

# 氮沉降对森林生物多样性的影响

鲁显楷<sup>1</sup>, 莫江明<sup>1,\*</sup>, 董少峰<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院华南植物园鼎湖山森林生态系统定位研究站, 广东肇庆 526070; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

**摘要:**从 3 个方面论述了氮沉降对森林生物多样性影响: (1) 森林植物多样性, 包括乔木层植物、林下层植物和隐花植物; (2) 土壤微生物多样性, 主要是细菌和真菌; (3) 森林动物多样性: 主要包括地下土壤动物和地上草食动物。综合来看, 氮沉降改变了物种组成, 过量氮沉降降低了生物多样性。同时, 也对氮沉降影响生物多样性的机理进行了分析。最后, 还探讨了当前在氮沉降对森林生物多样性影响的研究方面存在的问题以及今后研究的方向。

**关键词:**氮沉降; 森林生态系统; 生物多样性; 全球变化; 热带森林; 鼎湖山

**文章编号:** 1000-0933 (2008) 11-5532-17 **中图分类号:** Q948 **文献标识码:** A

## Effects of nitrogen deposition on forest biodiversity: a review

LU Xian-Kai<sup>1</sup>, MO Jiang-Ming<sup>1,\*</sup>, DONG Shao-Feng<sup>1,2</sup>

1 Dinghushan Forest Ecosystem Research Station, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Zhaoqing, Guangdong, 526070, China

2 The Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28 (11): 5532 ~ 5548

**Abstract:** Humans have altered global and regional cycles of nitrogen (N) more than any other element. Increasing N emissions to the atmosphere from accelerating industrialization and production and use of fertilizer N now make N deposition significant not only in densely populated regions of Europe and North America, but also in other parts of the world (e.g., Asia and Latin America). Increased atmospheric N deposition is known to reduce biodiversity in natural and semi-natural ecosystems. It is suggested that N deposition will be the third greatest driver of biodiversity loss at the global scale in this century, after land use and climate change. Based on published studies, we reviewed the impacts of N deposition on forest biodiversity, emphasizing three aspects: (1) plant diversity, including arborous plants, understory plants, and cryptogam plants; (2) soil microorganism diversity; (3) animal diversity, including underground soil fauna and aboveground herbivores. In general, N deposition altered species diversity, and excess N reduced species diversity, such as richness, abundance, and even loss of special species. We also identified specific mechanisms on how excess N deposition affects forest biodiversity. Finally, we summarized the current status of research on N deposition in China and in other countries, and proposed potential research activities and recommendations.

**Key Words:** nitrogen deposition; forest ecosystems; biodiversity; global change; tropical forests; Dinghushan

**基金项目:** 国家自然科学基金资助项目 (30670392, 40730102); 中国科学院知识创新工程重大方向性资助项目 (KZCX2-YW-432-2)

**收稿日期:** 2008-03-12; **修订日期:** 2008-08-06

**作者简介:** 鲁显楷 (1981 ~), 男, 广东省人, 博士, 主要从事环境生理生态学和生态系统生态学研究。E-mail: luxiankai@scbg.ac.cn

\* 通讯作者 Corresponding author E-mail: mojn@scib.ac.cn

**Foundation item:** The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670392, 40730102); Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program (No. KZCX2-YW-432-2)

**Received date:** 2008-03-12; **Accepted date:** 2008-08-06

**Biography:** LU Xian-Kai, Ph.D., mainly engaged in ecosystem and environmental ecology. E-mail: luxiankai@scbg.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

生物多样性是人类社会赖以生存和发展的基础,然而由于近代人类活动不断的加剧,生物多样性正以前所未有的速度消失<sup>[1,2]</sup>,并严重威胁到人类的生存和发展<sup>[3]</sup>。如今全球范围内的生物多样性丧失及其给生态系统功能带来的后果,已成为国际生态学界关注的热点问题之一<sup>[4~7]</sup>。生物多样性丧失的原因是多方面的,如土地利用变化<sup>[8,9]</sup>和全球气候变化<sup>[10,11]</sup>等。自20世纪以来,由于农业和工业活动的密集化,如化石燃料的燃烧、含氮肥的生产和使用,以及畜牧业迅速发展等,大气中含氮化合物(主要是NO<sub>x</sub>和NH<sub>y</sub>)含量迅速增加<sup>[12,13]</sup>。大气中氮含量的增加,反过来又会导致其在陆地和水域生态系统中较高的沉降<sup>[14~16]</sup>。据估计,在20世纪90年代初期,全球陆地生态系统活性氮沉降量高达63.5 Tg a<sup>-1</sup> (1 Tg = 10<sup>12</sup> g),为工业化革命前(1860年)的3.6倍,而且氮沉降的速度仍然在逐年上升<sup>[17]</sup>。在许多陆地生态系统进行的研究表明,氮沉降的增加对生物多样性产生了严重的威胁,特别是在高氮沉降(25 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)下<sup>[5,18~23]</sup>。如Stevens等<sup>[5]</sup>在英国氮沉降梯度的研究表明,长期氮沉降显著降低草地生态系统中植物的多样性。同时,最近的研究也表明,长期低水平的氮沉降(如10 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)也会明显降低植物多样性<sup>[24]</sup>。目前,氮沉降已成为在全球尺度上第三大(继土地利用和全球气候变化之后)生物多样性丧失的驱动因子<sup>[4]</sup>。因此,近期联合国环境规划署生物多样性委员会(UNEP National Committees of diversitas)也把氮沉降列为评估生物多样性变化的一个重要指标<sup>[25]</sup>。

森林是陆地生态系统的主体。在全球三大陆地生态系统(农田、森林、草场)中,森林占有特别重要的地位,是世界生物多样性的分布中心<sup>[26]</sup>。据统计,世界森林面积占土地面积的22%,却集中了70%以上的物种。尤其是热带森林面积虽然仅占全球面积的7%,但集中了50%以上的物种<sup>[26]</sup>。许多学者认为,人为活动导致的氮沉降增加会降低生物多样性,改变植物群落的结构,进而改变生态系统的功能<sup>[4,5,27~30]</sup>。在工业发达的欧洲和北美,高氮沉降对森林生态系统健康造成的影响(如土壤酸化、营养失衡、生产力降低、森林衰退等)已严重威胁到生物多样性<sup>[15,31~35]</sup>。在国际上,氮沉降对森林生物多样性影响的研究最早可以追溯到20世纪70年代,那时欧洲、北美的生态学家开始在温带森林开展氮沉降对森林生态系统结构和功能影响的研究,并于90年代形成了研究网络,如NIREX和EXMAN项目<sup>[36]</sup>、美国Harvard Forest森林实验<sup>[34]</sup>、the Adirondack Manipulation and Modeling Project (AMMP)项目<sup>[37]</sup>等。就研究的数量而言,关于森林植物(特别是林下层植物)多样性的研究较多,其次是微生物多样性和动物多样性。

