

古尔班通古特沙漠一年生植物的氮吸收策略

侯宝林 庄伟伟*

新疆特殊环境物种保护与调控生物学实验室, 乌鲁木齐 830000; 新疆特殊环境物种多样性应用与调控重点实验室, 乌鲁木齐 830000; 干旱区植物逆境生物学实验室, 新疆师范大学生命科学学院, 乌鲁木齐 830000; 中亚区域有害生物联合控制国际研究中心, 乌鲁木齐 830000

摘要 同一生活型的植物可能通过吸收不同形态的氮来利用陆地生态系统中有限的氮, 避免和减少对资源的竞争, 从而完成共生。研究荒漠生态系统同一生活型植物对氮的利用是否存在生态位分离, 有助于深入了解荒漠植物的生存策略, 更好掌握氮利用对荒漠植物生存的影响。该研究利用 ^{15}N 同位素示踪法, 研究古尔班通古特沙漠中广泛分布的2种一年生植物——角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)和碱蓬(*Suaeda glauca*)在不同月份和不同土壤深度对不同形态氮的吸收策略。结果显示, 在浅层土壤中, 2种植物7月的氮吸收速率均高于6月; 对比不同形态氮的吸收速率, 植物对无机氮的吸收均高于有机氮, 角果藜更偏好吸收硝态氮, 每克干根系最高氮吸收速率可达 $3.81\ \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$, 碱蓬更偏好吸收铵态氮, 每克干根系最高氮吸收速率可达 $4.74\ \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$; 从不同形态氮对总氮的贡献率看, 硝态氮是角果藜吸收氮的有利形态, 占比在35.7%–43.9%之间, 铵态氮是碱蓬吸收氮的有利形态, 占比最高可达48.3%, 最低也有40.0%。2种一年生植物不仅可以利用土壤中的无机氮, 也可以直接吸收利用土壤有机氮。研究结果表明: 在古尔班通古特沙漠生态系统中, 一年生植物对氮的吸收能力有着差异和多元化的特点, 且均可吸收土壤中的可溶性有机态氮源。

关键词 一年生植物; 同位素标记; 氮吸收; 古尔班通古特沙漠

侯宝林, 庄伟伟 (2021). 古尔班通古特沙漠一年生植物的氮吸收策略. 植物生态学报, 45, 760-770. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0420

Nitrogen uptake strategy of annual plants in Gurbantünggüt Desert

HOU Bao-Lin and ZHUANG Wei-Wei*

Xinjiang Key Laboratory of Special Species Conservation and Regulatory Biology, Ürümqi 830000, China; Key Laboratory of Special Environment Biodiversity Application and Regulation in Xinjiang, Ürümqi 830000, China; Key Laboratory of Plant Stress Biology in Arid Land, School of Life Sciences, Xinjiang Normal University, Ürümqi 830000, China; and International Research Center for the Collaborative Containment of Cross-Border Pests in Central Asia, Ürümqi 830000, China

Abstract

Aims Plants of the same life-form may utilize different forms of nitrogen to avoid or reduce the competition for resources, thus achieving co-existence. Studying on whether niche separation exists in nitrogen uptake by plants of the same life-form in desert ecosystems is helpful to understand the survival strategy of desert plants and the effect of nitrogen on the survival of desert plants.

Methods Two annual plants, *Ceratocarpus arenarius* and *Suaeda glauca*, are widely distributed in Gurbantünggüt Desert. ^{15}N isotope tracer method was used to study the nitrogen uptake strategies of two desert annuals in different months and from different soil layers.

Important findings The results showed that the nitrogen absorption rates of the two plants in shallow soil were higher in July than those in June. Comparing the absorption rates of different nitrogen forms, plants preferred inorganic nitrogen to organic nitrogen. *Ceratocarpus arenarius* preferred nitrate nitrogen, and the highest nitrogen absorption rate was $3.81\ \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$ per gram dry root, while *S. glauca* preferred ammonium nitrogen, and the highest nitrogen absorption rate was $4.74\ \mu\text{g}\cdot\text{h}^{-1}$ per gram dry root. The contribution rates of nitrate nitrogen out of total nitrogen uptake ranged from 35.7% to 43.9% for *C. arenarius*; while the contribution rate of ammonium nitrogen out of total nitrogen uptake ranged from 40.0% to 48.3% for *S. glauca*. The two annual plants can not only utilize inorganic nitrogen, but also directly absorb organic nitrogen in soil. The findings showed that the nitrogen uptake capacity of annual plants in Gurbantünggüt desert was different and diversified, and all of them could absorb the soluble organic nitrogen sources in the soil.

Key words annual plant; isotopic labeling; nitrogen absorption; Gurbantünggüt desert

收稿日期Received: 2020-12-17 接受日期Accepted: 2021-05-17

基金项目: 国家自然科学基金(41763009). Supported by the National Natural Science Foundation of China (41763009).

* 通信作者Corresponding author (zww8611@sina.com)

Hou BL, Zhuang WW (2021). Nitrogen uptake strategy of annual plants in Gurbantünggüt Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 760-770. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0420

所有植物的生长、繁殖和生存都需要光照、水分和营养物质。陆地生态系统中, 能在一个生态系统中共存的植物物种生态位高度重复, 也就是说, 植物物种共存的一种方式可能是通过在空间、时间或化学营养物质方面对同一生态系统中的共有资源进行划分吸收, 从而实现营养生态位的分离。氮(N)是植物所需的所有资源中需求量最大的一种矿质元素(Zhu & Zhuang, 2013), 在植物体内主要组成核酸、蛋白质、酶等物质, 其通常被认为是陆地生态系统限制植物生长、繁殖和生存的主要因素(Jämtgård *et al.*, 2010)。土壤中存在丰富多样的氮形态, 从简单的无机氮如铵盐(NH_4^+)、硝酸盐(NO_3^-)到有机氮(游离氨基酸和短肽等), 这些氮形态具有不同的性质, 例如: 可溶性、流动性和毒性等。这些性质都将影响植物和微生物对氮的偏好吸收。在某种程度上, 植物和微生物对不同形态氮的偏好在评价生态系统氮循环中起着关键作用(Kaur *et al.*, 2017; Tegeder & Masclaux-Daubresse, 2018)。然而, 探寻植物对不同形态氮的偏好绝非易事, 部分原因就是土壤中不同形态氮的不同物理、化学和生物学性质所导致的植物对氮的利用效率不同(Weigelt *et al.*, 2005)。尽管许多研究表明, 植物对氮吸收最常见的形式为无机氮, 但是有些植物具有吸收有机氮或无机氮/有机氮的能力, 并表现出物种特有的吸收偏好(McKane *et al.*, 2002; Zhou *et al.*, 2017; Moore *et al.*, 2018)。此外, 一些研究发现, 一些植物会在不同的生存模式下偏好不同的氮形态, 这有利于物种的共存(Wang *et al.*, 2016)。研究表明, 在北方森林生态系统(LeDuc & Rothstein, 2010)和高山湿地生态系统(Gao *et al.*, 2014)中, 植物在不同时间和空间具有不同的氮吸收模式, 用来避免生存资源的竞争。植物对不同形态氮的偏好有利于土壤有限的氮资源库的有效分配, 从而促进物种共存和维持群落的多样性(Ashton *et al.*, 2010)。目前植物对于不同形态氮的吸收状况大致可分为: 1)以硝态氮为主。对两种不同生长速率的桉树(*Eucalyptus robusta*)幼苗以及一些小叶杨(*Populus simonii*)的研究表明, 硝态氮是植物的主要氮源, 其次是铵态氮, 可溶性有机氮对生态系统植物氮吸收的贡献很小, 并且施加硝态氮的植株具有高的光合速率和总生物量(Zhang

et al., 2016)。同样的研究结果在干旱的森林系统中也有报道(Huygens *et al.*, 2016)。2)以铵态氮为主。对亚热带种植园9种主要树种的研究发现, 在树林演化中, 铵态氮是主要的氮源, 吸收量占总氮吸收的80%, 其次是硝态氮(14%)和氨基酸(6%)(Li *et al.*, 2016)。3)以有机氮为主。在一个氮限制的森林生态系统中, 树木在生长季对有机氮的偏好高于无机氮, 并且具有相似的季节利用模式, 在夏季利用能力更高(Li *et al.*, 2016)。4)无差别。对一个半自然的温带草原中不同生活型植物的研究表明, 植物可以吸收各种形态的氮, 但是所有植物对氮形态的偏好没有差异性, 仅对最复杂的氨基酸(苯丙氨酸)吸收最少, 快速生长的物种尤其如此(Harrison *et al.*, 2008)。因此, 植物氮吸收策略和偏好的研究还需要加强, 确定氮限制系统中主要氮吸收形态非常必要。

