

森林生态系统碳循环对全球氮沉降的响应

樊后保^{1, 2}, 黄玉梓², 袁颖红¹, 李燕燕¹, 黄荣珍¹, 樊海燕³

(1. 南昌工程学院生态与环境科学研究所 南昌 330029; 2. 福建农林大学生命科学学院 福州 350002;

3. 厦门大学化学化工学院 厦门 361005)

摘要: 森林土壤和植被储存着全球陆地生态系统大约 46% 的碳, 在全球碳平衡中起着非常重要的作用。过去几十年来, 森林生态系统的碳循环和碳吸收受到了全球氮沉降的深刻影响, 因为氮沉降改变了陆地生态系统的生产力和生物量积累。以欧洲和北美温带森林区域开展的研究为基础, 综述了氮沉降对植物光合作用、土壤呼吸、土壤 DOM 及林木生长的影响特征和机理, 探讨了森林生态系统碳动态对氮沉降响应的不确定性因素。热带森林 C、N 循环与大部分温带森林不同, 人为输入的氮对热带生态系统过程的影响也可能不同, 因此指出了在热带地区开展碳氮循环耦合研究的必要性和紧迫性。

关键词: 森林生态系统; 碳循环; 氮沉降; 光合作用; 森林土壤; 林木生长

文章编号: 1000-0933 (2007) 07-2997-13 中图分类号: S718.5 文献标识码: A

Carbon cycling of forest ecosystems in response to global nitrogen deposition: a review

FAN Hou-Bao^{1, 2}, HUANG Yu-Zi², YUAN Ying-Hong¹, LI Yan-Yan¹, HUANG Rong-Zhen¹, FAN Hai-Yan³

1 Research Institute of Ecology & Environmental Sciences, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330029, China

2 College of Life Sciences, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China

3 College of Chemistry and Chemical Engineering, Xiamen University, Xiamen 361005, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(7): 2997 ~ 3009.

Abstract: Forest soils and vegetation store about 46 percent of all carbon in the terrestrial biosphere, which play a critical role in global carbon balance. Increases in atmospheric nitrogen deposition over the last several decades have altered carbon cycling and sequestration of forest ecosystems by affecting productivity and biomass accumulation in terrestrial ecosystems. Based on the studies conducted in temperate forest regions in Europe and North America, the paper reviewed mechanism and characteristics underlying the impacts of nitrogen deposition on plant photosynthesis, soil respiration, soil dissolved organic matter (DOM), and tree growth, and the uncertainties as to the interactions between forest ecosystem carbon dynamics and nitrogen deposition were also analyzed and discussed. Most tropical forests function quite differently from temperate forests with regard to N and C cycling, and that the effects of anthropogenic N inputs on tropical ecosystem processes may also differ, so it is urgent and necessary to initiate studies related to carbon-nitrogen cycle coupling in the tropical regions.

Key Words: forest ecosystem; carbon cycling; nitrogen deposition; photosynthesis; forest soil; forest tree growth

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370259); 福建省自然科学基金重点资助项目 (B0320001)

收稿日期: 2006-11-10; **修订日期:** 2007-03-30

作者简介: 樊后保 (1965 ~), 男, 江西修水人, 博士, 教授, 主要从事森林生态学与酸沉降研究. E-mail: hbfan@nit.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370259) and Key Project of Natural Science Foundation of Fujian Province (No. B0320001)

Received date: 2006-11-10; **Accepted date:** 2007-03-30

Biography: FAN Hou-Bao, Ph. D., Professor, mainly engaged in forest ecology and acidic deposition. E-mail: hbfan@nit.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

人类活动,主要是化石燃料燃烧和土地覆盖的变化,正在改变着大气组成,改变着吸收或散射太阳辐射能的地球表面特性。特别是温室气体和气溶胶浓度的增加,是20世纪气候变化的主要贡献因子,也将会是21世纪及其此后气候进一步变化的驱动力^[1]。在诸多温室气体中,CO₂是数量最多、对增强温室效应贡献最大的气体,其目前的排放量对全球变暖的贡献率超过50%,如果将其在大气中的滞留时间(50~100a)考虑在内,贡献率则高达80%^[2]。在工业革命前期(大约1750年),大气CO₂浓度(280±10)μmol·mol⁻¹这一水平上维系了几千年之久;此后其浓度稳步上升,到1999年达到367μmol·mol⁻¹,增加了大约30%^[3-5]。大气组成的这些变化可能会改变温度、降水格局、海平面、极端事件以及自然环境和人类系统所依赖的其它气候因素。政府间气候变化委员会^[4]的报告指出,近百年来,由于大气CO₂浓度的增加,地表温度已上升0.3~0.6℃;预计到2050年,全球可能增温1.5~4.5℃。如何确保人类生存环境的可持续发展,减缓全球气候变化对地球生命支持系统产生的不良影响,已引起各国政府和科学家的高度重视^[6]。因此,全球碳循环和碳收支是当前气候变化和区域可持续发展研究的核心之一,在20世纪80年代开始实施的国际地圈-生物圈计划(IGBP)中,碳循环是全球变化与陆地生态系统(GCTE)等多个核心计划的重要研究内容^[7]。

自20世纪70年代以来,森林生态系统碳循环受到了全球氮沉降的深刻影响,因为氮沉降改变了陆地生态系统的生产力和生物量积累。本文以欧洲和北美温带森林区域开展的研究为基础,综述了氮沉降对植物光合作用、土壤呼吸、土壤DOM及林木生长的影响特征和机理,探讨了森林生态系统碳动态对氮沉降响应的不确定性因素。最后,指出了在热带地区开展氮沉降研究的必要性和紧迫性。

1 森林在全球陆地生态系统碳循环中的重要性

森林是陆地生态系统的主体,在全球碳循环中起着极其重要的作用。地球系统的主要碳库包括大气、生物(绝大部分存在于植被)、土壤有机物以及海洋。在这些系统中,海洋是最大的碳库,含有大约3900 Pg C,但大部分存在于深海中,处于不活跃状态;陆地生态系统蕴藏着大量的碳,其中植物生物量中含有466 Pg C,土壤有机物中含有2011 Pg C(见表1)。在这巨大的陆地碳库中,46.3%的碳储存在森林生态系统中,而森林植被所维持的碳库占全球陆地植被的77.0%^[8]。此外,与其它陆地生态系统相比,森林生态系统具有较高的生产力,每年固定的碳约占整个陆地生态系统的2/3^[9,10]。森林通过植物叶片的光合作用固定大气中的CO₂合成有机质,成为大气CO₂库;另一方面,森林通过植物呼吸、凋落物分解和土壤呼吸作用将有机物进行分解,从而向大气释放CO₂而成为碳源。此外,森林采伐后被人类利用的木材和林产品最终分解等都向大气释放CO₂,形成碳源^[11]。因此,森林生态系统在调节全球碳平衡、减缓大气中CO₂等温室气体浓度上升以及维护全球气候等方面中具有不可替代的作用。

表1 全球陆地生态系统碳储量

Table 1 Carbon stocks of global terrestrial ecosystems

生物群落 Biome	面积 Area ^[8] (10 ⁹ hm ²)	全球碳储量			NPP ^[12] (Pg C a ⁻¹)
		Global carbon stocks ^a (Pg C)			
		植物 Plants	土壤 Soil	合计 Total	
热带森林 Tropical forests	1.76	212	216	428	13.7
温带森林 Temperate forests	1.04	59	100	159	6.5
寒温带森林 Boreal forests	1.37	88	471	559	3.2
热带稀树草原和草地 Tropical savannas and grasslands	2.25	66	264	330	17.7
温带草地和灌丛 Temperate grasslands and shrublands	1.25	9	295	304	5.3
荒漠和半荒漠 Desert and semi-deserts	4.55	8	191	199	1.4
冻原 Tundra	0.95	6	121	127	1.0
农田 Croplands	1.60	3	128	131	6.8
湿地 Wetlands	0.35	15	225	240	4.3
总计 Total	15.12	466	2011	2477	59.9

