

DOI: 10.5846/stxb202003040407

黄彩变, 曾凡江, 张波. 不同水氮条件下骆驼刺幼苗生长及氮效率变化特征. 生态学报, 2021, 41(9): 3612-3624.

Huang C B, Zeng F J, Zhang B. Responses of plant growth and nitrogen efficiency of *Alhagi sparsifolia* seedlings to different water and nitrogen levels. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9): 3612-3624.

不同水氮条件下骆驼刺幼苗生长及氮效率变化特征

黄彩变^{1,2,3,*}, 曾凡江^{1,2,3}, 张波^{1,2,3}

1 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, 乌鲁木齐 830011

2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 新疆荒漠植物根系生态与植被修复实验室, 乌鲁木齐 830011

3 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300

摘要:在荒漠生态系统氮沉降背景下, 研究退化植被幼苗对水分和氮素变化的响应特征, 对实现植被恢复和重建具有重要意义。在塔里木盆地南缘对骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)幼苗通过 2 年的水分(干旱、中水和湿润)和氮素(不施氮、低氮(51 mg/kg)、中氮(102 mg/kg)和高氮(306 mg/kg))添加试验, 研究骆驼刺幼苗干物质累积、生物固氮和氮效率对水氮条件变化的响应。结果表明, 骆驼刺幼苗不同器官的干物质累积和吸氮效率对水氮条件变化的响应因生长年份而异, 但幼苗整株干物质累积和吸氮效率在 2 个生长年份的变化趋势却相似。在干旱条件下, 骆驼刺幼苗的干物质质量、吸氮效率和生物固氮量均在低氮处理下显著增加, 之后随施氮量增加而降低。水氮交互可显著提高幼苗干物质累积、吸氮效率和生物固氮量, 其中以中水中氮处理的效果最好。水氮添加有降低骆驼刺幼苗氮素利用效率(NUE)的趋势, 但在干旱和中水条件下施氮可显著提高幼苗的生物固氮比例, 然而生物固氮比例与 NUE 仅在第 2 个生长年份呈显著负相关。在 2 个生长年份, 骆驼刺幼苗干物质质量与吸氮效率和生物固氮量呈极显著正相关关系, 但与 NUE 和生物固氮比例并无明显相关性。这表明骆驼刺幼苗主要是通过调节吸氮效率和生物固氮量来适应水氮条件变化, 进而影响幼苗干物质累积。

关键词:骆驼刺幼苗; 吸氮效率; 生物固氮; 干物质累积

Responses of plant growth and nitrogen efficiency of *Alhagi sparsifolia* seedlings to different water and nitrogen levels

HUANG Caibian^{1,2,3,*}, ZENG Fanjiang^{1,2,3}, ZHANG Bo^{1,2,3}

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

2 Xinjiang Desert Plant Roots Ecology and Vegetation Restoration Laboratory, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

3 Cele National Station of Observation and Research for Desert Grassland Ecosystem in Xinjiang, Cele 848300, China

Abstract: The plant growth is generally co-limited by water and nitrogen (N) in desert ecosystems. Increasing global N deposition necessitates to evaluate the response of desert plant seedlings against variable N and water input levels. As it will affect the success of the degraded vegetation restoration and reconstruction. A two-year pot experiment was conducted to examine the effects of water addition (drought, moderate water level, and high water level), N addition (no N, low level with 51 mg/kg, moderate level with 102 mg/kg, and high level with 306 mg/kg) and their interaction on seedlings of *Alhagi sparsifolia* at the southern rim of the Tarim Basin. We analyzed the effects of water and N addition on the dry matter accumulation, biological N fixation, and N efficiency of *A. sparsifolia* seedlings. The results showed that the effects of water and N additions on dry matter accumulation and N absorption efficiency of different organs varied by years, but whole

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金面上项目(2016D01A077)

收稿日期: 2020-03-04; 网络出版日期: 2021-03-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huangcaibian@ms.xjb.ac.cn

seedlings showed the similar trend in both years. Under drought treatment, low N addition significantly improved the dry mass, N absorption efficiency and biological N fixation amount of *A. sparsifolia* seedlings, but all these decreased with the increasing N rate. Interaction of water and N increased the dry mass, N absorption efficiency, and biological N fixation amount of *A. sparsifolia* seedlings. Among all the treatments, the moderate water and N (102 mg/kg) was the best combination to improve the dry matter accumulation, N absorption efficiency and biological N fixation amount. Water and N additions tended to reduce the N use efficiency (NUE). However, N addition significantly enhanced the biological N fixation ratio under drought and moderate water conditions. A significantly negative relationship occurred between the NUE and biological N fixation ratio only in the second year. The dry mass was significantly positively related with N absorption efficiency and biological N fixation amount, except NUE and biological N fixation ratio. It suggested that *A. sparsifolia* seedlings could adjust their N absorption efficiency and biological N fixation amount to adapt changing water and N additions, and it could further affect the dry matter accumulation of seedlings.

Key Words: *Alhagi sparsifolia* seedlings; N absorption efficiency; biological N fixation; dry matter accumulation

在荒漠生态系统中,由于土壤氮素普遍缺乏,被认为是仅次于水分的重要限制因子^[1]。近些年来随着人类工农业活动的加剧,大量化学肥料施用和化石燃料燃烧致使大气氮沉降在全球范围内不断增加^[2]。可利用氮素的增加不但能够改变土壤微生物的活性和氮素转化^[3-4],还可改变植物生长和生物量的分配^[5],进而会影响到物种多样性和群落结构与功能^[6]。目前,氮沉降的增加在森林、草地、湿地等生态系统的影响已受到广泛关注,虽然在干旱荒漠区域氮沉降速率普遍较低,但同样对植物生产力、物种丰富度以及群落结构和功能有显著影响^[7-8]。因此,研究荒漠植物生长和氮素利用对不同氮素水平的响应,对深入了解氮沉降对荒漠植被生长的影响,预测其对植被演化趋势的作用具有重要意义。

无论是在荒漠还是其他生态系统,生活史对策不同的植物对氮沉降的响应也不同。如在荒漠草地连续4年的野外观测发现,氮沉降对多年生牧草生长的促进作用远超过短命植物和非禾草类植物^[9]。在古尔班通古特沙漠对不同生活史对策植物的研究也有类似发现,随氮素有效性增加多年生植物生长更快,地上和地下生物量累积量也比短命植物增加更多^[5]。这表明在荒漠生态系统中氮沉降可能会有利于多年生植物的生长并影响群落结构。还有研究认为在荒漠环境中植物的氮素利用能力十分强大,外源氮素极小幅度增加都可极大地提高植物的生理活性^[10],增强植物的抗旱能力。但是荒漠环境中土壤可利用水分较少,外源氮素过多投入会增加土壤中养分浓度,降低土壤水势,进而会加剧水分胁迫^[11],所以有研究认为氮素大幅度增加对荒漠环境下的植物生长有明显抑制作用^[12]。这些研究说明了在荒漠干旱环境中氮沉降对植物生长影响的复杂性,而这种复杂性不但与植物生活史对策有关,还与干旱程度、氮投入水平、时间尺度等密切相关,所以要明确氮沉降对荒漠植物的影响趋势就不能忽视其他关键因子如土壤水分条件的交互影响。

骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*),多年生豆科草本植物,是塔里木盆地南缘绿洲-沙漠过渡带上的优势建群种植物,不仅具有防风固沙、维护绿洲生态安全等功能,也是优质的牧草和药用资源,在当地畜牧业发展中发挥了重要作用,具有广泛的药用开发价值。但是近年来由于缺乏充足的地表水补给,加之人为不合理地砍伐利用和牲畜破坏,骆驼刺植被退化严重,已很难实现自然更新,采用人工培育骆驼刺实生苗的方法是当前骆驼刺植被恢复的主要措施。目前对骆驼刺大多研究主要集中于幼苗生理生态特征^[13]、根系生态学特性^[14-15]和养分利用特征^[16]等方面。骆驼刺自身还具有较强的生物固氮能力,但是不少研究认为干旱和氮添加对生物固氮均有明显抑制作用^[17-18]。那么对骆驼刺而言,其生物固氮和氮素利用能力对氮沉降和干旱是如何响应的?目前还鲜有报道。为此,本研究在塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲外围的生态学实验场,采用人工控制实验设置不同的水氮处理梯度,研究骆驼刺幼苗干物质累积、生物固氮能力、氮素吸收和利用效率等的变化特征,以期查明骆驼刺幼苗生长以及生物固氮和氮素效率对水氮条件变化的响应特征,研究结果对实现骆驼刺幼苗成功定居具有重要意义,也为全球气候变化背景下荒漠植被恢复、重建和管理提供理论依据和科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验场地点位于塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲外围的策勒国家站生态学试验场(80°43′45.9″E, 37°01′20.7″N), 海拔为 1340—1380 m, 属于暖温带极端干旱区。年平均风速 1.9 m/s, 年平均大于 8 级大风天数为 40 d, 沙尘暴频繁, 年均 30 d。年平均气温 11.9℃, 极端最高气温 41.9℃, 极端最低气温 -23.9℃, 植物生长季(4—9 月)的平均气温为 21.8℃。年均降水量仅 35.1 mm, 且主要集中在 4—9 月, 年均蒸发量高达 2595.3 mm, 无霜期平均约为 209 d。实验场地下水位平均 6.5 m, 自然植被的生长过程中水资源补给主要依赖于不定期发生的夏季洪水灌溉。策勒绿洲外围植被稀少, 以骆驼刺群落为主, 并伴生有少量的多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)和花柴(*Karelinia caspica*)。

1.2 试验设计

以不同水氮处理下的骆驼刺幼苗为试验材料。骆驼刺种子收集于当地, 于 2013 年 4 月 15 日在策勒国家站生态学试验场进行盆栽种植。每盆装土 28 kg, 播种 8 粒, 种植深度为 1.5 cm, 并充分浇水。播种后保持土壤湿润, 待出苗后及时疏苗, 幼苗生长稳定后每盆留苗 1 株。盆内土壤采自绿洲外围荒漠区 0—60 cm 土层, 土壤 pH 为 8.3, 有机质含量为 2.18 g/kg, 全氮、磷、钾含量平均值分别为 0.17、0.49、14.6 g/kg, 速效氮、速效磷、速效钾含量相应为 17.6、1.7、145.7 mg/kg。

前期研究发现, 满足骆驼刺幼苗存活的土壤含水量下限为 6% 左右, 而适宜生长的土壤含水量为 10%—13%^[13, 19]。据此我们设置 3 个水分处理: 田间持水量(约 18%)的 30%—35%(干旱处理 W_1)、60%—65%(中等水分处理 W_2)和 80%—85%(湿润处理 W_3)。参照骆驼刺群落土壤含氮量(0.17 g/kg)设置 4 个施氮水平: 不施氮(N_0)、低氮 51 mg/kg(相当于 12 g/m²)(N_1)、中氮 102 mg/kg(相当于 24 g/m²)(N_2)和高氮 306 mg/kg(相当于 72 g/m²)(N_3)。采用完全随机区组设计, 共 12 个处理, 即 W_1N_0 、 W_1N_1 、 W_1N_2 、 W_1N_3 、 W_2N_0 、 W_2N_1 、 W_2N_2 、 W_2N_3 、 W_3N_0 、 W_3N_1 、 W_3N_2 、 W_3N_3 。每个处理 30 个重复。

采用¹⁵N 自然丰度法, 即利用固氮植物和非固氮植物利用有效氮源(土壤和空气氮源)不同而形成的植物¹⁵N 丰度差异来测定生物固氮量。非固氮植物作为参比植物的筛选非常重要, 须与固氮植物有相似的物候特征、根系分布特征、形态特征等, 并且参比植物可利用的土壤氮源与固氮植物相似。前期研究表明, 在研究区域符合条件可作为生物固氮参比植物的有里海旋复花(*Inula caspica*)和多枝怪柳^[16], 其中多枝怪柳与骆驼刺都属于深根系荒漠植物, 物候特征更接近, 为此本试验选择其作为参比植物。用在当地收集的多枝怪柳种子进行种植, 播种时间和水氮处理均与骆驼刺相同, 每个处理种植 8 盆, 每盆出苗后均留单株。测定骆驼刺生物固氮能力还需测定其在氮素 100% 源于大气时的同位素丰度, 因此需将骆驼刺幼苗在无氮介质中进行培养。采用装有石英砂的营养钵进行培养, 在整个生长期只浇灌无氮 Hoagland 营养液。

供试氮源为尿素, 每年分 3 次施, 分别在 2013 年和 2014 年的 5 月 25 日、6 月 10 日和 6 月 25 日进行, 每次施肥量为总量的 1/3。水分处理于 2013 年 5 月 15 日开始, 每隔 1 天下午 20:00 用 TDR300 土壤水分测定仪(soil moisture equipment, Santa Barbara, CA, USA)测定不同处理的土壤含水量, 该方法测得的土壤水分含量为体积含水量(cm³/cm³)。设置的 3 个水分处理对应体积含水量范围分别为 0.079—0.093 cm³/cm³(W_1)、0.167—0.183 cm³/cm³(W_2)和 0.232—0.249 cm³/cm³(W_3)。采用环刀法取样测得 3 个水分处理的土壤容重。可能因为水分处理前管理方式一致, 土壤紧实度也比较接近, 所以不同水分处理间容重差异较小, 平均为 1.38 g/cm³, 根据容重和干土重量计算出每盆土壤体积为 20.3 L。每次需要补充灌水量的计算公式为: 损失水分重量(g) = 原土壤水分重量(g) - 体积含水量 × 土壤体积 × 10³ × 水密度(1 g/cm³), 式中原土壤水分重量 = 干土重量 × 土壤含水量(%) / (100 - 土壤含水量)。补充灌水后使土壤体积含水量分别达到各处理预定值范围, 水分处理于当年的 10 月中旬结束, 自然越冬后, 于次年的 4 月 15 日再次开始。

1.3 测定指标与方法

7 月至 8 月为骆驼刺的生长旺季, 从 9 月开始生长减缓, 并会出现不同程度的叶片枯落现象, 因此样品采

集分别在 2013 年和 2014 年的 8 月 25 日开始进行。这期间累积降雨量分别为 32.4 mm 和 13.4 mm, 由于单次降雨均未超过 1.5 mm, 加上当地蒸发强烈, 因此降雨对本试验水分处理的影响较小, 在此不予考虑。每次采样时各处理选出 4 株并标记, 剪下地上部分并将叶片和茎分开, 根系用 0.15 mm 筛网流水冲洗取出, 并分离出细根(直径 < 2 mm)和粗根(直径 > 2 mm)。样品按器官分开装入纸袋, 在 75℃ 烘至恒重后称量, 所有样品研磨粉碎后用 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 法消解, 采用凯氏定氮仪法测定植物不同器官全氮含量(%)。

