

DOI: 10.20103/j.stxb.202411212855

李宇, 白云玉, 高翔, 靳英华, 许嘉巍, 张思琪, 彭博妍, 杨雪婷, 雷虹. 模拟氮沉降对长白山苔原三种植被型中典型植物非结构性碳水化合物合成与分解的影响. 生态学报, 2025, 45(15): - .

Li Y, Bai Y Y, Gao X, Jin Y H, Xu J W, Zhang S Q, Peng B Y, Yang X T, Lei H. Effects of simulated nitrogen deposition on the synthesis and decomposition of non-structural carbohydrates in typical plants of three vegetation types in the Changbai Mountains tundra. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): - .

模拟氮沉降对长白山苔原三种植被型中典型植物非结构性碳水化合物合成与分解的影响

李 宇, 白云玉, 高 翔, 靳英华*, 许嘉巍, 张思琪, 彭博妍, 杨雪婷, 雷 虹

长白山地理过程与生态安全教育部重点实验室, 东北师范大学地理科学学院, 长春 130024

摘要:近年来小叶章等草本植物入侵长白山灌木苔原, 形成了牛皮杜鹃、牛皮杜鹃-小叶章混生、小叶章三种代表性植被型。非结构性碳水化合物是植物参与碳吸收与碳消耗的重要指标, 可以反映植物整体的碳供应状况以及抗逆性质。为了阐明植物的环境适应机制、实证氮沉降在植被变化中的作用, 通过三个不同施氮水平的氮沉降模拟实验, 比较长白山苔原三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部分非结构性碳水化合物合成的差异及其凋落物中非结构性碳水化合物分解的差异。结果表明: (1) 氮沉降驱动植物非结构性碳水化合物 (NSC) 的器官特异性分配, 牛皮杜鹃茎部淀粉、可溶性糖及总 NSC 含量随施氮量显著增加, 而其叶片及小叶章茎叶中相应组分呈下降趋势, 表明其茎部在氮富集条件下承担关键碳储存功能; (2) 氮沉降对凋落物分解有“类型依赖性”效应: 三种凋落物分解速率排序为小叶章>混合>牛皮杜鹃; 氮沉降通过缓解单一凋落物的氮限制 (降低 C/N 比) 加速其分解, 但抑制混合凋落物分解。此外, 氮沉降促进凋落物淀粉富集, 同时抑制可溶性糖与 NSC 的释放, 表明外源氮输入可能通过改变碳组分代谢优先级影响分解进程。本研究从植物生理响应与分解动态协同视角阐明, 氮沉降通过调控 NSC 分配模式与凋落物分解路径, 深度介导苔原生态系统碳氮耦合循环, 为预测全球氮富集背景下高寒生态系统结构与功能演变提供重要理论支撑。

关键词: 苔原带; 氮沉降; 建群种; 非结构性碳水化合物; 地上茎叶; 凋落物分解

Effects of simulated nitrogen deposition on the synthesis and decomposition of non-structural carbohydrates in typical plants of three vegetation types in the Changbai Mountains tundra

LI Yu, BAI Yunyu, GAO Xiang, JIN Yinghua*, XU Jiawei, ZHANG Siqi, PENG Boyan, YANG Xueting, LEI Hong

Key Laboratory of Geographical Process and Ecological Security of Changbai Mountain, Ministry of Education, School of Geographical Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

Abstract: In recent years, herbaceous plants such as *Deyeuxia angustifolia* have invaded the shrub tundra of the Changbai Mountains, forming three representative vegetation types: *Rhododendron aureum*, *Rhododendron aureum-Deyeuxia angustifolia* coexistence, and *Deyeuxia angustifolia*. Non-structural carbohydrates (NSC) are important indicators of plant carbon uptake and consumption, reflecting the overall carbon supply status and stress resistance of plants. To elucidate the environmental adaptation mechanism of plants and empirically demonstrate the role of nitrogen deposition in vegetation change, a nitrogen deposition simulation experiment with three different nitrogen application levels was conducted to compare the differences in aboveground non-structural carbohydrate synthesis of *Rhododendron aureum* and *Deyeuxia*

基金项目: 吉林省自然科学基金项目 (20220101151JC); 国家自然科学基金项目 (41571078)

收稿日期: 2024-11-21; 网络出版日期: 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinyh796@nenu.edu.cn

angustifolia in the three vegetation types on the tundra of Changbai Mountains and the differences in the decomposition of NSC in their litter. The results showed that: (1) Nitrogen deposition drove the organ-specific allocation of NSC in plants. In *Rhododendron aureum*, stem starch, soluble sugars, and total NSC content significantly increased with increasing nitrogen application. In contrast, the corresponding components in leaves and stems of *Deyeuxia angustifolia* showed a downward trend, indicating that their stems served a key role in carbon storage under nitrogen enrichment conditions. (2) Nitrogen deposition exerted “type-dependent” effects on litter decomposition: the decomposition rates of the three litters were ranked as *Deyeuxia angustifolia* > mixed > *Rhododendron aureum*; nitrogen deposition accelerated the decomposition of single litter by alleviating its nitrogen limitation (lowering C/N ratio), but inhibited the decomposition of mixed litter. In addition, nitrogen deposition promoted the accumulation of starch in litter, while inhibited the release of soluble sugar and NSC, suggesting that external nitrogen input may affect the decomposition process by changing the metabolic priority of carbon components. This study revealed that nitrogen deposition strongly mediated the carbon-nitrogen coupling cycle in tundra ecosystems by regulating NSC allocation and litter decomposition processes. These regulatory effects were driven by coordinated plant physiological responses and decomposition dynamics. The findings provided critical theoretical support for predicting changes in the structure and function of high-altitude cold ecosystems under continued global nitrogen enrichment.

Key Words: alpine tundra zone; nitrogen deposition; dominant species; non-structural carbon compounds; above-ground stems and leaves; litter decomposition

氮是植物的生命元素,对植物生长和养分循环起着重要作用^[1]。近年来,氮沉降增加已经成为全球环境变化的重要特征。过去 160 年全球氮沉降量增加三倍以上,且越来越呈现出全球化趋势^[2]。研究表明,即使人类活动很少的高山苔原地区,氮元素含量也在增加的^[3]。尽管我国 2010—2020 年的氮沉降量总体呈下降趋势^[4],但相关研究主要集中在城市周边和农田地区^[5]。而对长白山等自然生态系统的研究较少。长白山地区的氮沉降通量研究表明,其年氮沉降量已接近平均负荷值^[6]。

适量的氮沉降能够促进植被生长,提高生态系统生产力;然而,过量的氮沉降会导致土壤酸化、养分平衡失调等一系列生态问题^[7]。例如,对纳帕海典型高寒草甸的研究表明,氮沉降增加促进植物地上生物量增加,但也导致土壤酸化加剧和物种多样性下降^[8]。苔原植被群落结构简单,对环境变化极为敏感,是研究氮沉降生态效应的理想区域^[9]。此外,苔原生态系統通常受氮元素限制^[10],因此氮沉降的增加对其影响尤为显著^[11]。长白山苔原作为亚洲典型的高山苔原^[12],具有独特的地理位置和气候条件,生态系统脆弱且对环境变化极为敏感。研究表明,氮沉降的增加显著改变了苔原植被的群落结构和功能特性,如长白山西坡高山苔原地区草本植物的优势度显著增加^[13]。综上,氮沉降已成为苔原植被变化的重要驱动因素,研究其对苔原植被的影响具有重要的科学意义。

植物体内的碳水化合物按存在形式可分为结构性碳水化合物和非结构性碳水化合物 (non-structural carbohydrate, NSC) 两种^[14]。结构性碳水化合物是植物形态构建的主要组成部分^[15],而 NSC 由可溶性糖 (Soluble sugar) 和淀粉 (Starch) 等组成,是植物生长所需能量的主要来源,也是植物碳吸收与碳消耗的重要指标^[16]。NSC 的含量和分配可以反映植物的碳供应状况和抗逆能力^[17–18]。其中,可溶性糖是主要的光合产物,参与渗透调节和糖代谢;淀粉则是重要的储存物质,为植物的生长发育提供能量,并在胁迫缓冲和组织修复中起关键作用。

外界环境的变化(如氮沉降)会显著影响植物 NSC 的含量和分配,但目前关于氮沉降对 NSC 影响的研究结论尚不一致^[19]。例如,张豆等研究发现,氮沉降增加了黄土丘陵地区油松和披针叶草叶片中的可溶性糖和淀粉含量^[20];而 Goodsman 等对落基山脉油松的施氮实验表明,氮沉降降低了其根系的淀粉含量^[21]。此外,凋落物中的 NSC 作为易分解组分,在分解初期快速释放,是凋落物早期质量损失的主要贡献者^[22]。同时,NSC 能被土壤微生物利用,对土壤有机碳的形成具有重要意义^[23]。因此,研究植物地上部和凋落物中 NSC