诸多研究一致认为,北半球是一个明显的碳汇,且主要存在于温带森林中。人们在对全球碳平衡的估算中发现,大气 CO_2 浓度的增加、海洋对 CO_2 的吸收与化石燃料燃烧和森林植被破坏所释放的 CO_2 的量之间存在一个巨大的亏空,即前二者的量小于后二者的量,这就是目前科学界公认的 CO_2 “失汇 (missing sink)”^[13, 14]。许多学者认为造成 CO_2 “失汇”的原因是由于对陆地生态系统,尤其是森林生态系统的碳收支缺乏精确的了解,认为所遗失的汇主要分布在北半球的陆地生态系统中。当前温带森林被认为是一个净碳汇,预测值也比较一致,在 $1.4 \sim 2.0 \text{ tC hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 之间。这种碳汇是由森林经营变化(采伐减少、更新加强以及管理得当)和环境变化(N和 CO_2 施肥作用)共同作用的结果,但不同因子的相对贡献在区域和国家之间是不一样的^[15~17]。Goodale等^[18]通过对加拿大、美国、欧洲、俄罗斯和中国的森林清查数据进行分析后推算,北半球森林在20世纪90年代初期每年的碳汇为 $0.6 \sim 0.7 \text{ Pg C}$,其中 0.08 Pg C 存在于森林产品中, 0.15 Pg C 存在于枯死木中, 0.13 Pg C 存在于森林地被物和土壤有机物中。自20世纪70年代末开始,由于造林和植被重建,中国森林成为明显的碳汇,年吸存量为 $0.021 \text{ Pg C}^{[19]}$ 。对于寒温带针叶林,碳收支在不同的森林类型之间变化很大^[20, 21]。尽管某些寒温带森林区域目前似乎是净碳源^[22],但另一些则似乎是净碳汇,变化在 $0.5 \sim 2.5 \text{ tC hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 之间^[23]。在这些分析中,没有包括可补偿因干扰引起的生物量碳损失的因子,如氮沉降和 CO_2 施肥作用^[24]。在热带地区(包括亚热带),由于土地变化的原因,森林一直被认为是一个净碳源。尽管有研究说明某些热带森林是碳的净吸收者^[25],但森林采伐率高和土地退化严重所引起的碳损失超过了这种收益。据报道,20世纪90年代来自热带地区的净碳源量比80年代低 0.1 GtC a^{-1} ^[26],这主要是缘于90年代热带地区的森林破坏速度在下降。

2 氮沉降对温带森林生态系统碳循环的影响

森林生态系统的碳储存和碳循环正在受到全球氮沉降的深刻影响,因为氮沉降改变了陆地生态系统的生产力和生物量积累。预测表明,人类活动使得进入陆地生态系统的无机氮至少增加了一倍。由于人口增长、化石燃料消费的增加以及日益增加的对工业化肥的依赖,未来几十年内氮的输入将会持续增加^[3, 27]。1860年全球人类每年所创造的活性氮(Nr)约 15 Tg N ,到20世纪90年代初期增加到 156 Tg N ,2050年预计将达到 270 Tg N ;大气 NO_x 和 NH_3 的排放总量也从1860年的 23 Tg N 增加到20世纪90年代初期的 93 Tg N ,2050年将达到 $189 \text{ Tg N}^{[28]}$ 。氮沉降已引起陆地生态系统生物地球化学循环的诸多变化。氮的矿质化及硝化速率随大气输入的增加而加速,尽管土壤变成氮饱和后氮的矿质化速率会下降^[29]。由于氮沉降而引起的 N_2O 和 NO 排放速率的增加可能对大气化学产生严重的后果^[30]。

由于叶片氮含量与光合速率之间的紧密关系,植物所固定氮的有效性增加可导致光合速率的相应增加^[31]。在叶片和林分水平上的模拟沉降试验表明,氮沉降增加了光合作用,促进了地上部分的生产^[32]。模拟显示,这些变化的结果使得初级生产增加,从而增加了陆地植被的C储存^[33]。有效氮的增加大大促进了生产力和生物量的积累,至少在短时期如此^[34]。其后果是,氮素变化改变了全球C循环,影响了大气 CO_2 的增加速率以及生态系统对这种增加的响应。Holland等^[35]的预测显示,氮沉降在全球范围内每年可增加 $1.4 \times 10^3 \sim 2 \times 10^3 \text{ Mg C}$ 吸存量。在挪威最南端,氮沉降促进了森林的生长,增长幅度大约为 25% ^[36]。应用 NDEP 扰动模型, Townsend等^[37]对陆地生态系统由于氮沉降而引起的碳储存增加的时空格局进行了分析和预测。预测结果显示,1990年由化石燃料燃烧所引起的氮沉降产生的全球碳汇为 $0.44 \sim 0.74 \text{ Pg C}$,1845年以来累计产生的碳汇为 $18.5 \sim 27.3 \text{ Pg C}$ 。而1990年全球总的碳“失汇 (missing sink)”为 $1.5 \sim 2 \text{ Pg C}$,19世纪后期以来累计量为 $50 \sim 125 \text{ Pg}^{[14]}$ 。因此, Townsend等^[37]认为,由氮沉降所增加的碳汇占全球碳“失汇”的 25% 左右。

然而,关于氮沉降能否增加森林生态系统的碳储存,在科学界还存在激烈的争论。按照合理的推测,在氮素受限的生态系统中,从大气沉降中增加的有效氮供应可能会导致生物量生产的增加,其结果是增加了额外的碳固定量^[38]。然而,自20世纪80年代初以来,科学界开始把目光集中在大气氮沉降对森林生态系统的负面影响方面,包括酸化、诱导养分缺乏、导致必需养分的淋溶等^[39~41]。欧洲自20世纪80年代末开始实施

N IIRES (N IIrogen saturation EXperiments, 氮饱和试验)项目的研究结果显示,大气氮沉降的显著增加对森林生态系统的结构和功能构成了严重的威胁,它抑制了细根的生长^[42];导致土壤酸化、系统养分平衡失调^[43];增加了土壤氮的矿质化作用和集水区氮的输出^[44];削弱了树木对环境胁迫的抗性^[45]。在北半球温带地区,氮素施肥估计每年增加了 0.3~0.5Pg C 贮存^[37, 46]。然而,其它的预测结果表明,氮素对生态系统的刺激作用不可能引起明显的 C 贮存^[47],而实际上是减少了生态系统生产力和 C 储量^[48, 49]。

2.1 对植物光合作用的影响

森林对高氮输入最普遍一致的响应就是叶片氮含量的增加。通过对采自瑞典南北部的挪威云杉针叶进行对比分析发现,从氮沉降高(15~30 kg hm⁻² a⁻¹)的南部采集的针叶其精氨酸含量明显高于氮沉降低(1~4 kg hm⁻² a⁻¹)的北部^[50]。而在瑞典北方森林中开展的模拟试验显示,高氮沉降(500 kg N hm⁻²)使4种森林植物的叶片出现明显的氨基酸积累现象,尤其是谷氨酸、精氨酸和天冬氨酸^[51]。在美国 Harvard 试验林,6a 的氮沉降处理使阔叶树叶氮含量增加 25%,而使美国赤松针叶氮含量增加了 67%^[52]。

从叶片氮含量与最大光合能力的相互关系可以预测,叶片氮含量增加会导致单位叶质量的 C 收益成比例增加。在对晚松(*Pinus serotina* Michx)、美国红枫(*Acer rubrum* L.)和北美黄杉(*Pseudotsuga menziesii* Mill.)的研究中发现,在氮输入增加,其它养分又供应充足的情况下,叶片氮含量的上升促进了光合速率的提高^[53, 54]。有关叶片氮含量对光合作用影响的研究,大多是在增加氮输入而又维持其它重要养分(如 P、K、Ca、Mg)供应充足的情况下开展的。然而,诸多研究表明,叶片 Ca、K 浓度较低,或 Mg 缺乏会显著降低光合速率^[55, 56],而叶片 Ca、Mn 浓度增加则促进了净光合速率的提高^[57]。长期氮沉降往往会导致叶片 N 含量增加而盐基离子下降,植物从生理上如何对这种情况作出响应还知之甚少。只有少量研究探讨了叶片对长期大气污染的生理响应,结果发现树木光合能力可能增加,也可能不增加^[58, 59]。事实上,由于其它养分的不平衡,这些林分表现出较高的叶片周转率,叶面积下降^[60]。其结果是,持续甚至长期的养分亏缺致使森林生产力下降,长期碳吸存潜力降低^[61]。因此, Elliott 和 White^[62]指出,只有在其它养分有效性不受影响的情况下,光合速率和叶片氮含量之间才会密切相关。

