREG);由于本文需要,我们对 MREG 原代码的绘图部分做了细小的修改。方差分析和作图均在 MATLAB 2014 年中进行。

2 结果分析

2.1 竞争能力

在单种栽培处理下,梭梭总生物量随着 N、P 增加而增加(图4a),白梭梭总生物量变化亦如此(图4b)。N 和 P 处理对两种生物量均有显著性影响(N 和 P 对梭梭生物量产量的影响 F 值分别为 3.24 和 5.78,并且 P 值均 <0.01;N 和 P 对白梭梭生物量产量的影响 F 值分别为 34.41 和 67.42,且 P 值均 <0.01;表1)。混合栽培处理和单一栽培处理相比较,竞争会抑制两个物种的生长(图4 所示混种盆中两物种的生物量较单种盆中生物量均有降低;根据方差分析的结果,竞争对梭梭和白梭梭影响的 F 值分别为:46.76 和 33.72,且 P 值均 <0.001,因此这种降低幅度也是显著的)。虽然养分处理对两个物种的生物量均有显著影响,但与单一栽培和混合栽培处理的植物生长差异相比,养分处理的差异很小(表1中比较 F 值,竞争的 F 值大于养分处理影响的 F 值)。因此,在混合栽培处理中,与增加养分相比,竞争是两个物种生物量的主要影响因素,也是生物量变化的主要驱动力(表1,N×P×竞争交互作用明显,N×P×竞争对梭梭和白梭梭交互作用的 F 值分别为 3.26 和 3.82,且 P 值均 <0.001)。此外,在区域1(低养分)中,白梭梭生物量减小低于梭梭,表明白梭梭是优势竞争者(图4e)。相比之下,在区域2(高养分)中,白梭梭生物量的减小高于梭梭,表明梭梭是优势竞争者(图4e)。混合栽培处理的相对优势度也显示了这一模式(图4f)。