的含量变化,对于阐明植物的环境适应机制以及植物-土壤碳循环过程具有重要的科学意义。

长白山苔原属于典型的灌木苔原^[24],以牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)等为主要建群种。然而,近年来以小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)为代表的草本植物入侵导致植被群落发生显著变化,逐渐从灌木苔原向灌草苔原和草本苔原转变^[25]。研究表明,氮沉降是这一植被变化的重要驱动因素之一^[26-28]。目前,关于长白山苔原地区草本植物入侵背景下氮沉降的研究,主要集中在氮素增加对群落组成、地上形态指标和光合指标的影响上,而对植物生理指标(如非结构性碳水化合物代谢)的研究较为缺乏。此外,氮沉降对凋落物中非结构性碳水化合物分解的影响也尚未得到充分关注。因此,本研究选取牛皮杜鹃、牛皮杜鹃-小叶章混生和小叶章三种代表性植被型,通过不同水平的施氮处理,比较三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部分非结构性碳水化合物的合成差异,以及凋落物中非结构性碳水化合物的分解差异,以揭示氮沉降对苔原植被生理生态过程的影响。

1 材料与方法

1.1 长白山苔原带概况

长白山苔原带位于海拔 2100 m 以上的火山锥体上部。地貌是流水改造的火山锥坡面,地表多为碱性粗面岩风化物 and 少量火山灰。土壤为高山苔原土。气候四季分明,水热同期,冬季寒冷漫长。年降水量在 700 到 1400 mm,年均温在-7 到 3 ℃,积雪时间长达 6 个月^[29]。

原生植被以灌木苔原为主,优势种为低矮小灌木,主要有牛皮杜鹃、苞叶杜鹃(*Rhododendron bracteatum*)、笃斯越橘(*Vaccinium uliginosum*)等。同时分布着少量的草本苔原,主要有大白花地榆(*Sanguisorba stipulata*)、小白花地榆(*Sanguisorbatenuifolia* var. *Alba*)。近年来以小叶章、尖被藜芦(*Veratrum oxysepalum*)等为代表的草本植物入侵苔原,形成三种植物群落:灌木群落、灌木草本混生群落、草本群落。

1.2 样方设置与施氮处理

在长白山西坡苔原带上(41°59'35"N, 128°1'18"E)选择一块坡度较小的地区确定大样地,同时选择面积为 2 m×2 m 的牛皮杜鹃群落(牛皮杜鹃盖度大于等于 70%)、混生群落(牛皮杜鹃和小叶章盖度各 50%左右)、小叶章群落(小叶章盖度大于 70%),分别代表小叶章轻度、中度、重度入侵的三种植被型,3 次重复。

以混合态氮(NH_4NO_3)对选出的小样地进行三种施氮处理,分别是不施氮、施氮量 $10 \text{ gN m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 、施氮量 $20 \text{ gN m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,记为对照 CK、中氮 MN、高氮 HN,3 次重复,样地内共 27 个样方。为防止各小样地之间的氮流通,在样方间设置宽为 2 m 的缓冲带。将混合态氮溶解于 1 L 水中,从 2020 年起连续两年 5—7 月底进行人工施氮,对照样地喷洒等量的水,共施氮 6 次。除此之外,样地其他处理保持一致。

1.3 植物地上部分与凋落物的收集

选择苔原植物落叶高峰期,2021 年 8 月进行样品收集。在各样方的小叶章和牛皮杜鹃植株上取 15 个叶片,并将取好的叶片进行低温储存保鲜。同时分别取牛皮杜鹃枝条 3 到 5 条,小叶章地上部分 10 株。将取好的牛皮杜鹃和小叶章茎叶带回实验室,进行 105 ℃,25 min 的杀青后,将烘箱温度调至 65 ℃,把叶片烘干至恒重,研磨后测定其非结构性碳水化合物含量。

手捡施氮样方外当年新鲜无破损的牛皮杜鹃叶片和小叶章叶片。一部分用于初始凋落物理化性质的测定,另一部分用于凋落物的野外分解实验。凋落物网袋大小为 10 cm×15 cm,网孔规格为 2 mm。之后称取 8 g($\pm 0.05 \text{ g}$)牛皮杜鹃、小叶章和混合(牛皮杜鹃和小叶章各 4 g)的叶片装入凋落物袋中并封口,各样方设置 10 个凋落物袋,共 270 个网袋。8 月将网袋平放到各样方并进行固定。为模拟凋落物的自然分解状况,凋落物袋上方用自然凋落物覆盖。每次施氮前在各样方随机取回一个凋落物袋,时间分别为分解 1 个月(9 月)、分解 9 个月(次年 5 月)、分解 11 个月(次年 7 月)、分解 13 个月(次年 9 月)。带回实验室清洗后在 65℃烘箱中烘干,计算凋落物分解过程中的质量损失和养分含量变化。

1.4 指标测定与数据处理

称取 0.1 g 烘干研磨后的植物样品放入 10 mL 离心管中,加配置好的 80%乙醇于沸水浴 30 min,离心

5 min后将上部清液倒入比色管,以上步骤重复3次后将比色管定容到50 mL,获得可溶性糖溶液。向剩余残渣的离心管中加入9.2 mol/L的高氯酸,手摇震荡15 min后离心5 min,将上部清液倒入新一批的比色管。之后加入4.6 mol/L的高氯酸,手摇震荡15 min后离心5 min,将上部清液倒入比色管。加水离心5 min将上部清液倒入比色管,共需要加水两次。将比色管定容到50 mL获得淀粉溶液。配置好葡萄糖标曲溶液后,将标曲溶液、可溶性糖溶液、淀粉溶液分别加5 mL 蒽酮试剂后沸水浴10 mL,冷却之后在660波长处进行比色。利用Microsoft Excel 2003对数据进行基本处理,之后用SPSS 24.0进行数据分析,文中显著差异为 $P<0.05$,极显著差异为 $P<0.01$ 。

根据Olson衰减模型计算各凋落物的分解速率 K :

$$M_t = a \times e^{-kt} \quad (1)^{[30]}$$

式中: M_t 表示在 t 时间取出凋落物的干重, K 表示凋落物分解速率。

2 结果与分析

2.1 氮沉降对三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部非结构性碳水化合物的影响

2.1.1 氮沉降对三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部淀粉含量的影响

小叶章茎的淀粉含量显著高于小叶章叶、牛皮杜鹃茎和牛皮杜鹃叶。牛皮杜鹃茎和叶之间淀粉含量差异较小;而小叶章茎淀粉含量约是叶的3倍。在不施氮情况下,牛皮杜鹃茎和叶淀粉含量都是在混生群落含量最高,其茎淀粉含量三种植被型中差异不显著,而叶淀粉含量混生群落中的显著高于小叶章和牛皮杜鹃群落中的,并且小叶章群落中牛皮杜鹃茎淀粉含量多于叶;小叶章茎和叶淀粉含量分别在三种植被型中差异不显著,但都是在混生群落里的略少,其茎淀粉含量在小叶章群落中略多,叶淀粉含量则在牛皮杜鹃群落中略多(图1)。因此,两种植物的淀粉分配策略差异明显:小叶章优先将淀粉储存于茎,而牛皮杜鹃茎叶分配较均衡。在混生群落可能促进牛皮杜鹃的光合产物积累(尤其是叶)。

双因素方差分析的结果显示氮沉降对牛皮杜鹃叶、植被型对牛皮杜鹃叶的淀粉含量有显著影响,且氮沉降和植被型均未表现出交互作用。中氮处理下牛皮杜鹃茎的淀粉含量存在显著差异,其中在小叶章群落含量最高,在牛皮杜鹃群落含量最低。混生群落中氮沉降显著降低了牛皮杜鹃叶中的淀粉含量,中氮和高氮分别降低约34.2%和33.8%。氮沉降与植被型对小叶章茎、叶均未表现出显著影响,但氮沉降有减少三种植被型中小叶章茎叶淀粉含量的趋势,中氮时减少的略多。综上,三种植被型中小叶章茎叶淀粉含量对氮沉降增加响应一致,呈减少趋势;而牛皮杜鹃茎叶淀粉含量对氮沉降响应不一致,在混生群落中牛皮杜鹃显著减少叶的淀粉含量,茎淀粉含量有不显著增加的趋势。