参比植物和用于测定 ^{15}N 稳定同位素的骆驼刺叶片采集与上述取样同步。每一处理选 10 株骆驼刺幼苗取样, 叶片样本量一般不少于 150 片, 均为成熟叶片, 取样避开标记株。多枝柽柳叶片呈披针形, 所以保证总取样量在 15 g 左右。砂培骆驼刺取样在种植当年 8 月份进行。所有叶子采摘后立即用蒸馏水冲洗干净, 用吸水纸擦干后装入样品袋, 在 90℃ 杀青 30 min, 然后放在烘箱内在 70℃ 下烘干, 磨碎后, 全部过 100 目筛子, 密封贮存。所有样品 ^{15}N 丰度均在中国农业科学院稳定同位素实验室进行测定, 根据盆栽和砂培骆驼刺及参比植物叶片中测得的 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) 值, 计算出骆驼刺幼苗的生物固氮比例($\%N_{\text{fixed}}$), 其计算方法参照 Shearer 和 Kohl^[20], 计算公式如下:

$$\%N_{\text{fixed}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{ref}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{field}}) / (\delta^{15}\text{N}_{\text{ref}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{hydro}})$$

其中 $\%N_{\text{fixed}}$ 表示通过生物固氮作用固定的氮素量占其全部同化氮素量的百分数, $^{15}\text{N}_{\text{ref}}$ 代表参比植物, 即与骆驼刺生长在相同环境下的多枝柽柳叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, $\delta^{15}\text{N}_{\text{field}}$ 代表不同处理下骆驼刺幼苗叶片的 $\delta^{15}\text{N}$ 值, $\delta^{15}\text{N}_{\text{hydro}}$ 代表在无氮溶液中砂培生长的骆驼刺叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值。

骆驼刺幼苗的氮素累积吸收量和生物固氮量用下式计算:

$$\text{各器官氮素累积吸收量 (mg)} = \text{各器官干物质质量} \times \text{各器官含氮量}$$

$$\text{生物固氮量 (mg)} = \%N_{\text{fixed}} \times \text{整株} / \text{各器官氮素累积吸收量}$$

其中整株氮素累积吸收量为各器官氮素累积吸收量相加的总和。

1.4 数据分析

本研究中的氮效率主要包括氮素利用效率(NUE)和吸氮效率。植物 NUE 定义为植物吸收单位氮所能生产的生物量, 等同于植物体内养分浓度的倒数, 计算公式为: $\text{NUE (g/g)} = \text{各器官} / \text{整株干物质质量} \div \text{各器官} / \text{整株氮素累积吸收量}$ 。有研究认为可用氮素累积吸收量表征吸氮效率^[21], 即各器官吸氮效率(mg/plant) = 各器官氮素累积吸收量, 整株吸氮效率即为整株氮素累积吸收量。本研究也采用氮素累积吸收量表征骆驼刺幼苗的吸氮效率, 综合反映通过生物固氮和根系直接吸收等方式获取氮的效率。

数据分析采用 SPSS 16.0 软件, 选择单因素方差分析(one-way ANOVA)进行 12 个不同水氮组合间差异显著性检验; 用双因素方差分析(two-way ANOVA)检验水分和施氮及其交互作用对骆驼刺幼苗干物质和氮效率各参数的影响; 采用 person 相关分析骆驼刺幼苗干物质质量与吸氮效率、生物固氮量、生物固氮比例和氮素利用效率相关性。

2 结果与分析

2.1 不同水氮条件下骆驼刺幼苗的干物质累积

在幼苗生长第 1 年, 水分、氮素添加对不同器官及整株干物质累积影响均达极显著水平, 其中水分作用最明显; 水氮交互处理对叶片干物质累积作用不明显, 但对其他部位均有显著影响(表 1)。在干旱处理下, W_1N_1 处理的叶片、茎、粗根和整株干物质质量均显著高于其他处理, 且粗根干物质质量在该处理下达到最高(图 1)。增加灌水量并适量施氮对不同部位干物质累积也有明显促进作用, 其中对地上部干物质质量的提升更为明显。在 W_2N_2 处理下, 叶片和茎干物质累积量达到最高, 分别比干物质质量最低处理(W_1N_0)高出 1.53 和 1.63 倍, 但与 W_2N_1 处理差异不明显。细根干物质质量在 W_2N_0 处理最高, 但与 W_2N_1 处理差异也不显著。整株干物质累积也在 W_2N_2 处理下达到最高, 比干物质质量最低处理(W_1N_0)高出 1.57 倍, 但与 W_1N_1 处理差异却不明显。

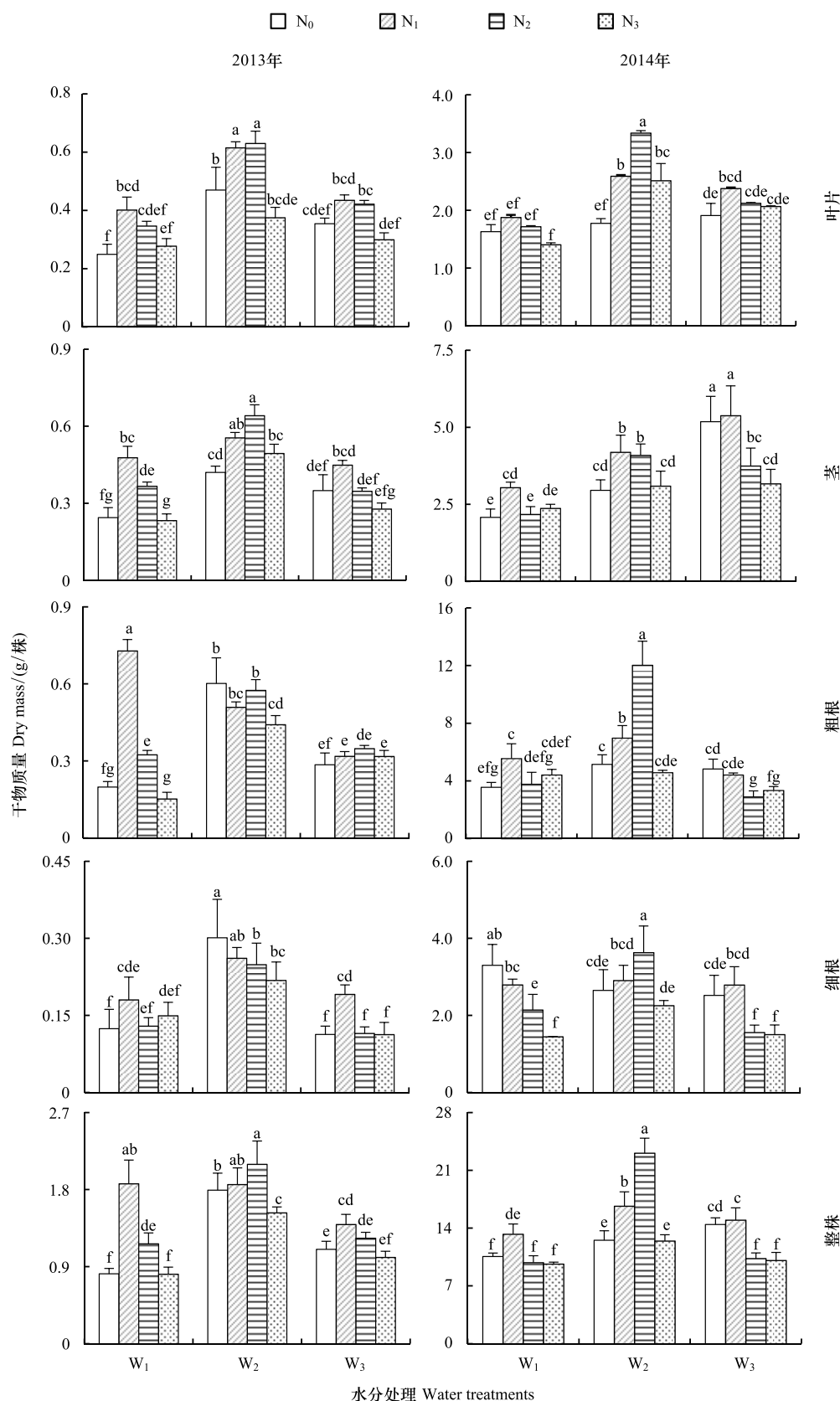


图 1 不同水氮处理对骆驼刺幼苗各器官干物质累积的影响

Fig.1 Effects of different water and N supplies on the root dry matter accumulation in each organ of *A. sparsifolia* seedlings