2.2 养分生理

在混合栽培处理中,两个物种在对照养分处理下的行为与它们获得的养分(图5)显著相关。在所

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

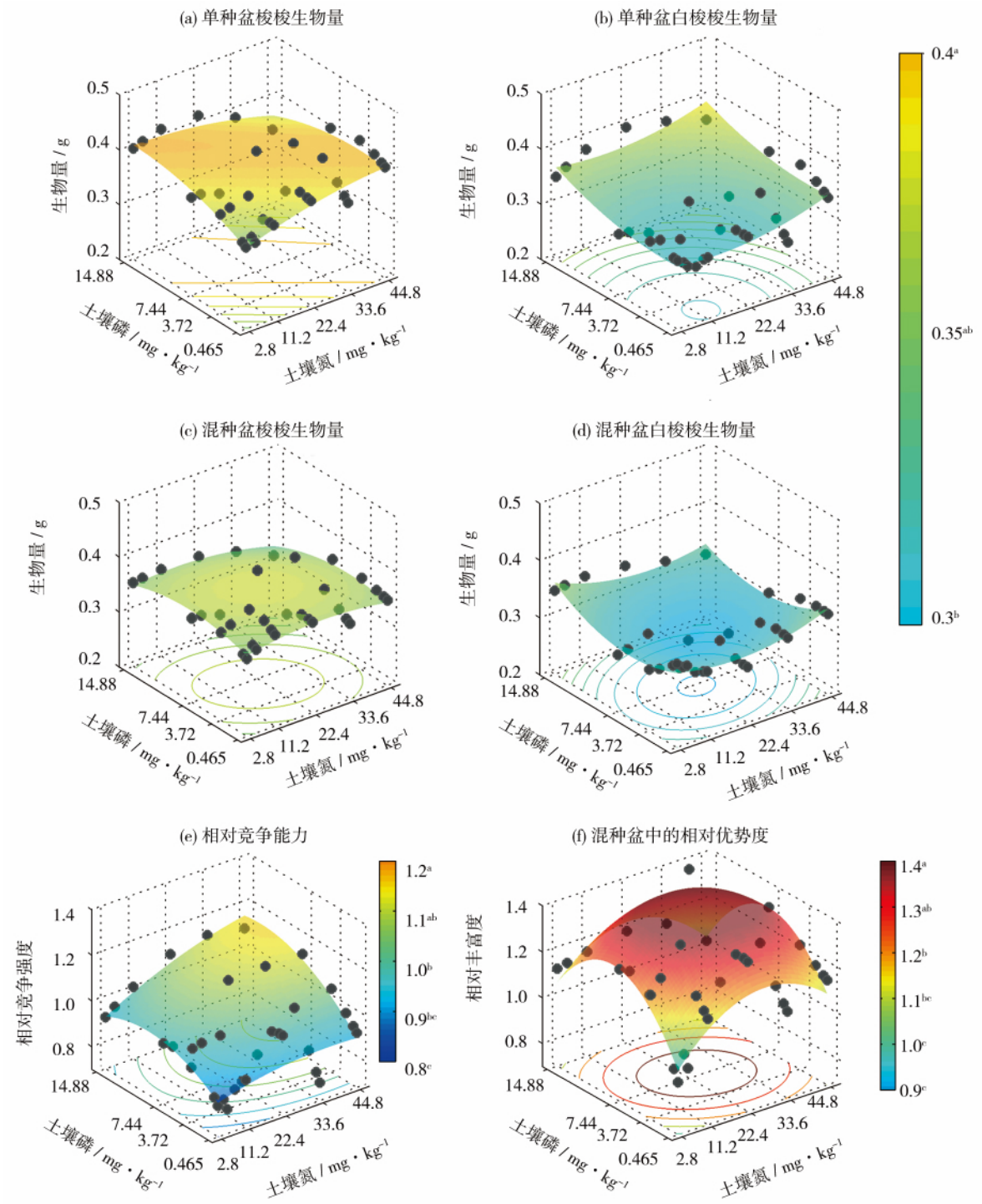

图 4　土壤 N 和 P 供应水平下的梭梭白梭梭和梭梭生物量产量和竞争能力

(混种盆中的每个物种总生物量都乘以 2,因为单种盆每个物种为 8 棵,而混种盆中每个物种只有 4 棵. 每个点有 3 个重复)

Fig. 4　Effects of N and P supply levels on total biomass production (shoots + roots) of *H. ammodendron* and *H. persicum* and their competitive abilities

有的养分处理中,梭梭比白梭梭在竞争过程中获得了较大比例的 N,但是高养分条件下,这个比例差异特别高(8% ~10%)(图 5a、b)。混合栽培处理下,和白梭梭相比,梭梭在高养分条件下通过根部的高生物量来获得更多的 N。

3　讨 论

种间竞争高度依赖于土壤资源有效性以及与资源获得或保留有关的植物功能性状[14-16]。在野外环境中,这些多年生植物个体发育过程中经历着不

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表 1 土壤 N、P、竞争(种间对种内)和物种对生物量产量、根生物量分配比例的影响方差分析结果(*F* 值和显著性水平)

Tab. 1 ANOVA results(F-values and significance levels) for the effects of soil N,P,competition(inter-vs. intra-specific) and species on biomass production and plant traits of *H. ammodendron* or *H. persicum*

	生物量/g	根生物量比例		生物量/g	根生物量比例
梭梭			**单种盆**		
氮	3.24**	60.85***	氮	34.17***	32.03***
磷	5.87***	66.07***	磷	43.61***	27.88***
竞争	46.76***	554.95***	物种	972.99***	155.42***
氮×磷	10.12***	8.34***	氮×磷	9.8***	5.33***
氮×竞争	21.52***	4.41***	氮×物种	7.43***	30.71***
磷×竞争	25.99***	3.66***	磷×物种	13.76***	38.98***
氮×磷×竞争	3.26***	6.13***	氮×磷×物种	2.20***	3.99***
白梭梭			**混种盆**		
氮	34.41***	2.93*	氮	23.83***	11.93***
磷	67.42***	2.95*	磷	45.34***	10.46***
竞争	33.72***	2.15*	物种	898.034***	812.32***
氮×磷	8.56***	1.15	氮×磷	13.33***	6.23***
氮×竞争	13.95***	2.07*	氮×物种	4.51**	4.85***
磷×竞争	18.89***	1.1	磷×物种	4.52**	5.40***
氮×磷×竞争	3.82***	1.61*	氮×磷×物种	1.35	1.24