2.1.2 氮沉降对三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部可溶性糖含量的影响

牛皮杜鹃茎叶可溶性糖含量显著高于小叶章茎叶的可溶性糖含量。牛皮杜鹃叶的可溶性糖含量高于茎,大约是茎可溶性糖含量的1.3倍;小叶章茎的可溶性糖含量高于叶,约是叶的1.7倍。在不施氮的情况下,三种植被型中牛皮杜鹃群落牛皮杜鹃茎的可溶性糖含量和小叶章群落里的差异显著,与混生的差异不显著。三种植被型中牛皮杜鹃叶、小叶章茎叶的可溶性糖含量差异不显著(图2)。因此,牛皮杜鹃可能比小叶章具有更强的碳代谢能力或抗逆性。牛皮杜鹃光合产物可能优先储存于叶片,叶片通过可溶性糖积累增强抗逆性。小叶章光合产物更多向茎运输,可能支持其快速生长(如禾本科植物的茎秆伸长)或地下器官能量储备。牛皮杜鹃茎的可溶性糖代谢可能更受种间竞争或生境异质性影响;而牛皮杜鹃叶、小叶章茎叶的可溶性糖代谢可能更受物种自身特性调控,而非群落组成影响。

双因素方差分析的结果显示,氮沉降对牛皮杜鹃茎、小叶章茎可溶性糖含量有显著影响,植被型对牛皮杜鹃茎、小叶章茎、小叶章叶可溶性糖含量有显著影响,且氮沉降和植被型不存在交互作用。牛皮杜鹃茎叶可溶性糖含量对氮沉降响应不一致,表现为显著增加牛皮杜鹃茎、降低牛皮杜鹃叶的趋势。与对照相比高氮处理使三种植被型牛皮杜鹃茎可溶性糖含量分别增加约8.7%、5.9%、16.8%。氮沉降使小叶章茎的可溶性糖含量

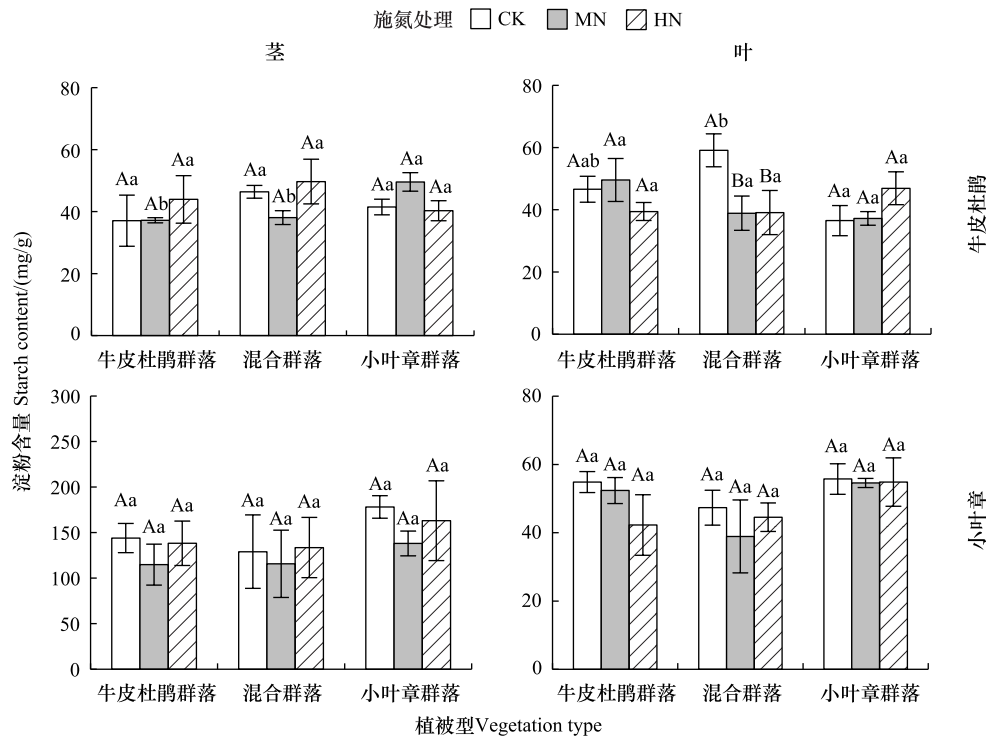


图 1 三种植被型地上部淀粉含量对氮沉降响应

Fig.1 The starch content of the above-ground of three vegetation types responded to nitrogen deposition

CK: 对照处理 (不施氮), MN: 中氮处理 ($10 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), HN: 高氮处理 ($20 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) CK: Control treatment (no nitrogen fertilization), MN: Medium nitrogen treatment ($10 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), HN: High nitrogen treatment ($20 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$); 不同大写字母表示同一植被型中不同施氮水平的淀粉含量差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一施氮水平下不同植被型的淀粉含量差异显著 ($P < 0.05$)

显著降低,如混生群落下,与对照相比小叶章茎的可溶性糖含量中氮与高氮处理分别降低约 33.8% 和 19.3%。随着小叶章入侵,植被型变化,小叶章茎的可溶性糖含量有不同程度的增加。对照处理下,小叶章群落中小叶章茎和叶的可溶性糖含量比混合群落分别增加 8.3% 和 17.7%。综上,氮沉降使牛皮杜鹃茎中的可溶性糖含量有所增加,而降低了牛皮杜鹃叶、小叶章茎和叶中的可溶性糖含量。同时两种植物的可溶性糖含量对草本入侵响应相同,呈增加趋势。

2.1.3 氮沉降对三种植被型地上部非结构性碳水化合物含量的影响

小叶章叶的 NSC 含量显著低于小叶章茎、牛皮杜鹃茎和叶。牛皮杜鹃叶非结构性碳水化合物含量高于茎,约是茎含量的 1.4 倍,小叶章茎的非结构性碳水化合物含量显著高于叶,约是叶的 2 倍 (图 3)。在不施氮的情况下,三种植被型中牛皮杜鹃茎叶的 NSC 含量排序为混生 > 牛皮杜鹃 > 小叶章群落,且叶的差异显著。小叶章茎叶的 NSC 含量排序为小叶章 > 牛皮杜鹃 > 混生群落,差异不显著。因此,小叶章叶片可能优先将碳用于即时生长 (如光合结构构建) 而非储存,或通过茎部高效转运减少叶片滞留;而牛皮杜鹃叶片 NSC 高积累凸显其“保守型”生存策略。牛皮杜鹃混生群落中的 NSC 最大化,在种间竞争压力下,提升叶片和茎部 NSC 含量;而小叶章的 NSC 对群落类型不敏感,其茎部主导的 NSC 分配模式具有较强稳定性,适应多变生境,契合其“扩张型”生态策略。

双因素方差分析的结果显示,氮沉降仅对牛皮杜鹃茎、植被型对牛皮杜鹃茎和叶产生显著影响,且氮沉降和植被型未产生交互作用。氮沉降对牛皮杜鹃茎非结构性碳水化合物的显著影响表现在混生群落中,高氮使牛皮杜鹃茎中 NSC 含量有增加的趋势,中氮相反。此外中高氮有使牛皮杜鹃和混生群落中的牛皮杜鹃叶 NSC 含量减少的趋势。植被型对牛皮杜鹃茎叶的非结构性碳水化合物含量影响不同。中氮处理下其含量表

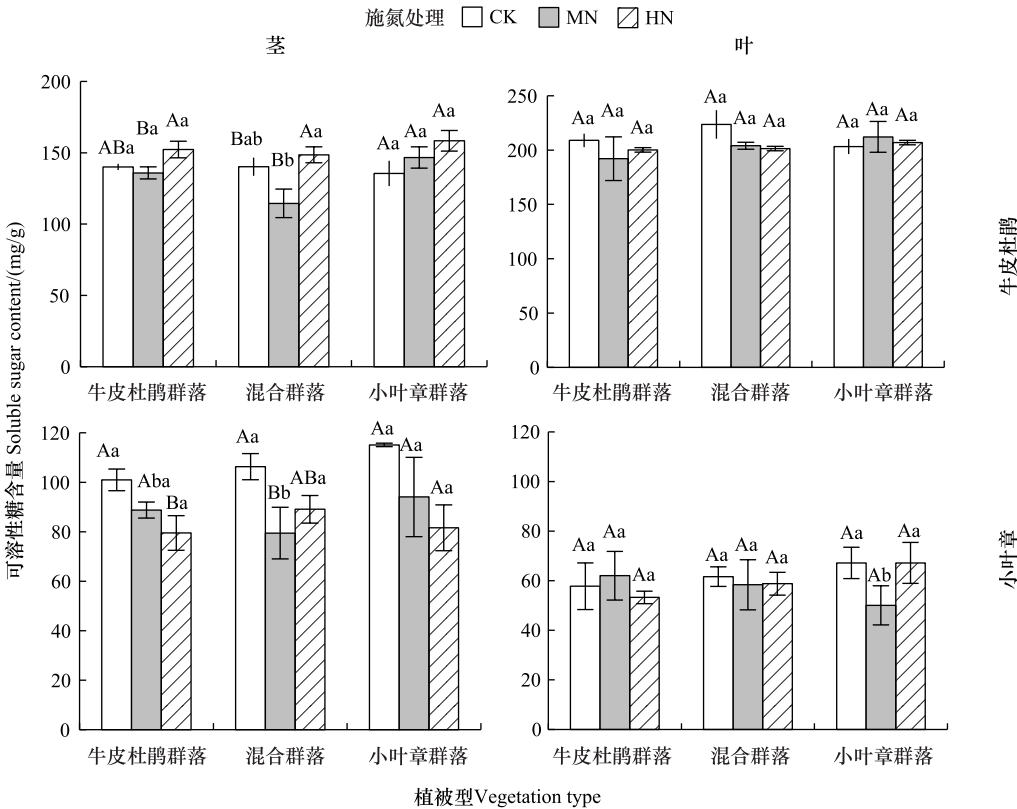


图 2 三种植被型地上部可溶性糖含量对氮沉降响应

Fig.2 The soluble sugar content of the above-ground of three vegetation types responded to nitrogen deposition