Elvir 等^[63]在美国缅因州 Bear Brook 集水区对糖槭(*Acer saccharum* Marsh)、美洲山毛榉(*Fagus grandifolia* Ehrh)和红果云杉(*Picea rubens* Sarg)开展的氮沉降试验表明,(NH₄)₂SO₄处理(25.2 kg N hm⁻² a⁻¹)使所有3个树种的叶片氮含量明显增加,但致使美洲山毛榉和红果云杉叶片的 Ca、Mg、Zn 含量大幅降低。尽管所有树种的氮含量较高,但只有糖槭显示较高的光合速率。Elvir 等^[63]认为,美洲山毛榉和红果云杉叶片中的高氮含量没有引起净光合速率的增加,其原因可能是因为叶片中 Ca、Mg 浓度低所致;而糖槭净光合速率增加则是由于叶片氮含量较高,并且这一树种具有维持充足 Ca、Mg 供应的能力。这项研究表明,对于美洲山毛榉和红果云杉而言,因为 Ca、Mg 供应不足而引起的养分不平衡抵消了由于高氮浓度诱导的净光合作用增加的潜力。

由高氮沉降引起的叶片氮含量的增加通常伴随着个别氨基酸、游离氨基酸(FAA)和多胺的增加^[61, 64],在某些情况下硝态氮也会增加^[65]。但硝态氮的储存因为需要高的维持性消耗(maintenance costs)而抵消了正向效应,而以氨基酸或蛋白质形式储存的有机氮是比较有益的^[66],因为当外界氮的供应降低时植物很容易利用这部分有机氮。即使在低氮沉降条件下,叶片中个别氨基酸浓度和游离氨基酸库也会发生变化,尽管总氮含量没有发生明显改变^[61]。在高氮处理的美国赤松中存在的主要氨基酸是精氨酸,这是最常见的氮储存化合物,因为这种氨基酸的 N/C 比很高,是唯一含有4个 N 原子的氨基酸,因此也通常作为针叶林氮状态的指标^[67]。在中国鼎湖山季风常绿阔叶林开展的氮沉降试验也发现,游离氨基酸丝氨酸、精氨酸和 氨基丁酸,特别是精氨酸,可以用来作为光叶山黄皮(*Randia canthioides*)对氮沉降响应的指示剂^[68]。此外,精氨酸和其它关键氨基酸(如谷氨酸、氨基丁酸)被认为是植物从茎到根系出现氮饱和的信号,因此阻止了根系对 N 的进一步吸收^[69, 70]。在林分水平上的意义在于,根-茎代谢信号在多大程度上影响整个生态系统的 N 循环,因为其结果会导致更多的没有被利用的土壤 N 可能流失到较深的土层和地下水层。在含氮高的针叶中,精氮

酸浓度的明显增加是原来氮素受限森林(N limited forest)对持续N增加的特征性响应^[71]。然而,关于精氨酸浓度的增加在多大程度上抑制根系对N的吸收还有待于做进一步的研究。

越来越多的研究表明,由于氮沉降引起温带森林生产力的提高并不像以前的研究所报道的那样高。大部分沉降到森林生态系统中的氮在土壤中被固定^[72]。对于某一森林或土壤类型而言,氮沉降率与氮淋溶(以NO₃⁻为主)引起的氮损失是成正比关系的^[45]。如果剩余的有效氮没有超过植被对氮的吸收能力,那么净初级生产(NPP)和C吸存就会增加;而如果超过了植被的吸收能力,那么由于氮饱和会引起养分不平衡,从而导致森林衰退^[67]。沉降到森林中的氮被林木吸收的比率是很低的,平均只有20%左右^[46]。而且,叶片光合能力只是导致生物量生产的复杂碳平衡系统中的组成部分之一,其它因素,如叶面积及叶伸展角度、分配格局和叶物候季节动态等都起到同等重要的作用^[73, 74]。因此,关于大气氮沉降如何影响林冠的光合作用进而影响碳吸存潜力,目前还缺乏有力的证据。

2.2 对土壤呼吸的影响

土壤是陆地近表层最大的碳库,了解控制土壤碳储存和周转的因素对于揭示全球碳循环至关重要。土壤呼吸是土壤和大气之间C流通的主要途径之一,全球每年的释放量为75 Pg C^[75],土壤呼吸率的微小变化将明显改变土壤C吸存率和大气CO₂浓度。在温带森林中,土壤呼吸受诸多因素的影响,包括基质特性、温度、土壤湿度、根系生物量、微生物活性及生物量^[76]。

氮的有效性制约了绝大部分温带生态系统的初级生产,抑制了微生物的活性和有机物的分解^[77]。如果N限制了微生物的生长,那么增加氮素输入后微生物种群数量和活性就会增加。然而,大量研究表明,氮素增加对微生物的影响不大,甚至降低分解和土壤呼吸作用^[29, 76, 78]。

施加氮素实验研究表明,由大气沉降输入到温带森林中的氮绝大部分保留在土壤,主要是土壤有机物中^[46],但关于土壤碳动态对快速增加的全球活性氮的潜在响应还存在诸多不确定性^[79]。氮沉降增加可能加速或减缓了腐殖质中C的释放,进而影响了温带森林生态系统氮沉降和碳吸存之间的相互作用关系^[76]。在Harvard实验林开展的施加氮素实验表明,在实验开始的第1年(1988年),随着氮素的输入两种林分的土壤呼吸即发生变化。在阔叶林中,在加入氮素的第1年土壤呼吸率增加,其原因是因为阔叶林生产力的增加,同时氮素增加也可能导致根系或微生物活性的增加。但在实施的第2年,处理样地的土壤呼吸与对对照样地之间没有差异。在欧洲赤松林中,低N和高N处理样地的土壤年呼吸比对照样地分别降低了21%和25%,第2年进一步下降。在2001年夏季期间对土壤呼吸进一步测定表明,在连续13a的氮素施肥后,高氮处理的两种林分在生长季月份土壤呼吸均降低了41%^[76]。这说明氮素增加降低了微生物的活性,因此降低了CO₂生产。两林分森林生产力的下降以及高氮处理导致树木的大量死亡,也可能降低了根系活性和根际沉积(rhizodeposition),同时也可能由于减少了土壤微生物需要的有机物而降低微生物的分解。利用传统和分子技术,Compton等^[78]在Harvard实验林中研究了氮输入对微生物群落结构和功能的影响。在两种林分的土壤有机层中,施加氮素降低了微生物的生物量C含量,但真菌和细菌数量对氮增加的响应不明显。在同一研究地点,Frey等^[80]的实验发现,相对于对照样地,长期施加氮素使阔叶林和针叶林土壤中的活性真菌生物量分别下降了27%~61%和42%~69%,而活性细菌生物量没有明显的改变,结果导致真菌/细菌生物量比明显降低。微生物群落结构的这种改变使酚氧化酶活性显著下降。

DeForest等^[81]利用¹³C标记技术,研究了美国北方阔叶林连续9a接受30 kg NO₃⁻-N hm⁻² a⁻¹实验氮沉降对微生物分解的影响。结果发现,与对照土壤相比,氮沉降使酚氧化酶和过氧化物酶活性分别下降了83%和74%。此外,经N沉降处理后,土壤C增加了82%,而微生物生物量降低了68%。然而,人们对于人为NO₃⁻沉降在多大程度上改变微生物食物链的C流通还知之甚少。目前还无法确定木质素分解真菌受到抑制将如何改变微生物群落,进而影响土壤C流通。研究发现,连续施加NO₃⁻能减少微生物生物量,这意味着降低了基质有效性。而且,NO₃⁻输入也能抑制纤维二糖和木质素分解酶,从而使微生物群落降解耐分解(recalcitrant)植物凋落物的潜力下降^[81]。