植物对不同形态氮的吸收利用具有重要的生态学意义, 特别是在普遍缺乏氮的陆地生态系统中(罗绪强等, 2007)。荒漠生态系统是典型的氮缺乏系统, 可利用氮较少并且具有时间和空间异质性, 从而限制了初级生产力(康静等, 2019)。此外, 荒漠生态系统还面临着剧烈的水热条件变化, 这些条件也可能影响植物对氮的吸收和利用, 因此, 水热条件的变化对荒漠生态系统的氮循环至关重要(Reed *et al.*, 2012)。所以, 我们推测在荒漠生态系统中植物对氮的利用策略及动态与其他生态系统有一定的差异。然而到目前为止, 关于荒漠生态系统中植物的氮偏好的研究鲜有报道。同时, 很少有研究集中于荒漠草本植物在养分维持中的作用(Kaur *et al.*, 2017; Tegeder & Masclaux-Daubresse, 2018), 尽管此类植物对荒漠生态系统的土壤恢复是必不可少的(Wang *et al.*, 2003)。

古尔班通古特沙漠是典型的温带荒漠生态系统, 草本植物种类十分丰富, 在春季, 仅荒漠一年生草本植物就占该沙漠全部植物物种的47% (张立运和陈昌笃, 2002)。如此繁多的植物物种是怎样在短时间内完成整个生长周期的? 一年生草本植物在其不同生长期对有限氮的吸收利用如何? 它们是否可以吸收利用土壤中的有机氮进行生长发育? 以及它们在氮的利用上是否存在生态位的分离? 此类情况引起了我们的关注。为此, 我们选取了2种一年生荒漠

草本植物——角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)和碱蓬(*Suaeda glauca*)进行了 ^{15}N 同位素标记以及 ^{13}C - ^{15}N 双标记的田间实验,研究不同生长季节和不同施氮土壤深度对植物氮吸收利用的影响。我们推测,不同的植物物种在不同的时间和空间变化中利用了不同形态的氮。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究样地位于中国科学院新疆阜康荒漠试验站在古尔班通古特沙漠的大型永久样地中,该样地建设有围栏,防止人为活动以及放牧的影响,且气象数据齐全。2019年,在永久样地中,选择地势平坦,结皮发育类型一致,植被覆盖比较均一的区域,设置4个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 的样方,每个样方相隔30 m以上,相当于4个重复,开展研究工作。阜康气象站数据显示,在 ^{15}N 添加的2次试验期间,样地没有降雨。实验期间样地土壤成分分析见表1。

1.2 植物的选择

在样方内,选择2种常见的一年生植物——角果藜和碱蓬,这2种植物在5月初开始出土生长,6月中旬进入快速生长期,7月下旬达到最大生物量,8月初枯萎。在每一个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方内,选取单一群落植物(或在早期人为去除其他植物),设定 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ 的小样方,每种植物设置16个小样方,共进行2次、2个土壤深度、4个不同氮形态的 ^{15}N 的添加,氮添加时间分别为6月初和7月底。4个不同氮形态处理为:对照组(不加标记氮)、添加 $^{15}\text{N}\text{-NH}_4\text{Cl}$ 、添加 $^{15}\text{N}\text{-KNO}_3$ 和添加 ^{13}C - ^{15}N -Glycine(甘氨酸)。氮标记实验中,对于每一个小样方,加入氮量为 $0.6\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 。3种形态的氮 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 和 C-N-Glycine 具有相等的量(各 $0.2\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),但只有一种含同位素 ^{15}N ,同位素氮的浓度分别为 $^{15}\text{N}\text{-NH}_4\text{Cl}$ (99.14%)、 $^{15}\text{N}\text{-KNO}_3$

(99.19%)和 ^{13}C - ^{15}N -Glycine (99.04%)。将氮混合物溶解到蒸馏水中,3种具有同位素氮的溶液和对照一起随机对4个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方中的小样方进行氮施加。为使植物能吸收均匀分布于样方的氮,将 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ 的小样方分成49个方格,每个方格长度约为7.1 cm,在每一方格中间注入等分量的溶液(3 mL)。如果方格中间刚好是植物, ^{15}N 溶液离开0.5 cm,避免直接注射到根上。在0-5和5-15 cm土壤,注射土壤深度分别为2.5和10 cm。注意利用注射器完成注射,为避免污染植物地上部分,在注射时,用漏斗隔开。氮添加实验方法参考Wang等(2016)。

1.3 植物的采集和分析

植物的采集分为生物量的收集和氮添加样方的收集。在每一个 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$ 样方中,选择1个 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ 的样方进行生物量的收集,并且区分不同物种。植物的地上生物量采用刈割法收集,地下生物量分两层(郭宏宇等, 2005),通过 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm} \times 5\text{ cm}$ 样方收集0-5 cm土壤深度的生物量,然后继续挖取5-15 cm的土样,收集地下生物量。植物地上和地下部分在 $65\text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干至恒质量,称量。

在氮施加24 h后,从每一个样方中选择5株个体进行收集。植物的地上部分连同根一起取出,在自来水下冲洗,除去根表面土壤。在 $0.5\text{ mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{CaCl}_2$ 溶液中浸泡30 min,除去吸附在根表面的 ^{15}N ,随后用蒸馏水进行冲洗。地上和地下部分小心分开,在 $65\text{ }^\circ\text{C}$ 下烘干、称量,并且用球磨机(MITR-YXQM-0.4L, MITR, 长沙)进行研磨(McKane *et al.*, 2002)。称取2 mg样品,通过稳定同位素质谱仪-元素分析仪(EA-DELTA^{plus}XP, Thermo Fisher Scientific, Waltham, USA)对C、N含量及植物 ^{13}C (Glycine标记处理)和 ^{15}N 含量进行分析。利用对照作为元素自然丰度。

表1 古尔班通古特沙漠样地不同月份各土壤深度土壤样品组成成分分析(平均值 \pm 标准差)

Table 1 Composition analysis of soil samples at various soil depths in different months of Gurbantünggüt Desert (mean \pm SD)

土壤组成成分含量 Soil composition content	六月 June		七月 July	
	土壤深度 Soil depth (cm)		土壤深度 Soil depth (cm)	
	0-5	5-15	0-5	5-15
土壤有机碳 Soil organic C (%)	2.20 \pm 0.26	1.40 \pm 0.10	2.37 \pm 0.31	1.63 \pm 0.21
总氮 Total N (%)	0.159 \pm 0.008	0.086 \pm 0.011	0.188 \pm 0.030	0.091 \pm 0.007
$\text{NH}_4\text{-N}$ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	12.563 \pm 0.897	10.150 \pm 1.697	13.800 \pm 1.456	9.783 \pm 1.262
$\text{NO}_3\text{-N}$ ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	22.357 \pm 3.446	18.587 \pm 1.216	23.597 \pm 3.118	17.407 \pm 2.298
有机氮 Organic N ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	12.747 \pm 2.034	11.217 \pm 1.216	12.717 \pm 1.975	11.210 \pm 1.800