*** $P<0.001$; ** $P<0.01$; * $P<0.05$

注:竞争的影响是在每一个种上检测的,而物种的影响是分单种和混种盆检测

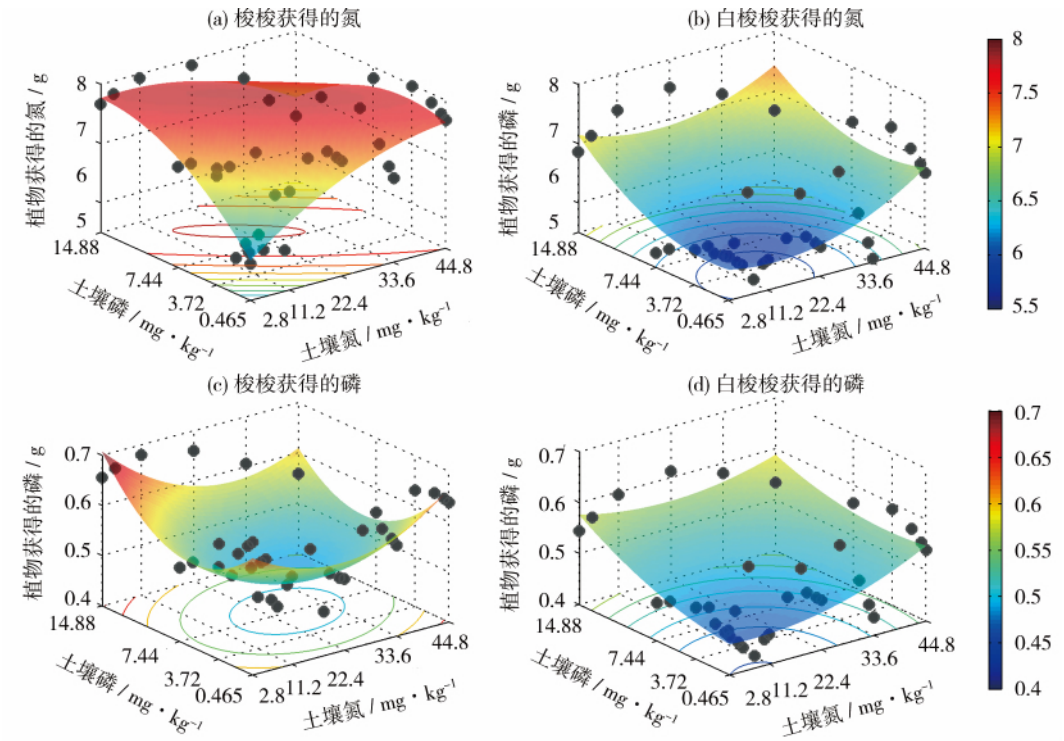

图 5 混种盆中,土壤 N 和 P 供应水平下的梭梭和白梭梭吸收的养分元素占施用量的百分比(每个点有 3 个重复)

Fig. 5 Proportion acquired nutrients by *H. ammodendron* and *H. persicum* (as percentage of their total supply) in mixture pots of the two species in mixture pots

同的胁迫因素,不同资源条件产生的选择压力将主导其个体发育的不同阶段[7-8]。如,在古尔班通古特沙漠,土壤水分是影响植被分布格局最关键的因素。然而,由于融雪,土壤水分在早春三月会得到一

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

次补充。此外,雪融化所产生的地表径流会携带凋落物和盐分在丘间地积累。因此,融雪也将导致丘间地比沙丘顶部有更高的养分和盐分。在这一阶段,土壤水分相对较高,而土壤养分将是幼苗定植早期的主导因素。这两个物种更新都是依靠幼苗定植,因此,在不同养分条件下(如丘顶低养分和丘间地高养分)两种幼苗的竞争能力是决定它们成年植株分布格局最关键的一步。本文的竞争实验中(图3),土壤养分的供应是模拟野外生境(图2),因此两个物种的竞争与它们在野外环境中的竞争类似。