现出先降低后增加的变化趋势,与牛皮杜鹃群落相比混生群落下降约 15.7%,小叶章群落上升约 7.9%。综上,氮沉降对三种植被型中两种植物地上部 NSC 含量的影响不同,表现为增加牛皮杜鹃茎中的 NSC 含量,降低牛皮杜鹃叶、小叶章茎和叶的 NSC 含量。植被型对牛皮杜鹃茎叶、小叶章茎叶的影响表现为不同程度的先降低后升高。

2.2 氮沉降对三种凋落物质量损失及非结构性碳水化合物分解的影响

2.2.1 三种凋落物养分元素初始质量及分解速率变化

三种凋落物的淀粉、可溶性糖、非结构性碳水化合物含量存在显著差异。三种凋落物的可溶性糖、非结构性碳水化合物含量为小叶章<混合<牛皮杜鹃,而淀粉含量排序为牛皮杜鹃<混合<小叶章,其中小叶章淀粉含量约是牛皮杜鹃凋落物的 2.2 倍(表 1)。

表 1 凋落物初始质量参数

Table 1 Initial Mass Parameters of Litter

凋落物类型 Types of litter	淀粉 Starch/(mg/g)	可溶性糖 Soluble sugar/(mg/g)	非结构性碳水化合物 NSC/(mg/g)
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i>	10.35±0.14B	150.07±2.42A	160.42±2.45A
混合凋落物 Mixed litter	16.13±1.09AB	113.63±3.45B	129.77±4.17B
小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	23.73 ±3.30A	77.58±4.40C	101.32±6.47C

不同大写字母表示 3 种植物群落凋落物非结构性碳水化合物含量差异显著 ($P<0.05$)

Olson 衰减模型中三种植物群落凋落物分解速率大致排序为小叶章>混合>牛皮杜鹃凋落物,其中,小叶章的分解速率约是牛皮杜鹃的 3.6 倍。氮沉降对单一凋落物分解速率影响显著,表现为氮沉降增加加速牛皮杜鹃和小叶章凋落物的分解。随着施氮量的增加,混合凋落物分解速率为不显著的先升高后降低(表 2)。

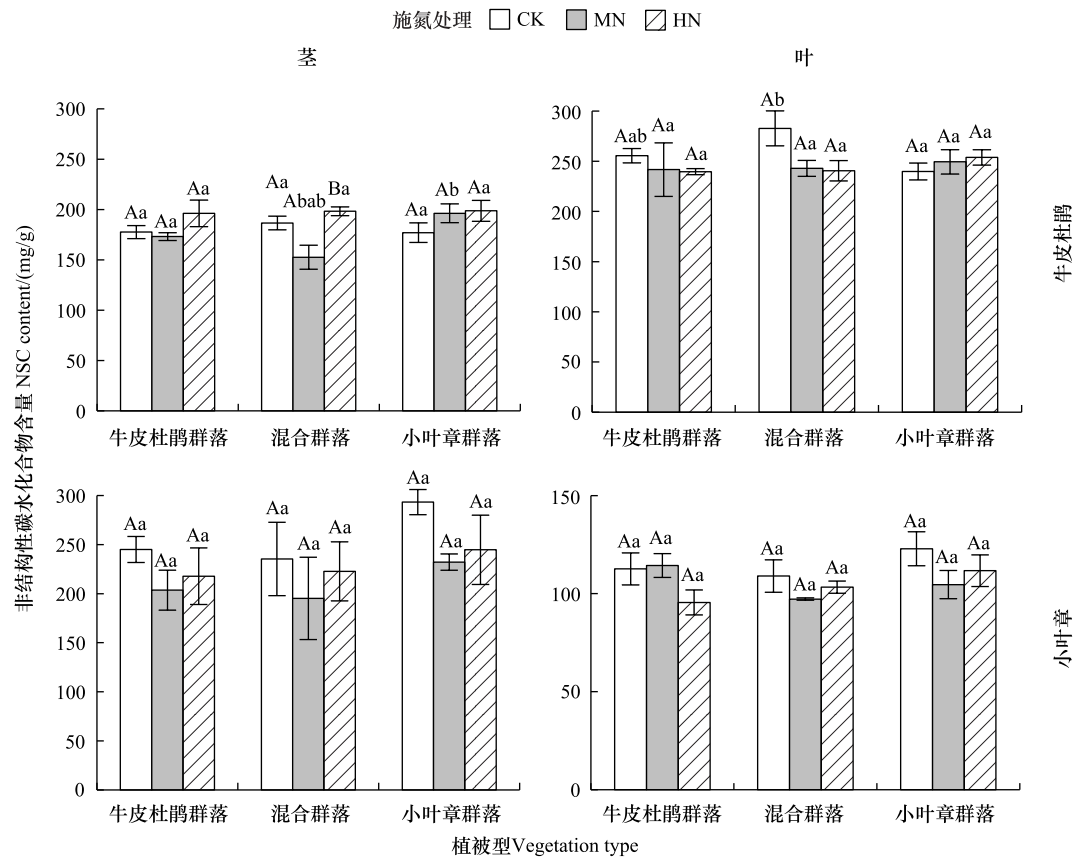


图3 三种植被型地上部非结构性碳水化合物含量对氮沉降响应

Fig.3 The non-structural carbohydrate content of the above-ground of three vegetation types responded to nitrogen deposition

表2 三种植被型凋落物分解过程中质量损失对氮沉降的响应

Table 2 Responses of mass loss to nitrogen deposition during litter decomposition in three vegetation types

凋落物类型 Types of litter	施氮处理 Nitrogen application/分解速率 K		
	CK	MN	HN
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i>	0.14Bc	0.28Ac	0.38Ac
混合凋落物 Mixed litter	0.52Ab	0.53Ab	0.28Ab
小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	0.73Ca	0.94Ba	1.21Aa

不同大写字母表示同种凋落物分解速率对不同施氮量响应显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一施氮水平下凋落物分解速率对凋落物类型响应显著 ($P < 0.05$)

2.2.2 氮沉降对三种凋落物淀粉分解过程的影响

三种凋落物淀粉初始含量不同,小叶章最高。随着分解时间的延长,三种凋落物淀粉含量的影响有先增高后降低的趋势。且分解结束后淀粉含量均高于初始值,表明三种凋落物淀粉是富集状态。三种凋落物淀粉含量均在分解9个月时富集最多。分解结束时三种凋落物淀粉富集排序为牛皮杜鹃>混合>小叶章,牛皮杜鹃凋落物淀粉富集最多,约为245.7%(图4)。

双因素重复测量方差结果显示,分解时间对牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物的淀粉含量有非常显著的影响,氮沉降仅对混合凋落物分解的淀粉含量有显著影响,两者没有交互作用。(表3)。牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物淀粉含量随分解时间增加表现出上升趋势。除分解11月外,中氮和高氮处理下牛皮杜鹃淀粉含量始终高于对照处理,表明氮沉降促进其淀粉富集。氮沉降对混合凋落物淀粉含量的显著影响主要表现在分解第9和11个月,表现为高氮增加、中氮减少。如分解第9个月时高氮使得淀粉含量增加约31.2%,而中氮处

理则减少约 26.2%。此外氮沉降对小叶章凋落物淀粉含量的影响与施氮量有关,在前 9 个月,高氮富集最多,在分解的第 13 个月时为中氮>对照>高氮,表明中氮处理促进小叶章淀粉富集。氮沉降对三种凋落物分解的第 13 个月淀粉含量影响都为富集且分别差异不显著(图 4)。