总的植物 ^{15}N 的吸收量(U_{labeled} , $\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)通过下面的公式计算:

$$U_{\text{labeled}} = \text{atom\%ex} \times N_{\text{content}} \times B \quad (1)$$

式中, U_{labeled} 表示植物总的同位素吸收量(Jacob & Leuschner, 2015), atom\%ex 表示原子百分超, N_{content} 指植物氮含量, B 指植物生物量($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

利用同位素 ^{15}N 的吸收量(U_{labeled})校准植物总的氮吸收量(Clemmensen *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2016; 邹婷婷等, 2017), 公式如下:

$$U_{\text{unlabeled}} = U_{\text{labeled}} (C_{\text{unlabeled}}/C_{\text{labeled}}) \quad (2)$$

式中, $U_{\text{unlabeled}}$ 表示植物总N吸收量($\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$), $C_{\text{unlabeled}}$ 指对照样地土壤本身的氮浓度($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), C_{labeled} 指总的 ^{15}N 添加浓度($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)。

植物氮吸收速率($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)利用 $U_{\text{unlabeled}}$ 除以根生物量和标记时间得到。

植物 ^{15}N 回收率(R_{plant} , %)通过下列公式计算:

$$R_{\text{plant}} = U_{\text{labeled}}/^{15}\text{N}_{\text{added}} \times 100 \quad (3)$$

式中, R_{plant} 表示植物 ^{15}N 的回收率(%), U_{labeled} 表示植物总 ^{15}N 吸收量(孟森, 2016), $^{15}\text{N}_{\text{added}}$ 表示加到土壤中每 m^2 的 ^{15}N 量。

1.4 数据统计分析

用Excel 2019软件完成基本的数据录入与计算, 采用单因素方差分析法, 分析2种植物在2个采样月份和2个土壤深度之间的生物量和冠根比以及每种氮形态的吸收速率和回收率。采用多因素方差分析

法检验了不同因素(植物物种、氮形态、土壤深度、月份)对植物 ^{15}N 吸收速率的交互作用, 经统计学处理, 差异有显著性($p < 0.05$), 用SPSS 19.0软件进行统计分析。用Origin 2019b软件完成图表绘制。

2 结果

2.1 生物量与冠根比

在不同生长期, 碱蓬的生物量显著高于角果藜($p < 0.05$)。7月底最大生物量期碱蓬和角果藜的地上、地下生物量均高于6月初快速生长期的, 且差异显著($p < 0.05$)(图1)。实验期间, 碱蓬增加的生物量高于角果藜增加的。两个物种对比, 角果藜的冠根比在2个月份显著高于碱蓬的冠根比($p < 0.05$)。各个物种的冠根比在6-7月均呈上升趋势, 且差异显著($p < 0.05$)(图2)。

2.2 氮吸收速率的变化

一般线性模型的个体分析被用来评估某变量及变量间的交互作用对 ^{15}N 吸收速率的变化(表2)。本模型综合了4个主要的变量及其相互作用(物种、氮形态、土壤深度和月份)。两个物种在7月0-5 cm土壤深度对氮的吸收速率较高(图3)。从氮形态上看, 角果藜对硝态氮的吸收速率显著高于对铵态氮和甘氨酸的吸收速率($p < 0.05$)。角果藜对硝态氮、铵态氮和甘氨酸的平均吸收速率分别为3.030、2.267和1.693 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$, 角果藜对硝态氮的平均吸收速率

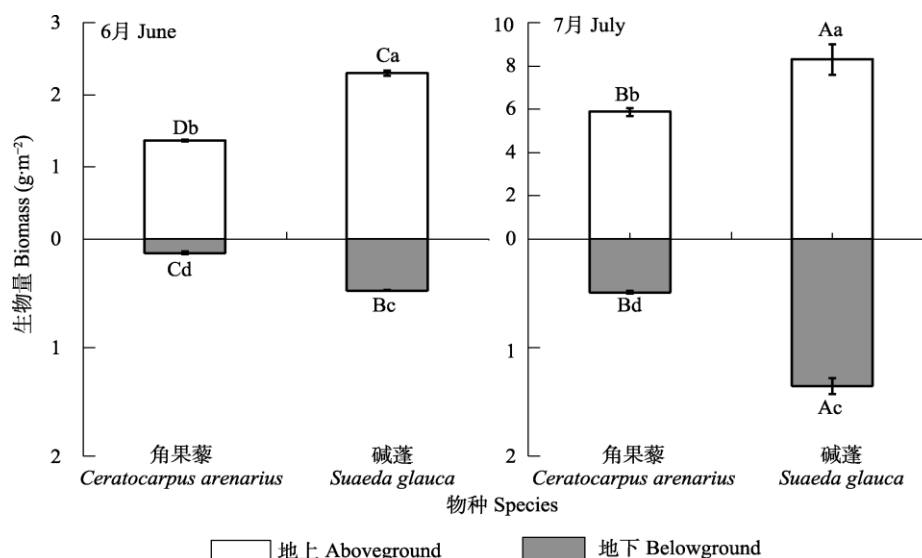


图1 古尔班通古特沙漠2个物种的地上、地下生物量(平均值±标准差)。不同大写字母表示同一层次(地上或地下)的不同月份对比差异显著($p < 0.05$); 不同小写字母表示同一月份的不同层次对比差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Above and below ground biomass of two species in Gurbantunggüt Desert (mean \pm SD). Different uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among different months for the same level (above or below ground); different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between different levels in the same month.

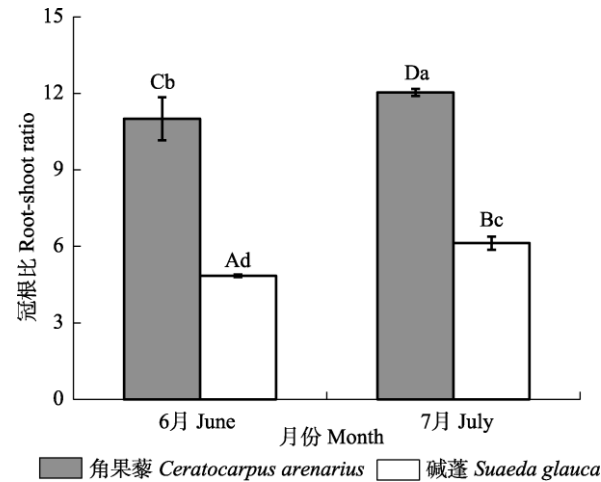


图2 古尔班通古特沙漠2物种6、7月的冠根比(平均值±标准差)。不同大写字母表示同一层次(地上或地下)的不同生长季对比差异显著($p < 0.05$); 不同小写字母表示同一生长季的不同层次对比差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Shoot-to-root ratio of two species in Gurbantünggüt Desert in June and July (mean \pm SD). Different uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between different growing seasons for the same level (above or below ground); different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between different levels in the same growing season.