随着工业化进程加快和农业集约化程度的提高,氮沉降愈来愈呈现出全球化的趋势,除了欧洲和北美,世界范围内的其他地区(如亚洲和拉丁美洲)氮沉降量也迅速增加<sup>[12,13]</sup>。现在全球范围内有40%的氮肥用于热带和亚热带地区<sup>[38]</sup>,到2020年将有超过60%的氮肥用于该地区<sup>[13]</sup>。同时在未来几十年内化石燃料的使用也将成倍增加<sup>[13,17]</sup>。在亚洲,从1961到2000年,人类活动产生的活性氮(Reactive nitrogen,氮沉降的来源)从14.4 Tg N a<sup>-1</sup>增加到67.7 Tg N a<sup>-1</sup>,到2030年将达到105.3 Tg<sup>[39]</sup>。事实上,我国也存在着高氮沉降问题。从目前的报道来看,大部分地区的氮沉降水平已经很高,相当一部分地区的氮沉降量已经超过20 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup><sup>[40~47]</sup>。在中国某些南方森林里,大气湿氮沉降已高达30~73 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup><sup>[48~50]</sup>。如在鼎湖山自然保护区1989~1990年度和1998~1999年的降水氮沉降分别为35.57 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和38.4 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup><sup>[41,51]</sup>。这些氮沉降量与欧洲最高的氮沉降速率相当<sup>[33,52,53]</sup>,在那里,高氮沉降已明显威胁到了植物多样性<sup>[5,24,54]</sup>。此外,随着工农业的发展,我国氮沉降量还会继续增加<sup>[39,49]</sup>。

然而,在我国有关氮沉降增加如何影响森林生物多样性的研究还没有得到应有的重视,目前仅鼎湖山森林生态系统长期氮研究项目(Dinghushan Forest Ecosystem Long-term Nitrogen Research Project, DFLNTR)进行了研究报道<sup>[55]</sup>。总的来说,我国在该方面的研究还处于启动阶段<sup>[56]</sup>,无法全面评估氮沉降对我国森林生物多样性带来的影响。为了增进人们对氮沉降如何影响生物多样性方面的认识,引起人们对氮沉降带来的环境问题和有效解决氮沉降全球化问题的重视,以及为我国开展该方面的研究和相关的管理提供参考,本文综述了氮沉降对森林生物多样性影响及其机理研究的国内外进展情况,同时也指出了在我国开展氮沉降对生物多样性影响的必要性和紧迫性。

## 1 氮沉降对植物多样性的影响

许多研究都表明,氮沉降能显著改变森林群落植物物种组成,以及降低植物群落的物种多样性,但这些影

响随群落结构和物种组成的不同而异。一般而言,林下层植物和隐花植物响应较为敏感,而乔木层植物需要较长时间才能表现出其多样性的变化。

### 1.1 林下层植物

优低多样性得的是氮沉降梯度实验 species, 在森林生态系统中,林下层植物物种多样性最高<sup>[57,58]</sup>,如具有丰富的蕨类植物、草本植物、灌木以及森林冠层植物的幼苗等,对养分流通的变化也最为敏感<sup>[20,59,60]</sup>。多数研究表明,氮沉降改变林下层物种组成。如 Strengbom 等<sup>[61]</sup>对瑞典 557 个针叶林样地调查的结果表明,即使很低的氮沉降速率也能改变林下草本层植物群落的组成。物种组成的改变主要包括两个方面:(1)氮沉降导致优势植物的衰退。如当氮沉降量超过  $6 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  时,草本层优势种杜鹃花科灌木植物黑果越桔 (*Vaccinium myrtillus*) 和红豆越桔 (*V. vitis-idaea*) 随氮沉降梯度增加而衰减(多度降低)<sup>[21,61]</sup>。在北美 Adirondack Mountains 山区阔叶林的研究表明,经过 3a 的氮处理 ( $14, 28 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ),草本层优势植物(地下芽植物) *Oxalis acetosella*, *Maianthemum canadense*, 和 *Huperzia lucidula* 的覆盖度显著降低<sup>[60]</sup>。在哈佛森林红松 (*Pinus resinosa*) 林样地,经过 7a 的氮增加实验(地面喷施  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , 施氮强度分别为  $50, 150 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 后,草本层植物的密度和生物量分别降低了 80% 和 90%<sup>[20]</sup>。Strengbom 等<sup>[62]</sup>还发现,氮沉降对林下草本层植物的影响具有长期效应:即在停止施氮 9a 后,林下层植被仍不能恢复到原先状态,氮沉降降低多样性带来的影响仍在持续,如为优势种的杜鹃科植物仍处于衰退状态。(2)氮沉降也会导致某些喜氮植物多度增加。如在黑果越桔 (*V. myrtillus*) 占优势的群落中,每年  $6 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  氮沉降速率增加了禾草状植物 *Deschampsia flexuosa* 的多度,以及多年生草本植物 *Trientalis europaea* 的密度<sup>[63,64]</sup>。此外长期氮沉降产生累积效应也会使喜氮草本植物的多度增加<sup>[62]</sup>。