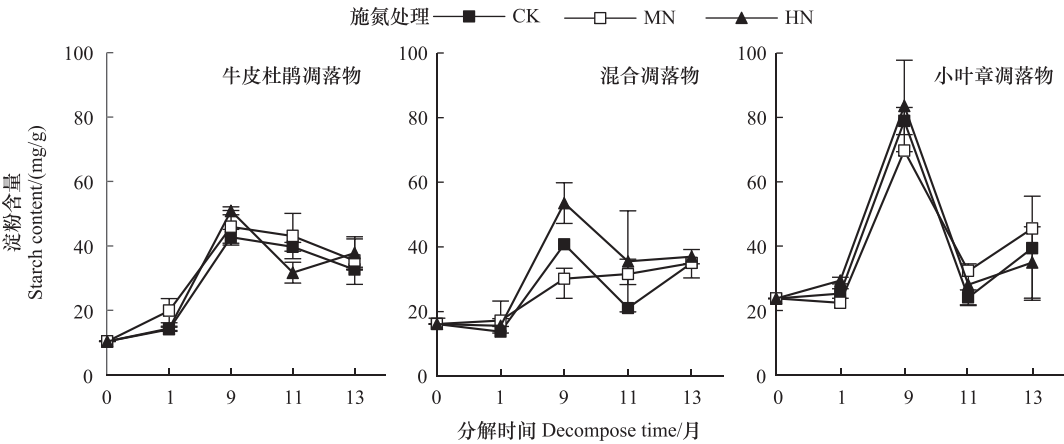


图 4 三种植被型凋落物分解过程中淀粉含量对氮沉降的响应

Fig.4 Responses of starch content to nitrogen deposition during litter decomposition in three vegetation types

表 3 重复测量方差分析对三种植被型凋落物分解过程中淀粉含量变化的分析结果

Table 3 The analysis results of the variance analysis of repeated measurements on the changes in starch content during the decomposition process of three types of vegetation litter

凋落物类型 Types of litter	指标 Index	分解时间 Decompose time/(月)	分解时间×氮添加 Decompose time× Nitrogen addition	氮添加 Nitrogen addition
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i>	<i>F</i>	55.302	1.106	2.229
	<i>P</i>	0.002 **	0.401	0.121
混合凋落物 Mixed litter	<i>F</i>	9.743	1.257	13.456
	<i>P</i>	0.017 *	0.385	0.041
小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	<i>F</i>	13.564	1.065	0.700
	<i>P</i>	0.012 *	0.049	0.563

* 表示该因素对三种凋落物淀粉分解影响显著 ($P<0.05$) ; ** 表示该因素对三种凋落物淀粉分解影响非常显著 ($P<0.01$) ; *** 表示该因素对三种凋落物淀粉分解影响及其显著 ($P<0.001$)

2.2.3 氮沉降对三种凋落物可溶性糖分解过程的影响

三种凋落物初始可溶性糖含量不同,牛皮杜鹃、混合凋落物可溶性糖含量显著高于小叶章凋落物,约是小叶章凋落物的 1.9 和 1.5 倍。随分解时间延长,牛皮杜鹃和混合凋落物可溶性糖含量不断降低,而小叶章凋落物可溶性糖含量先降低后微升。实验结束时,三种植物群落凋落物可溶性糖含量均低于初始值,可溶性糖处于释放状态。分解结束时三种凋落物可溶性糖剩余率均低于 20%。牛皮杜鹃和混合凋落物可溶性糖含量在分解第 9 个月最快,小叶章凋落物在分解第 1 个月最快,对照处理下可溶性糖剩余率较前一阶段分别减少约 41.2%、37.5%、78.9%(图 5)。

双因素重复测量方差结果显示,分解时间对牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物的可溶性糖含量有非常显著的影响。氮沉降仅对牛皮杜鹃凋落物分解的可溶性糖含量有显著影响,两者没有交互作用(表 4)。牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物淀粉含量随分解时间增加快速减少。氮沉降显著减缓了牛皮杜鹃凋落物可溶性糖含量的释放,大致表现为中氮>高氮>对照。与对照相比分解 9 个月时,中氮和高氮处理使其可溶性糖含量增加约 15.4% 和 8.9%。氮沉降对混合凋落物的可溶性糖含量无显著影响。随分解时间增加,其可溶性糖含量快速降

低。此外与对照相比,中氮和高氮处理使得小叶章凋落物可溶性糖含量有不同程度的增加,说明氮沉降有减缓小叶章可溶性糖释放的趋势(图 5)。

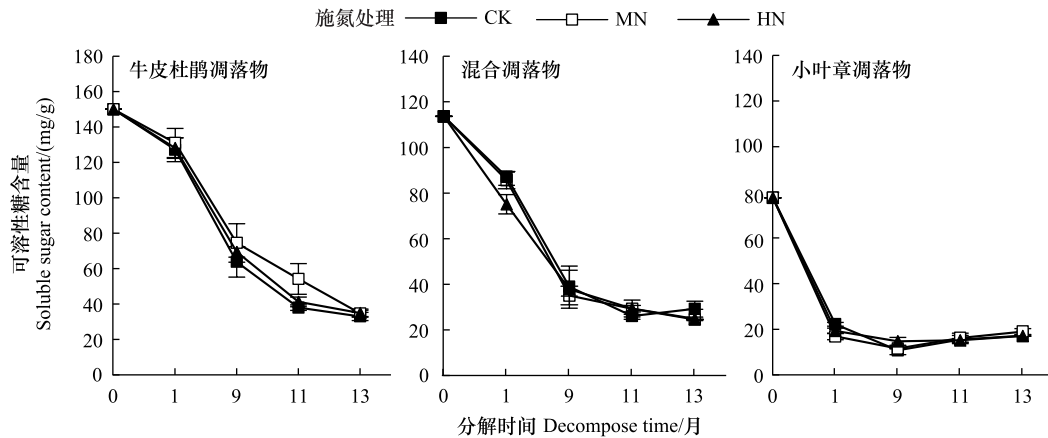


图 5 三种植被型凋落物分解过程中可溶性糖含量对氮沉降的响应

Fig.5 Responses of soluble sugar content to nitrogen deposition during litter decomposition in three vegetation types

表 4 重复测量方差分析对三种植被型凋落物分解过程中可溶性糖含量变化的分析结果

Table 4 The analysis results of the variance analysis of repeated measurements on the changes in soluble sugar content during the decomposition process of three types of vegetation litter

凋落物类型 Types of litter	指标 Index	分解时间 Decompose time/(月)	分解时间×氮添加 Decompose time× Nitrogen addition	氮添加 Nitrogen addition
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i>	<i>F</i>	337.75	0.516	10.427
	<i>P</i>	0.000 ***	0.689	0.045 *
混合凋落物 Mixed litter	<i>F</i>	402.434	1.059	0.492
	<i>P</i>	0.000 ***	0.450	0.653
小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	<i>F</i>	2120.014	2.929	0.312
	<i>P</i>	0.000 ***	0.140	0.753

2.2.4 氮沉降对三种凋落物非结构性碳水化合物分解过程的影响

三种凋落物初始 NSC 含量差异显著,排序为牛皮杜鹃>混合>小叶章。随分解时间延长牛皮杜鹃和混合凋落物 NSC 含量逐渐减少,小叶章凋落物则呈现波动减少的趋势。三种植物群落凋落物分解后含量均低于初始值,表明 NSC 处于释放状态。分解结束时三种植物群落凋落物 NSC 剩余率排序为牛皮杜鹃>混合>小叶章,分别约为 32.5%、17.9%、11.7%(图 6)。

双因素重复测量方差结果显示,分解时间对牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物的 NSC 含量有非常显著的影响,氮沉降仅对牛皮杜鹃凋落物分解的 NSC 含量有显著影响,两者没有交互作用(表 5)。牛皮杜鹃、混合、小叶章凋落物 NSC 含量随分解时间增加而减少。与前一阶段相比,小叶章凋落物 NSC 含量在分解 9 个月和 13 个月时微升,分解 1 和 11 个月时下降,其 NSC 含量表现出波动下降的趋势。氮沉降显著影响牛皮杜鹃 NSC 含量的分解,分解 11 个月时,中氮处理使其 NSC 含量比对照处理增加约 25.2%,说明氮沉降有利于减缓其 NSC 释放。氮沉降对混合凋落物 NSC 含量的影响与施氮量有关,大致为中氮促进,高氮减缓。与对照相比,分解 11 个月时中氮处理使混合凋落物 NSC 含量降低约 9.4%,而高氮处理使混合凋落物 NSC 含量增加约 9.6%(图 6)。

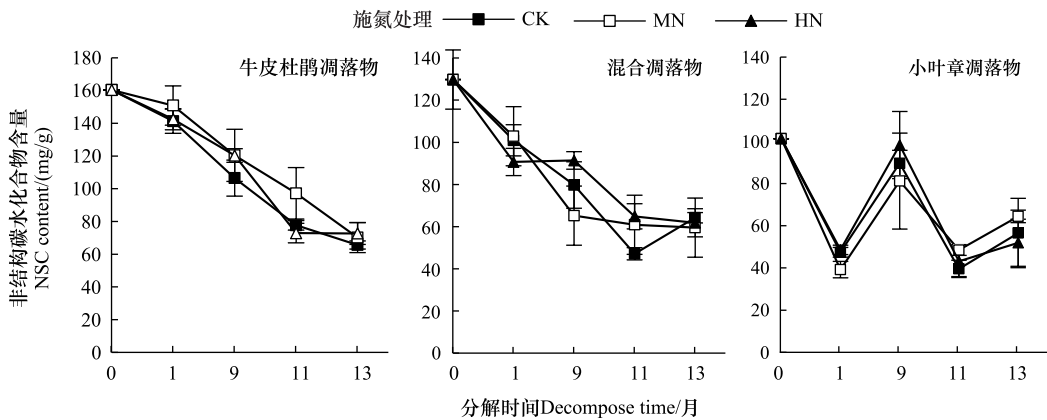


图 6 三种植被型凋落物分解过程中非结构性碳水化合物含量对氮沉降的响应

Fig.6 Responses of non-structural carbohydrate content to nitrogen deposition during litter decomposition in three vegetation types

