

黄土丘陵区撂荒草地不同生态位物种非结构性 碳水化合物对氮添加的响应

郭建斌¹, 徐红伟^{2,3}, 薛 菱^{2,3}

(1.中国林学会,北京 100091;2.中国科学院水利部水土保持研究所,
陕西 杨凌 712100;3.西北农林科技大学水土保持研究所,陕西 杨凌 712100)

摘要:为研究氮添加对不同生态位物种非结构性碳水化合物的影响。通过对黄土丘陵区典型撂荒草地进行 3 年的氮添加试验 N0(0 g/(N·m²·a)),N3(3 g/(N·m²·a)),N6(6 g/(N·m²·a))和 N9(9 g/(N·m²·a)),分析了不同生态位物种可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量。结果表明:氮添加主要影响占据较高生态位的白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)和长芒草(*Stipa bungeana*)的非结构性碳水化合物的储存,而对铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)和杂草影响较小。N6 和 N9 处理对白羊草和长芒草非结构性碳、可溶性糖和淀粉的储存表现出明显的促进作用,这种作用在地上部分表现尤为明显。同时,植物相对重要值与植物地下非结构性碳和淀粉含量显著正相关,而与地上可溶性糖含量和可溶性糖/淀粉显著负相关。研究结果有利于加强对氮沉降背景下不同生态位物种碳储存及分配特征的认识。

关键词:氮沉降;植物群落;碳分配;碳固存;资源竞争

中图分类号:Q948.1;Q945.7

文献标识码:A

文章编号:1009-2242(2022)03-0153-06

DOI:10.13870/j.cnki.stbcxb.2022.03.022

Responses of Non-structural Carbon of Different Niche Species to Nitrogen Addition in Loess Hilly Region

GUO Jianbin¹, XU Hongwei^{2,3}, XUE Sha^{2,3}

(1.Chinese Society of Forestry, Beijing 100091; 2.Institute of Soil and Water Conservation,
Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100;
3.Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract: To study the effect of nitrogen addition on the non-structural carbon of species in different ecological niches, we conducted a three-year nitrogen addition experiment on typical abandoned grasslands on the Loess Plateau and analyzed the soluble sugar, starch and non-structural carbon content of species in different ecological niches. The nitrogen gradients were N0 (0 g/(N·m²·a)), N3 (3 g/(N·m²·a)), N6 (6 g/(N·m²·a)) and N9 (9 g/(N·m²·a)). Our study showed that the nitrogen addition mainly affected the storage of non-structural carbohydrates in *Bothriochloa ischaemum* and *Stipa bungeana* that occupied the higher niches, while it had little effect on *Artemisia sacrorum* and weeds. The N6 and N9 treatments significantly increased the storage of non-structural carbon, soluble sugar and starch of *Bothriochloa ischaemum* and *Stipa bungeana*, especially for the aboveground part. Besides, the relative importance value had significantly positive correlation with the belowground non-structural carbon and starch contents, but had significantly negative correlation with the aboveground soluble sugar content and the ratio of soluble sugar to starch. Our findings are helpful to strengthen our understanding of the carbon storage and distribution characteristics of species in different ecological niches under the background of nitrogen deposition.

Keywords: nitrogen deposition; plant community; carbon allocation; carbon sequestration; resource competition

施肥常用于提高作物产量和保障粮食安全^[1]。然而,近年来,由于化肥的滥用和化石燃料燃烧等人
为活动导致陆地生态系统氮沉降不断增加,并产生一系列的生态环境问题^[2]。氮沉降的增加显著改变植

收稿日期:2021-09-30

资助项目:陕西省杰出青年科学基金项目(2021JC-50)

第一作者:郭建斌(1978—),男,高级工程师,主要从事林业草原科技管理研究。E-mail:csf999@sina.com

通信作者:徐红伟(1992—),男,在读博士研究生,主要从事植物—土壤相互作用研究。E-mail:xuhongwei16@mails.ucas.ac.cn

物群落组成和降低植物多样性^[1]。非结构性碳水化合物(主要包括淀粉和可溶性碳)作为光合作用的直接产物,在植物能量传输和代谢等方面发挥着重要的作用^[3],其在植物体内的储存又受氮沉降^[4]的影响。持续增加的氮沉降影响土壤碳氮磷的比例,这极大地改变了植物对养分的吸收和利用策略,导致植物的生长和非结构性碳水化合物的储存发生变化^[4]。White^[5]研究发现,氮沉降通过影响植物对营养元素吸收的方式影响植物光合作用,从而影响植物组织中非结构性碳水化合物的浓度及其在不同器官中的分配。因此,研究非结构性水化合物对氮沉降的响应有助于深入了解植物在应对环境变化时的碳存储和分配能力。