物种组成改变的原因主要与物种本身的氮利用特性有关。根据达尔文的进化论,物种面临新的环境,适者生存,不适者将被淘汰。在贫氮的生境中,营养转换速率慢(低营养损失速率)的慢生型植物占优势地位;而在富氮的生境中,营养转化速率快(高营养损失速率)的速生型植物占优势地位<sup>[65,66]</sup>。速生型植物通常氮素营养转换速率快,可以循环利用更多的氮素,亦可称为喜氮植物。研究表明,氮沉降下,喜氮植物的频度和覆盖度增加<sup>[67~69]</sup>。而且大多数氮沉降试验都表明只有少数物种能成功生存下来,并且成为群落的优势种。由于氮在许多陆地生态系统中是主要的限制因子<sup>[70]</sup>,所以氮沉降将改变植物养分的可供性<sup>[71]</sup>,有利于适应高氮水平物种生存<sup>[19]</sup>,从而改变物种组成,以致减少植物多样性。除了促进喜氮植物生长,氮的输入经常也会刺激它们种子的萌发。如随着土壤溶液中硝酸根浓度的增加,种子的萌发力可以增加几个数量级<sup>[72]</sup>。其次,病虫害的增加也是植物群落物种组成变化的重要驱动因子。氮沉降改变了植物氮代谢进程(如增加叶内的氨基酸和蛋白质),降低了对环境胁迫的承受度,增加了其对病虫害的敏感性<sup>[73]</sup>。如,氮沉降增加使林下层优势灌木植物黑果越桔 (*V. myrtillus*) 的叶内游离氨基酸水平增加,增加了寄生性真菌的 (*Valdensia heterodoxa*) 的侵害和鳞翅目昆虫 (*Lepidoptera larvae*) 对幼叶的取食<sup>[21,171]</sup>。而寄生性真菌的侵害导致黑果越桔大量落叶,引起衰退,从而改变了群落物种组成<sup>[21,75]</sup>。再次,光照度的变化也会改变物种组成。对森林生态系统林下层植物而言,除了氮的供应因素,另一个影响植物生长和种间竞争的重要因子就是光<sup>[76,77]</sup>;当氮的限制性降低的时候,光的限制性就会增加。如同样在 Adirondack Mountains 山区阔叶林,经 3a 的氮处理后草本层优势种的覆盖度显著降低<sup>[60]</sup>,其原因可能是蕨类植物的覆盖度增加,使草本层光照度大为减少,从而影响其生长<sup>[174]</sup>。又如 Strengbom 等<sup>[61]</sup>发现当氮沉降导致灌木植物黑果越桔在生长季节叶片大为减少,从而使草本层光照度增加,导致更多速生植物(主要是禾本科的 *Deschampsia flexuosa*) 增生扩散<sup>[21,77]</sup>。随着冠层的衰退,光照度增加,其它物种很可能入侵<sup>[78,79]</sup>。如,在荷兰的欧石楠生态系统中进行的研究发现,氮输入导致的欧石楠冠层衰退与草本植物的入侵强烈相关<sup>[80,81]</sup>。最后,土壤酸化在影响物种丰富度方面扮演着重要作用,土壤 pH 低的地方,物种丰富度也较低<sup>[82]</sup>。不少长期的田间氮沉降试验(施加  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ) 研究也证实了这一点<sup>[83,84]</sup>。

但是,也有研究表明,氮沉降并没有明显影响到群落的组成。如 Gilliam 等<sup>[85]</sup>对美国弗吉尼亚西部的

Femow experimental forest 森林研究表明, 3a加氮试验 ( $35 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )后草本层的群落并没有明显的变化。为了进一步验证这一结论, Gilliam等<sup>[58]</sup>又从植物群落年间变化和季节性变化尺度进行另外 3a的后续研究, 其结果也支持了上述结论。Huberty等<sup>[86]</sup>在密歇根州弃耕地的研究表明氮沉降虽然促进了植物生物量的增加, 但是 7a的试验并没有改变群落组成和多样性。Gilliam等<sup>[58]</sup>把没变化可能的原因归结为: (1)当地的大气氮沉降速率较高, 施加的氮所起的作用甚微; (2)所研究的系统已达到氮饱和状态, 不再受氮限制。如氮的矿化速率和硝化速率氮处理样地与对照样地之间相差不大, 而且也远远高于氮沉降的速率, 所以施加的氮只是增加很少一部分必需元素, 对系统影响不大。

## 1.2 隐花植物

这里的隐花植物主要是指在底层的苔藓植物和附生性的地衣植物, 这些植物也是森林生态系统重要的组成部分。这些隐花植物可以有效地存留沉降的氮, 因此对空气中氮污染物的响应非常敏感<sup>[87, 88]</sup>。然而, 关于氮沉降对这些隐花植物的研究主要集中于北方森林和温带森林。研究表明, 氮沉降的增加将会改变物种组成部分, 过量的氮沉降则导致物种衰退, 从而降低生物多样性<sup>[22, 89-95]</sup>。如, 在北方森林里当氮沉降量超过  $10 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 时, 原有的优势种, 如赤茎藓 (*Pleurozium schreberi*)、波叶曲尾藓 (*Dicranum polysetum*)和塔藓 (*Hylocomium splendens*)等, 就出现衰退<sup>[89, 96]</sup>; 在属于北方森林有效组成部分的泥炭沼泽生态系统中, 许多特有的泥炭藓种类对氮沉降的增加也表现了衰退趋势<sup>[93, 97, 98]</sup>, 但是也有些物种 (如 *Sphagnum fallax*)表现出增加的趋势<sup>[99]</sup>。Mitchell等<sup>[92]</sup>对温带橡树林研究发现, 不少附生性的地衣植物 (如 *Lobaria pulmonaria*)对氮沉降非常敏感, 当氮沉降量超过  $20 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 时, 这些植物几乎消失。同样在欧石楠生态系统中, 氮沉降也给地衣和苔藓类植物带来了负面影响<sup>[100, 101]</sup>。如 Barker<sup>[100]</sup>研究发现, 7a的氮沉降 ( $7.7 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  &  $15.4 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )实验后, 地衣植物的覆盖度和多样性的显著降低。Fenn等<sup>[95]</sup>在地中海森林生态系统中研究也发现, 即使很低的氮沉降 (如  $3.1 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )也能显著改变地衣群落的物种组成, 既由对氮高度敏感的群落转化为耐氮的群落; 过量氮沉降 (如  $10.2 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )则会导致对氮敏感的物种消失。

从目前研究来看, 氮沉降产生的直接毒害作用是导致物种衰退的重要原因: 即植物叶片可以从大气中直接吸收氮氧化物, 并形成亚硝酸和硝酸; 当生成亚硝酸和硝酸超过某一阈值时, 组织便会受到伤害<sup>[102]</sup>, 而且高剂量氮处理还可能直接导致这些植物消亡<sup>[91]</sup>。其次, 过量氮沉降也将会导致游离氨基酸库的改变, 使精氨酸大量积累, 以致对植物产生毒害作用, 影响植物正常生长<sup>[103, 104]</sup>。再次, 物种的衰退程度也与其本身的阳离子交换能力大小有关, 即阳离子交换能力越强, 物种越容易衰退<sup>[105, 106]</sup>。这是因为低的交换能力意味着氮与细胞壁结合的能力有限, 从而降低氮沉降对植物的毒害作用。此外, 苔藓植物和地衣植物上部冠层郁密度的增加也可能是导致其消亡的一个主要原因<sup>[91, 100]</sup>。