N₀: 不施氮 No N; N₁: 低氮 Low N level; N₂: 中氮 Moderate N level; N₃: 高氮 High N level; W₁: 干旱 Drought; W₂: 中水 Moderate water level; W₃: 湿润 High water level; 图中数值为平均值±标准误 (n=4), 不同小写字母表示处理间差异显著 (P<0.05)

在幼苗生长第 2 年,水分、氮素及水氮交互作用对不同部位干物质累积的影响均达极显著水平。干旱条件下除 W_1N_1 处理对茎、粗根和整株干物质累积有显著提高外,其他施氮处理对幼苗生长作用不明显,甚至有降低细根干物质累积的趋势。在中等水分条件下,叶片、粗根、细根和整株干物质质量均随施氮量增加而增加,之后又降低,均在 W_2N_2 处理下达到最高,且显著高于其他水氮添加处理,其中以粗根干物质质量变化幅度最大;茎干物质质量在施氮后也先增加而后降低,但在 W_2N_1 和 W_2N_2 处理下差异较小,在高施氮量下(W_2N_3)又显著下降。湿润条件下施低氮(W_3N_1)对各器官生物量影响均不明显,增加施氮量后均有不同程度降低趋势。总体来看,在 2 个生长年份骆驼刺不同器官对水氮条件变化的生长响应也明显不同,尤其是粗根和细根。

表 1 不同水氮供应下骆驼刺幼苗干物质累积的双因素方差分析(F)Table 1 Two-way ANOVA results of effects of water, N and their interaction on the dry mass of *A. sparsifolia* seedlings (F)

处理 Treatments	2013 年					2014 年				
	叶片 Leaf	茎 Stems	粗根 Coarse roots	细根 Fine roots	整株 Whole plant	叶片 Leaf	茎 Stems	粗根 Coarse roots	细根 Fine roots	整株 Whole plant
水分 Water (W)	35.63 **	37.48 **	39.87 **	35.52 **	91.05 **	35.82 **	58.79 **	93.95 **	35.52 **	97.22 **
氮素 Nitrogen (N)	16.11 **	15.65 **	18.78 **	5.12 **	34.81 **	10.50 **	13.89 **	21.21 **	5.12 **	36.07 **
水分×氮素 W×N	1.52	3.10 *	18.74 **	10.83 **	9.68 **	5.51 **	6.62 **	37.17 **	10.83 **	37.93 **

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

2.2 不同水氮条件下骆驼刺幼苗的吸氮效率

幼苗生长第 1 年,水分、氮素添加对不同部位吸氮效率均有显著影响;除叶片外,其他部位吸氮效率还受到水氮交互作用的显著影响(表 2)。干旱条件下施低氮(W_1N_1)显著促进了幼苗的吸氮效率,尤其是粗根的吸氮效率显著高于其他处理;施中氮(W_1N_2)对叶片、茎和整株吸氮效率也有显著促进作用,但与 W_1N_1 处理差异不明显;施高氮(W_1N_3)不利于各器官吸氮效率的提高,甚至有降低作用(图 2)。中等水分条件下施低氮和中氮对各器官和整株吸氮效率的提升最为明显,其中以叶片吸氮效率增加最为显著,在 W_2N_1 处理下达到最高,但与 W_2N_2 处理差异不明显。湿润条件下仅低氮处理对茎、细根和整株吸氮效率有明显提升。

表 2 不同水氮供应下骆驼刺幼苗吸氮效率的双因素方差分析(F)Table 2 Two-way ANOVA results of effects of water, N and their interaction on the N absorption efficiency of *A. sparsifolia* seedlings (F)

处理 Treatments	2013					2014				
	叶片 Leaf	茎 Stems	粗根 Coarse roots	细根 Fine roots	整株 Whole plant	叶片 Leaf	茎 Stems	粗根 Coarse roots	细根 Fine roots	整株 Whole plant
W	27.38 **	13.71 **	43.66 **	41.12 **	72.62 **	19.10 **	64.07 **	85.36 **	15.26 **	91.68 **
N	17.09 **	11.65 **	33.32 **	3.58 *	38.58 **	8.71 **	9.51 **	19.85 **	11.87 **	29.88 **
W×N	2.01	2.63 *	19.58 **	8.28 **	5.20 **	3.52 **	2.72 *	27.71 **	6.17 **	20.88 **

* 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$

在骆驼刺幼苗生长第 2 年,水分、氮素及水氮交互作用对不同器官和整株的吸氮效率均有显著影响,其中对粗根吸氮效率的影响最为明显。干旱条件下,仅 W_1N_1 处理对茎、粗根和整株吸氮效率有显著提高,增加施氮量后作用并不明显。中水条件下,叶片、粗根和整株吸氮效率均随施氮量增加而显著增加,在 W_2N_2 处理下达到最高,之后又显著下降;茎吸氮效率在 W_2N_1 处理下显著增加,之后随施氮量增加变化却不明显;细根仅在 W_2N_2 处理下显著增加。湿润条件下,仅在 W_3N_1 处理对茎吸氮效率有显著提升,其他器官和整株吸氮效率在施氮后变化不明显,甚至有下降趋势。

2.3 不同水氮条件下骆驼刺幼苗的 NUE

在幼苗生长第 1 年,叶片、茎、粗根和整株的 NUE 均受到水分、氮素及水氮交互作用的显著影响;细根的 NUE 仅受到水分条件的显著影响(表 3)。在干旱不施氮处理下叶片的新氮效率最高,与 W_1N_1 处理差异却不明