在高养分环境下,梭梭是优势竞争者(图4e);相反,在低养分环境下,白梭梭是优势竞争者(图4e)。在混合盆中的相对优势度指数也显示这一结果(图4f)。这一结果与在野外观察到的这两个物种的分布格局类似(图1a),这种竞争能力差异的解释(至少是部分的解释)与其养分生理有关(图5)。

梭梭在所有养分处理下吸收的 N 都比白梭梭要高(图5),表明梭梭具有高养分吸收速率[15-18]。但这种高养分吸收效率只能使梭梭在高养分环境下取得竞争优势,而在低养分环境下并不占优势。这是因为: 植物吸收养分取决与两个条件[17],一个是它自身吸收能力,另外一个是土壤养分向根系扩散的速率,这取决与土壤养分的高低。在高养分条件下,植物本身的吸收能力强会占据优势[15-17];而在低养分环境下,约束植物吸收养分能力的主要限速步骤养分是往根系的扩散,高吸收能力植物(如本研究中的梭梭)同时也具有高流失速率(反过来,低吸收能力植物也具有低流失速率,如本研究中的白梭梭),因此在低养分环境下,高吸收能力反而不占优势[15-18]。相反,在低养分区,植物对养分具有高保存率会占据优势[15]。已经有大量实验证据表明[15-16,18-19],对低养分适应的植物,其组织氮含量低,吸收氮能力低而养分保存率和周转速率高(新生组织从衰老组织重新吸收养分),这也使得它们在低养分区具有比高养分吸收速率的物种更高的竞争力。

4　结 论

本文从种间竞争角度揭示了两个梭梭属植物在丘间地/丘顶相间分布这一典型格局产生的原因: 梭梭高养分吸收效率使其在高养分区(丘间地)占据竞争优势,而白梭梭高养分保存率使其在低养分区(丘顶)占据优势。针对梭梭和白梭梭丘间地-丘顶分布格局的形成原因,以前有文献表明是两个物种幼苗耐盐性差异造成的,但这不能解释梭梭为什么不能在盐分较低的沙垄顶部分布。本研究从幼苗竞争的角度给出了一个解释。尽管有很多研究指出,在土壤贫瘠地区,多数物种都是采取 *r* 策略来适应环境,通常认为不应该考虑竞争因素。荒漠区土壤虽然总体贫瘠,水分是这一地区最主要限制因子。但在古尔班通古特沙漠的 3~4 月,冬季的 20 cm 厚的积雪会在这个季节集中融化(相当于一次大的降雨)。融雪后,几乎所有荒漠植物种子都会在沙丘各个部位萌发,由于水分相对充足,给幼苗定植提供了足够水分。此时,荒漠土壤中低养分有效性反而成了主要限制因素。而幼苗定植期对依赖于幼苗更新的荒漠植物而言,其幼苗在养分梯度下的竞争能力将决定其成年植株的分布和未来的格局。土壤肥力的高低是一个相对概念,相对于热带雨林,荒漠区为养分贫瘠地区。但同处于荒漠地区,土壤肥力也存在相对高和低的区域,在本研究中,沙丘顶部为土壤肥力相对低的区域,丘间地为相对高的区域。植物对养分的竞争相关理论仍然有效,不能一概认为在荒漠区竞争不重要。尽管土壤盐分能够解释许多物种的分布格局[20-21],但在小尺度上(如本文的研究尺度为沙丘尺度),荒漠物种种间竞争和养分生理同样重要,在以后的研究中,建议将两者结合起来研究,将有利于进一步揭示荒漠植物分布格局形成的原因以及预测其在全球气候变化背景下的未来格局。

在古尔班通古特沙漠,有研究表明大气氮沉降有增强趋势[22-24]。大气氮沉降将增加这一地区土壤的肥力,在这一背景下,梭梭在竞争中可能占据更大优势。目前,很少有学者研究大气氮沉降对植物影响,未来急需研究的问题是: 荒漠植物的养分生理如何对大气氮沉降做出响应。

参考文献(References)

[1] SONG H, FENG G, TIAN CY, et al. Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions [J]. Plant Science, 2006, 170(1): 113-119.]