表 5 重复测量方差分析对三种植被型凋落物分解过程中非结构性碳水化合物含量变化的分析结果

Table 5 The analysis results of the variance analysis of repeated measurements on the changes in non-structural carbohydrate content during the decomposition process of three types of vegetation litter

凋落物类型 Types of litter	指标 Index	分解时间 Decompose time/(月)	分解时间×氮添加 Decompose time× Nitrogen addition	氮添加 Nitrogen addition
牛皮杜鹃 <i>Rhododendron aureum</i>	<i>F</i>	102.197	0.867	11.127
	<i>P</i>	0.000 ***	0.529	0.041 *
混合凋落物 Mixed litter	<i>F</i>	52.980	2.099	0.947
	<i>P</i>	0.000 ***	0.180	0.480
小叶章 <i>Deyeuxia angustifolia</i>	<i>F</i>	21.592	1.189	0.717
	<i>P</i>	0.004 **	0.408	0.556

3 讨论

3.1 不同植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部非结构性碳水化合物的含量比较

本研究表明,长白山苔原带原生灌木牛皮杜鹃的 NSC 含量显著高于入侵草本植物小叶章,且牛皮杜鹃茎叶的可溶性糖含量(绝对含量及占总 NSC 的比例,分别为 76.7%和 82.5%)均显著高于小叶章。植物通过茎叶积累高可溶性糖是应对胁迫(如低温、干旱)的常见机制^[31–32]。作为长白山苔原带建群种,牛皮杜鹃叶片高糖含量可能通过降低细胞冰点、防止蛋白质变性来增强抗冻性^[33],这一机制与其常绿特性及厚积雪覆盖下的生存需求高度契合。相比之下,小叶章作为入侵苔原带的多年生草本,其茎叶可溶性糖含量较低,但淀粉储备与可溶性糖含量相近。这可能源于其生态策略差异:小叶章无需抵抗冬季低温(地上部分死亡),转而将淀粉储存于茎(地下茎)以支持次年返青,从而适应生长季变暖后的扩张需求。

植物 NSC 在不同器官中的分配模式能反映其对环境的适应策略^[34]。牛皮杜鹃与小叶章的茎叶 NSC 分配模式截然不同:牛皮杜鹃叶片 NSC 含量显著高于茎,而小叶章茎 NSC 含量高于叶片。这一差异可能源于二者生态策略的分化:1.牛皮杜鹃作为常绿灌木,其叶片高 NSC 积累(尤其是可溶性糖)可通过降低细胞冰点、维持蛋白质稳定性来增强抗冻性,符合其“保守型”生存策略。由于常绿叶片需持续抵御苔原带低温与强紫外辐射,NSC 在叶片中优先储存以满足即时抗逆需求,随后通过韧皮部缓慢向茎、根运输^[35]。2.小叶章作为入侵苔原带的多年生草本,其茎部高 NSC 含量与其扩张策略密切相关:叶片光合产物优先用于构建光合结构以支持快速生长^[36],同时发达的茎部输导系统(尤其地下茎)可高效转运 NSC 至地下器官。这种“源-汇”动

态使其在生长季将资源集中于繁殖与扩张^[37-38],而非叶片储存,从而适应环境变化后的苔原带环境。二者 NSC 分配模式印证了资源分配理论中的生长-防御权衡^[34];牛皮杜鹃以抗逆性为核心的“保守型”策略,与小叶章以资源抢占为目标的“扩张型”策略,反映了其对原生与入侵生境的特化适应。

有研究表明牛皮杜鹃和小叶章都是凭借高度优势排斥其他植物占据全部生态位,实现最大限度的领域扩张^[39]。也有研究表明当草本植物小叶章入侵原生灌木牛皮杜鹃群落,小叶章对牛皮杜鹃的生长起抑制作用,使其无法快速长高、叶片变大^[40]。本研究表明在牛皮杜鹃-小叶章混生群落 NSC 的种间策略发生分化。混生群落中的牛皮杜鹃 NSC 最大化,在种间竞争压力下,提升叶片和茎部 NSC 含量,作为防御者,牛皮杜鹃通过增加 NSC 含量抵御小叶章入侵,增强抗性。这种在竞争环境下积累 NSC 的策略与已有研究结论一致^[41],可能通过两种途径:防御性储备为应对资源限制(如遮荫导致光合下降),提前积累碳缓冲库;竞争性生长储存碳用于后期快速再生(如冠层空隙出现时)。相反,小叶章作为入侵者在竞争中占据优势,小叶章的 NSC 对群落类型不敏感,其茎部主导的 NSC 分配模式具有较强稳定性,适应多变生境,契合其“扩张型”生态策略。在混生群落中小叶章的 NSC 含量略低,可能因与牛皮杜鹃竞争导致碳获取减少,但通过茎部高储量维持生理功能。其光合产物更多投入结构性碳水化合物以支持细胞分裂、伸长与呼吸^[42],通过植株高度和叶片扩展获得竞争优势^[40],这导致其对 NSC 的高消耗和低储备^[43]。

3.2 三种植被型中牛皮杜鹃和小叶章地上部非结构性碳水化合物对氮沉降的响应

全球尺度 meta 分析表明,氮添加通常提高叶片可溶性糖含量并降低叶片淀粉含量,但对茎的淀粉和可溶性糖含量无显著影响^[10]。然而,本研究结果与上述结论存在差异:在氮沉降处理下,牛皮杜鹃茎的淀粉和可溶性糖含量显著增加,而牛皮杜鹃叶、小叶章叶及小叶章茎的淀粉和可溶性糖含量均呈降低趋势。值得注意的是,氮沉降仅对牛皮杜鹃叶淀粉含量、牛皮杜鹃茎和小叶章叶的可溶性糖含量以及牛皮杜鹃茎非结构性碳水化合物(NSC)含量具有显著影响。三种植被型中,小叶章对氮沉降的 NSC 响应策略具有一致性,表现为中氮处理下 NSC 含量降低,高氮处理下 NSC 含量回升,但整体呈下降趋势。

小叶章的响应机制:作为喜氮植物,小叶章在中氮处理下茎叶淀粉与可溶性糖含量降低,可能与氮促进其形态构建有关。氮沉降增加提高了叶片光合能力,但更多光合碳被优先分配至叶片扩展和生物量积累^[36],导致 NSC 储存减少。这表明中氮处理未对小叶章产生胁迫,而是通过优化碳分配促进生长。然而,当氮沉降量进一步增加(高氮处理),植物体内氮代谢负担加重,过量光合产物以淀粉和可溶性糖形式暂时滞留在茎叶中^[44],致使 NSC 含量回升。这一现象提示,氮沉降可能通过调控碳氮代谢平衡,影响小叶章茎叶内结构性碳水化合物(如细胞壁成分)与 NSC 的动态转化。

牛皮杜鹃的响应机制:与小叶章不同,氮沉降显著改变了牛皮杜鹃茎叶间的 NSC 分配格局:叶片 NSC(尤其是淀粉)含量随氮沉降增加而降低,而茎中 NSC 含量显著升高。这种差异可能与长白山苔原的氮限制背景密切相关。长期适应低氮环境的牛皮杜鹃,在氮输入增加时可能面临代谢胁迫:叶片呼吸作用增强导致 NSC 消耗加速,而氮诱导的碳分配改变进一步减少叶片 NSC 合成^[45]。有研究表明氮含量增加也会改变非结构性碳水化合物在不同器官的运输^[44],且植物在受到环境胁迫时,会将体内的非结构性碳水化合物储存在最需的器官中^[46]。氮沉降增强库器官(如茎、根)对同化物的竞争能力^[47],促使牛皮杜鹃将叶片 NSC 转移至茎中,而茎部 NSC 的积累或有助于维持其抗逆能力(如抵御冻害、病原侵染),说明牛皮杜鹃茎可能作为氮富集条件下碳储存的关键器官。