表2 物种、氮(N)形态、土壤深度、月份及其互作对植物氮吸收速率影响的四因素方差分析

Table 2 Four-way ANOVA analysis for the effects of species, month, nitrogen (N) form, soil depth, and their interactions on nitrogen uptake rate by plants

影响因子 Effect indicator	df	F	p
物种 Species	1	21.042	<0.001
氮形态 N form	2	98.604	<0.001
土壤深度 Soil depth	1	22.728	<0.001
月份 Month	1	4.110	0.048
物种×氮形态 Species × N form	2	55.760	<0.001
物种×土壤深度 Species × Soil depth	1	0.035	0.852
物种×月份 Species × Month	1	0.106	0.746
氮形态×土壤深度 N form × Soil depth	2	5.956	0.005
氮形态×月份 N form × Month	2	0.823	0.445
土壤深度×月份 Soil depth × Month	1	6.813	0.012
物种×氮形态×土壤深度 Species × N form × Soil depth	2	0.583	0.562
物种×氮形态×月份 Species × N form × Month	2	0.883	0.420
物种×土壤深度×月份 Species × Soil depth × Month	1	0.356	0.554
氮形态×土壤深度×月份 N form × Soil depth × Month	2	0.499	0.611
物种×氮形态×土壤深度×月份 Species × N form × Soil depth × Month	2	2.424	0.099

显著效果和相互作用的 p 值以加粗显示($p < 0.05$)。
 p values for significant effects and interactions are shown in bold ($p < 0.05$).

分别是铵态氮和甘氨酸的1.34和1.79倍; 碱蓬对铵态氮吸收速率显著高于硝态氮和甘氨酸($p < 0.05$), 碱蓬对铵态氮的平均吸收速率($3.398 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)分别

是对硝态氮($2.695 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)和甘氨酸($1.425 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)平均吸收速率的1.26和2.38倍。从不同土壤深度来看, 角果藜在2个不同月份对3种氮的吸收速率均为在0–5 cm土壤深度高于5–15 cm ($p < 0.05$); 碱蓬则在6月对0–5 cm土壤深度甘氨酸的吸收速率上小于对5–15 cm, 其他的都与角果藜一致($p < 0.05$)。对比2种植物的生长月份, 角果藜和碱蓬在6月份0–5 cm土壤深度时对3种形态氮的吸收速率均低于7月, 且角果藜对不同月份相同形态的氮吸收速率差异较显著($p < 0.05$), 在5–15 cm土壤深度, 角果藜对硝态氮有最大吸收速率, 且6月的吸收速率高于7月, 碱蓬对铵态氮有最大吸收速率, 且6月的吸收速率高于7月, 但2种植物其他2种氮形态的吸收速率均为7月高于6月($p < 0.05$)。结果表明, 不同氮形态、不同物种、不同月份、不同土壤深度对 ^{15}N 的吸收速率影响显著。

除这些单一变量外, 4个变量之间的交互作用对 ^{15}N 吸收速率也有很大的影响。物种×氮形态对氮吸收速率有显著的双向互作效应(表2), 碱蓬对铵态氮的吸收速率高于角果藜, 这一特点在7月0–5 cm土壤深度的角果藜和碱蓬上表现得更为明显(图3, 图4)。此外, 氮形态×土壤深度对氮吸收速率有显著的影响(表2), 0–5 cm土壤深度的硝态氮和铵态氮的吸收速率高于5–15 cm土壤深度(图3)。土壤深度×月份对氮吸收速率也有显著的影响(表2), 7月0–5 cm土壤深度对氮的吸收速率高于5–15 cm土壤深度(图4)。不同物种对不同形态氮的吸收速率存在差异, 且这种差异还受土壤深度和月份的影响。

2.3 氮回收率、贡献率及植物根系中 ^{13}C 和 ^{15}N 的单位摩尔原子百分超比值的变化的变化

角果藜施氮24 h后, 6月份0–5、5–15 cm、7月份0–5和5–15 cm土壤深度的根系 $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ 的贡献率比值分别为39.5%、42.4%、43.9%和35.7%, 都拥有最大占有比; $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ 的贡献率比值分别为37.4%、33.8%、30.3%和34.3%, 而 $^{15}\text{N}\text{-Glycine}$ 对 ^{15}N 的贡献率在23.1%–30.0%之间, 显然, 硝态氮是角果藜吸收氮的有利形态。相比之下, 碱蓬在施氮24 h后, $^{15}\text{N}\text{-NH}_4^+$ 对 ^{15}N 的贡献率所占的比值最大, 分别可达44.5%、40.0%、48.3%和42.0%, $^{15}\text{N}\text{-Glycine}$ 的比值最小, 分别为17.1%、21.8%、23.2%和24.6%, $^{15}\text{N}\text{-NO}_3^-$ 的贡献率范围为28.4%–38.4%, 铵态氮是碱蓬吸收氮的有利形态。与其他2种氮相比, 2种一年生

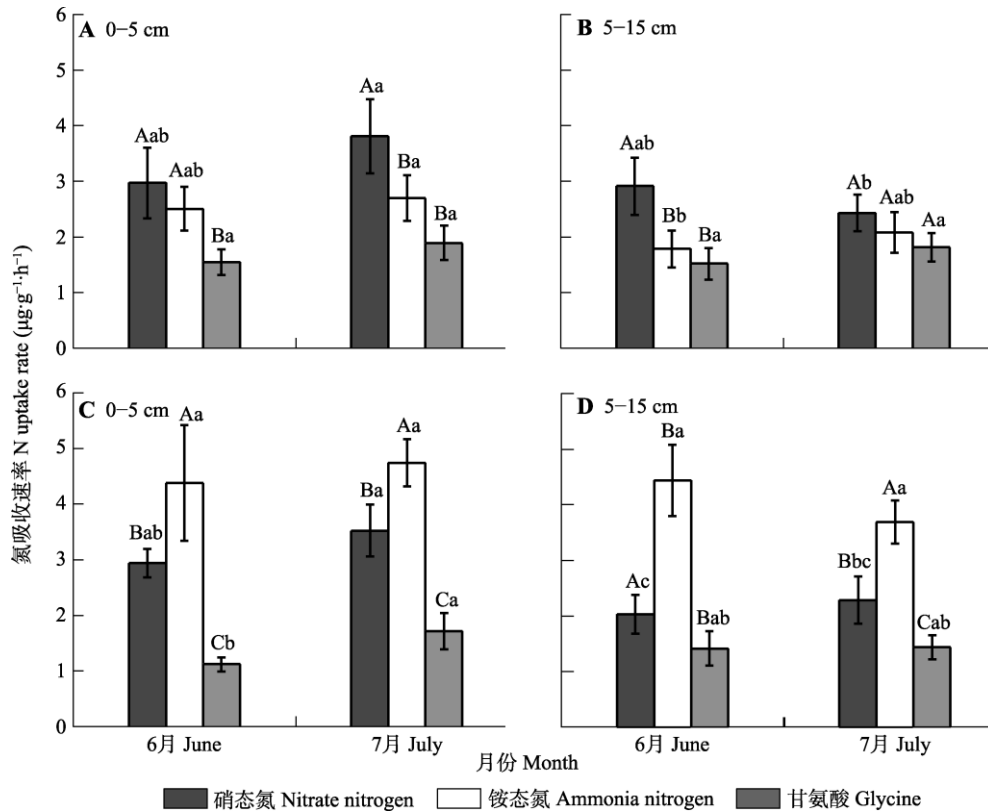


图3 物种、氮形态、土壤深度和月份对古尔班通古特沙漠角果藜(A, B)和碱蓬(C, D)吸收速率的影响(平均值 \pm 标准差)。不同大写字母表示同一月份和土壤深度3种形态的氮对比有显著差异($p < 0.05$); 不同小写字母表示同一物种和氮形态不同土壤深度间对比有显著差异($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of species, nitrogen (N) morphology, soil depth and month on nitrogen uptake rate of *Ceratocarpus arenarius* (A, B) and *Suaeda glauca* (C, D) in Gurbantünggüt Desert (mean \pm SD). Different uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) among the three forms in the same month and soil depth; different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between the two soil depths for the same species and nitrogen form.