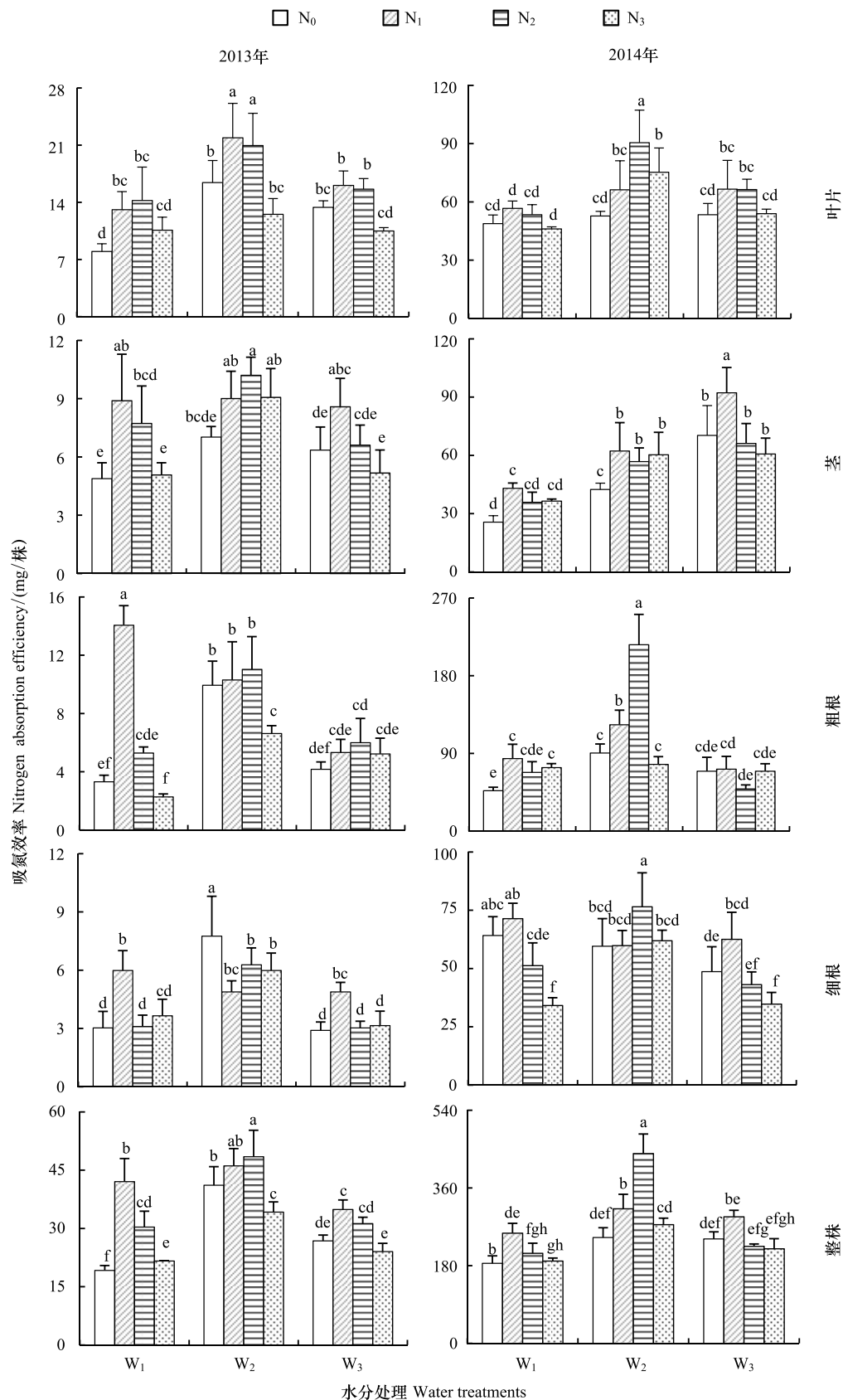


图2 不同水氮处理对骆驼刺幼苗吸氮效率的影响

Fig.2 Effects of different water and N supplies on the N absorption efficiency of *A. sparsifolia* seedling

显,但是增加灌水量或施氮量均会显著降低叶片 NUE(图 3)。茎的 NUE 在 W_2N_2 处理下最高,但与 W_2N_1 处理差异不明显。粗根的 NUE 在 W_3N_0 处理下最高,但与 W_1N_3 和 W_2N_3 差异不明显。细根 NUE 在干旱条件下较高,且在该处理下不受施氮量影响,增加灌水量和施氮量则会降低其 NUE。整株的 NUE 在 W_2N_3 处理下最高,但与 W_1N_1 、 W_2N_0 和 W_2N_2 差异均不明显。可以看出,不同器官与整株的 NUE 受水氮条件变化的影响并不一致。

在骆驼刺幼苗生长的第 2 年,叶片和茎的 NUE 均受到水分、氮素及水氮交互作用的显著影响。粗根、细根和整株的 NUE 仅受到氮素和水氮交互作用的显著影响。叶片 NUE 在 W_2N_1 处理下最高,但与 W_3N_3 差异不明显。茎在 W_1N_0 处理下 NUE 显著高于其他处理,水氮添加均显著降低了其 NUE。粗根和细根 NUE 也在 W_1N_0 处理下最高,但与 W_3N_0 差异不明显。整株的 NUE 则在 W_3N_0 处理下最高,但与 W_1N_0 差异不明显。这表明水氮添加及交互作用均不利于除叶片外的其他器官和整株 NUE 的提高。

表 3 不同水氮供应下骆驼刺幼苗 NUE 和生物固氮比例的双因素方差分析(F)

Table 3 Two-way ANOVA results of effects of water and N addition on the NUE and biological N fixation ratio of *A. sparsifolia* seedlings (F)

参数 Indexes	2013 年			2014 年		
	水分 Water (W)	氮素 Nitrogen (N)	水分×氮素 W×N	水分 Water	氮素 Nitrogen	水分×氮素 W×N
叶片 NUE Leaf NUE	47.15 **	21.53 **	75.94 **	40.27 **	9.26 **	16.92 **
茎 NUE Stems NUE	331.74 **	35.65 **	23.54 **	24.29 **	53.20 **	11.75 **
粗根 NUE Coarse root NUE	10.20 **	42.65 **	10.47 **	2.69	5.13 **	2.44 *
细根 NUE Fine root NUE	20.30 **	2.61	1.52	0.25	46.93 **	30.52 **
整株 NUE Whole plant NUE	16.58 **	4.62 **	15.21 **	0.62	16.44 **	5.11 **
生物固氮量 Biological N fixation amount	62.0 **	18.6 **	5.8 **	58.6 **	24.1 **	13.9 **
生物固氮比例 Biological N fixation ratio	1.68	10.93 **	5.07 **	0.97	62.40 **	14.20 **

NUE:氮素利用效率 N use efficiency; * $P<0.05$, ** $P<0.01$

2.4 不同水氮条件下骆驼刺幼苗的生物固氮特征

在 2 个生长年份,骆驼刺幼苗的生物固氮量均受到水分、氮素和水氮交互作用的显著影响,其中水分条件的影响最显著(表 3)。在水分条件改善后骆驼刺幼苗的生物固氮量均明显增加,但 W_2N_0 和 W_3N_0 差异不明显(图 4)。干旱条件下施氮也可显著增加幼苗生物固氮量,但随施氮量增加却有下降趋势。中等水分条件下施氮对生物固氮量增加有显著的交互作用,但在第 1 个生长时期 3 个施氮处理的生物固氮量差异不明显,在第 2 个生长时期 W_2N_2 显著高于其他处理。在湿润条件下施氮对生物固氮量的影响却不明显。在 2 个生长时期,生物固氮量最高的水氮组合均为 W_2N_2 处理。

骆驼刺的生物固氮比例在 2 个生长年份均受到氮素和水氮交互作用的显著影响,水分条件变化对其影响却不明显。在骆驼刺幼苗生长第 1 年,干旱条件下施氮虽可提高其生物固氮比例,但作用不明显;在中等水分条件下,随施氮量增加其生物固氮比例也显著增加,在 W_2N_3 处理下达到最高,但与 W_2N_2 和 W_3N_3 差异不明显;湿润条件下施氮有降低生物固氮比例的趋势,尤其是在 W_3N_1 和 W_3N_2 处理下。对于 2 年生骆驼刺幼苗,在干旱条件下氮素添加可显著提高其生物固氮比例,但不受施氮量影响;中等水分条件下,生物固氮比例随施氮量增加而增加,在 W_2N_3 处理下最高,且显著高于其他处理;湿润条件下,施低氮(W_3N_1)有降低生物固氮比例的趋势,但在 W_3N_2 和 W_3N_3 处理下则会显著增加。

2.5 骆驼刺幼苗的氮效率、生物固氮与干物质累积间的相关性

对骆驼刺幼苗整株干物质质量与氮效率和生物固氮参数进行相关分析显示(表 4),在 2 个生长年份幼苗干物质质量均与吸氮效率和生物固氮量呈极显著正相关关系,吸氮效率与生物固氮量也呈极显著正相关关系。生物固氮效率与 NUE 仅在第 2 个生长年份呈显著负相关。幼苗干物质累积在 2 个年份与 NUE 和生物固氮比例均无明显相关性。