[2] SONG J, FENG G, TIAN CY, et al. Strategies for adaptation of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* to a saline environment during seed-germination stage [J]. Annals of Botany, 2005, 96(3): 399-405.

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

[3] TOBE K, LI XM, OMASA K. Effects of sodium chloride on seed germination and growth of two Chinese desert shrubs, *Haloxylon ammodendron* and *H. persicum* (Chenopodiaceae) [J]. Australian Journal of Botany, 2000, 48(3): 455 – 460.

[4] XU H, LI Y. Water-use strategy of three Central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events [J]. Plant and Soil, 2006, 285: 5 – 17.

[5] XU H, LI Y, XU GQ, et al. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation [J]. Plant Cell and Environment, 2007, 30: 399 – 409.

[6] VENTERINK HO, GUSEWELL S. Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation [J]. Functional Ecology, 2010, 24: 877 – 886.

[7] DE SOYZA AG, FRANC AC, VIRGINIA RA, et al. Effects of plant size on photosynthesis and water relations in the desert shrub *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) [J]. American Journal of Botany, 1996, 83: 99 – 105.

[8] DONOVAN L, EHLERINGER J. Contrasting water-use patterns among size and life-history classes of a semi-arid shrub [J]. Functional Ecology, 1992: 482 – 488.

[9] ZHUANG WW, SERPE M, ZHANG YM. The effect of lichen-dominated biological soil crusts on growth and physiological characteristics of three plant species in a temperate desert of northwest China [J]. Plant Biology, 2015, 17: 1165 – 1175.

[10] SKALOVA H, HAVLICKOVA V, PYSEK P. Seedling traits, plasticity and local differentiation as strategies of invasive species of *Impatiens* in central Europe [J]. Annals of Botany, 2012, 110: 1429 – 1438.

[11] MILLA R, ESCUDERO A, IRIONDO JM. Congruence between geographic range distribution and local competitive ability of two *Lupinus* species [J]. American Journal of Botany, 2011, 98: 1456 – 1464.

[12] WALCK JL, BASKIN JM, BASKIN CC. Why is *Solidago* shortii narrowly endemic and S. altissima geographically widespread? A comprehensive comparative study of biological traits [J]. Journal of Biogeography, 2002, 28: 1221 – 1237.

[13] HOAGLAND DR, ARNON DI. The water-culture method for growing plants without soil [M]. California: College of Agriculture, University of California, 1950: 1 – 67.

[14] JENSEN MH, COLLINS W. Hydroponic vegetable production [J]. Horticultural Reviews, 2011, 7: 483 – 558.

[15] AERTS R. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks [J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 29 – 37.

[16] AERTS R, CHAPIN F. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns [J]. Advances in Ecological Research, 1999, 30: 1 – 67.

[17] CHAPIN FS. The mineral-nutrition of wild plants [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 10: 233 – 260.

[18] MCGRAW JB, CHAPIN FS. Competitive ability and adaptation to fertile and infertile soils in two Eriophorum species [J]. Ecology, 1989: 736 – 749.

[19] AERTS R, BERENDSE F, DE CALUWE H, et al. Competition in heathland along an experimental gradient of nutrient availability [J]. Oikos, 1990, 30: 310 – 318.

[20] 李菊艳,赵成义,闫映宇,等. 盐分对胡杨(*Populus euphratica*)幼苗生长和离子平衡的影响[J]. 干旱区地理, 2016, 39(3): 613 – 620. [LI Juyan, ZHAO Chengyi, YAN Yingyu, et al. Effect of salinity on growth, ionic homeostasis in organs of *Populus euphratica* seedlings [J]. Arid Land Geography, 2016, 39(3): 613 – 620.]

[21] 刘建新,王金成,刘秀丽,等. 燕麦种子萌发和幼苗抗逆生理特性对不同浓度碱性盐处理的响应[J]. 干旱区地理, 2016, 39(5): 1018 – 1024. [LIU Jianxin, WANG Jincheng, LIU Xiuli, et al. Effects of different concentration of alkalic salts on seed germination and seedlings physiological characteristics of stress-resistance in *Avena nuda L* [J]. Arid Land Geography, 2016, 39(5): 1018 – 1024.]