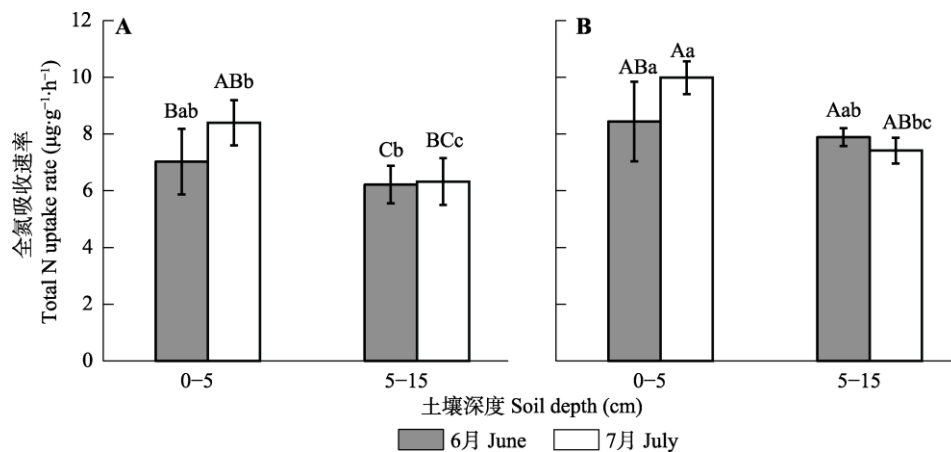


图4 古尔班通古特沙漠角果藜(A)和碱蓬(B)6月和7月的全氮吸收速率(平均值 \pm 标准差)。不同大写字母表示同一土壤深度不同物种对比差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一月份不同土壤深度对比差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Total nitrogen uptake rates of *Ceratocarpus arenarius* (A) and *Suaeda glauca* (B) in Gurbantünggüt Desert in June and July (mean \pm SD). Different uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between different species at the same soil depth, and different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between different soil depths in the same month for the same species.

植物对甘氨酸吸收的贡献率均为最低, 7月甘氨酸的贡献率高于6月, 5-15 cm土壤深度甘氨酸的贡献率

高于0-5 cm (图5)。2种植物同一土壤深度3种形态氮的回收率差异显著($p < 0.05$), 6-7月, 在0-5 cm土壤

深度,角果藜和碱蓬各形态¹⁵N和总氮回收率均有不同程度的增加,部分差异显著($p < 0.05$),不同土壤深度的氮回收率均有所差异,除了碱蓬的铵态氮和甘氨酸的回收率为5–15 cm土壤深度较高外,其他各形态¹⁵N和物种总氮回收率均为0–5 cm土壤深度高于5–15 cm (表3),其中一些差异显著($p < 0.05$)。结果表明,不同氮形态、不同物种、不同月份、不同土壤深度对¹⁵N的回收率影响显著。

注射双标记甘氨酸之后,碱蓬根系中¹³C和¹⁵N的单位摩尔原子百分超比值随土壤深度的增加表现出上升趋势,角果藜在2个月份表现不一致;在0–5 cm浅层土壤中,角果藜和碱蓬的¹³C和¹⁵N的单位摩尔原子百分超比值随着植物的生长逐渐升高,5–15 cm深层土壤的比值逐渐降低。角果藜和碱蓬分别在7月0–5 cm土壤深度和6月5–15 cm土壤深度时,¹³C:¹⁵N表现出最高值(0.970和0.876),并没有达到甘氨酸自身¹³C和¹⁵N摩尔百分超比2:0这一恒定值(图6)。表明一年生植物生长中吸收的氮中以分子态氨基酸的形式被吸收进植物体的比例不超过50%。

3 讨论

在研究了单一物种对土壤中各种不同形态的氮的吸收利用后,越来越多的研究开始关注生长期相同的植物物种是否可以使用土壤有限氮库里的不同氮,从而避免对同一种氮的过度竞争(Uscola *et al.*, 2017)。这也正是我们研究的目的:在植物生长过程中,观测古尔班通古特沙漠一年生植物对不同土壤深度的不同形态的氮是否有偏好。

3.1 生活型相同的植物物种对氮吸收的偏好

在古尔班通古特沙漠中,角果藜和碱蓬都能直接吸收相当数量的甘氨酸,这与之前亚热带森林(闫小莉等, 2020)、阿尔卑斯山脉(Gao *et al.*, 2014)、热带草原(李明, 2020)和亚热带草原(Weigelt *et al.*, 2005)的研究结果一致。甘氨酸是荒漠植物生长的重要补充氮源。在使用了双标记甘氨酸的情况下,本研究结果显示了2种植物对来自甘氨酸的氮的最大吸收能力的范围在17.1%–30.0%之间,这一比例接近亚热带草原的物种(10%–32%)(Weigelt *et al.*,

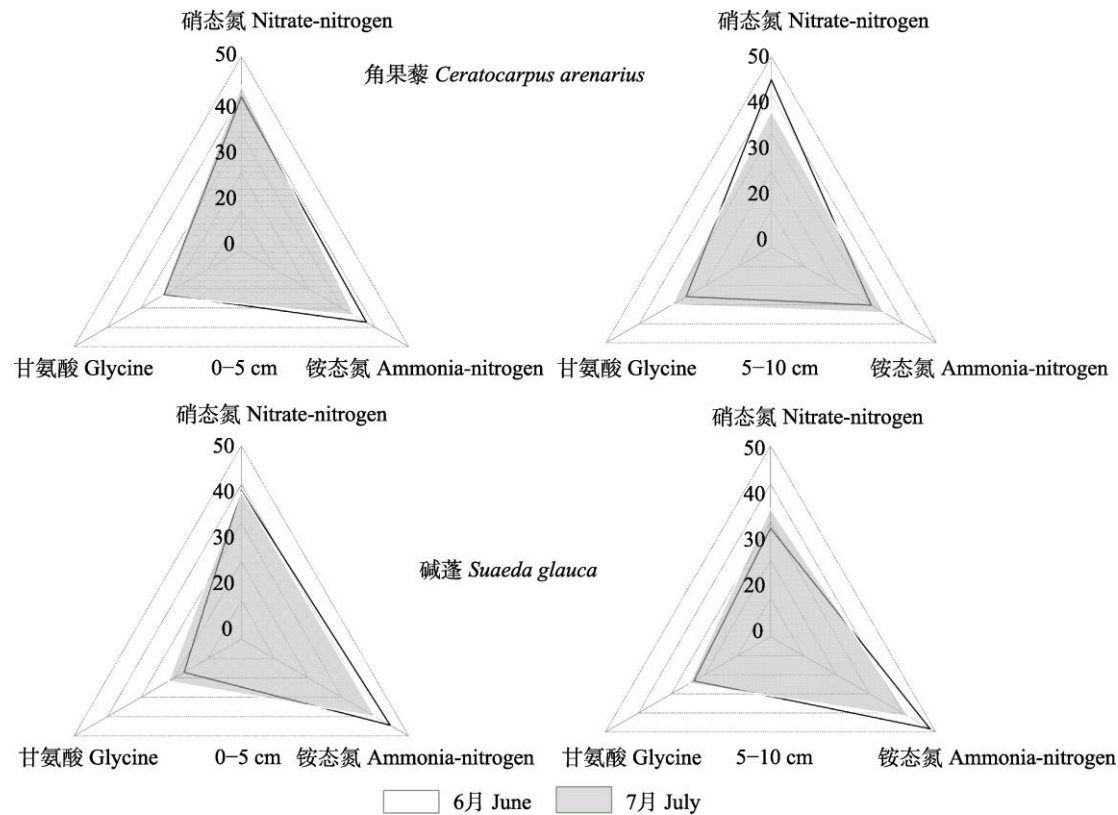


图5 硝态氮、铵态氮和甘氨酸对古尔班通古特沙漠两种一年生植物物种总吸氮量的贡献率(%). 被黑色实线包围的区域是指6月, 阴影区域是指7月。
Fig. 5 Contribution rate (%) of nitrate-nitrogen, ammonia-nitrogen and glycine to the total nitrogen uptake of two annual plant species in Gurbantünggüt Desert. The area surrounded by the black solid line refers to June, while the shaded area refers to July.