氮和木质素之间的相互作用由于增加了耐分解有机化合物的生产^[82]或降低了木质素分解酶的活性^[83],有利于增加土壤有机物的稳定性,因此氮沉降导致了分解率的下降。Ågren等^[82]认为,施加氮素后使分解速率下降的主要原因包括增加分解者效率(即C的生产/同化率),加速耐分解有机物形成,以及降低分解者生长速度。分解者生长速度和效率的这些变化是由于微生物群落结构和功能改变的结果,对于生态系统水平上的C、N循环具有重要意义。越来越多的证据表明,长期氮沉降降低植物凋落物分解的部分原因是,过量的氮输入对参与植物凋落物微生物分解的胞外酶产生抑制作用^[81, 83]。特别是,微生物能够快速同化人为加入的 NO_3^- ,随后释放出 NH_4^+ ,由于高浓度的 NH_4^+ 对木质素分解酶产生潜在的抑制作用,进而抑制了白腐真菌的活性^[84, 85]。因为木质素能保护植物组织免遭分解,木质素分解的下降减少了其它异养微生物代谢所需要的C源。例如,纤维素是异养代谢的主要基质,但含有纤维素的植物凋落物的分解由于土壤氮有效性的增加而受到抑制。因此,大气氮沉降具有降低木质素和其它细胞壁组成物质分解的潜力。Saiya-Corka等^[86]通过对参与有机物分解的10种胞外酶活性的研究发现,氮沉降加速了凋落物的分解,但抑制了土壤有机物(SOM)的分解。并进一步指出,氮素抑制耐分解有机物的分解可能是一个较普遍的现象。

对氮含量不同的欧洲赤松凋落叶进行142d的外加氮源培养实验表明,外加氮源增加了针叶分解速率,但对内部氮含量高的针叶来说,外加氮源对分解的促进作用明显降低^[87]。这项短期实验说明,氮沉降对凋落物的分解与凋落物本身的化学特征,尤其是氮含量有关。Waldrop等^[88]在3种温带阔叶林生态系统开展的研究显示,对于美洲黑栎-美洲白栎群落,高水平的氮沉降率($80 \text{ kg NO}_3^- \text{ N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)使土壤酚氧化酶活性降低;相反,在糖槭-北美红栎及糖槭-美洲椴树生态系统中,氮沉降使土壤酚氧化酶和过氧化物酶的活性增加。出现这种差异的部分原因可能是由于微生物群落的组成及其酶系统对氮增加响应的不同所引起的。Vose等^[89]利用开顶式培养箱对3年生幼苗进行增加 CO_2 浓度和施加氮素实验,结果表明, CO_2 处理使土壤呼吸速率明显增加,但施加氮素对呼吸影响不明显。从瑞典南部两个氮沉降率不同($17, 10 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)的地点采集英国栎(*Quercus robur*L.)下的土壤进行培养试验,结果发现暴露在高氮沉降下的土壤其呼吸速率稍稍偏高^[90]。氮沉降与土壤呼吸的这种正向作用主要是因为高氮沉降有利于改善凋落物质量(凋落叶和鲜叶的C/N比较低),使氮和碳的矿质化速率得到提高。

上述研究结果表明,氮素增加对土壤呼吸的影响效果是各不相同的,大多数研究证明抑制了土壤呼吸作用,但也有不少研究显示氮沉降对土壤呼吸的影响不明显,甚至促进了土壤呼吸。这些结果很不一致,其部分原因是因为这方面的研究很难实施和解释。土壤含有各种介质,他们降解所需要的能量及总氮含量不同。其结果是,对土壤施加氮素能增加某些SOM组分的分解速率,但同时可能降低了其它组分的分解速率^[79]。有研究者强调,氮沉降对分解的影响随分解过程的进行而变化,在分解早期可能有促进作用,而在分解后期当木质素分解的时候氮素增加则可能抑制分解^[84, 91]。而Waldrop等^[88]则认为,含耐分解凋落物较多、以白腐真菌为主要分解者的生态系统对氮沉降的响应是逆向的,而含有易分解凋落物、维持不同真菌种群(如软腐真菌)的生态系统对氮沉降的响应是正向的。Bowden等^[76]建议有必要开展进一步研究,以更深入了解N输入对土壤呼吸的影响机理。

2.3 对土壤DOM的影响

土壤可溶解有机物(DOM)在森林生物地球化学循环的诸多方面(如风化、土壤发育、植物营养等)起到非常重要的作用^[92]。基于这种认识,了解在长期或短期干扰下DOM的动态及其与其它无机养分,尤其是N的相互关系已越来越引起研究者的关注^[3]。研究氮沉降增加对森林生物地球化学的影响为揭示这些相互关系提供了极好的机会。在很多土壤中,在实验性氮输入之前N的主要运输形态是有机氮,但随着人为氮输入的增加则转变为无机形态,从而为检验氮有效性在DOM动态中的作用创造了条件^[29]。

由于微生物过程的调节作用,干扰常常导致森林土壤溶液中DOC(可溶解有机C)和DON(可溶解有机N)浓度的增加。森林采伐、有机物的增加、施用石灰、酸化等人为活动都显示出增加了森林地被物溶液中DOM的浓度和输出。这些干扰都一致性地导致DOM的增加,与此相反,施用氮肥对DOM动态的影响研究所

产生的结果是不一致的。

在挪威南部开展的长期施用氮肥实验显示,通过 9a 施用 NH_4NO_3 ($3.9 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 后,土壤 DOC 和 DON 的浓度在对照与处理样地之间出现了显著的差异^[87]。对对照样地森林地被物中 DOC 的浓度为 80.3 mg L^{-1} ,而低 N 和高 N 输入样地中 DOC 浓度则分别降低到 24.9 mg L^{-1} 和 38.5 mg L^{-1} ,DON 的变化情况也是如此。对生长在瑞士酸性壤土上的云杉-山毛榉林进行 4a 的施加氮素处理后,氮沉降明显增加了土壤 SOM 量,这种增加主要是因为氮沉降增加新碳输入和抑制原存 SOM 矿质化的结果^[93]。将 SOM 分成不同的粒径后发现,施加氮素保护了粘粒和粉粒中原存的 SOM (old SOM)。因为氮沉降增加导致的矿质化受抑明显影响了原存的和腐殖化的 SOM,从长远来看对生态系统 C 储存量是非常重要的。在瑞典北部的欧洲赤松林中,20a 的施加氮素试验使土壤呼吸下降了 40%。在此基础上,Franklin 等^[94]预测了氮处理样地在未来 100a 可使土壤碳储存增加 100%。在这些碳储存量中,高达 70% 的增加量是由于分解速率下降的结果,而只有 20% 是来自凋落物生产的增加。

相反,在 4 种不同类型的美国北方阔叶林中,连续 8a 的施加 $\text{NO}_3^- \text{ N}$ 试验大大增加了 $\text{NO}_3^- \text{ N}$ 、DOC 和 DON 的生产和淋溶^[95]。由持续氮沉降诱导的土壤 C、N 循环的变化,明显改变了 DOC 和 DON 从高地向水生生态系统的流通。

而在欧洲,NITREX 试验基地的研究表明,增加氮素 4~6a 后土壤溶液中 DOC 和 DON 的生产和输出只发生了微小的变化^[96, 97]。在瑞典西南部,从经过 8~29a 施用氮肥的立地上采集的土壤进行实验室培养后发现,施氮肥对 DOC 或 DON 的生产没有影响^[98]。在 Harvard 林氮增加试验中,McDowell 等^[92]利用零张力测渗计采集森林地被层土壤溶液,对 DOC 进行了为期 10a (1993~2002 年) 的研究。结果表明,不管是阔叶林还是松林,土壤 DOC 浓度并没有由于施用氮肥而发生变化。在美国麻萨诸塞州,通过 7a 连续增加氮输入后,DOC 浓度没有产生明显变化^[99, 100]。对 7 个树种的凋落叶开展的为期 15 周的室内分解实验表明,氮处理没有明显影响凋落物淋滤液中的 DOC 浓度。DOC 浓度的差异主要是由于凋落物初始化学特性不同所导致的,提取物高和木质素含量低的物种其凋落叶淋滤液的 DOC 浓度最高^[101]。这些实验结果之间存在分歧,因此,McDowell 等^[92]建议对森林土壤中 DOC 和 DON 产生和吸收的驱动过程需要进行更深入的研究。