对黄土高原地区氮沉降的研究主要通过人工模拟氮沉降(氮添加)的方式来实现。且目前的研究^[6]主要集中在氮添加对植物生物量、植物群落多样性和土壤生物化学性质等方面,并指出氮添加显著提高作物产量和土壤肥力,对土壤微生物活性产生积极或消极的影响,而对植物非结构性碳水化合物及抗逆性的研究相对较少。同时,由于不同植物在光合作用、能量吸收和利用策略等的不同,在应对环境胁迫时的响应也存在较大的差异。王晓雨等^[7]研究发现,在氮添加背景下,不同演替阶段物种在植物固碳方面存在较大差异,且指出成熟物种一般具有较强的固碳能力。此外,占据不同生态位的物种在应对环境变化时具有不同的养分吸收和利用能力,以及抵抗生物和非生物胁迫的能力^[8]。已有研究^[9]指出,不同生态位物种具有不同的氮素需求和利用能力,而植物体内氮素的变化影响生物地球化学循环过程,从而改变植物对碳的吸收和利用过程。同时,Xu等^[10]指出,具有较高生态位的物种更加倾向于存储更多的非结构性碳来维持自身的生长和群落中的地位。然而,不同植物物种的非结构性碳水化合物对氮添加的响应是否会因植物生态位的不同而有所不同仍不清楚。因此,本研究通过对黄土丘陵地区撂荒草地进行 3 年的氮添加试验,重点研究不同植物物种非结构性碳水化合物变化特征,以及验证这种变化是否受植物物种生态位的影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

田间试验在陕西省延安市安塞区(36°30′45″—37°19′31″N,108°05′44″—109°26′18″E)进行。该地区位于黄土高原丘陵沟壑区,年均气温 8.8℃,年均降水量 505.3 mm,土壤类型为黄绵土。上世纪 50 年代,由于受开垦、森林砍伐和极端气候等的影响,植被遭受大量破坏,造成土壤退化和水土流失等一系列的

生态环境问题。自实施植被恢复以来,土壤侵蚀得到有效控制,生态环境得到明显改善。植被的重建形成了与当地气候条件相适应的植被恢复类型。草地是该地区典型的植被恢复类型之一。主要草本类型有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)。本研究选取撂荒 30 年以上的白羊草草地群落,该区域在本次田间试验之前未进行任何的人工处理(施肥、喷洒农药和放牧等)。样地坡度为 31°,坡向为阳,坡位为中坡。

1.2 试验方法

按照随机区组设计原则,每个施氮处理设置 4 个 5 m×5 m 的样地,共计 16 个。施氮处理包括 N0(0 g/(N·m²·a))、N3(3 g/(N·m²·a))、N6(6 g/(N·m²·a))和 N9(9 g/(N·m²·a))。肥料选用 NH₄NO₃,在每年的 4,6,8,10 月进行施肥,施肥时间为 2015—2017 年。施肥方式为,将 NH₄NO₃溶解于装有 12.5 L 水的喷雾器中,选择阴雨天进行施肥。

植物样品采集于 2017 年 9 月。每个样地随机设置 2 个 1 m×1 m 的样方。首先进行样方的植被调查,主要包括物种类型、盖度、多度、频度和株高。然后进行植物地上和地下样品的采集。采集方法为:用铁锹将植物挖出,挖取深度为 0—30 cm,然后将植物按物种区分,用剪刀将植物地上和地下剪开,分别装进信封,带回实验室。在实验室,将植物样品在 105℃烘箱中杀青 30 min,然后在 65℃烘干至恒重,称重并记录。将烘干的植物样品使用球磨机进行研磨用于测定植物可溶性糖和淀粉含量。可溶性糖和淀粉含量采用蒽酮比色法^[11]测定。

1.3 数据处理

相对重要性值和生态位宽度可用于表征植物物种在群落中的地位、作用和优势程度^[12]。因此,本研究采用相对重要值和生态位宽度,分析不同植物物种生态位对氮添加的响应特征,计算公式^[10]为:

相对重要值=(相对生物量+相对盖度+相对频度)/3
 相对生物量=单个物种的生物量/所有物种的总生物量
 相对盖度=单个物种的盖度/所有物种的总盖度
 相对频度=单个物种的频度/所有物种的总频度

生态位宽度=
$$-\sum_{j=1}^r P_{ij} \times \log P_{ij}$$

式中: P_{ij} 为物种 i 在资源系列中第 j 个资源位的重要值占该种重要值总数的比例(%)。

4 个处理(N0、N3、N6、N9)的土壤有机碳含量分别为 6.46,5.58,6.18,6.27 g/kg,全氮含量分别为 0.63,0.57,0.62,0.62 g/kg。4 个物种的相对重要值和生态位宽度对氮添加的响应见表 1。

表 1 不同植物物种相对重要值和生态位宽度对氮添加的响应

指标	处理	白羊草	长芒草	铁杆蒿	糙隐子草
相对重要值	N0	0.104±0.009aB	0.081±0.007bA	0.041±0.003cA	0.046±0.006cA
	N3	0.160±0.009aA	0.070±0.001bAB	0.044±0.004cA	0.035±0.004cA
	N6	0.162±0.009aA	0.058±0.004bBC	0.038±0.003cA	0.032±0.001cA
	N9	0.122±0.014aB	0.051±0.006bC	0.046±0.004bA	0.072±0.035abA
生态位宽度	N0	0.398	0.339	0.203	0.218
	N3	0.542	0.302	0.213	0.181
	N6	0.547	0.264	0.191	0.167
	N9	0.447	0.240	0.223	0.272

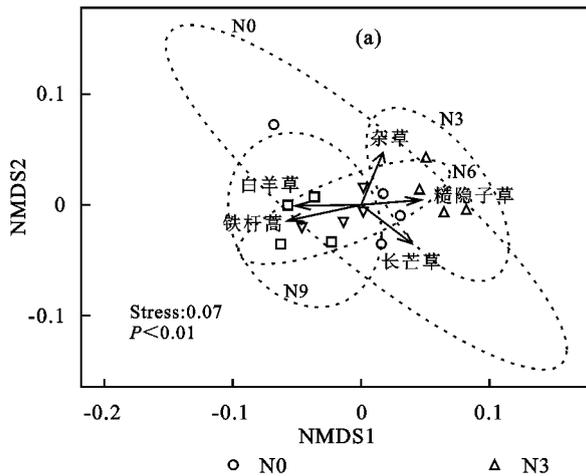
注:表中相对重要值为平均数±标准误;同列不同大写字母表示相同物种的相对重要值在不同氮添加水平达到显著差异水平($P<0.05$);不同小写字母表示相同氮添加水平不同物种的相对重要值达到显著差异水平($P<0.05$)。

非结构性碳含量为可溶性糖含量与淀粉含量之和,可溶性糖与淀粉之比为含量之比。采用 Excel 2013 和 SPSS 21.0 软件进行数据的整理和分析, Duncan 法进行差异显著性检验。采用 R 4.0.2 的 vegan 和 ggplot2 包进行植物群落水平不同植物物种非结构性碳含量的 NMDS 分析和绘图。采用简单线性回归分析来研究相对重要值与植物可溶性糖、淀粉和非结构性碳的相关关系。

2 结果与分析

2.1 氮添加对植物群落水平非结构性碳含量的影响

通过对植物地上和地下非结构性碳含量进行 NMDS 分析(图 1)可知,施氮并未显著改变植物群落水平地上和地下非结构性碳含量,但是不同生态位物种对氮添加的响应存在差异。白羊草、铁杆蒿和长芒草的地上非结构性碳含量在 N0、N6 和 N9 处理中表现出明显的优势,而糙隐子草在 N3、N6 和 N9 处理中表现出明显的优势。白羊草、铁杆蒿、长芒草和糙隐子草的地下非结构性碳含量在 4 个处理中均表现出明显的优势。