表3 古尔班通古特沙漠两种一年生植物¹⁵N回收率(%)(平均值±标准差)Table 3 ¹⁵N recovery of two annual plants in Gurbantüngüt Desert (%) (mean ± SD)

回收率 Recovery (%)	角果藜 <i>Ceratocarpus arenarius</i>			
	6月 June		7月 July	
	土壤深度 Soil depth (cm)		土壤深度 Soil depth (cm)	
	0–5	5–15	0–5	5–15
¹⁵ N-NO ₃ ⁻	0.330 ± 0.070 ^{Aab}	0.323 ± 0.057 ^{Aab}	0.423 ± 0.074 ^{Aa}	0.270 ± 0.036 ^{Ab}
¹⁵ N-NH ₄ ⁺	0.313 ± 0.048 ^{Aab}	0.223 ± 0.042 ^{Bb}	0.337 ± 0.051 ^{ABa}	0.260 ± 0.046 ^{ABab}
¹⁵ N-Glyc	0.193 ± 0.029 ^{Ba}	0.190 ± 0.036 ^{Ba}	0.237 ± 0.038 ^{Ba}	0.227 ± 0.032 ^{Aa}

回收率 Recovery (%)	碱蓬 <i>Suaeda glauca</i>			
	6月 June		7月 July	
	土壤深度 Soil depth (cm)		土壤深度 Soil depth (cm)	
	0–5	5–15	0–5	5–15
¹⁵ N-NO ₃ ⁻	0.420 ± 0.036 ^{Aab}	0.290 ± 0.050 ^{Bc}	0.503 ± 0.067 ^{Aa}	0.327 ± 0.060 ^{ABbc}
¹⁵ N-NH ₄ ⁺	0.487 ± 0.116 ^{Aa}	0.493 ± 0.071 ^{Aa}	0.527 ± 0.047 ^{Aa}	0.410 ± 0.044 ^{Aa}
¹⁵ N-Glyc	0.187 ± 0.021 ^{Bb}	0.237 ± 0.051 ^{Bab}	0.287 ± 0.055 ^{Ba}	0.240 ± 0.036 ^{Bab}

不同大写字母表示同一物种和土壤深度3种形态氮的回收率对比差异显著($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一物种和氮形态两个月内各土壤深度间对比差异显著($p < 0.05$)。

Different uppercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) in the recovery rates of the three forms of nitrogen for the same species and soil depth, and different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between soil depths for the same species and nitrogen form within two months.

2005), 低于高山湿地的物种(30%–40%)(Gao *et al.*, 2014)。根据前人的研究, 我们利用植物根系中¹³C和¹⁵N的单位摩尔百分超比值的回归方程斜率与同位素标记物(甘氨酸)中¹³C和¹⁵N的单位摩尔百分超比值(2.0)的差异来保守地推测被植物直接吸收的土壤中氨基酸的百分率, 当回归方程斜率为2.0时, 表明100%的氨基酸被植物根系直接吸收(邹婷婷等, 2017)。据此, 本研究中, 在注射双标记甘氨酸24 h后, 被角果藜和碱蓬根系直接吸收的甘氨酸比例分别为41.56%–48.49%和40.65%–43.79%, 这说明还有许多甘氨酸是被矿化为无机氮后才被植物吸收。这可能与古尔班通古特沙漠中的天然有机氮-甘氨酸含量较低, 矿化速率较快有关(Zhuang *et al.*, 2020), 本研究地点的土壤C:N相对较低(陶冶等, 2017), 表明土壤微生物生长受C限制, 为满足其生长和繁殖对C的基本需求, 微生物可能会迅速固定土壤中的蛋白质水解释放的氨基酸, 进而导致更快的周转。本研究结果表明, 角果藜的氮吸收更偏好于硝态氮, 占总吸收氮量的35.7%–43.9%; 碱蓬更偏好于铵态氮, 占总吸收氮量的40.0%–48.3% (图5)。这一结果与前人研究中得到的同区域物种对不同形态氮没有偏好的结果(Li *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016)相反, 与一些显示基于化学N形态所存在的生态位分离的结果(McKane *et al.*, 2002)相同。这有力地说明了虽然2种植物能从土壤中直接吸收有机氮,

但植物更偏好吸收无机氮, 2种植物可能是通过对不同形态无机氮的偏好吸收, 完成在沙漠中共存。这与其他研究结果一致: 当供应相同浓度的氮时, 植物对无机氮的吸收仍高于有机氮(McKane *et al.*, 2002; Li *et al.*, 2016; Wang *et al.*, 2016)。

3.2 氮吸收的时间-空间差异

角果藜和碱蓬在生长后期比前期吸收更多的氮(表3; 图4), 与先前研究结果(郭浩等, 2019)一致。在本研究中可以观察到角果藜和碱蓬在7月比6月根系生物量高(图1), 7月的冠根比较6月有所增加(图2)。上述结果表明, 角果藜和碱蓬在生长后期比前期积累了更多的根系生物量, 从而使角果藜和碱蓬在生长后期能更有效地吸收氮。对于两种植物氮吸收的空间格局, 植物在0–5 cm土壤深度比5–15 cm获得了更多的氮(图4)。为了了解这种氮吸收的原因, 我们查阅文献得知角果藜和碱蓬等荒漠草本植物在浅层土壤中的根系生物量远远高于深层土壤中的(高瑞如, 2004; 齐凯, 2019)。更接近表层的土壤有较高的水分和营养成分的可利用性以及较低的缺氧概率(李从娟等, 2014), 这是植物更喜欢在浅层土壤扎根的部分原因。浅层的根系比深层的根系可以更有效地竞争营养物质(Schenk, 2006)。因此, 角果藜和碱蓬在浅层土壤中的氮吸收量要大于深层土壤中的氮吸收量。另外, 虽然深层土壤(5–15 cm)的厚度是浅层土壤(0–5 cm)的2倍, 但浅层土壤中植物对氮的吸

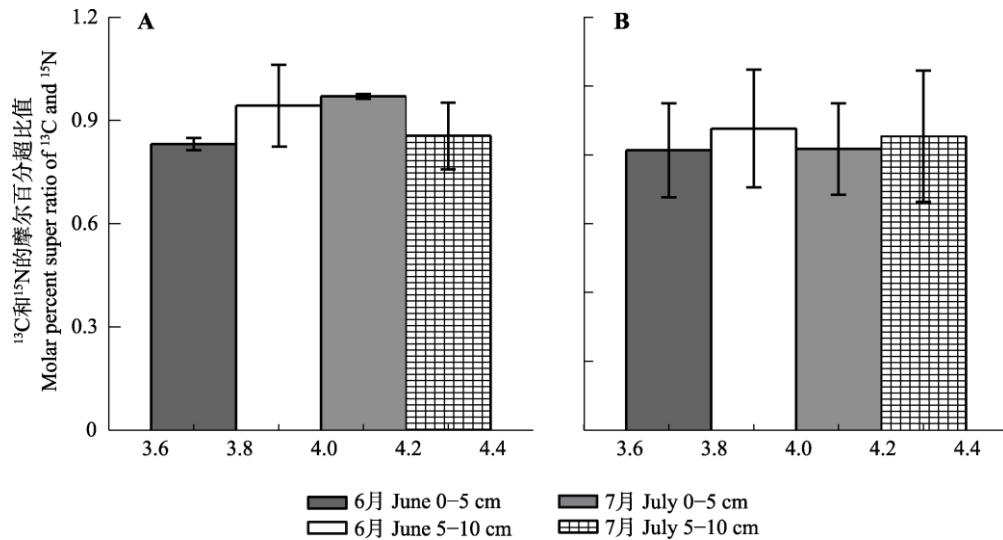


图6 角果藜(A)和碱蓬(B)根系中 ^{13}C 和 ^{15}N 的单位摩尔原子百分超比值的差异(平均值 \pm 标准差)。

Fig. 6 Differences in the ratio of ^{13}C and ^{15}N per mole atomic percentage in the roots of *Ceratocarpus arenarius* (A) and *Suaeda glauca* (B)(mean \pm SD).