2.4 对林木生长的影响

最近几十年来,在许多欧洲森林中出现了林木生长增加的趋势^[102],在某些地区,出现这种趋势的一个可能因素就是活性氮沉降的增加^[103]。然而,氮沉降也能导致土壤酸化和盐基养分的淋失,进而对林木生长产生负面影响^[104, 105]。为了观测森林生态系统对氮沉降的响应,在欧洲和北美开展了一系列的模拟实验,氮沉降增加对林木生长的影响因林分类型、N 输入量及实验持续时间不同而异(表 2)。由于氮沉降的增加,一些美国的常绿针叶林出现了生产力下降或死亡率增加的现象^[106, 107],而在欧洲则由于去除 N、S 沉降而使林木生长呈现加速的趋势^[43]。因此,Magill 等^[108]指出,在温带森林生态系统中,中到高水平的氮沉降对生物量的积累产生负面影响。

迄今为止,在全球持续时间最长的氮沉降模拟试验分别在美国的 Harvard 实验林和瑞典北部的寒温带针叶林中开展,这两大实验结果为揭示氮沉降对林木生长的影响具有重要的参考价值。1988 年,在美国 Harvard 实验林中建立了长期氮素增加试验(Chronic Nitrogen Amendment),作为由美国国家科学基金所资助的长期生态系统研究项目(Long-Term Ecological Research, LTER)的重要组成部分。Magill 等^[108]对持续 15a 的研究结果做了一次总结,结果发现针叶林与阔叶林生长对氮沉降的响应是不相同的(表 2)。对于美国赤松林,对对照地的平均年木材生产量是最高的。相对于对照样地,低氮和高氮处理样地的木材生产分别下降了 31% 和 54%^[108]。自 1996 年以来,通过对美国赤松凋落物的测定可以看出针叶生产在下降,叶片生产的下降加上叶片寿命的缩短^[67],导致叶面积的明显降低。叶片光合潜力的下降,与光合作用过程无关的氮形态的积累,严重的碳素胁迫抑制了松林叶片和木材的生产。处理期间阔叶林的反应则不一样,相对于对照样地,高氮处理和低氮处理分别使地上部分的 NPP 增加 39% 和 11%。两种林分对氮素增加出现不同的响应可能与土

地利用历史及其对土壤维持 N 的容量大小有关,进而导致土壤硝态氮及盐基离子淋溶潜力不同。

表 2 林木生长对实验性增加氮素输入的反应

Table 2 Tree growth responses to experimentally N additions

地点 Site	林分类型 Forest type	N增加量 N addition (kg N hm ⁻² a ⁻¹)	持续时间 Duration period	对林木生长的影响 Effect on tree growth	参考文献 Reference
美国佛蒙特州 Vermont, USA	云杉 冷杉 Spruce-fir	<20	1988 ~ 1994	+ -	[107]
		>25		-	
美国缅因州 Maine, USA	阔叶 云杉 Hardwood-spruce	32	1989 ~ 1992	0	[109]
		63		0	
欧洲 N IIEX 试验地 European N IIEX sites	欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	60	1992 ~ 1995	-	[43]
		云杉 <i>Picea abies</i>		35	
Harvard 实验林 Harvard Forest	美国赤松 <i>Pinus resinosa</i>	50	1998 ~ 2002	- +	[108]
	阔叶林 Hardwood				
	美国赤松 <i>Pinus resinosa</i> 阔叶林 Hardwood				
瑞典北部 Northern Sweden	欧洲赤松 <i>Pinus sylvestris</i>	34	1971 ~ 1998	+	[41]
		68		+	
		108		0	

而从 1971 年开始在瑞典北部欧洲赤松林中开展的氮沉降试验至今已持续了 35a 之久,这是目前全球同类研究中持续时间最长的试验。在讨论氮沉降与林木生长的数量关系时, Högberg 等^[41]分析了氮累计增加量与氮增加率的相对重要性。通过对树干材积累增长量与氮累计增加量之间的关系分析表明,氮素增加率比比氮素累计增加量对林木生长的影响更大。连续的低剂量施加氮素 (34 kg N hm⁻² a⁻¹) 会随着氮素累计施用量的增加而导致林木生长的加速;而中等剂量的施加氮素 (68 kg N hm⁻² a⁻¹) 则使材积出现持续的线形增加。然而,施加高剂量的氮素 (108 kg N hm⁻² a⁻¹) 只有在累计施用量低于 1000 kg N hm⁻² 之前促进了材积的增加,此后继续施加氮素则使材积量降低到对照样地的水平。对树木生长和土壤有机碳的分析表明,在持续 30a 对寒温带针叶林施加低剂量的氮素导致 C 吸存量增加 40 Mg C hm⁻²,其中绝大部分固定在树干中。这一结论与 Nadelhoffer 等^[46]的观点不同,他们认为氮沉降对温带森林的碳吸存贡献不大,但却与 Townsend 等^[37]和 Holland 等^[35]的建议一致。

土壤 Ca/Mg 比通常用来预测土壤酸化对树木生长的影响,但来自瑞典北部欧洲赤松林持续 10a (1989 ~ 1998 年) 的监测数据表明两者之间不存在相互关系,因此 Högberg 等^[41]认为,使用 Ca/Mg 比可以预测土壤酸化对森林生长的影响这一推断必须重新予以考虑。应该注意到,“Ca/Mg 模型”指的是土壤溶液,但土壤溶液的组成通常与交换性阳离子处于平衡状态。而且,在 N 处理样地的林木和腐殖质中积累了较多的 Mg,说明尽管存在高水平 Al³⁺ 的情况下林木依然能够从矿质土壤中吸收这一养分,从而否定了土壤交换位和植物细胞壁上存在的 Al³⁺ 阻碍植物对盐基离子吸收这一论断^[110, 111]。

高度非线性林木生长响应表明,氮的增加率比累计氮增加量更加重要,尽管两者是相互关联的。因此,利用短期施加高水平氮的试验来预测未来低水平氮沉降的影响是有问题的,而应强调长期试验的重要性。从这一观点出发, Högberg 等^[41]认为,即使在瑞典北部持续 30a 的这一独特试验仍然显得年轻。

3 热带地区开展氮沉降研究的展望

关于人类活动产生的氮沉降对生态系统过程和氮流失的影响已开展了大量的研究,但主要集中在氮素缺乏的温带地区。而在热带地区,限制植物生长的主要养分不是氮,而是其它元素,因此有理由相信热带生态系统对氮沉降的响应与温带地区是不一样的。Matson^[112]等认为,人类活动输入到热带森林的氮不可能引起生产力的增加;相反,可能由于对酸度以及对磷和阳离子的间接影响而降低生产力。因为大量证据(尽管是间接的)表明,氮的供应并没有限制大部分热带森林植物的生产力,但在温带地区氮素是缺乏的。因此,氮素增

加可能对植物生产和碳储存产生较小的影响,但可能对氮流失率产生强烈影响。而且,许多热带森林土壤是强酸性的,输入的氮素可能增加其酸度,从而加速阳离子淋失,降低P和其它养分的有效性,最终降低植物生产和生态系统的其它功能。同时,许多热带土壤氧化铝丰富,即使pH值稍有降低也能导致土壤溶液中可溶性铝的明显增加^[112]。铝溶解度的增加抑制了植物和微生物的生长,从而使碳储存下降。应用陆地生物物理-生物地球化学模型 TerraFlux, A snier等^[113]检验了湿润的热带和半干旱系统生产力对人为氮沉降响应的影响因素。结果表明,过量氮沉降会导致N丰富的热带森林的生产力下降。李德军等^[114]对3种我国亚热带阔叶树幼苗开展的7个月的模拟氮沉降处理显示,高氮处理组的幼苗生长逐渐受到抑制,而中氮处理则大大促进了幼苗生长。另一项11个月的模拟实验显示,两种幼苗对氮沉降的响应存在差异^[115]。由此可见,有关热带、亚热带森林生态系统碳循环对氮沉降增加的响应特征和过程还缺乏充分的试验论证^[116],上述的这些结论大多来自模型预测和推断。