## 1.3 乔木层植物

通过以上各降爱内乳清与林下层植物和隐花植物相比, 乔木层植物响应速度较慢, 短期内多样性变化不明显, 需要较长的时间才能表现其多样性的变化。到目前为止, 关于乔木层植物多样性对氮沉降响应的研究仅见于个别的野外模拟氮沉降研究, 还无法得出普遍的结论。如在美国佛蒙特州东南部的高海拔云冷杉林, 经过 6a的施氮处理 (施氮量为  $16 \sim 31 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ), 乔木层优势树种云杉 (*Picea rubens*)和冷杉 (*Abies balsam ed*)生产力降低, 死亡率显著增加, 并导致了整个森林的衰退<sup>[107]</sup>。在北美哈佛森林, 长达 15a的施氮实验后, 发现高氮样地 ( $150 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )树木生物量不再积累, 而且死亡率明显增加, 如红松 (*Pinus resinosa*)死亡率高达 56%<sup>[34]</sup>。此外在美国纽约 Millbrook区域的一个山区橡树混交林进行为期 8a的氮沉降实验也表明, 高氮沉降 ( $50 \sim 100 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )显著增加了橡树的死亡率<sup>[108]</sup>。从目前少数的研究中可发现, 氮沉降一般是通过一系列的直接或间接的、可累积的危害效应导致物种衰退、死亡, 从而降低多样性。由于此方面的研究较少, 本文主要阐述过量氮沉降危害乔木层植物的可能机理。

氮沉降危害乔木层植物的机理主要有以下几个方面: (1)过量的氮沉降使树叶的腊被、角质层和气孔受到伤害, 引起叶变色, 以及促进落叶损失。如在污染严重 (高氮沉降)的中欧地区, 森林树叶发黄现象和落叶

损失远比其他地区严重<sup>[109]</sup>。在一些模拟实验中也观察到了氮处理引起叶损失的现象<sup>[110]</sup>。落叶将不利于植物进行光合作用,从而抑制植物生长。(2)过量氮沉降危害根系生长,不利于养分的吸收。氮沉降产生能够的土壤酸化和铝毒效应<sup>[35]</sup>,将会损伤根系,减少细根生物量<sup>[111,112]</sup>。如 van Dijk 等<sup>[113]</sup>对几种针叶树种的小树进行了施氮研究,发现7个月后施氮量最高的植株的细根生物量减少了36%。相反,在N IIREX实验中,当人为减少氮沉降后,森林的细根生物量及根尖数量都增加了<sup>[114,115]</sup>。这些说明了氮沉降抑制了细根的生长。(3)氮沉降导致的营养失衡,如较高的叶氮浓度和其他元素的相对缺乏(如磷、钙、镁等),也是植物衰退、死亡的重要原因。如叶中高氮浓度和低Ca:Al比与森林衰退直接相关<sup>[116,107]</sup>。营养失衡常常会影响到植物的光合作用<sup>[117,118]</sup>,降低净光合效率、光合作用氮利用率<sup>[107,119]</sup>,增加暗呼吸速率<sup>[120]</sup>,从而降低森林活力,增加林木死亡率。Weikert等<sup>[121]</sup>发现挪威云杉针叶中Ca和Mg元素的减少将导致光合能力降低。Nakaji等<sup>[122,123]</sup>发现,生长在最高氮处理水平下的日本赤松幼苗针叶中Rubisco的浓度和活性及叶绿素含量降低与针叶中P含量的减少和Mn含量的增加明显相关,这类幼苗针叶中的N/P和Mn/Mg比值升高,这些变化抑制净光合作用速率的增加。Bauer等<sup>[117]</sup>通过实际研究并结合模型预测表明,在高氮样地,由于光饱和条件下的光合速率显著降低,施氮8a后松林的净初级生产力降低了80%。相反,在欧洲进行的氮沉降去除试验发现了树木生长量增加<sup>[124,114]</sup>。这进一步说明,氮沉降增加不利于植物生长。(4)过量氮沉降,还会降低植物的对环境胁迫的承受度,增加其对病虫害、冷冻害以及干旱等的敏感性<sup>[125,126,21]</sup>。这也是植物群落物种组成变化的重要驱动因子。如,随着NH<sub>3</sub>沉降大量增加以及气候条件恶化,科西嘉黑松(*Pinus nigra* subsp. *laricio*)的真菌感染度显著增加,从而导致其衰退<sup>[127]</sup>。总之,过量氮沉降可能会通过以上几种途径或其综合作用导致物种衰退,以致降低植物多样性。

长期的氮沉降还会影响到森林的演替进程。如同样在美国佛蒙特州东南部高海拔的云冷杉林,McNulty等<sup>[107]</sup>研究发现长期的氮沉降将促进森林的演替,即从针叶林演替到以氮循环速率快、生长迅速的阔叶树为主的森林。在此演替过程中,优势树种云杉和冷杉大量死亡,新的幼苗也得不到补充;但是阔叶树种槭树属的植物却没有明显变化,而且槭树(*Acer* spp.)和桦树(*Betula* spp.)的幼苗也大量生长并生存下来。

## 2 对土壤微生物多样性的影响

微生物几乎参与了所有的土壤生物化学过程:如有机物的分解转化、元素循环、菌根的形成以及与植物互利共生等,在生态系统正常运行中起着举足轻重的作用。而且土壤微生物的多样性也是影响陆地生态系统功能的关键因素<sup>[128]</sup>。关于氮沉降对微生物的研究主要集中在真菌(主要是菌根真菌)和细菌,对放线菌的研究较少。

### 2.1 真菌

在真菌当中,研究较多的是外生菌根真菌(ectomycorrhizal fungi, EMF)<sup>[129~132]</sup>。外生菌根真菌在吸收和传递矿物质营养与有机氮和磷中扮演着重要角色<sup>[129,133]</sup>。对外生菌根真菌,尽管不少短期研究表明氮沉降促进了种群数量增加和子实体的生产<sup>[129,134]</sup>,但是长期的氮沉降具有抑制作用<sup>[132,134~136]</sup>。大多数研究都表明,氮增加降低外生菌根真菌的数量、物种丰富度和群落组成<sup>[129,130,137,138]</sup>。在哈佛森林针叶林样地,氮处理减少了物种种类,多样性指数也显著降低<sup>[139]</sup>。如对照样地发现19个种,而施氮样地(50 kg N hm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)只发现了10个种。而且氮沉降对优势种也存在明显影响,如对照样地相对频度较高的乳菇属真菌 *Lactarius theiogalus*,在氮处理样地完全消失;同时,氮处理样地优势种丝膜菌属(*Cortinarius*)真菌的相对频度随氮处理也明显降低。又如 Carfrae 等<sup>[138]</sup>在对一个林龄只有13a的西德加云杉林(*Picea sitchensis*)的研究表明,氮沉降抑制了外生菌根真菌产生大量子实体,降低了物种多样性。有时候即使同一种真菌在不同的森林里也有不同的响应,尽管总的群落多样性指数(如丰富度)降低<sup>[131]</sup>。如乳菇属真菌 *Lactarius theiogalus*在阿拉斯加州的白云杉(*Picea glauca*)森林,氮沉降增加了其相对频度<sup>[131]</sup>。原因可能是系统氮状态的不同,或者植物种类的不同,真菌与其寄主之间的相互关系以及真菌内部之间的竞争等都可能成为对氮沉降响应的决定因子。