2.2 氮添加对不同生态位物种可溶性糖和淀粉含量的影响

在物种水平上,植物地上和地下可溶性糖和淀粉含量对氮添加的响应因植物物种而异(图 2)。在白羊草类型中,植物地上和地下可溶性糖含量随氮添加水平先降低后增加,且均在 N9 时达到最大,分别是 N0 处理的 1.28, 1.15 倍; N6 和 N9 处理的植物地上淀粉含量显著高于 N0 处理,分别是 N0 处理的 1.45, 1.98 倍。在长芒草类型中, N6 和 N9 处理的植物地上和地下淀粉含量显著高于 N0。在铁杆蒿类型中,施氮显著降低植物地下可溶性糖含量, N3、N6 和 N9 处理比 N0 处理降低了 26.25%, 36.95%, 43.13%; 相反,施氮显著增加植物地上淀粉含量, N3、N6 和 N9 处理分别是 N0 处理 1.41, 1.32, 1.37 倍。在糙隐子草类型中,施氮整体降低植物地上和地下可溶性糖含量,而整体增加植物地上和地上淀粉含量;施氮导致杂草地上可溶性糖含量在 N3 和 N6 时显著降低,而植物地上和地下淀粉含量在 N3 和 N6 时显著增加。

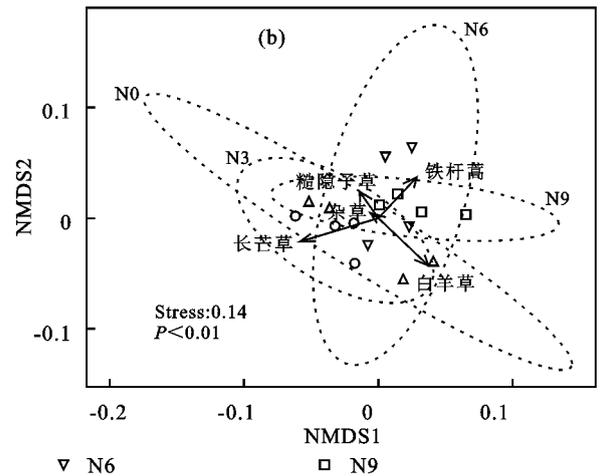


图 1 植物地上非结构性碳含量(a)和植物地下非结构性碳含量(b)的 NMDS 分析

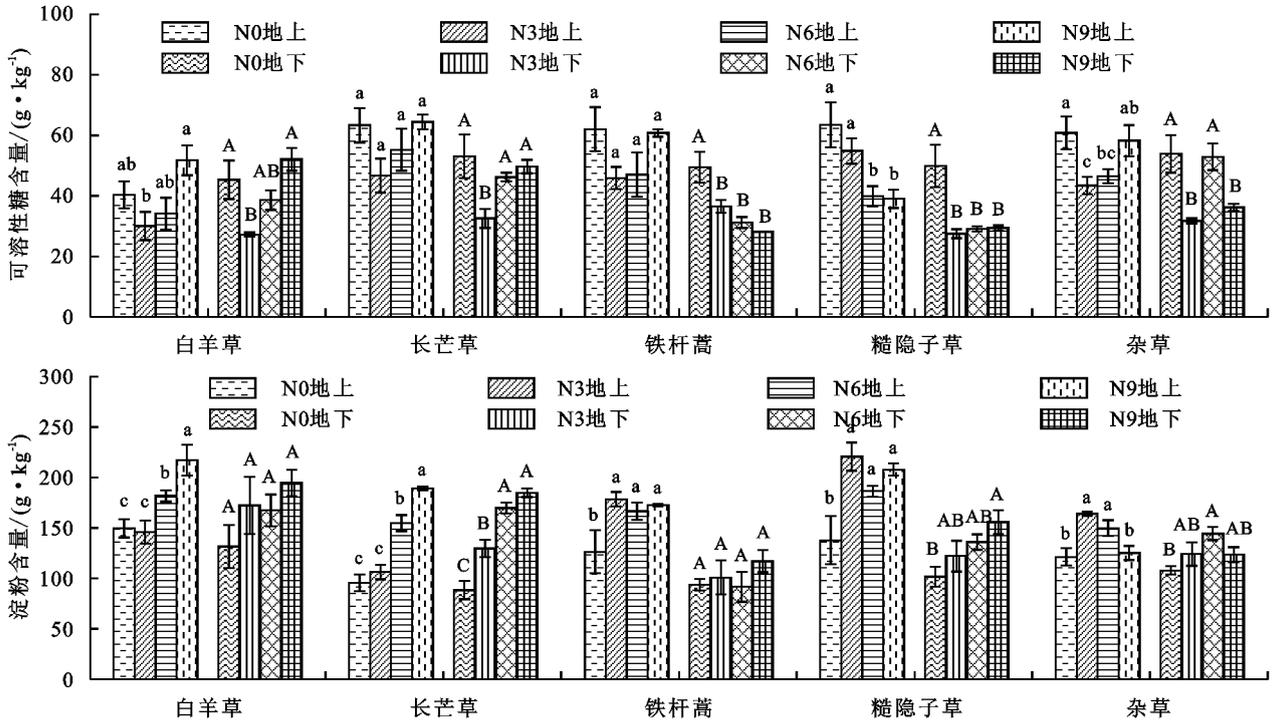
2.3 氮添加对不同生态位物种非结构性碳和可溶性糖/淀粉的影响

在物种水平上,植物地上和地下非结构性碳和可溶性糖/淀粉对氮添加的响应在不同植物物种间存在

较大差异(图 3)。在白羊草类型中,植物地上非结构性碳含量随氮添加水平先降低后增加,其中 N9 处理是 N0 处理的 1.42 倍; N3、N6 和 N9 处理植物地下可溶性糖/淀粉比 N0 处理降低 52.70%, 36.63%, 29.93%。

在长芒草类型中, N6 和 N9 处理的植物地上和地下非结构性碳含量显著高于 N0 处理, 而可溶性糖/淀粉均在 N3 时显著降低; 在铁杆蒿类型中, 施氮未显著改变植物地上和地下非结构性碳含量, 相反, 显著

降低植物地上和地下可溶性糖/淀粉; 在糙隐子草类型中, 施氮整体增加植物地上非结构性碳含量, 而显著降低植物地上和地下可溶性糖/淀粉; 此外, 施氮导致杂草地上和地下可溶性糖/淀粉降低。



注: 图柱上方不同小写和大写字母分别表示相同物种植物地上和地下在不同氮添加水平达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。下同。