当前热带与亚热带地区所使用的工业氮肥占全球总量的40%,预计到2020年目前的发展中国家使用的氮肥量将占总量的2/3以上^[117]。同样,化石燃料的消耗在世界经济欠发达地区,包括大部分热带和亚热带地区,正在迅速增长。Galloway等^[117]预测,到2020年,地球上几乎2/3与能量相关的氮输入出现在热带和亚热带地区。此外,生物质燃烧所排放的N主要集中在热带地区,而且未来几十年将保持这种状况^[118]。我国一些地区也出现了高氮沉降的问题,如地处经济发达的珠江三角洲北缘的鼎湖山自然保护区,氮的湿沉降量分别达到35.57~38.4 kg N hm⁻² a⁻¹^[119, 120]。在福建南平地区开展的3a定位监测显示,在离污染源较近的杉木人工林中从降水输入的氮素为18.09 kg N hm⁻² a⁻¹,而相对清洁的监测点氮的输入量只有11.45 kg N hm⁻² a⁻¹^[121, 122]。因此,迫切需要研究和了解热带和亚热带地区森林生态系统氮沉降与碳吸存之间的关系,以便更准确估测氮沉降对全球陆地生态系统碳储存和碳收支的影响程度。

References:

- [1] IPCC. In: McCarthy J J, Canziani O F, Leary N A, *et al* eds. Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 235—342.
- [2] Kimmins J P. Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Management. Upper Saddle River: Prentice Hall, 1997. 505—518.
- [3] Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, *et al*. Human domination of earth's ecosystems. Science, 1997, 277: 494—499.
- [4] IPCC. In: Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, *et al* eds, Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 12—14, 183—237.
- [5] Janzen H H. Carbon cycling in earth systems—a soil science perspective. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2004, 104: 399—417.
- [6] Zhou G S, Wang Y H, Bai L P, *et al*. Study on the interaction between terrestrial ecosystems and global change. Acta Meteorological Sinica, 2004, 62(5): 692—707.
- [7] Falkowski P, Scholes R J, Boyle E, *et al*. The global carbon cycle: A test of our knowledge of Earth as a system. Science, 2000. 290: 291—296.
- [8] WBGU (German Advisory Council on Global Change). The accounting of biological sinks and Sources under the Kyoto Protocol—A step forwards or backwards for global environmental protection? 1998, Bremerhaven, Germany, 75. (available at http://www.awi-bremerhaven.de/WBGU/wbgu_sn1998_engl.htm)
- [9] Kramer P J. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. BioScience, 1981, 31: 29—33.
- [10] Waring R H, Schlesinger W H. Forest Ecosystems: Concepts and Management. Inc Orlando, FL, USA: Academic Press, 1985. 313—335.
- [11] Dixon R K, Brown S, Houghton R A, *et al*. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science, 1994, 262: 185—190.
- [12] Atjay G L, Ketner P, DuVigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass. In: Bolin B, Degens E T, Kempe S, Ketner P, eds. The global carbon cycle. Chichester: John Wiley & Sons, 1979. 129—181.
- [13] Tans P P, Fung I Y, Takahashi T. Observational constraints on the global atmospheric CO₂ budget. Science, 1990, 247: 1431—1438.
- [14] Schimel D S. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biology, 1995, 1: 77—91.
- [15] Kauppi P E, Mielikainen K, Kuusela K. Biomass and carbon budget of European forests, 1971 to 1990. Science, 1992, 256: 70—74.
- [16] Houghton R A, Hackler J L, Lawrence K T. The U. S. carbon budget: contributions from land-use change. Science, 1999, 285: 574—578.
- [17] Hamilton J G, DeLucia E H, George K, *et al*. Forest carbon balance under elevated CO₂. Oecologia, 2002, 131: 250—260.
- [18] Goodale C L, Apps M J, Birdsey R A, *et al*. Forest carbon sinks in the northern hemisphere. Ecological Applications, 2002, 12(3): 891—899.
- [19] Fang J Y, Chen A P, Peng C H, *et al*. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. Science, 2001, 292: 2320—

2322

- [20] Apps M L, Kurz W A, Luxmoore R J, *et al* Boreal forests and tundra Water, Air, and Soil Pollution, 1993, 70: 39—53.
- [21] Bonan G B. Physiological controls of the carbon balance of boreal ecosystems Canadian Journal of Forest Research, 1993, 23: 1453—1471.
- [22] Kurz W A, Apps M J. A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector Ecological Applications, 1999, 9(2): 526—547.
- [23] Jarvis P G, Massheder J M, Hale S E, *et al* Seasonal variation of carbon dioxide, water vapour, and energy exchanges of a boreal black spruce forest Journal of Geophysical Research, 1997, 102(D4): 28953—28966.
- [24] Schimel D S, Melill J M O, Tian H Q, *et al* Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon storage by ecosystems in the United States Science, 2000, 287: 2004—2006.
- [25] Phillips O L, Malhi Y, Higuchi N, *et al* Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots Science, 1998, 282: 439—442.
- [26] Houghton R A, Skole D L, Nobre C A, *et al* Annual fluxes of carbon from deforestation and regrowth in the Brazilian Amazon Nature, 2000, 403: 301—304.
- [27] Galloway J N, Levy II, Kasibhatla P S. Year 2020: Consequences of population growth and development on deposition of oxidized nitrogen Ambio, 1994, 23: 120—123.
- [28] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, *et al* Nitrogen cycles: past, present, and future Biogeochemistry, 2004, 70: 153—226.
- [29] Aber J D, McDowell W H, Nadelhoffer K J, *et al* Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited BioScience, 1998, 48: 921—934.
- [30] Hall S J, Matson P A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests Nature, 1999, 400: 152—155.
- [31] Peterson A G, Ball J T, Luo Y, *et al* The photosynthesis-leaf nitrogen relationship at ambient and elevated atmospheric carbon dioxide: a meta-analysis Global Change Biology, 1999, 5: 331—346.
- [32] Leith I D, Hicks W K, Fowler D, *et al* Differential responses of UK upland plants to nitrogen deposition New Phytologist, 1999, 141: 277—289.
- [33] Nadelhoffer K J, Downs M R, Fry B. Sinks for N enriched additions to an oak forest and a red pine plantation Ecological Applications, 1999a, 9(1): 72—86.
- [34] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea How can it occur? Biogeochemistry, 1991, 13: 87—115.
- [35] Holland E A, Braswell B H, Lamarque J F, *et al* Variations in the predicted spatial distribution of atmospheric nitrogen deposition and their impact on carbon uptake by terrestrial ecosystems Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 1997, 102: 15849—15866.
- [36] Solberg S, Andreassen K, Clarke N, *et al* The possible influence of nitrogen and acid deposition on forest growth in Norway Forest Ecology and Management, 2004, 192: 241—249.
- [37] Townsend A R, Braswell B H, Holland E A, *et al* Spatial and temporal patterns in terrestrial carbon storage due to deposition of fossil fuel nitrogen Ecological Applications, 1996, 6: 806—814.
- [38] Vejre H, Callesen I, Vesterdal L, *et al* Carbon and nitrogen in Danish forest soils—Contents and distribution determined by soil order Soil Sci Soc. Am. J., 2003, 67: 335—343.
- [39] Gundersen P, Emmett B A, Kjaer O J, *et al* Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: a synthesis of N IIREX data Ecology and Management, 1998, 101: 37—55.
- [40] Sogn T A, Abrahamsen G. Effects of N and S deposition on leaching from an acid forest soil and growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) after 5 years of treatment Forest Ecology and Management, 1998, 103: 177—190.
- [41] Högberg P, Fan H B, Quist M, *et al* Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest Global Change Biology, 2006, 12: 489—499.
- [42] Clemensson-Lindell A, Persson H. The effects of nitrogen addition and removal on Norway spruce fine-root vitality and distribution in three catchment areas at Gårdsjön Forest Ecology and Management, 1995, 71: 123—131.
- [43] Boxman A W, van der Ven P J M, Roelofs J G M. Ecosystem recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselsteyn, the Netherlands Forest Ecology and Management, 1998, 101: 155—163.
- [44] Tietema A, Boxman A W, Bredemeier M, *et al* Nitrogen saturation experiments (N IIREX) in coniferous forest ecosystems in Europe: a summary of results Environmental Pollution, 1998, 102: 433—437.
- [45] Bredemeier M, Blanch K, Xu Y J, *et al* Input-output budgets at the N IIREX sites Forest Ecology and Management, 1998, 101: 57—64.
- [46] Nadelhoffer K J, Emmett B A, Gundersen P, *et al* Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests Nature, 1999, 398: 145—148.
- [47] Komer C. Biosphere responses to CO₂ enrichment Ecol Appl, 2000, 10: 1590—1619.
- [48] Schulze E D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest Science, 1989, 244: 776—783.
- [49] Cao M, Woodward F I. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change Nature, 1998, 393: 249—252.