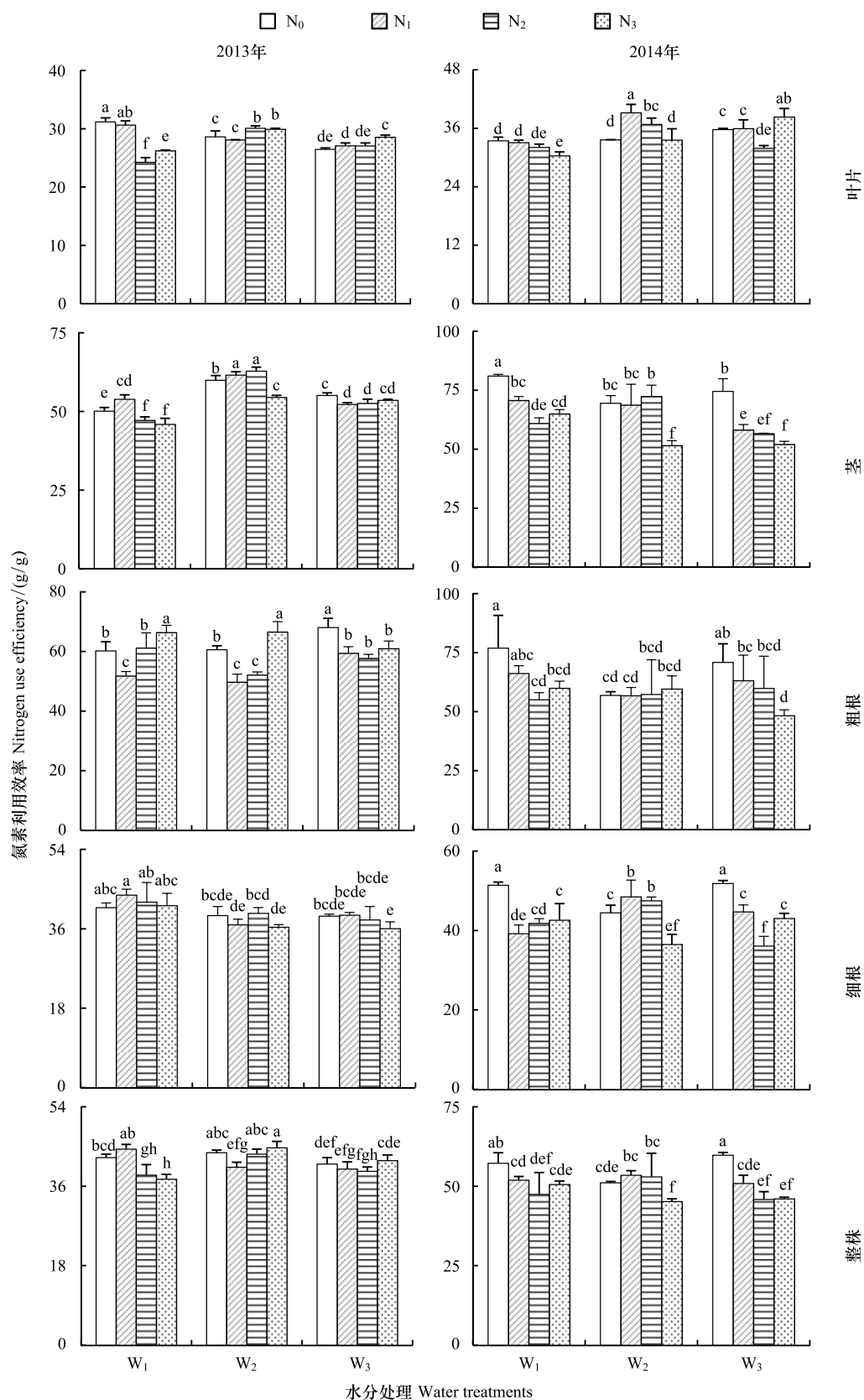


图3 不同水氮处理对骆驼刺幼苗 NUE 的影响

Fig.3 Effects of different water and N supplies on the N use efficiency of *A. sparsifolia* seedlings

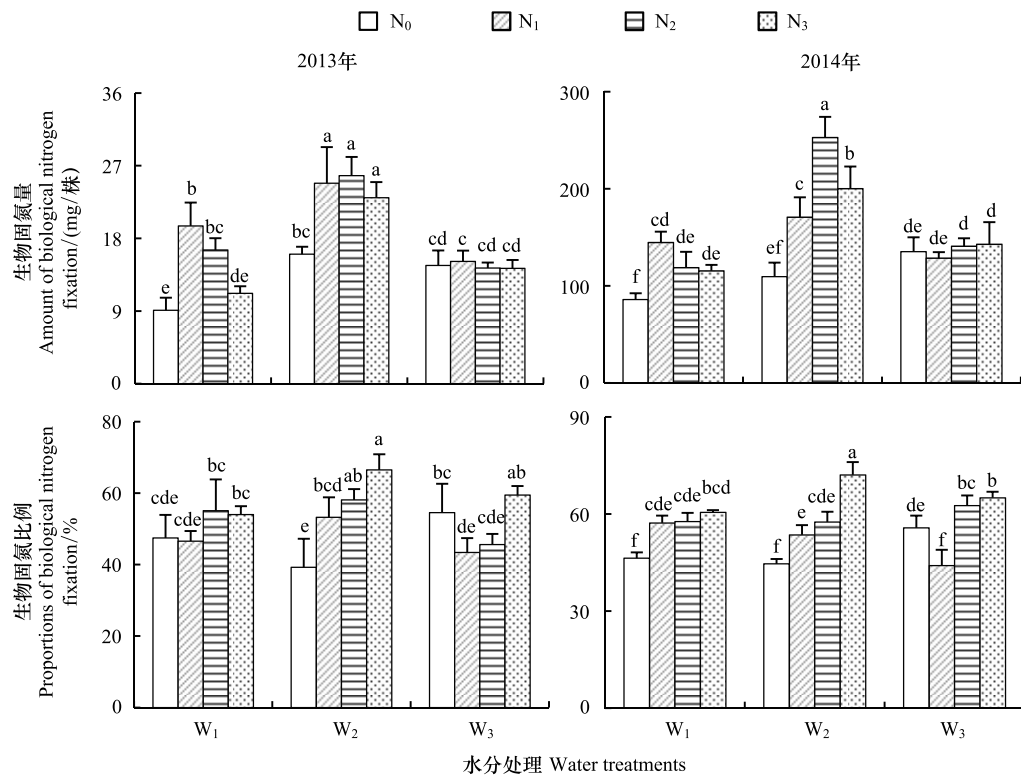


图 4 不同水氮处理对骆驼刺幼苗生物固氮量和生物固氮比例的影响

Fig.4 Effects of different water and N supplies on the proportions of biological N fixation amount and biological N fixation ratio of *A. sparsifolia* seedlings

表 4 骆驼刺幼苗吸氮效率、NUE、生物固氮量和生物固氮比例与干物质质量间的相关性分析

Table 4 The correlations among N absorption efficiency, NUE, biological N fixation amount, biological N fixation ratio and dry mass of *A. sparsifolia* seedlings

参数 Indexes	2013 年				2014 年			
	干物质质量 Dry mass	吸氮效率 N absorption efficiency	NUE	生物固氮量 Biological N fixation amount	干物质质量 Dry mass	吸氮效率 N absorption efficiency	NUE	生物固氮量 Biological N fixation amount
吸氮效率 N absorption efficiency	0.99**				0.96**			
NUE	0.53	0.40			0.37	0.11		
生物固氮量 Biological N fixation amount	0.86**	0.86**	0.42		0.77**	0.87**	-0.16	
生物固氮比例 Biological N fixation ratio	-0.08	-0.10	0.10	0.41	-0.18	-0.02	-0.59*	0.47

* $P<0.05$, ** $P<0.01$

3 讨论

有研究表明外源氮素添加可通过提高幼苗的抗旱性和光合能力等来减缓干旱胁迫对幼苗生长的影响,但是随着氮添加量的增加,干旱胁迫有可能会消减掉这种正效应^[22]。本研究表明,在干旱条件下施低氮对 1 年生骆驼刺幼苗叶片、茎、粗根、细根和整株干物质累积均有显著促进作用,对 2 年生骆驼刺幼苗的茎、粗根和整株干物质累积也有显著提高,但是随施氮量增加后各器官和整株干物质累积均又显著下降。这与对毛竹幼苗的研究结果相似,即干旱条件下不超过中等氮沉降量时可促进幼苗根系和地上部生长,否则将加剧干旱胁迫