收速率仍高于深层土壤中植物对氮的吸收速率,且两个土壤深度之间差异显著(表3;图4),这表明浅层土壤是古尔班通古特沙漠一年生植物的重要氮养分来源。

在对不同形态氮吸收速率的时间-空间变化的比较中发现:角果藜和碱蓬在不同月份、不同土壤深度对各形态氮的吸收均有变化,且表现出不同的变化规律(图3)。在0-5 cm土壤深度,7月角果藜和碱蓬对硝态氮、铵态氮和甘氨酸的吸收均高于6月;5-15 cm土壤深度,7月角果藜对硝态氮吸收和碱蓬对铵态氮吸收高于6月,但其他2种形态氮的吸收7月较6月有所降低。角果藜对硝态氮的偏好与前人研究(Ashton *et al.*, 2010)得到的植物偏好吸收和利用土壤中的铵态氮的观点不一致,我们推测这可能与古尔班通古特沙漠中较高的硝态氮含量有关,植物会根据土壤中氮含量的变化调整自身对氮的吸收偏好(Song *et al.*, 2015)。这与表1中土壤氮含量的变化结果相一致,说明古尔班通古特沙漠中,一年生植物对氮吸收的时间-空间的变化与土壤氮库中氮的变化息息相关(陶冶等, 2017)。

3.3 古尔班通古特沙漠一年生植物的氮吸收策略

角果藜和碱蓬对氮吸收的差异较大(表3)。总体而言,碱蓬的总氮吸收速率高于角果藜(图4),植物对无机氮的吸收速率远高于有机氮,且来源于硝态氮和铵态氮的无机氮在不同月份和不同物种间差异显著(图3, 图5)。造成这种现象的原因可能是:在古尔班通古特沙漠,无机氮依然是一年生植物的主要

氮来源,与有机氮(甘氨酸)相比,无机氮被认为是高等植物优先吸收的氮形态(Gioseffi *et al.*, 2012; 闫小莉等, 2020)。其次,角果藜的冠根比高于碱蓬,碱蓬相对较低的根系生物量要吸收大量的氮来维持植物的生长。因此碱蓬需要更集中地吸收氮,具有相对稳定的氮吸收策略,而角果藜的氮吸收策略相对更加灵活,更依赖于土壤中不同形态氮的相对有效性(图5)。此外,从6月到7月,古尔班通古特沙漠土壤中的氮有增加的趋势,尤其是硝态氮(表1);2种植物在7月份都具有更高的生物量,这可能会导致更多的碳被植物根系释放,为硝化细菌提供更多的碳,从而增强硝化作用,幼嫩植物的细胞液浓度更高,并可以吸收更多离子(Barber, 1962)。

研究已经表明,植物对氮的吸收取决于物种、氮形态、土壤深度和月份以及它们之间的交互作用。本研究通过对2种典型的单一植物物种进行比较,发现了2种同一生活型的植物在氮吸收策略上存在差异,表现出了不同的时间-空间格局。进一步的研究还需结合土壤的理化性质以及根际微生物和蛋白质等因素进行分析。研究得到的氮吸收策略对了解古尔班通古特沙漠一年生植物在缺氮环境下如何获取氮以满足生长的氮需求,以及进一步评估不同氮对植物生长的贡献具有重要意义。此外,本研究仅探讨了单一物种植物的氮吸收策略问题,排除了其他植物对氮吸收策略的影响。更深入的研究应该设置从单一植物物种到2种植物物种共存的实验,以阐明不同植物物种对氮吸收的影响以及种间竞争对

氮吸收策略的影响。

致谢 感谢新疆维吾尔自治区教育厅项目(XJEDU2018Y034)资助。

参考文献

- Ashton IW, Miller AE, Bowman WD, Suding KN (2010). Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 91, 3252-3260.
- Barber SA (1962). A diffusion and mass-flow concept of soil nutrient availability. *Soil Science*, 93, 39-49.
- Clemmensen KE, Sorensen PL, Michelsen A, Jonasson S, Ström L (2008). Site-dependent N uptake from N-form mixtures by arctic plants, soil microbes and ectomycorrhizal fungi. *Oecologia*, 155, 771-783.
- Gao JQ, Mo Y, Xu XL, Zhang XW, Yu FH (2014). Spatiotemporal variations affect uptake of inorganic and organic nitrogen by dominant plant species in an alpine wetland. *Plant and Soil*, 381, 271-278.
- Gao RR (2004). *Primary Study on the Biological Characteristics of Four Chenopodiaceae Plants*. Master degree dissertation, Xinjiang University, Ürümqi. [高瑞如 (2004). 四种藜科植物生物生态学特性初步研究. 硕士学位论文, 新疆大学, 乌鲁木齐.]
- Gioseffi E, de Neergaard A, Schjoerring JK (2012). Interactions between uptake of amino acids and inorganic nitrogen in wheat plants. *Biogeosciences*, 9, 1509-1518.
- Guo H, Zhuang WW, Li J (2019). Characteristics of biomass and stoichiometry of four desert herbaceous plants in the Gurbantunggut desert. *Bulletin of Botanical Research*, 39, 421-430. [郭浩, 庄伟伟, 李进 (2019). 古尔班通古特沙漠中4种荒漠草本植物的生物量与化学计量特征. 植物研究, 39, 421-430.]
- Guo HY, Yang J, Guo JS, Cai C, Cao Y (2005). Ecophysiological responses of *Caragana korshinskii* and *Ammopiptanthus mongolicus* in shelter-forest along railway in western Ordos to different management measures. *Journal of Desert Research*, 25(1), 81-87. [郭宏宇, 杨劫, 郭景山, 蔡超, 曹云 (2005). 西鄂尔多斯铁路防护林柠条锦鸡儿和沙冬青对不同管护措施的生理生态响应. 中国沙漠, 25(1), 81-87.]
- Harrison KA, Bol R, Bardgett RD (2008). Do plant species with different growth strategies vary in their ability to compete with soil microbes for chemical forms of nitrogen? *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 228-237.
- Huygens D, Diaz S, Urcelay C, Boeckx P (2016). Microbial recycling of dissolved organic matter confines plant nitrogen uptake to inorganic forms in a semi-arid ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 101, 142-151.
- Jacob A, Leuschner C (2015). Complementarity in the use of nitrogen forms in a temperate broad-leaved mixed forest. *Plant Ecology & Diversity*, 8, 243-258.
- Jämtgård S, Näsholm T, Huss-Danell K (2010). Nitrogen compounds in soil solutions of agricultural land. *Soil Biology & Biochemistry*, 42, 2325-2330.
- Kang J, Ren HY, Wang YH, Han MQ, Jin YX, Yan BL, Han GD (2019). Responses of soil respiration to long-term climate warming and nitrogen fertilization in a desert steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 33, 151-157. [康静, 任海燕, 王悦骅, 韩梦琪, 靳宇曦, 闫宝龙, 韩国栋 (2019). 短花针茅荒漠草原土壤呼吸对长期增温和氮素添加的响应. 干旱区资源与环境, 33, 151-157.]
- Kaur B, Kaur G, Asthir B (2017). Biochemical aspects of nitrogen use efficiency: an overview. *Journal of Plant Nutrition*, 40, 506-523.
- LeDuc SD, Rothstein DE (2010). Plant-available organic and mineral nitrogen shift in dominance with forest stand age. *Ecology*, 91, 708-720.
- Li C, Li Q, Qiao N, Xu X, Li Q, Wang H (2016). Inorganic and organic nitrogen uptake by nine dominant subtropical tree species. *IForest*, 9, 253-258.
- Li CJ, Lei JQ, Xu XW, Gao P, Qiu YZ, Xu B, Zhong XB, Wang YD, Yan J, Wang GF (2014). Spatial pattern for soil water and chemical properties in Gurbantunggut Desert. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 4380-4389. [李从娟, 雷加强, 徐新文, 高培, 邱永志, 许波, 钟显彬, 王永东, 闫健, 王桂芬 (2014). 古尔班通古特沙漠土壤水分与化学性质的空间分布. 生态学报, 34, 4380-4389.]
- Li M (2020). *Effects of Nitrogen Addition on Carbon, Nitrogen, Phosphorus and Microbial Characteristics of Soil Aggregates in Stipa baicalensis Grassland*. Master degree dissertation, Inner Mongolia Normal University, Hohhot. [李明 (2020). 氮素添加对贝加尔针茅草原土壤团聚体碳氮磷和微生物特性的影响. 硕士学位论文, 内蒙古师范大学, 呼和浩特.]
- Li XY, Rennenberg H, Simon J (2016). Seasonal variation in N uptake strategies in the understorey of a beech-dominated N-limited forest ecosystem depends on N source and species. *Tree Physiology*, 36, 589-600.
- Luo XQ, Wang SJ, Liu XM (2007). Nitrogen source and its uptake by plants in terrestrial ecosystems. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1094-1100. [罗绪强, 王世杰, 刘秀明 (2007). 陆地生态系统植物的氮源及氮素吸收. 生态学杂志, 26, 1094-1100.]
- McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Rastetter EB, Fry B, Giblin AE, Kielland K, Kwiatkowski BL, Laundre JA, Murray G (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415, 68-71.
- Meng S (2016). *Nitrogen Dynamic Uptake and Genetic Expression of Translocator of Tree Species in Fine Roots*. Master degree dissertation, Northwest A&F University, Yangling,