- [50] Ericsson A, Norden L G, Naeshom T, *et al* Mineral nutrient imbalances and arginine concentrations in needles of *Picea abies* (L) Karst from two areas with different levels of airborne deposition. *Trees-Structure and Function*, 1993, 8: 67—74.
- [51] Naeshom T, Edfast A B, Ericsson A, *et al* Accumulation of amino acids in some boreal forest plants in response to increased nitrogen availability. *New Phytol*, 1994, 126: 137—143.
- [52] Magill A H, Aber J D, Hendricks J J, *et al* Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecol Appl*, 1997, 7: 402—415.
- [53] Vaitkus M R, Ciravolo T G, McLeod K W, *et al* Growth and photosynthesis of seedlings of five bottomland tree species following nutrient enrichment. *Am Midl Nat*, 1993, 129: 42—51.
- [54] Warren C R, Livingston N J, Tupin D H. Photosynthetic responses and N allocation in Douglas-fir needles following a brief pulse of nutrients. *Tree Physiol*, 2004, 24: 601—608.
- [55] Subrahmanyam K, Pandley R K. Effect of sodium, potassium and calcium on photosynthesis and translocation of carbon-14 photosynthate in black gram (*Vigna mungo* L. Hepper). *J Nucl Agric Biol*, 1986, 15: 202—206.
- [56] Laing W, Greer D, Sun O, *et al* Physiological impacts of Mg deficiency in *Pinus radiata*: growth and photosynthesis. *New Phytol*, 2000, 146: 47—57.
- [57] Weikert R M, Wedler M, Lippert M, *et al* Photosynthetic performance, chloroplast pigments and mineral content of various needle age classes of spruce (*Picea abies*) with and without the new flush and experimental approach for analyzing forest decline phenomena. *Trees*, 1989, 3: 161—172.
- [58] Lange O L, Zellner H, Gebel J, *et al* Photosynthetic capacity, chloroplast pigments, and mineral content of the previous year's spruce needles with and without the new flush: analysis of the forest-decline phenomenon of needle bleaching. *Oecologia*, 1987, 73: 351—357.
- [59] Weidner M, Kraus M. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity and influence of air pollution in spruce. *Physiol Plantarum*, 1987, 70: 664—672.
- [60] Lange O L, Heber U, Schulze E D, *et al* Atmospheric pollutants and plant metabolism. In: Schulze E D, Lange O L, Oren R, eds. *Forest Decline and Air Pollution: A Study of Spruce (Picea abies) on Acid Soils*. Berlin: Springer, 1989. 238—273.
- [61] Bauer G A, Persson H, Persson T, *et al* Linking plant nutrition and ecosystem processes. In: Schulze E D, ed. *Carbon and Nitrogen Cycling in European Forests*. Berlin: Springer, 2000. 63—98.
- [62] Elliott K J, White A S. Effects of light, nitrogen and phosphorus on red pine seedling growth and nutrient use efficiency. *For Sci*, 1994, 40: 47—58.
- [63] Elvir J A, Wiersma G B, Day M E, *et al* Effects of enhanced nitrogen deposition on foliar chemistry and physiological processes of forest trees at the Bear Brook Watershed in Maine. *Forest Ecology and Management*, 2006, 221: 207—214.
- [64] Minocha R, Long S, Magill A, *et al* Foliar free polyamine and inorganic ion content in relation to soil and soil solution chemistry in two fertilized forest stands at the Harvard Forest, Massachusetts. *Plant Soil*, 2000, 222: 119—137.
- [65] Gebauer G, Stadler J. Nitrate assimilation and nitrate content in different organs of ash trees (*Fraxinus excelsior*). In: van Beusichem M L, ed. *Plant Nutrition-Physiology and Applications*. Norwell: Kluwer Academic Publishers, 1990. 101—106.
- [66] Pate J S, Layzell D B. Energetics and biological costs of nitrogen assimilation. In: Milfin B J, Lea P J, eds. *The Biochemistry of Plants*. London: Academic Press, 1990. 402.
- [67] Bauer G A, Bazzaz F A, Minocha R, *et al* Effects of chronic N additions on tissue chemistry, photosynthetic capacity, and carbon sequestration potential of a red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stand in the NE United States. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196: 173—186.
- [68] Lu X K, Mo J M, Peng S L, *et al* Effects of simulated N deposition on free amino acids and soluble protein of three dominant understory species in a monsoon evergreen broad-leaved forest of subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3): 743—753.
- [69] Insande J, Touraine B N. Demand and the regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol*, 1994, 105: 3—7.
- [70] Marschner H, Kirkby E A, Cakmak I. Effect of mineral nutritional status on shoot-root partitioning of photoassimilates and cycling of mineral nutrients. *J Exp Bot*, 1996, 47: 1255—1263.
- [71] Rennenberg H, Kreuzer K, Papen H, *et al* Consequences of high loads of nitrogen for spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) forests. *New Phytol*, 1998, 139: 71—86.
- [72] Tietema A, Emmet B A, Gundersen P, *et al* The fate of ¹⁵N-labelled nitrogen deposition in coniferous forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 19—27.
- [73] McCrady R L, Jokela E J. Canopy dynamics, light interception, and radiation use efficiency of selected loblolly pine families. *For Sci*, 1998, 44: 64—72.
- [74] Day M, Schedlbauer J, Livingston W, *et al* Influence of seedbed light environment, and elevated night temperature on growth and carbon allocation in pitch pine (*Pinus rigida*) and jack pine (*Pinus banksiana*) seedlings. *For Ecol Manage*, 2005, 205: 59—71.
- [75] Schlesinger W H, Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 7—20.
- [76] Bowden R D, Davidson E, Savage K, *et al* Chronic nitrogen additions reduce total soil respiration and microbial respiration in temperate forest