生态意义与策略分化:本研究揭示了两类植物对氮沉降的差异化适应策略。牛皮杜鹃作为生长缓慢的常绿灌木,通过将 NSC 储存于茎部以增强抗性,表现出“防御型”策略;而小叶章作为快速生长的入侵性草本,通过降低 NSC 投入、加速形态建成,呈现出“扩张型”策略。这种策略分化的根源可能在于二者对氮的利用效率及生态位需求差异:小叶章通过高效利用氮资源快速占据生境,而牛皮杜鹃则依赖储存策略在胁迫中维持生存。值得注意的是,尽管长白山苔原年氮沉降量已逼近生态阈值,但牛皮杜鹃通过 NSC 再分配实现的抗性提升,可能部分抵消了小叶章的入侵优势,从而减缓苔原群落结构的演替速度。这一发现为氮沉降背景下濒危

植物的保护提供了新视角:维持植物体内碳代谢弹性或成为缓解入侵压力的关键途径。

3.3 三种植被型凋落物非结构性碳水化合物的分解对氮沉降的响应

凋落物分解速率差异的驱动机制:凋落物分解作为生态系统物质循环的关键环节,其速率受外界环境与自身理化性质的共同调控^[48-50]。本研究发现,三种凋落物的分解速率排序为:小叶章>混合>牛皮杜鹃。这一结果可能与其化学组成差异密切相关:牛皮杜鹃作为低质量凋落物(高 C/N 比、高木质素/N 比),其分解过程受限于难降解成分的积累;而小叶章作为高质量凋落物(低 C/N 比、低木质素/N 比),更易被微生物快速利用^[51]。混合凋落物的分解速率介于二者之间,存在非加和效应的促进作用,这和已有的研究结果是一致的。混合凋落物之间能够进行元素互补,实现营养元素的流转,因此和单种凋落物相比,降低了微生物群落对营养元素的限制作用。另外,土壤动物和微生物也是促进混合凋落物分解的主导因子之一,如张英洁等^[52]对长白山西坡苔原带的调查发现,草本植物小叶章的入侵,使土壤动物的多样性和丰富度增加,土壤微生物生物量和酶活性增加,小叶章-牛皮杜鹃混合群落中土壤动物多样性和丰富度高,可以将凋落物分解成更小的碎片,增加微生物活动的可用表面积,与较高生物量的土壤微生物共同加速分解进程,有利于提高混合凋落物的分解速率。

氮沉降对凋落物分解的差异化调控:氮沉降对凋落物分解的影响呈现显著的类型依赖性,即单一凋落物(牛皮杜鹃、小叶章)的分解受氮添加促进,而混合凋落物则表现为抑制。一般认为凋落物碳氮比越低,凋落物分解过程及养分释放越快^[53]。对于单一凋落物,长白山苔原生态长期受氮限制,外源氮输入可能通过降低凋落物 C/N 比,缓解微生物的氮素需求,从而加速分解。如前所述,混合凋落物分解时高质量凋落物会向低质量凋落物提供养分,提高凋落物的化学多样性,进而促进其分解,但本研究表明氮沉降对小叶章-牛皮杜鹃混合凋落物的分解表现出抑制作用。原因可能是氮沉降增加背景下,混合凋落物获得了丰富的外源性氮,小叶章和牛皮杜鹃的氮转移需求减弱,导致化学多样性对分解的促进作用被抑制^[54]。同时,氮沉降可能通过改变真菌群落结构(如降低木质素降解菌丰度)及土壤动物活性,进一步减缓混合凋落物分解^[55]。值得注意的是,小叶章作为喜氮植物,其凋落物分解对氮沉降的敏感性较低,与周世兴、张乃木^[50]等的研究结论一致,这可能与其固有的高氮利用效率有关。

非结构性碳水化合物分解的动态响应:非结构性碳水化合物被认为易被微生物分解,特别是可溶性糖,是微生物能够直接或快速利用的碳源和能源^[56]。其动态受分解阶段与氮沉降的共同调控。本研究中,凋落物淀粉含量在降雪期(分解第 2—9 个月)呈富集状态,而可溶性糖与 NSC 整体表现为净释放。这一现象可能与低温胁迫下微生物代谢策略转变有关:可溶性糖作为速效碳源被优先利用,而淀粉作为抗冻保护物质在凋落物内累积。双因素方差分析进一步表明,分解时间对 NSC 组分的含量变化具有决定性影响,而氮沉降仅显著调控混合凋落物淀粉、牛皮杜鹃可溶性糖及 NSC 的分解。这种差异可能源于不同凋落物的化学特性:小叶章因喜氮特性对氮添加响应较弱,而牛皮杜鹃的低质量属性使其分解过程更易受外源氮干扰。总体而言,氮沉降通过抑制 NSC 分解可能延缓凋落物碳周转,进而对长白山苔原的养分循环与植被演替产生深远影响。

4 结论

通过长白山苔原三种植被型不同水平的氮沉降实验,揭示了氮沉降对植物地上器官非结构性碳水化合物(NSC)分配策略及凋落物分解过程的影响,主要结论如下:

(1) 氮沉降驱动植物 NSC 的差异化分配:氮添加显著改变小叶章与牛皮杜鹃地上器官的 NSC 分配模式。牛皮杜鹃茎的淀粉和可溶性糖含量随施氮量增加而升高,而其叶片以及小叶章的茎叶中二者含量均呈下降趋势。进一步分析表明,氮沉降仅对牛皮杜鹃叶淀粉、茎可溶性糖及茎 NSC 含量具有显著调控作用,说明牛皮杜鹃茎可能作为氮富集条件下碳储存的关键器官。

(2) 氮沉降对凋落物分解的“类型依赖性”效应:三种凋落物分解速率排序为小叶章>混合>牛皮杜鹃;氮沉降通过缓解单一凋落物的氮限制(降低 C/N 比)加速其分解,但抑制混合凋落物分解。此外,氮沉降促进凋

落物淀粉富集,同时抑制可溶性糖与 NSC 的释放,表明外源氮输入可能通过改变碳组分代谢优先级影响分解进程。

本研究从植物生理与凋落物分解协同视角阐明,氮沉降通过重塑 NSC 分配模式与分解动态,间接调控苔原生态系统的碳氮耦合循环。这一发现为预测氮富集背景下苔原植被演替方向及生态系统功能稳定性提供了理论依据。

参考文献 (References):

- [1] 洪琮浩,洪震,雷小华,汪俊峰,闫道良. 氮添加对长序榆 C、N、P 养分含量及非结构性碳水化合物含量的影响. 林业科学, 2020, 56(6): 186-192.
- [2] Matson P, A.Lohse K, J.Hall S, 闵庆文. 氮沉降的全球化: 对于陆地生态系统的意义. AMBIO-人类环境杂志, 2002, 31(2): 113-119+199.
- [3] Bowman W D, Gartner J R, Holland K, Wiedermann M. Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: are we there yet? Ecological Applications, 2006, 16(3): 1183-1193.
- [4] Liu L, Wen Z, Liu S, Zhang X Y, Liu X J. Decline in atmospheric nitrogen deposition in China between 2010 and 2020. Nature Geoscience, 2024, 17: 733-736.
- [5] Peng Y R, Wang T, Chang R Y. An increasing trend of inorganic nitrogen deposition across montane regions of China. Atmospheric Environment, 2023, 304: 119780.
- [6] 周旺明,郭焱,朱保坤,王晓雨,周莉,于大炮,代力民. 长白山森林生态系统大气氮素湿沉降通量和组成的季节变化特征. 生态学报, 2015, 35(1): 158-164.
- [7] 许延琴,周冰倩,刘隋赞昊,董正武,秦艳,殷梓琪. 模拟氮沉降对土壤酶活性和微生物组成的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8417-8429.
- [8] 吕晶花,赵旭燕,陆梅,李聪,杨志东,刘攀,陈志明,冯峻. 氮沉降下纳帕海草甸植被与土壤变化对微生物生物量碳氮的影响. 应用生态学报, 2023, 34(6): 1525-1532.
- [9] Campbell B J, Polson S W, Hanson T E, Mack M C, Schuur E A G. The effect of nutrient deposition on bacterial communities in Arctic tundra soil. Environmental Microbiology, 2010, 12(7): 1842-1854.
- [10] Du E Z, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, van Lissa C J, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nature Geoscience, 2020, 13: 221-226.
- [11] 陈红,唐杨,童跃伟,朱琪,周旺明,周莉,于大炮,代力民. 长白山苔原带土壤碳、氮矿化对氮沉降的响应. 应用生态学报, 2019, 30(5): 1536-1542.
- [12] 黄锡畴. 长白山高山苔原研究的进展——献给中华人民共和国建国 50 周年[J]. 地理科学, 1999, (1): 2+4-10.
- [13] 靳英华,许嘉巍,宗盛伟,王鹏. 氮沉降对长白山苔原植被影响的试验研究. 地理科学, 2014, 34(12): 1526-1532.
- [14] Li M, Hoch G, Körner C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. Trees, 2002, 16(4): 331-337.
- [15] 江志坚,黄小平,张景平. 环境胁迫对海草非结构性碳水化合物储存和转移的影响. 生态学报, 2012, 32(19): 6242-6250.
- [16] Raessler M, Wissuwa B, Breul A, Unger W, Grimm T. Chromatographic analysis of major non-structural carbohydrates in several wood species: an analytical approach for higher accuracy of data. Analytical Methods, 2010, 2(5): 532-538.
- [17] Trom E R, Sheath G W, Bryant A M. Seasonal variations in total nonstructural carbohydrate and major element levels in perennial ryegrass and *Paspalum* in a mixed pasture. New Zealand Journal of Agricultural Research, 1989, 32(2): 157-165.
- [18] Myers J A, Kitajima K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. Journal of Ecology, 2007, 95(2): 383-395.
- [19] 王睿照,毛沂新,云丽丽,尤文忠,张慧东. 氮添加对蒙古栎叶片碳氮磷化学计量与非结构性碳水化合物的影响. 生态学杂志, 2022, 41(7): 1369-1377.
- [20] 张豆,景航,王国梁. 人工油松林中不同植物叶片非结构性碳水化合物含量对氮添加的响应. 应用生态学报, 2019, 30(2): 489-495.
- [21] Goodsmann D W, Lieffers V J, Landhäusser S M, Erbilgin N. Fertilization of lodgepole pine trees increased diameter growth but reduced root carbohydrate concentrations. Forest Ecology and Management, 2010, 260(10): 1914-1920.
- [22] 胡仪,吴福忠,吴秋霞,康自佳,岳楷,杨玉盛,倪祥银. 三个亚热带森林优势种凋落物非结构性碳水化合物含量的季节动态. 生态学报, 2022, 42(5): 1901-1910.
- [23] 张恒,贾辉,崔莹莹,何露露,肖好燕,邹秉章,王思荣,万晓华. 亚热带人工幼林土壤呼吸与植物功能性状的关系. 应用生态学报, 2023, 34(11): 2898-2906.
- [24] 黄锡畴,李崇禧. 长白山高山苔原的景观生态分析. 地理学报, 1984, 39(3): 285-297.
- [25] 靳英华,许嘉巍,王绍先,王媛林,张英洁,金慧,赵莹,刘丽杰,尹航,贺红土. 退化中的长白山西坡灌木苔原优势种分布差异. 生态学报, 2017, 37(11): 3716-3723.
- [26] Jin Y H, Xu J W, Wang Y Q, Wang S X, Chen Z S, Huang X T, Niu L J. Effects of nitrogen deposition on tundra vegetation undergoing invasion