图 2 植物地上和地下可溶性糖和淀粉含量

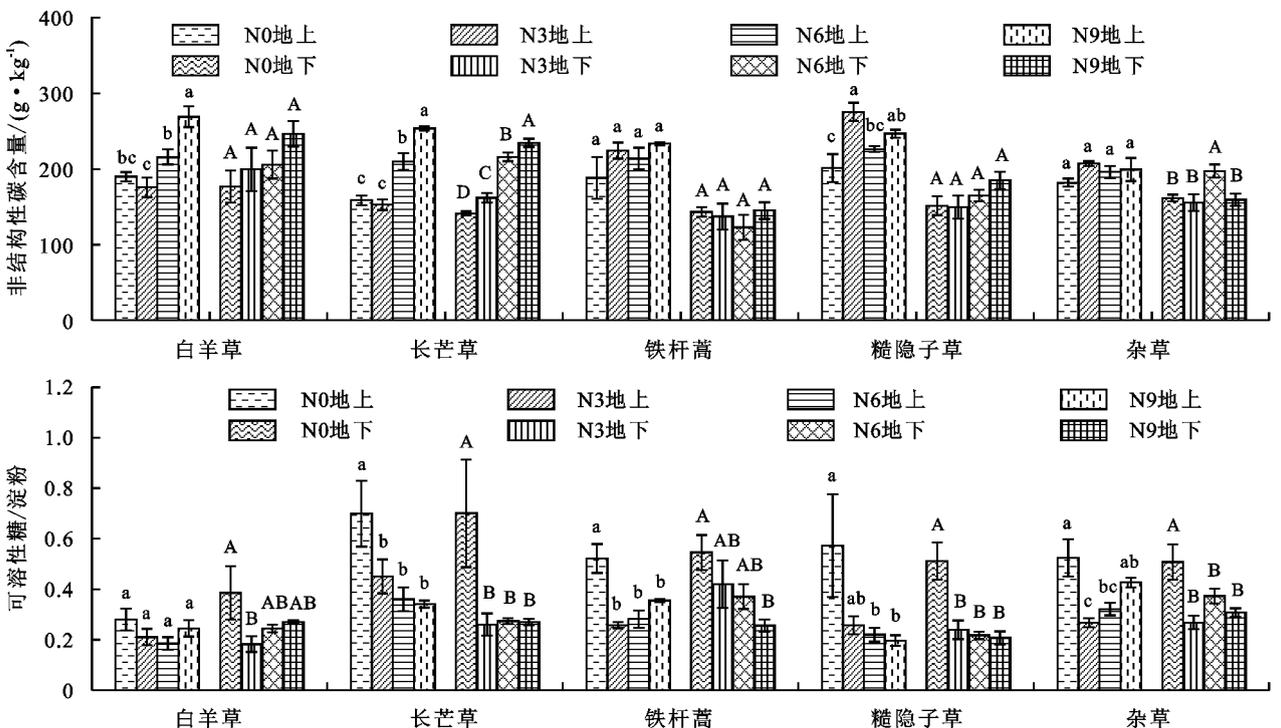


图 3 植物地上和地下非结构性碳含量和可溶性糖/淀粉

2.4 相对重要值与植物可溶性糖、淀粉和非结构性碳的关系

通过对植物地上和地下可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量与植物相对重要值进行回归分析, 目的是分

析可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量与植物生态位的关系(图 4)。

结果表明, 植物地上可溶性糖含量和植物地上可溶性糖/淀粉与植物相对重要值显著负相关, 而植物