- soils at the Harvard Forest For EcolManage, 2004, 196: 43—56.
- [77] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests Ecology, 2000, 81: 1867—1877.
- [78] Compton J E, Watrud L S, Porteous L A, *et al* Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest Forest Ecology and Management, 2004, 196: 143—158.
- [79] Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, *et al* Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon Nature, 2002, 419: 915—917.
- [80] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, *et al* Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in temperate hardwood and pine forests Forest Ecology and Management, 2004, 196: 159—171.
- [81] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, *et al* Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36: 965—971.
- [82] Gren G, Bosatta E, Magill A H. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition Oecologia, 2001, 128: 94—98.
- [83] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, *et al* Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition Ecology, 2000, 81: 2359—2365.
- [84] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter Biological Reviews, 1988, 63: 433—462.
- [85] Zogg G, Zak D R, Pregitzer K S, *et al* Microbial immobilization and the retention of anthropogenic nitrate in a northern hardwood forest Ecology, 2000, 81: 1858—1858.
- [86] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer saccharum* forest soil Soil Biology & Biochemistry, 2002, 34: 1309—1315.
- [87] Vestgarden L S. Carbon and nitrogen turnover in the early stage of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needle litter decomposition: effects of internal and external nitrogen Soil Biology & Biochemistry, 2001, 33: 465—474.
- [88] Waldrop M P, Zak D R, Sinsabaugh R L. Microbial community response to nitrogen deposition in northern forest ecosystems Soil Biology & Biochemistry, 2004, 36: 1443—1451.
- [89] Vose J M, Elliot K J, Johnson D W, *et al* Effects of elevated CO₂ and N fertilization on soil respiration from ponderosa pine (*Pinus ponderosa*) in open-top chambers Can J For Res, 1995, 25: 1243—1251.
- [90] Månsson K F, Falkengren-Grerup U. The effect of nitrogen deposition on nitrification, carbon and nitrogen mineralisation and litter C/N ratios in oak (*Quercus robur* L.) forests Forest Ecology and Management, 2003, 179: 455—467.
- [91] Berg B, Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems Environmental Review, 1997, 5: 1—25.
- [92] McDowell W H, Magill A H, Aitkenhead-Peterson J A, *et al* Effects of chronic nitrogen amendment on dissolved organic matter and inorganic nitrogen in soil solution Forest Ecology and Management, 2004, 196: 29—41.
- [93] Hagedom F, Spinnler D, Siegwolf R. Increased N deposition retards mineralization of old soil organic matter Soil Biology & Biochemistry, 2003, 35: 1683—1692.
- [94] Franklin O, Höglberg P, Ekblad A, *et al* Pine forest floor carbon accumulation in response to N and PK additions: Bomb 14C modelling and respiration studies Ecosystems, 2003, 6: 644—658.
- [95] Pregitzer K S, Zak D R, Burton A J, *et al* Chronic nitrate additions dramatically increase the export of carbon and nitrogen from northern hardwood ecosystems Biogeochemistry, 2004, 68: 179—197.
- [96] Emmett B A, Reynolds B, Silgram M, *et al* The consequences of chronic nitrogen addition on N cycling and soil water chemistry in a Sitka spruce stand, North Wales Forest Ecology and Management, 1998, 101: 165—175.
- [97] Raastad I A, Mulder J. Dissolved organic matter (DOM) in acid forest soils at Gardsjön (Sweden): natural variabilities and effects of increased input of nitrogen and of reversal of acidification Water Air Soil Pollut, 1999, 114: 199—219.
- [98] Sjöberg G, Bergkvist B, Berggren D, *et al* Long-term N addition effects on the C mineralization and DOC production in mor humus under spruce Soil Biology & Biochemistry, 2003, 35: 1035—1315.
- [99] McDowell W H, Currie W S, Aber J D, *et al* Effects of chronic nitrogen amendment on production of dissolved organic carbon and nitrogen in forest soils Water Air Soil Pollut, 1998, 105: 175—182.
- [100] Yano Y, McDowell W H, Aber J D. Biodegradable dissolved organic carbon in forest soil solution and effects of chronic nitrogen deposition Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32: 1743—1751.
- [101] Magill A H, Aber J D. Dissolved organic carbon and nitrogen relationships in forest litter as affected by nitrogen deposition Soil Biology & Biochemistry, 2000, 32: 603—613.
- [102] Spiecker H. Overview of recent growth trends in European forests Water, Air, and Soil Pollution, 1999, 116: 33—46.
- [103] Tamm C O. Nitrogen in terrestrial ecosystems: questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability. Berlin: Springer-Verlag 1991: 75—97.

- [104] Nihlg rd B. The ammonium hypothesis—an additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio*, 1985, 14: 1—8.
- [105] Hauhs M, Ulrich B. Decline of European forests. *Nature*, 1989, 339: 265.
- [106] Aber J D, Magill A, McNulty S G, *et al*. Forest biogeochemistry and primary production altered by nitrogen saturation. *Water Air Soil Pollution*, 1995, 85: 1665—1670.
- [107] McNulty S G, Aber J D, Newman S D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand. *Forest Ecology and Management*, 1996, 84: 109—121.
- [108] Magill A H, Aber J D, Currie W S, *et al*. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196: 7—28.
- [109] Magill A H, Downs M R, Nadelhoffer K J, *et al*. Forest ecosystem response to four years of chronic nitrate and sulfate additions at Bear Brooks Watershed, Maine, USA. *Forest Ecology and Management*, 1996, 84: 29—37.
- [110] Sverdrup H, Warfvinge P, Rosen K A. A model for the impact of soil solution Ca: Al ratio, soil moisture, and temperature on tree base cation uptake. *Water, Air, and Soil Pollution*, 1992, 78: 1—36.
- [111] Cronan C S, Grigal D F. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *Journal of Environmental Quality*, 1995, 24: 209—226.
- [112] Matson P A, McDowell W H, Townsend A R, *et al*. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 1999, 46: 67—83.
- [113] Asner G P, Townsend A R, Riley W J, *et al*. Physical and biogeochemical controls over terrestrial ecosystem responses to nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 2001, 54: 1—39.
- [114] Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al*. Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schin a superba*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 876—882.
- [115] Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al*. Effects of simulated nitrogen deposition on biomass production and allocation in *Schin a superba* and *Cryptocarya concinna* seedlings in subtropical China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(4): 543—549.
- [116] Fan H B, Huang Y Z. Ecophysiological mechanism underlying the impacts of nitrogen saturation in terrestrial ecosystems on plants. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(4): 395—402.
- [117] Matthews E. Nitrogenous fertilizers: global distribution of consumption and associated emissions of nitrous oxide and ammonia. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, 8: 411—439.
- [118] Andreae M O. The influence of tropical biomass burning on climate and the atmospheric environment. In: Orenland R S, ed. *Biogeochemistry of Global Change: Radiatively Active Trace Gases*. New York: Chapman and Hall, 1993. 113—150.
- [119] Huang Z L, Ding M M, Zhang Z P, *et al*. The hydrological processes and nitrogen dynamics in a monsoon evergreen broad-leaved forest of Dinghu Shan. *Acta Phytocol Sin*, 1994, 18: 194—199.
- [120] Zhou G Y, Yan J H. The influence of regional atmospheric precipitation characteristics and its element input on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21: 2002—2012.
- [121] Fan H B, Su B Q, Lin D X, *et al*. Biogeochemical cycle within ecosystem of Chinese fir plantations. Dynamics of nitrogen deposition. *Chin J Appl Environ Biol*, 2000, 6(2): 133—137.
- [122] Fan H B, Hong W. Estimation of dry deposition and canopy exchange in Chinese fir plantations. *Forest Ecology and Management*, 2001, 147: 99—107.

参考文献:

- [6] 周广胜, 王玉辉, 白莉萍, 等. 陆地生态系统与全球变化相互作用的研究进展. *气象学报*, 2004, 62(5): 692—707.
- [68] 鲁显楷, 莫江明, 彭少麟, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林林下层 3 种优势树种游离氨基酸和蛋白质对模拟氮沉降的响应. *生态学报*, 2006, 26(3): 743—753.
- [114] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对三种亚热带树苗生长和光合作用的影响. *生态学报*, 2004, 24(5): 876—882.
- [115] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对亚热带两种乔木幼苗生物量及其分配的影响. *植物生态学报*, 2005, 29(4): 543—549.
- [116] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和对植物影响的生理生态机制. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(4): 395—402.
- [119] 黄忠良, 丁明懋, 张祝平, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林的水文学过程及其氮素动态. *植物生态学报*, 1994, 18: 194—199.
- [120] 周国逸, 闫俊华. 鼎湖山区域大气降水特征和物质元素输入对森林生态系统存在和发育的影响. *生态学报*, 2001, 21: 2002—2012.
- [121] 樊后保, 苏兵强, 林德喜, 等. 杉木人工林生态系统的生物地球化学循环. 氮素沉降动态. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(2): 133—137.