对植物生长的负面影响^[23]。水分条件改善后,1年生幼苗各器官及整株均在中等水分条件下干物质质量增加最明显,2年生幼苗的茎、粗根和整株干物质累积则随灌水量增加而增加。水氮共同添加后,2个生长季幼苗的干物质累积均在中等水分条件下的水氮交互作用最显著,且在中水中氮处理下达到最高,在高氮条件下却显著下降。可见,在干旱和适宜的水分条件下外源氮添加对骆驼刺幼苗生长均有明显的促进作用,尽管在不同生长阶段对干物质分配响应格局不同,但均存在一个氮素临界值。在本研究中干旱条件下每年氮素添加量不宜超过中氮(24 g/m^2)水平,而在中等水分条件下则不宜超过高氮(72 g/m^2)水平。近几年在新疆古尔班通古特沙漠附近氮素年沉降量约为 0.5 g/m^2 ^[5],而在塔克拉玛干沙漠南缘人为干扰影响程度要低于古尔班通古特沙漠附近,因此在本研究区域氮沉降量还远达不到对骆驼刺幼苗生长产生负面影响的程度,但是关于能够对骆驼刺幼苗生长起到促进作用的氮沉降量下限还有待进一步探讨。

氮素吸收与干物质累积密切相关,有研究表明提高幼苗氮素吸收效率会增加干物质的累积^[21, 24]。本研究发现,在幼苗生长第1年,干旱条件下施低氮可显著提高骆驼刺幼苗不同器官的吸氮效率,但是随施氮量增加吸氮效率则会下降;在幼苗生长第2年,干旱条件下施低氮仅使茎、粗根和整株吸氮效率显著增加,施氮量增加后又出现下降,这与不同器官干物质累积量变化一致。水氮共同添加也明显促进了幼苗吸氮效率,其中以中水条件下施氮的耦合效应最为显著,且在2个生长年份吸氮效率均达到最高。在幼苗生长第1年中水中氮处理主要通过增加叶片和茎的吸氮效率来提高整株吸氮效率,在第2年则主要通过增加叶片和粗根吸氮效率来提高整株幼苗吸氮效率的,这也与不同水氮添加处理下干物质累积变化一致(图1)。有研究认为这主要是由于适宜的氮素补给可通过增加叶片吸氮量,进而提高叶片光合速率和叶绿素含量^[25]以及含氮代谢物的水平,从而增强了氮素的同化和幼苗的生长,但是氮素过量则会产生毒害作用^[23]。总体来看,在两个生长年份尽管不同器官的吸氮效率对水氮条件变化的响应不同,但是骆驼刺幼苗整株的吸氮效率与干物质累积均呈极显著正相关(表4),这也再次说明植物吸收较多的氮素有助于其获得较高干物质累积。

豆科植物所吸收的氮素有一部分来源于生物固氮,通常生物固氮量和比例会受到土壤氮素和水分条件的限制^[17-18, 26]。有研究发现适量施氮和灌水不但有利于生物固氮量和固氮率的提高,还有利于地上部干物质积累和有效分配,而过量施氮或灌溉时则相反^[27-28]。本研究表明,在干旱条件下施低氮显著提高了2个生长年份幼苗的生物固氮量,增加施氮量则出现下降。单一增加灌水量也可显著提高幼苗的生物固氮量,但效果明显低于中水条件下施氮处理,且生物固氮量在2个生长年份均在中水中氮条件下达到最高。湿润条件下施氮对生物固氮量的影响却不明显,这与以往研究结果一致。进一步相关分析还发现,骆驼刺幼苗的生物固氮量与干物质累积、吸氮效率均呈极显著正相关。这表明生物固氮是骆驼刺幼苗生长过程中重要的氮素来源,且直接关系到其干物质累积的高低,在当前氮沉降水平下不会对其产生抑制作用,反而有利于其生物固氮能力的发挥,提高其对干旱胁迫的适应性。

然而骆驼刺幼苗生物固氮比例对水氮条件变化的响应与生物固氮量并不一致,水分条件变化对其影响并不明显,施氮量和水氮交互对其变化均有显著作用。干旱和湿润条件下施氮均只在第2个生长季对生物固氮比例有显著提升,在第1个生长季作用却不明显。在中等水分条件下,幼苗在2个生长季的生物固氮比例均随施氮量增加而增加。这与生物固氮量、干物质累积和吸氮效率的变化均不一致,也无明显相关性。这表明在幼苗生长过程中,外源氮素添加不会抑制骆驼刺幼苗的生物固氮效率,甚至随幼苗个体增大或在中等水分条件下还会表现出明显的正效应,这与以往的研究结果不同。有研究认为这主要是在干旱贫瘠环境下,氮添加有助于提高植物的光合作用,促进碳水化合物向根系分配,为根瘤菌感染和结瘤创造较好条件,即产生了氮的“起爆效应”,以氮换碳,以氮促碳^[17],而水氮耦合有可能加速了这一过程。最近还有研究认为^[29],植物生物固氮比例是由土壤C:N和C:(N:P)决定的,而不是土壤中氮或磷等养分资源的丰缺来决定,这也间接说明增加施氮量并不一定会降低幼苗的生物固氮比例,但是否与土壤的生态化学计量特征有关还有待进一步验证。

通常认为较高的氮利用效率有利于植物适应氮限制生境。本研究在2个生长季骆驼刺幼苗叶片的

NUE 最高均不超过 40 g g^{-1} , 粗根和细根 NUE 最高均未达 77 g g^{-1} , 这均低于同样受氮限制的草原生态系统中植物叶片和根系 NUE 的平均值 (44 g g^{-1} 和 100 g g^{-1})^[30]。有研究认为, 这主要是因为豆科植物可以通过生物固氮获取氮源, 因此其 NUE 要明显偏低^[31]。在 2 个生长年份, 单一水分添加或水氮共同添加均有降低骆驼刺幼苗 NUE 的趋势。此外, 在第 1 个生长年份, 水氮添加使幼苗叶片和细根 NUE 也明显下降, 在第 2 个生长年份则主要表现为茎、粗根和细根 NUE 的下降。在 2 个生长季, 骆驼刺幼苗的 NUE 均与干物质累积、吸氮效率和生物固氮量无明显相关性, 但在第 2 个生长季与生物固氮比例显著负相关。这表明, 在有外源氮素添加和水分补给的条件下骆驼刺幼苗均不需从土壤中最大限度地获取氮和最大化自身 NUE 满足生长过程中氮素需求, 其可通过生物固氮来获取更多氮素供应。此外, 有研究认为水氮条件对植物 NUE 的影响与植物种类和水氮供应水平相关^[32-33], 所以关于他们之间的相互关系也并不确定^[16,34], 这在本研究结果中也得到进一步验证。

4 结论

在 2 个生长年份, 水分和氮素单独添加以及二者交互作用均可促进骆驼刺幼苗干物质累积, 但是过量的水分和氮素添加将会降低这种正效应, 其中以在干旱条件下施低氮和中水条件施中氮对骆驼刺幼苗生长最为有利。水氮添加主要通过提高幼苗的吸氮效率和生物固氮量来促进氮素在植物体内累积, 进而促进骆驼刺幼苗生长。骆驼刺幼苗具有较高的生物固氮比例和相对较低的氮素利用效率, 但二者均与幼苗干物质累积并无明显相关性。在目前氮沉降水平下并不会降低幼苗生物固氮能力和干物质累积, 反而适量氮添加还会提高幼苗的生物固氮比例, 但同时也会降低其氮素利用效率。因此, 在水分和氮素共同限制的荒漠生态系统中, 保持较高的生物固氮能力是骆驼刺幼苗生长和生存的重要氮素利用策略。