氮沉降对丛枝菌根真菌(Arbuscular mycorrhiza, AM)<sup>[140,141]</sup>和腐生真菌<sup>[135,142,143]</sup>的影响也有少量研究。

高氮沉降也会减少丛枝菌根真菌的丰富度和多样性,并能引起群落组成的变化<sup>[140]</sup>。但是氮沉降对腐生真菌的影响很不一致,无法得出普遍的结论。如 Röhling & Tyler<sup>[135]</sup>和 Newell等<sup>[142]</sup>发现,氮沉降增加了腐生真菌的丰富度和多样性。然而 Robinson等<sup>[144]</sup>进行了为期 5a 的氮沉降 ( $50 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , 同时施加  $50 \text{ kg P hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  和  $63 \text{ kg K hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 研究后发现,腐生真菌多样性有降低的趋势。Robinson等<sup>[143]</sup>在北极半荒漠生态系统中,2a 的氮沉降试验 ( $5 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) 并没有改变土壤腐生真菌的多样性。这些不一致性可能与研究方法不同和研究数量较少有关。

## 2.2 细菌和放线菌

氮沉降对土壤细菌的影响通常不如真菌明显,但可以显著改变真菌/细菌的比率。如 Frey等<sup>[139]</sup>在长期施氮的哈佛森林研究表明阔叶林和松林施氮样地的真菌生物量分别比对照的低 27% ~ 61% 和 42% ~ 69%, 而细菌生物量对施氮增加的响应则不如真菌的大,因此施氮明显降低真菌/细菌生物量比率。又如 Wallenstein等<sup>[145]</sup>在北美 3 个长期氮沉降样地 (Harvard Forest, MA, Mt Ascutney, VT, and Bear Brook Watershed, ME, USA) 中的 2 个样地 (Harvard Forest 和 Mt Ascutney) 发现施氮明显减少土壤微生物量,这种减少也主要表现在真菌生物量,使真菌/细菌的生物量比率随氮输入的增加而减少。Boxman等<sup>[114]</sup>在 NIREX 项目的实验样地中发现,输入的氮几乎对真菌和细菌生物量没有任何影响。这可能与施用的氮量不够有关,在短期内很难产生明显的作用。然而,薛璟花等<sup>[146]</sup>在对南亚热带森林苗圃试验地研究后发现短期内氮沉降促进了细菌数量的增加,但是对真菌数量始终表现为抑制作用。这很可能与系统的氮状态和物种对氮的需求相关。此外,有关氮沉降对放线菌的研究比较少。薛璟花等<sup>[146]</sup>研究发现,适量的施用氮肥可以提高放线菌数量,而当施氮量过大时,则可以减少放线菌数量。

综合来看,土壤微生物区系适应了长期的低氮条件,随着高氮沉降的输入和氮饱和的出现,微生物群落的结构和功能将会改变,过量的氮沉降则会降低微生物量,减少物种多样性<sup>[130, 136, 140, 147]</sup>。微生物多样性降低的原因首先与其本身的特性相关,喜氮的物种更容易生存。如在氮沉降条件下,由喜氮物种和厌氮物种共同主导的群落,将逐渐演替成以喜氮物种(随着氮水平增加受正影响或不受影响的物种)为优势种,而厌氮物种(随着氮水平增加受负影响的物种)则逐渐沦为衰退种的新的群落结构<sup>[148]</sup>。其次,氮沉降还可能通过改变氮素供应能力、产生土壤酸化以致铝毒效应来改变生物多样性。大气氮沉降增加了土壤氮的可利用性,降低了菌根真菌子实体产量、根系的拓展能力和物种丰富度<sup>[131, 138, 140, 149]</sup>。如在加利福尼亚沿海灌木丛林地,氮肥的增加减少了菌根感染的速率和生存率<sup>[140]</sup>。土壤酸化和其带来的铝毒效应可能是减少微生物活性<sup>[150]</sup>和改变微生物群落的重要原因<sup>[151]</sup>。如土壤中的铝的可溶性增加,危害植物根系和菌根的生长,并给与其共生的菌根真菌带来负面效应<sup>[152]</sup>。此外,微生物生物量和多样性还与植物丰富度显著相关。Chung等<sup>[153]</sup>发现,植物丰富度的升高将会增加微生物生物量,腐生真菌和 AM 真菌的多度也会随之增加<sup>[154, 155]</sup>。也有研究发现,从高施肥区到未施肥区的变化过程中,植物多样性增加,同时植被的变化也伴随着真菌的多度增加<sup>[156]</sup>。

## 3 对动物多样性的影响

### 3.1 地下土壤动物

这里的地下土壤动物是指在枯枝落叶层或土壤层中度过整个或大部分生命期的动物,主要活动于 0 ~ 15 cm 层位。土壤动物是森林生态系统的主要组分之一,表现出极丰富的多样性,并在生态系统功能中扮演着重要作用<sup>[157]</sup>。土壤动物群落对环境的改变能产生灵敏的反应<sup>[55]</sup>。但是,目前关于氮沉降对土壤动物的专门研究较少,仅见于欧美和我国鼎湖山,如著名的 NIREX 项目,以及 Huhta等<sup>[158]</sup>和 Xu等<sup>[55]</sup>开展的相关研究。研究的内容对大型土壤动物(主要是节肢动物,如白蚁,和环节动物,如蚯蚓)和中型土壤动物(如螨类、跳虫和弹尾目昆虫)涉足较多,对小型土壤动物(如原生动物和线虫)涉足很少。一般来说,土壤中 N 素的额外增加将给土壤动物群落带来负面影响,降低其多样性。如在欧洲氮饱和项目 (NIREX: Nitrogen Saturation Experiments Project) 研究中,Boxman等<sup>[114]</sup>在低氮沉降点发现弹尾目 (*Collembola*) 的多样性远大于高氮沉降点;氮素增加也会导致某些土壤动物数量大减,如施氮后马陆 (*Millipedes*) 密度减少了 46%<sup>[187]</sup>。在国内鼎湖

山森林生态系统长期氮研究项目 (DHSLTNR)中, Xu等<sup>[55]</sup>发现模拟氮沉降增加显著降低了成熟林土壤动物群落的多样性。然而也有研究表明,低浓度的氮沉降在一定程度上增加生物多样性<sup>[114, 159]</sup>。如徐国良等<sup>[159]</sup>对马尾松林土壤动物研究发现,为期 16个月的氮处理促进了动物群落的多样性。此外,也有个别研究发现氮沉降对森林土壤动物没有影响。如 Xu等<sup>[55]</sup>对针阔混交林的研究结果显示,氮沉降对土壤动物没明显影响。这些影响可能与生态系统的氮状态、植被组成以及施氮时间长短有关,一定限度内的 N 沉降对生物可能是有利的<sup>[53, 160, 159]</sup>。