[22] 常运华,刘学军,李凯辉,等. 大气氮沉降数值模拟的演替进程与模型筛选[J]. 干旱区地理, 2013, 36(3): 383 – 392. [CHANG Yunhua, LIU Xuejun, LI Kaihui, et al. Numerical modeling atmospheric nitrogen deposition: evolution process and models' screening [J]. Arid Land Geography, 2013, 36(3): 383 – 392.]

[23] 张金,马金珠,陈春武,等. 硝酸盐氮氧同位素在不同生态系统中的研究进展[J]. 干旱区地理, 2015, 38(2): 312 – 319. [ZHANG Jin, MA Jinzhu, CHEN Chunwu, at al. An overview on application of dual isotope compositions of nitrate in different ecosystems [J]. Arid Land Geography, 2015, 38(2): 312 – 319]

[24] 赵元杰,车高红,刘辉,等. 塔克拉玛干沙漠南缘红柳沙包有机质碳氮含量与气候环境变化[J]. 干旱区地理, 2016, 39(3): 461 – 467. [ZHAO Yuanjie, CHE Gaohong, LIU Hui, et al. C and N content in organic matter of *Tamarix* cone and climatic and environmental change in southern region of Taklimakan Desert [J]. Arid Land Geography, 2016, 39(3): 461 – 467.]

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Competitive interactions between two desert shrub seedings towards variation in soil nitrogen and phosphorus content

XIE Jiang-bo[1,2], PENG Li-zhi[1], LI Yan-ming[1], LI Yan[2]

(1 *Shihezi University*, *Urumqi*, *Xinjiang* 832003, *P. R. China*;

2 *Xinjiang Institute of Ecology and Geography*, *Chinese Academy of Sciences*, *Urumqi*, *Xinjiang* 830011, *P. R. China*).

Abstract: At the southern fringe of the Gurbantonggut Desert, *H. ammodendron* and *H. persicum* are the two dominant woody species. Both species are morphologically similar but *H. ammodendron* is found primarily at interdunes and *H. persicum* at the top of dunes in the desert. The contrasting distribution pattern of these two species has long intrigued researchers in plant geography or biogeography. However, we are still far from fully understanding what controls this distribution pattern. In the current study, by a competition experiment, we aimed to determine the competitive abilities under a broad range of soil nutrient supply and to examine the underlying causes of the dune/interdune distribution patterns of the two Haloxylon species in the Gurbantonggut Desert. Our results demonstrate that: (1) in the seedling stage, *H. ammodendron* was the superior competitor under high nutrient availability and, in contrast, *H. persicum* was superior under low nutrient availability. The relative dominance index in mixture pots also showed the same pattern. These results resembled the patterns of species distribution observed in the field. (2) At least part of the explanation for the contrasting competitive responses of the two Haloxylon species lies in their differences in nutritional physiology. Its high absorption capacity gave *H. ammodendron* an advantage only under high nutrient conditions but would be a disadvantage under low-nutrient conditions. Under low-nutrient conditions, diffusion to the root surface is the rate-limiting step in nutrient acquisition from soil, so a high potential to absorb nutrients adds little to the total amount of nutrients acquired. The low absorption capacity of *H. persicum* suggests high nutrient retention (i. e. low efflux). Thus, *H. persicum* with high nutrient retention can competitively replace *H. ammodendron* with higher competitive ability for nutrient uptake under low nutrient availability. In unfertile sites (e. g. desert), the mechanisms of interspecific competition are not always clear. In general, nutrient uptake was less important relative to plants' ability for nutrient retention under unfertile sites. However, our results have showed that both nutrient uptake and nutrient retention can be important under unfertile sites. A key implication of our results is that the inter-specific competition at small scale determines their distribution pattern in unfertile sites.

Key words: inter-specific competition; soil nutrition; N deposition; desert plant; *H. ammodendron*; *H. persicum*

?1994-2018 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net