参考文献 (References):

- [1] Yahdjian L, Gherardi L, Sala O E. Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: a meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(8): 675-680.
- [2] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [3] Liu X C, Qi Y C, Dong Y S, Peng Q, He Y T, Sun L J, Jia J Q, Cao C C. Response of soil N_2O emissions to precipitation pulses under different nitrogen availabilities in a semiarid temperate steppe of Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(4): 410-422.
- [4] Sinsabaugh R L, Belnap J, Rudgers J, Kuske C R, Martinez N, Sandquist D. Soil microbial responses to nitrogen addition in arid ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 2015, 6: 819.
- [5] Zhou X B, Zhang Y M, Niklas K J. Sensitivity of growth and biomass allocation patterns to increasing nitrogen: a comparison between ephemerals and annuals in the Gurbantungut Desert, north-western China. *Annals of Botany*, 2014, 113(3): 501-511.
- [6] Zhou X B, Bowker M A, Tao Y, Wu L, Zhang Y M. Chronic nitrogen addition induces a cascade of plant community responses with both seasonal and progressive dynamics. *Science of the Total Environment*, 2018, 626: 99-108.
- [7] Zhang X M, Liu W, Bai Y F, Zhang G M, Han X G. Nitrogen deposition mediates the effects and importance of chance in changing biodiversity. *Molecular Ecology*, 2011, 20(2): 429-438.
- [8] 苏洁琼, 李新荣, 回嵘, 赵洋, 刘艳梅. 氮沉降对荒漠化草原草本植物物种多样性和群落组成的影响. *西北植物学报*, 2012, 32(4): 795-801.
- [9] Su J Q, Li X R, Li X J, Feng L. Effects of additional N on herbaceous species of desertified steppe in arid regions of China: a four-year field study. *Ecological Research*, 2013, 28: 21-28.
- [10] Collins S L, Ludwig L M, Petrie M D, Jones S K, Mulhouse J M, Thibault J R, Pockman W T. Press-pulse interactions: effects of warming, N deposition, altered winter precipitation, and fire on desert grassland community structure and dynamics. *Global Change Biology*, 2017, 23(3): 1095-1108.
- [11] 秦洁, 鲍雅静, 李政海, 胡志超, 高伟. 退化草地大针茅根系特征对氮素添加的响应. *草业学报*, 2014, 23(5): 40-48.
- [12] 苏洁琼, 李新荣, 贺郝钰, 贾荣亮, 高艳红. 沙坡头地区草本植物层片对施加氮素的响应. *生态学杂志*, 2010, 29(2): 309-313.
- [13] 张晓蕾, 曾凡江, 刘波, 刘镇, 安桂香, 孙旭伟. 不同土壤水分处理对疏叶骆驼刺幼苗光合特性及干物质积累的影响. *干旱区研究*,

- 2010, 27(4): 649-655.
- [14] Zeng F J, Song C, Guo H F, Liu B, Luo W C, Gui D W, Arndt S, Guo D L. Responses of root growth of *Alhagi sparsifolia* Shap. (Fabaceae) to different simulated groundwater depths in the southern fringe of the Taklimakan Desert, China. *Journal of Arid Land*, 2013, 5(2): 220-232.
- [15] 张利刚, 曾凡江, 袁娜, 刘波, 罗维成, 宋聪, 彭守兰. 不同水分条件下疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)生长及根系分株构型特征. *中国沙漠*, 2013, 33(3): 717-723.
- [16] 曾凡江, 刘波, 贺俊霞, 张晓蕾, 刘镇, 安桂香, 曾杰. 骆驼刺幼苗氮素特征对不同灌溉量的响应. *生态学报*, 2010, 30(8): 2118-2127.
- [17] 慈恩, 高明. 环境因子对豆科共生固氮影响的研究进展. *西北植物学报*, 2005, 25(6): 1269-1274.
- [18] Santachiarra G, Salvagioti F, Rotundo J L. Nutritional and environmental effects on biological nitrogen fixation in soybean: a meta-analysis. *Field Crops Research*, 2019, 240: 106-115.
- [19] 曾凡江, 郭海峰, 刘波, 曾杰, 张晓蕾. 疏叶骆驼刺幼苗根系生态学特性对水分处理的响应. *干旱区研究*, 2009, 26(6): 852-858.
- [20] Shearer G, Kohl D H. N_2 -fixation in field settings: estimations based on natural ^{15}N abundance. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1986, 13(6): 699-756.
- [21] 张蕊, 王艺, 金国庆, 周志春, 丰忠平. 施氮对木荷3个种源幼苗根系发育和氮磷效率的影响. *生态学报*, 2013, 33(12): 3611-3621.
- [22] Drewniak B, Gonzalez-Meler M A. Earth system model needs for including the interactive representation of nitrogen deposition and drought effects on forested ecosystems. *Forests*, 2017, 8(8): 267.
- [23] Shi W H, Lin L, Shao S L, He A G, Ying Y Q. Effects of simulated nitrogen deposition on *Phyllostachys edulis* (Carr.) seedlings under different watering conditions: is seedling drought tolerance related to nitrogen metabolism? *Plant and Soil*, 2020, 448(1/2): 539-552.
- [24] Zhang R, Zhou Z C, Luo W J, Wang Y, Feng Z P. Effects of nitrogen deposition on growth and phosphate efficiency of *Schima superba* of different provenances grown in phosphorus-barren soil. *Plant and Soil*, 2013, 370(1/2): 435-445.
- [25] 鲁显楷, 莫江明, 李德军, 张炜, 方运霆. 鼎湖山主要林下层植物光合生理特性对模拟氮沉降的响应. *北京林业大学学报*, 2007, 29(6): 1-9.
- [26] Jemo M, Sulieman S, Bekkaoui F, Olomide O A K, Hashem A, Abd Allah E F, Alqarawi A A, Tran L S P. Comparative analysis of the combined effects of different water and phosphate levels on growth and biological nitrogen fixation of nine cowpea varieties. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 2111.
- [27] 袁剑刚, 杨中艺. 氮肥和水分条件对长喙田菁生长、结瘤和固氮的影响. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 472-476.
- [28] 马霞, 王丽丽, 李卫军, 宋江平, 何媛, 罗明. 不同施氮水平下接种根瘤菌对苜蓿固氮效能及种子生产的影响. *草业学报*, 2013, 22(1): 95-102.
- [29] Zheng M H, Chen H, Li D J, Luo Y Q, Mo J M. Substrate stoichiometry determines nitrogen fixation throughout succession in southern Chinese forests. *Ecology Letters*, 2020, 23(2): 336-347.
- [30] 符义稳, 田大栓, 汪金松, 牛书丽, 赵垦田. 内蒙古和青藏高原草原植物叶片与根系氮利用效率空间格局及影响因素. *植物生态学报*, 2019, 43(7): 566-575.
- [31] Reed S C. Disentangling the complexities of how legumes and their symbionts regulate plant nitrogen access and storage. *New Phytologist*, 2017, 213(2): 478-480.
- [32] Gong X Y, Che Q, Lin S, Brueck H, Dittler K, Taube F, Schnyder H. Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 227-238.
- [33] Zhang H X, Gao Y Z, Tasisa B Y, Baskin J M, Baskin C C, Lü X T, Zhou D W. Divergent responses to water and nitrogen addition of three perennial bunchgrass species from variously degraded typical steppe in Inner Mongolia. *Science of the Total Environment*, 2019, 647: 1344-1350.
- [34] Vázquez de Aldana B R, Berendse F. Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 1997, 11(5): 619-626.