就所研究的结果来看,过量氮沉降产生的土壤酸化和铝毒危害是减少动物多样性的主要原因<sup>[161, 114, 55]</sup>。如在美国俄亥俄河流域, Kupe man<sup>[161]</sup>对 3 块长期受不同程度酸沉降量影响的区域进行了大型土壤动物的野外调查,发现在酸沉降量最低的 Illinois 地区,大型土壤动物的总个体数、分解者和捕食者的数量都极显著高于其他两地。此外,在氮沉降过程中,由于单一营养物质高量输入,通过群落嗜好性的不同及种间竞争作用使群落趋向单一,多样性减少,但总体数量可能增加<sup>[162]</sup>。

### 3.2 地上草食动物

这里的地上草食动物是指在地上度过整个或大部分生命期,并以地上植物为生的动物。关于氮沉降对地上草食动物多样性影响的研究很少,大多数是从食物链结构变化角度去研究<sup>[19, 163-165]</sup>。氮沉降对草食动物的影响主要是通过改变植物组织质量和寄主植物的丰富度来实现。叶中以氮为底物的蛋白质和氨基酸浓度的大小,决定着对草食动物适口性的高低。叶氮浓度的高低是最能反应寄主植物品质性状<sup>[166]</sup>。在这方面对植食性昆虫的研究较多。一般来说当植物的适口性高时,就有利于昆虫的生长和繁殖,有利于维持其生物多样性;反之降低其生物多样性。不少研究证明了叶氮浓度与昆虫的生存、生长和繁殖成明显的正相关关系<sup>[166-168, 170]</sup>。如在高氮沉降地区,氮沉降增加了叶氮浓度,特别是硝酸盐的浓度,并显著导致了鳞翅类昆虫 (leafrollers and plutellids) 多度的增加<sup>[169]</sup>。但是,当植物氨基酸和次生代谢化合物 (如酚类、萜类、丹宁、和非蛋白氨基酸等) 的组成发生变化而不利于昆虫取食时,其种群数量就会降低<sup>[164]</sup>。如当氨基酸组成变化不利于蚜虫取食时,其种群数量就明显降低<sup>[170]</sup>。

此外,植物与草食动物之间相互影响、相互制约。植物组织品质的变化也可能影响昆虫爆发的频率和程度,后者又会反过来改变植物群落组分<sup>[19]</sup>。如对北方森林的研究表明,氮肥的施加增加了鳞翅目昆虫的幼虫 (*Lepidoptera* larvae) 对杜鹃科灌木植物 *V. myrtillus* 叶芽的危害程度<sup>[171]</sup>。在荷兰低地欧石楠 (*Erica carnea*) 荒原,长期高水平的大气氮沉降,增加了草食动物取食行为<sup>[81, 172]</sup>。而高的氮输入还可能通过降低植物物种丰富度,减少专食性昆虫的可用资源数量,从而减少昆虫物种多样性<sup>[173]</sup>。

### 4 氮沉降对森林生物多样性影响的机理假说

氮沉降增加改变了生物多样性,过量氮沉降降低了生物多样性。尽管上文分别讨论了森林生物多样性变化的原因,但是就目前研究的主流来看,关于多样性改变的机理假说主要有两个:(1)内在机理假说,亦是物种自身氮素利用特性决定假说,即随着氮沉降的增加,氮素转化速率快的速生型物种将取代氮素转化速率慢的慢生型物种<sup>[65, 66]</sup>,从而降低生物多样性;(2)外在机理假说:亦是氮素同质性假说,即过量的氮沉降将降低土壤氮素过程的异质化程度,随着土壤可利用氮的空间同质性的增加,物种多样性将会降低<sup>[174]</sup>。Gilliam<sup>[174]</sup>从生物地球化学和植物个体学的角度解释了氮素同质性降低物种多样性的原因,并认为氮饱和最终降低森林生物多样性。与此类似, Hapole & Timan<sup>[175]</sup>的研究也进一步验证了生境同质化降低生物多样性的假说。这两个机理假说都是针对植物多样性而言,而且都是在氮限制的生态系统中发展起来的。这两大假说可以解释在氮限制的生态系统中,氮沉降增加降低植物多样性特别是林下层植物多样性的原因。对于微生物和动物多样性而言,尽管其多样性变化的表现形式有所不同,但本质上是与上述假说相通的,也是由内因和外因共同作用而成,即氮沉降改变了环境条件,使环境趋向同质性,并作用于物种本身,适者生存,不适者将被淘汰。

如今,氮沉降条件下外来物种入侵假说也日益受到重视<sup>[176]</sup>,也是改变生物多样性的重要机理之一。外来物种通常具有“利于入侵的性状”,如 Feng等<sup>[186]</sup>首次提出在入侵地氮在入侵植物光合机构和天敌防御系



统中的分配的权衡关系可以对天敌的缺乏做出进化响应,即减少向防御系统的分配比例,增加向光合机构的分配比例,从而有利于入侵植物的生长。此外,一个生态系统的可入侵性通常与此系统的资源可利用程度密切相关<sup>[78]</sup>,而且入侵种常常在营养丰富地区出现的频率更高<sup>[177-179]</sup>。所以,氮沉降将改变原先营养资源相对贫乏的状况,为外来种的入侵创造条件,从而改变生物多样性。不过就目前的氮沉降水平,从全球角度而言,氮沉降还不是生物入侵的关键因子,因为是生物入侵的热点地区大部分都不在高氮沉降区域。然而,在洲际或区域水平上(如美国森林生态系统),也有研究发现入侵种丰富度和氮沉降水平呈正相关关系<sup>[176]</sup>。

## 5 氮沉降对森林生物多样性影响的研究方法

目前氮沉降对森林生物多样性的研究方法主要有两种:模拟氮沉降试验和氮沉降梯度试验。

(1)通过模拟氮沉降增加试验,探讨其对森林生物多样性的影响。选取一定的区域进行模拟氮沉降,其氮沉降水平应根据当地的氮沉降量而定,由低到高。定期调查森林生物多样性的变化,包括植物、动物和微生物,同时样地的无机环境(如系统氮状态、土壤酸化状况、养分供应状况)也是必不可少的一个组成部分。如 NIREX 和 EXMAN 项目<sup>[36]</sup>、美国 Harvard Forest 森林实验<sup>[34]</sup>、the Adirondack Manipulation and Modeling Project (AMMP)项目<sup>[37]</sup>,以及我国鼎湖山森林生态系统长期氮研究项目(DHSLNR)<sup>[112]</sup>等都采用了这种方法。施加氮的形式有  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ 、 $\text{NaNO}_3$ 、 $\text{NH}_4\text{Cl}$ 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  和尿素等,但以  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  为主。这种方法的优越性在于在生态系统水平上模拟氮沉降增加的情况下,长期定位观测森林生物多样性的变化,有利于预测氮沉降在多大程度上和如何影响生物多样性。不过这种方法有一定缺陷:由于系统具有氮的累积效应,过高的模拟氮沉降水平有可能低估其对生物多样性带来的影响<sup>[180,181,24]</sup>。