- by *Deyeuxia angustifolia* in Changbai Mountains. Chinese Geographical Science, 2016, 26(1): 99-108.
- [27] Zong S W, Jin Y H, Xu J W, Wu Z F, He H S, Du H B, Wang L. Nitrogen deposition but not climate warming promotes *Deyeuxia angustifolia* encroachment in alpine tundra of the Changbai Mountains, NorthEast China. Science of the Total Environment, 2016, 544: 85-93.
- [28] 宗盛伟, 许嘉巍, 吴正方, 乔琳琳, 王丹丹, 孟祥君, 杜海波, 王雷, 王丹, 王鹏, 敖小龙, 夏毓璘, 吴福海. 长白山西坡小叶章侵入苔原带过程及影响. 生态学报, 2014, 34(23): 6837-6846.
- [29] 王绍先, 许嘉巍, 孟庆繁. 吉林长白山国家级自然保护区森林生态系统评价. 北京: 中国林业出版社, 2020: 12-21.
- [30] Olson J S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology, 1963, 44(2): 322-331.
- [31] He W Q, Liu H Y, Qi Y, Liu F, Zhu X R. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. Global Change Biology, 2020, 26(6): 3627-3638.
- [32] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1245-1255.
- [33] 侯福林. 植物生理学实验教程. 北京: 科学出版社, 2004: 33-34.
- [34] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 2002, (1): 30-38.
- [35] 李婷婷, 薛璟祺, 王顺利, 薛玉前, 胡风荣, 张秀新. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展. 植物生理学报, 2018, 54(1): 25-35.
- [36] 赵静, 刘羽霞, 许嘉巍, 靳英华, 张英洁, 刁银霞, 孙晨辉. 模拟氮沉降对长白山苔原灌草混合群落中植物光合特性的影响. 植物科学学报, 2020, 38(5): 678-686.
- [37] Li M H, Jiang Y, Wang A, Li X B, Zhu W Z, Yan C F, Du Z, Shi Z, Lei J P, Schönbeck L, He P, Yu F H, Wang X. Active summer carbon storage for winter persistence in trees at the cold alpine treeline. Tree Physiology, 2018, 38(9): 1345-1355.
- [38] Williams L E, Lemoine R, Sauer N. Sugar transporters in higher plants: a diversity of roles and complex regulation. Trends in Plant Science, 2000, 5(7): 283-290.
- [39] 王晓东, 刘惠清, 董炜华, 范卫红, 吴正方. 长白山西坡林线牛皮杜鹃与小叶章对气温上升响应的对比分析. 地理研究, 2015, 34(6): 1044-1052.
- [40] 高翔. 氮沉降对长白山苔原带竞争植物的生理生态特性的影响比较. 硕士论文, 长春: 东北师范大学, 2020.
- [41] 王颖, 翟偲涵, 袁继红, 袁甜甜, 王平. 种间竞争对两种湿地植物非结构性碳水化合物含量的影响研究. 东北师大学报(自然科学版), 2018, 50(4): 109-115.
- [42] Oberhuber W, Swidrak I, Pirkebner D, Gruber A. Temporal dynamics of non-structural carbohydrates and xylem growth in *Pinus sylvestris* exposed to drought. Canadian Journal of Forest Research Journal Canadien de la Recherche Forestiere, 2011, 41(8): 1590-1597.
- [43] Tombesi S, Palliotti A, Poni S, Farinelli D. Influence of light and shoot development stage on leaf photosynthesis and carbohydrate status during the adventitious root formation in cuttings of *Corylus avellana* L. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 973.
- [44] 王凯, 辛鸿斌, 刘畅, 吕林有, 刘建华. 氮沉降和降水增加对榆树幼苗非结构性碳水化合物分配的影响及耦合效应. 生态学杂志, 2024, 43(12): 3632-3639.
- [45] 王茜, 纪树仁, 渠晖, 沈益新. 不同土壤水分条件下施氮水平对紫花苜蓿苗期光合作用的影响. 中国草地学报, 2018, 40(1): 49-54.
- [46] 董维红, 王雲霞, 解婷婷, 单立山, 马静, 王红永. 干旱-复水对珍珠幼苗非结构性碳水化合物的影响. 草地学报, 2025, 1-10.
- [47] 苏原, 周家如, 王亭帅, 杨倩雯, 李东旭, 武帅楷, 刁华杰, 王常慧, 董宽虎. 氮添加降低盐渍化草地赖草非结构性碳水化合物含量. 草地学报, 2023, 31(10): 3000-3006.
- [48] 贾丙瑞. 凋落物分解及其影响机制. 植物生态学报, 2019, 43(8): 648-657.
- [49] 方华, 莫江明. 氮沉降对森林凋落物分解的影响. 生态学报, 2006, 26(9): 3127-3136.
- [50] 张乃木, 宋娅丽, 王克勤, 张雨鉴, 潘禹, 郑兴蕊. 模拟氮沉降下滇中亚高山森林凋落物养分元素释放特征. 生态环境学报, 2021, 30(5): 920-928.
- [51] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. Oikos, 2004, 104(2): 230-246.
- [52] 张英洁, 靳英华, 谷晓楠, 许嘉巍, 陶岩, 贺红士, 王媛林, 刘羽霞, 牛莉平. 长白山苔原带植被变化与土壤微生物、酶活性及土壤肥力的相关性. 生态学杂志, 2017, 36(11): 3086-3093.
- [53] 林波, 刘庆, 吴彦, 何海. 森林凋落物研究进展. 生态学杂志, 2004, (1): 60-64.
- [54] 张晓曦, 周雯星, 王丽洁, 刘楚波, 米皓皓. 模拟氮沉降对凋落物早期混合分解中相互作用的影响. 生态学杂志, 2022, 41(9): 1708-1716.
- [55] Shen F F, Wu J P, Fan H B, Liu W F, Guo X M, Duan H L, Hu L, Lei X M, Wei X H. Soil N/P and C/P ratio regulate the responses of soil microbial community composition and enzyme activities in a long-term nitrogen loaded Chinese fir forest. Plant and Soil, 2019, 436(1): 91-107.
- [56] 陈玥希, 陈蓓, 孙辉, 马丽红, 沈丹杰, 刘堰杨. 川西高海拔增温和加氮对红杉凋落物有机组分释放的影响. 应用生态学报, 2017, 28(6): 1753-1760.