地下淀粉含量和植物地下非结构性碳含量与植物相

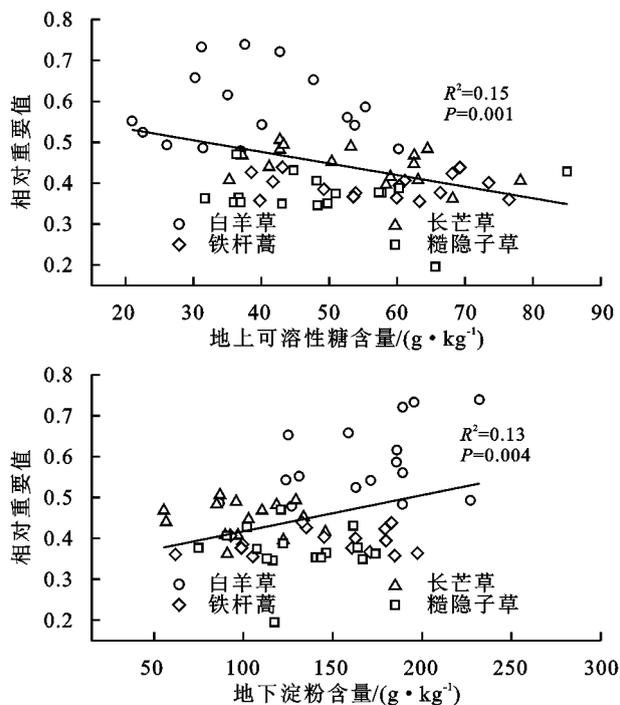


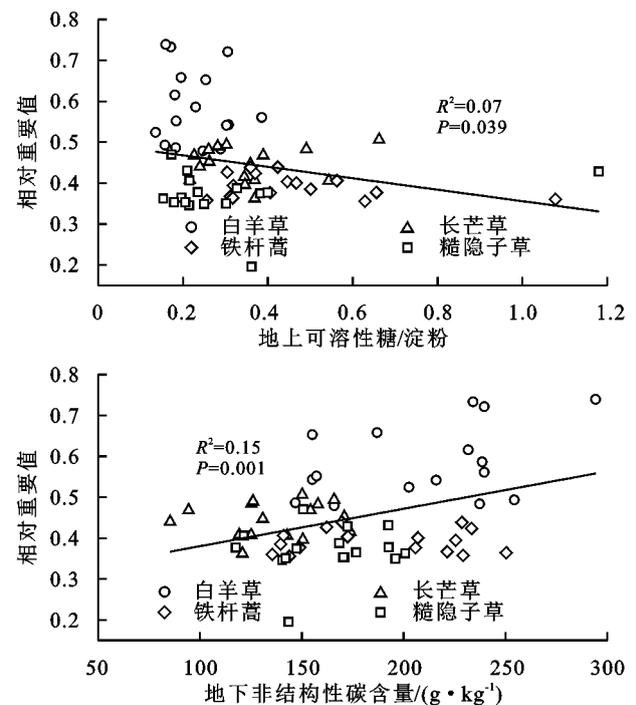
图4 相对重要值与植物可溶性糖、淀粉和非结构性碳的关系

3 讨论

植物对氮添加的适应是指植物通过调节自身的生理特征,如碳吸收和利用^[13]来适应土壤中增加的氮素含量。面对环境胁迫时,植物会通过增加体内非结构性碳存储的方式来应对环境的变化^[14],从而维持自身的生长。本研究发现,氮添加并未显著改变植物群落水平非结构性碳含量,这可能与植物生长过程中群落形成的一种利用适应性机制有关^[15]。说明植物群落在应对氮添加时表现出的一种碳源和碳汇的平衡状态。