(2)通过氮沉降梯度试验来研究其对森林生物多样性的影响。通常的做法是沿着自然状态下大气氮沉降梯度选择研究对象,最好为同种或相似的森林类型。这些氮沉降梯度通常是由人类活动导致的。选不同氮沉降梯度下的森林生态系统进行对比研究,并进行长期观测,有利于正确评估氮沉降带来的生态学效应。这些研究在欧洲开展得比较多<sup>[61,64]</sup>。

## 6 目前研究存在的问题

### 6.1 研究的广度不够

如今生物多样性的丧失已成为全球性的问题,而且氮沉降已经严重威胁到了生物多样性<sup>[4,6]</sup>。到目前为止,关于氮沉降对生物多样性的研究,主要集中于氮限制的温带地区,特别是欧洲和北美。目前缺乏非洲、南美以及亚洲许多地区的数据,特别是热带和亚热带地区<sup>[6,11]</sup>。在热带和亚热带地区,森林生态系统通常是氮丰富的,更受磷或其他资源限制(如钙)<sup>[38]</sup>;而且由于气候的原因,热带和亚热带地区的森林生态系统远比温带森林生态系统复杂,物种多样性也较高。其森林生态系统的响应是否与温带生态系统相同,生物多样性消失速度如何,仅从目前的研究来看,仍无法得出确切的结论。

中国是世界上生物多样性最丰富的国家,也是丧失最严重的地区之一。由于氮素是生物多样性变化的重要驱动因子,而且很大一部分陆地生物多样性集中于森林,所以氮沉降对森林生物多样性的影响受到大量的关注。然而,在中国,有关氮沉降对森林生物多样性的研究刚刚起步,只有为数很少的长期研究(如鼎湖山森林生态系统长期氮研究项目),大范围内的研究远未展开。中国鼎湖山森林生态系统长期氮研究项目(DHSLNR),于2002年在鼎湖山国家级自然保护区亚热带代表性森林(马尾松林、混交林和季风常绿阔叶林)建立3个永久性氮沉降样地,率先开展了氮沉降对森林生态系统的研究。氮沉降对森林生物多样性影响的研究也得到了高度重视,目前仅报道了氮沉降对土壤动物的影响<sup>[55]</sup>,对植物多样性研究的前期工作已逐渐展开<sup>[56]</sup>,具体动态正在进一步深入研究。然而到目前为止,国内其它地方还未见氮沉降对森林生物多样性的报道。由于我国存在着高氮沉降问题,并成为仅次于欧美的第三大沉降区<sup>[112]</sup>,所以亟需了解氮沉降对我国森林生物多样性的影响以及所带来的危害。

### 6.2 研究的深度不足

(1)研究的对象具有一定的局限性:目前的研究主要集中于植物多样性的动态,对土壤微生物和动物的



研究不足。对植物的研究中,缺乏氮沉降对植物种群更新机制影响的研究,如种子库的研究;缺乏植物间化感作用与物种共存关系的研究;缺乏氮沉降对氮丰富状态森林物种多样性的研究;缺乏对外来物种入侵方面的研究。对土壤微生物的研究也仅集中于少数的几个种类,如细菌和真菌,同样也缺乏氮沉降对氮丰富状态森林物种多样性的研究。对动物的研究更为缺乏,如对地上草食动物的研究只是以植食性昆虫偏多;对地下土壤动物的研究仅集中于欧美和中国的个别地区,研究的内容以种群数量为主,对多样性变化的原因往往缺少直接的相关证据。

(2)有关多样性变化的机理假说有待于进一步论证:由于氮沉降对森林多样性的影响两大机理假说均是在氮限制的生态系统中发展起来的,那里的生物长期适应了低氮条件,对氮沉降的增加反应很敏感。然而,在氮丰富的森林里,这些假说是否也适用呢?是不是与氮限制的森林产生同样的响应?从目前的研究中我们仍然无法全面回答这些问题。

(3)土地利用历史也会影响到生物多样性的动态,但就目前的研究来看,并没有考虑到土地利用历史(或人为干扰)和氮沉降对森林生物多样性的综合影响,自然林与受干扰林是不是对氮沉降的增加产生相同的响应?这也是需要研究的科学问题。

(4)目前关于氮沉降与物种多样性交互作用对碳吸存(carbon sequestration)的影响在森林生态系统中的报道极少。生物多样性的变化,也会通过改变生物量和生产力来影响到碳吸存。一般认为,生物多样性的降低,不利于生物量的积累<sup>[182-184]</sup>。如 Hector等<sup>[183]</sup>研究发现,随着生物多样性的减少,地上生物量也会随之降低。但是,也有研究认为氮沉降增加虽然降低了物种多样性,但却增加了种群生产力<sup>[185]</sup>。总之,氮沉降降低物种多样性,影响到生态系统生产力,有可能促进碳的吸存,也有可能降低碳的吸存<sup>[18]</sup>。尽管大气CO<sub>2</sub>浓度升高对气候变化的影响仍有争议,但是在21世纪CO<sub>2</sub>倍增所带来的一系列严重的环境问题却不容忽视<sup>[189]</sup>。因此,把上述问题放到全球变化的角度来看,仍是亟待研究的课题,需进一步明晰化。

## 7 建议与展望

在氮沉降对森林生物多样性的研究中,存在着很大的复杂性和不确定性,不但随区域而异,还受生态系统氮状态和植被类型的影响。同时鉴于我国森林在生物多样性保护中的重要地位,以及日益严重的氮沉降趋势,为了更好的预测森林生物多样性变化趋势,并评估氮沉降对森林生态系统带来的威胁,以及制定合理对策进行生态系统管理,今后的开展的应该注意以下问题:

(1)模拟氮沉降试验与氮沉降梯度试验,最好同步展开,相辅相成,以充分发挥各自的优势,使实地监测和未来预测相结合,合理评估氮沉降带来的影响。鉴于热带亚热带地区生物多样性研究的不足,建议今后加强对此地区的研究。