- Shaanxi. [孟森 (2016). 林木细根氮素吸收动态及氮转运蛋白基因表达. 硕士学位论文, 西北农林科技大学, 陕西杨凌.]
- Moore TR, Alfonso A, Clarkson BR (2018). Plant uptake of organic nitrogen in two peatlands. *Plant and Soil*, 433, 391-400.
- Qi K (2019). *Root Distribution Characteristics of Typical Plant Community in Ulan Buh Desert*. Master degree dissertation, Chinese Academy of Forestry, Beijing. [齐凯 (2019). 乌兰布和沙漠典型植物群落的根系分布特征. 硕士学位论文, 中国林业科学院, 北京.]
- Reed SC, Coe KK, Sparks JP, Housman DC, Zelikova TJ, Belnap J (2012). Changes to dryland rainfall result in rapid moss mortality and altered soil fertility. *Nature Climate Change*, 2, 752-755.
- Schenk HJ (2006). Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology*, 94, 725-739.
- Song MH, Zheng LL, Suding KN, Yin TE, Yu FH (2015). Plasticity in nitrogen form uptake and preference in response to long-term nitrogen fertilization. *Plant and Soil*, 394, 215-224.
- Tao Y, Wu GL, Liu YB, Zhang YM (2017). Soil stoichiometry and their influencing factors in typical shrub communities in the Gurbantunggut desert, China. *Journal of Desert Research*, 37, 305-314. [陶冶, 吴甘霖, 刘耀斌, 张元明 (2017). 古尔班通古特沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征及其影响因素. 中国沙漠, 37, 305-314.]
- Tegeder M, Masclaux-Daubresse C (2018). Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use. *New Phytologist*, 217, 35-53.
- Uscola M, Villar-Salvador P, Oliet J, Warren CR (2017). Root uptake of inorganic and organic N chemical forms in two coexisting Mediterranean forest trees. *Plant and Soil*, 415, 387-392.
- Wang RX, Tian YQ, Ouyang SN, Xu XL, Xu FZ, Zhang Y (2016). Nitrogen acquisition strategies used by *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* in temperate steppes. *Biology and Fertility of Soils*, 52, 951-961.
- Wang XQ, Jiang J, Lei JQ, Zhang WM, Qian YB (2003). Distribution of ephemeral plants and their significance in dune stabilization in Gurbantunggut Desert. *Journal of Geographical Sciences*, 13, 323-330.
- Weigelt A, Bol R, Bardgett RD (2005). Preferential uptake of soil nitrogen forms by grassland plant species. *Oecologia*, 142, 627-635.
- Yan XL, Hu WJ, Ma YF, Huo YF, Wang T, Ma XQ (2020). Nitrogen uptake preference of *Cunninghamia lanceolata*, *Pinus massoniana*, and *Schima superba* under heterogeneous nitrogen supply environment and their root foraging strategies. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(2), 1-11. [闫小莉, 胡文佳, 马远帆, 霍昱帆, 王拓, 马祥庆 (2020). 异质性供氮环境下杉木、马尾松、木荷氮素吸收偏好及其根系觅氮策略. 林业科学, 56(2), 1-11.]
- Zhang CX, Meng S, Li YM, Su L, Zhao Z (2016). Nitrogen uptake and allocation in *Populus simonii* in different seasons supplied with isotopically labeled ammonium or nitrate. *Trees*, 30, 2011-2018.
- Zhang LY, Chen CD (2002). On the general characteristics of plant diversity of gurbantunggut sandy desert. *Acta Ecologica Sinica*, 22, 1923-1932. [张立运, 陈昌笃 (2002). 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. 生态学报, 22, 1923-1932.]
- Zhou BQ, Zhang LM, Yang WH, Mao YL, Chen CR, Xing SH (2017). Differential uptake of soluble organic and inorganic nitrogen by two fruit species: *Dimocarpus longan* Lour. and *Eriobotrya japonica* Lindl. *Journal of Soils and Sediments*, 17, 1579-1587.
- Zhu Q, Zhuang Q (2013). Modeling the effects of organic nitrogen uptake by plants on the carbon cycling of boreal forest and tundra ecosystems. *Biogeosciences*, 10, 7943-7955.
- Zhuang W, Li J, Yu F, Dong Z, Guo H (2020). Seasonal nitrogen uptake strategies in a temperate desert ecosystem depends on N form and plant species. *Plant Biology*, 22, 386-393.
- Zou TT, Zhang ZL, Li N, Yuan YS, Zheng DH, Liu Q, Yin HJ (2017). Differential uptakes of different forms of soil coniferous forests of western Sichuan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1051-1059. [邹婷婷, 张子良, 李娜, 袁远爽, 郑东辉, 刘庆, 尹华军 (2017). 川西亚高山针叶林主要树种对土壤中不同形态氮素的吸收差异. 植物生态学报, 41, 1051-1059.]

责任编辑: 程 磊 责任编辑: 李 敏