已有研究^[7]表明,植物地上(叶片)和地下(根系)分别作为植物碳水化合物的源和储存器官,其对环境变化的响应具有一致性,本研究也证实了这一结论。本研究发现,占据较多生态位的白羊草和长芒草的植物非结构性碳含量随施氮水平整体增加或有增加的趋势,而对铁杆蒿和杂草影响较小,与前人^[16]关于施氮对黄土高原白羊草非结构性碳的影响的结果一致。说明具有较高生态位的物种对非结构性碳的积累并未受到施氮的限制,相反得到促进。植物非结构性碳是植物光合作用的直接产物,主要负责能量的传输和植物组织中渗透压的代谢和调节^[3]。首先,已有研究^[17]发现,非结构性碳含量受群落中物种演替位置的影响,不同物种由于在群落中的地位不同,在光和资源竞争等方面存在较大差异。本研究说明具有较高生态位的白羊草和长芒草在光和作用过程和产物形成过程中占据优势。其次,与非禾本科植物相比,禾本科植物具有较强的非结构性碳储存能力^[18]。本研究中白羊草和长芒草为黄土高原优势禾本科植物,

对重要值显著正相关。



因此,在应对逆境胁迫时,白羊草和长芒草通过存储较多非结构性碳的方式来应对环境变化。本研究进一步说明不同生态位物种在应对氮添加时表现出不同的碳吸收和利用策略。

本研究还发现,可溶性糖含量对氮添加的响应受生态位的影响,主要表现为具有较高生态位的白羊草和长芒草可溶性糖含量在 N6 和 N9 整体增加。相关研究^[10]证实,施氮显著增加植物的固氮能力,特别是生态位较高的植物,植物氮含量的增加促进植物光合速率和生长速率的提高,从而加速植物对光合产物的生产和可溶性糖的积累^[19]。但是 4 种物种的可溶性糖含量均表现为在 N3 降低或有降低的趋势。原因是在施氮初期植物生长较快,需要更多的可溶性糖转移到其他器官进行矿质养分的吸收和转运^[15],导致可溶性糖的消耗率较高。本研究还发现,白羊草和铁杆蒿地上淀粉含量和长芒草地上和地下淀粉含量在 N6 和 N9 显著增加,与前人^[20]研究结果不一致。可能原因是黄土高原长期受水分和养分的限制^[21-22],土壤中氮素的显著增加会刺激植物增加对碳素的存储能力^[23],从而增加淀粉含量。此外,可溶性糖/淀粉可以有效反映植物对碳的存储和利用策略^[24]。且于丽敏等^[25]发现,生命力强的植物倾向于储存更多的淀粉含量来适应环境胁迫,并能保证在环境胁迫后迅速的恢复生长。但是本研究发现,不同生态位物种的可溶性碳/淀粉均在氮添加后整体降低,这说明可溶性碳/淀粉不受生态位的影响。同时也说明,氮添加主要通过影响淀粉的形式来影响非结构性碳的存储。

本研究发现,植物相对重要值与植物地下非结构性碳和淀粉含量呈显著正相关关系。这充分说明,具有较高根系非结构性碳水化合物储存能力的物种在群落中可以占据更多的优势和生态位,从而有利于群落演替过程中的物种替代;相反,植物相对重要值与地上可溶性糖含量和可溶性糖与淀粉比显著负相关,这说明具有更高生态位的物种更加倾向于将碳以淀粉的形式存储起来的方式适应环境的变化,而非增加可溶性糖的形式来影响植物在群落中的生态位。

4 结论

(1)氮添加未显著改变植物群落水平非结构性碳含量,相反,在物种水平上表现出明显的物种特异性。

(2)氮添加主要通过促进占据更多生态位的白羊草和长芒草对淀粉储存的方式来影响非结构性碳水化合物的积累。

(3)具有较高根系非结构性碳水化合物储存能力的植物物种在群落中可以占据更多的优势和生态位,从而有利于群落演替过程中的物种替代。

参考文献:

- [1] Zhang Y H, Wang J, Stevens C J, et al. Effects of the frequency and the rate of N enrichment on community structure in a temperate grassland[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2018, 11(5): 685-695.
- [2] 郭雨浓,刘宝玉,郑直,等.不同施肥对河套灌区瓜田土壤养分及甜瓜生长和养分利用的影响[J]. *水土保持学报*, 2021, 35(4): 230-236.
- [3] 杨靖睿,曹培培,杨凯,等.CO₂浓度升高和不同氮肥水平下源库处理对梗稻茎鞘非结构性碳水化合物积累和转运的影响[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 615-626.
- [4] 杜建会,邵佳怡,李升发,等.树木非结构性碳水化合物含量多时空尺度变化特征及其影响因素研究进展[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(4): 1378-1388.
- [5] White L M. Carbohydrate reserves of grasses-review [J]. *Journal of Range Management*, 1973, 26(1): 13-18.
- [6] 陈磊,朱广宇,刘玉林,等.黄土高原人工油松林土壤碳氮对短期氮添加的响应[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(4): 346-352.
- [7] 王晓雨,王守乐,唐杨,等.长白山阔叶红松林 3 个主要树种的非结构性碳储存特征[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1608-1614.
- [8] Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, et al. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa [J]. *Ecology*, 2004, 85(6): 1688-1699.
- [9] Bai X J, Wang B R, An S S, et al. Response of forest species to C : N : P in the plant-litter-soil system and stoichiometric homeostasis of plant tissues during afforestation on the Loess Plateau, China [J]. *Catena*, 2019, 183: e104186.
- [10] Xu H W, Wang X K, Qu Q, et al. Variations and factors characterizing ecological niches of species in a stable grassland plant community [J]. *Ecological Indicators*, 2021, 128: e107846.
- [11] Seifert S, Dayton S. The estimation of glycogen with the anthrone reagent [J]. *Archives of Biochemistry*, 1949, 26(6): 256-260.
- [12] Muthulingam U, Thangavel S. Density, diversity and richness of woody plants in urban green spaces: A case study in Chennai metropolitan city [J]. *Urban Forestry and Urban Greening*, 2012, 11(4): 450-459.
- [13] 李品,周慧敏,冯兆忠.臭氧污染、氮沉降和干旱胁迫交互作用对杨树叶和细根非结构性碳水化合物的影响[J]. *环境科学*, 2021, 42(2): 1004-1012.
- [14] 郑云普,王贺新,娄鑫,等.木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(4): 1188-1196.
- [15] 王凯,宋琪,张日升,等.科尔沁沙地防护林主要树种的非结构性碳水化合物分布特征[J]. *林业科学*, 2020, 56(12): 39-48.
- [16] Ai Z M, Xue S, Wang G L, et al. Responses of Non-structural Carbohydrates and C : N : P Stoichiometry of *Bothriochloa ischaemum* to Nitrogen Addition on the Loess Plateau, China [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2017, 36(3): 714-722.
- [17] Kitajima M K. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest [J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95(2): 383-395.
- [18] 宋琳,雒文涛,马望,等.极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(6): 669-676.
- [19] 马英,许志豪,曾巧红,等.氮素添加对荒漠化草原草本植物养分化学计量特征的影响[J]. *草业学报*, 2021, 30(6): 64-72.
- [20] 向芬,李维,刘红艳,等.氮素水平对茶树叶片氮代谢关键酶活性及非结构性碳水化合物的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(24): 9052-9057.
- [21] Xu H W, Qu Q, Li P, et al. Stocks and stoichiometry of soil organic carbon, total nitrogen, and total phosphorus after vegetation restoration in the Loess Hilly Region, China [J]. *Forests*, 2019, 10(1): 27.
- [22] 瞿晴,徐红伟,吴旋,等.黄土高原不同植被带人工刺槐林土壤团聚体稳定性及其化学计量特征[J]. *环境科学*, 2019, 40(6): 2904-2911.
- [23] Li R S, Han J M, Zhu L Q, et al. Does nitrogen fertilization impact nonstructural carbohydrate storage in evergreen *Podocarpus macrophyllus* saplings? [J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(4): 1-9.
- [24] 刘万德,苏建荣,李帅锋,等.云南普洱季风常绿阔叶林不同林层非结构性碳水化合物特征[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 775-782.
- [25] 于丽敏,王传宽,王兴昌.3 种温带树种非结构性碳水化合物的分配[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(12): 1245-1255.