(2)扩展研究的对象 森林微生物和动物变化动态应该继续深入研究,特别是在土壤生态系统中,如对中小型土壤动物(如线虫)以及细菌和真菌类等微生物应得到加强。土壤生态系统物种间的相互关系,以及这些物种与根系生物量和凋落物分解的相互作用需进一步明晰化。对植物群落而言,除了观测多样性动态外,还应涉及植物林下种子库的动态变化,氮沉降很可能通过影响种子库和种子成苗率来影响群落的组成。此外,植物间的化感作用很可能影响植物的生长状况和物种的定居、生长与繁殖。有条件的开展食物链系统方面的研究,以弄清不同种群间的关联程度对生物多样性的影响。

(3)完善大气氮沉降的监测指标 这些监测指标应对环境变化很敏感。测定植物体内组织的生化指标:如测定植物组织内的游离氨基酸,因为氮的过量往往伴随着氨基酸的积累。找出敏感物种:敏感种往往能较快的反映出环境条件的变化。观察植物病理特征:最近的研究表明,植物病理与植物氮状态紧密相关;增加氮供应,植物的发病几率将升高,这些特征在植被组成发生变化前就能较早的呈现出来<sup>[21,171]</sup>。总之这些指标的变化可以更好地了解氮沉降对植被将来可能发生的变化。

(4)加强对氮丰富状态的森林和不同土地利用历史的森林生物多样性的研究,以进一步论证目前流行的生物多样性变化机理假说,为预测和预防生物多样性丧失提供有力的理论和政策支持。

(5)由于生物入侵也是现代社会面临的一个严重的环境问题,即入侵代表着生物多样性将受到严重的威胁。因此,在受影响的生态系统开展氮调节的外来物种入侵机理的研究十分必需的。

(6)由于生物多样性和碳吸存都是当今研究的热点,因此随着氮沉降的全球化,关于氮沉降对生物多样性的影响以及它们的交互作用对碳吸存的影响应是今后研究的主要内容之一。

(7)建立综合的氮沉降对生物多样性影响的动态模型:为了更好预测氮沉降对生物多样性的影响,建立生态模型是必需的。生态系统对环境变化响应的观测往往只集中于一定的时期内和个别地区。而利用计算模型可以扩大时间和空间尺度,更好地预测系统对环境变化的响应,弥补实际观测的不足。氮对生态系统生物多样性影响的模型刚刚起步,而氮素的生物地球化学模型则比较成熟<sup>[188]</sup>。因此,建立模型可以充分结合氮素的生物地球化学模型和氮对生态系统生物多样性影响的模型。

#### References:

- [ 1 ] Pimm S L, Russell G J, Gittleman J L, *et al* The future of biodiversity. *Science*, 1995, 269: 347-350.
- [ 2 ] Brook B W, Bradshaw C J A Koh L P, *et al* Momentum drives the crash: mass extinction in the tropics. *Biotropica*, 2006, 38: 302-305.
- [ 3 ] Masood E Biodiversity loss ' poses grave threat to human health ' 2005. <http://www.scidex.net/News/index.cfm?fuseaction=readNews&itemid=2308&language=1>
- [ 4 ] Sala O E, Chapin I I I F S, Armesto J J, *et al* Gbbal biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, 287: 1770-1774.
- [ 5 ] Stevens C J, Dise N B, Mountford J O, *et al* Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, 2004, 303: 1876-1879.
- [ 6 ] Phoenix G K, Hicks W K, Cinderby S, *et al* Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: the need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 470-476.
- [ 7 ] Zhou Z Y, Sun J X, Huang J H, *et al* Land-use affects the relationship between species diversity and productivity at the local scale in a semi-arid steppe ecosystem. *Functional Ecology*, 2006, 20: 753-762.
- [ 8 ] Reidsma P, Tekelenburg T, van den Berg, *et al* Impacts of land-use change on biodiversity: An assessment of agricultural biodiversity in the European Union. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2006, 114, 86-102.
- [ 9 ] Lambin E F, Geist H J. *Land-Use and Land-Cover Change: Local Processes and Global Impacts (Global Change-The IGBP Series)*, Springer, 2006.
- [ 10 ] Chris D. Thomas, Alison Cameron, *et al* Letter to nature: Extinction risk from climate change. *Nature*, 2004, 427: 145-148.
- [ 11 ] Thuiller W. Biodiversity: Climate change and the ecologist. *Nature*, 2007, 448: 550-552.
- [ 12 ] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, *et al* Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological applications*, 1997, 7(3): 737-750.
- [ 13 ] Galloway J N, Aber J D, Erisman J W, *et al* The Nitrogen Cascade. *BioScience*, 2003, 53: 341-356.
- [ 14 ] Asner G P, Townsend A R, Rileym W J, *et al* Physical and biogeochemical controls over terrestrial ecosystem responses to nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 2001, 54(39): 1-39.
- [ 15 ] Matson P A, Lohse K A, Hall S J. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, 2002, 31(2): 113-119.
- [ 16 ] Galloway J N, Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, 2002, 31(2): 64-71.
- [ 17 ] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, *et al* Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70: 153-226.
- [ 18 ] Wedin D A, Tilman D. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 1996, 284: 1720-1724.
- [ 19 ] Bobbink R, Homung M, Roelofs J G M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Ecology*, 1998, 86: 717-738.
- [ 20 ] Rainey S M, Nadelhoffer K J, Silver W L, *et al* Effects of chronic nitrogen additions on understory species abundance and nutrient content in a red pine plantation. *Ecological Applications*, 1999, 9: 949-957.
- [ 21 ] Strengbom J, Nordin A, Näsholm T, *et al* Parasitic fungus mediates vegetational change in nitrogen exposed boreal forest. *Journal of Ecology*, 2002, 90: 61-67.
- [ 22 ] Nordin A, Strengbom J, Ericson L. Responses to ammonium and nitrate additions by boreal plants and their natural enemies. *Environmental Pollution*, 2006, 41: 167-174.

- [23] B áez S, Fargione J, Moore D I, *et al* Atmospheric nitrogen deposition in the northern Chihuahuan Desert: temporal trends and potential consequences. *J Arid Environ*, 2007, 68: 640-651.
- [24] Clark CM, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451: 712-715.
- [25] Secretariat of the Convention on Biological Diversity. Handbook of the Convention on Biological Diversity including its Cartagena Protocol on Biosafety, 3rd edn. SCBD, Montreal, Canada, 2005.
- [26] Wilson E O. The current state of biological diversity. In: E O Wilson ed. *Biodiversity*. Washington, D. C. : National Academy Press, 1988. 3-18.
- [27] Krupa S V. Effects of atmospheric ammonia (NH<sub>3</sub>) on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution*, 2003, 124: 179-221.
- [28] Zavaleta E S, Shaw M R, Chiariello N R, *et al* Additive effects of simulated climate changes, elevated CO<sub>2</sub>, and nitrogen deposition on grassland diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2003, 100: 7650-7654.
- [29] Schwinning S, Sala O E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141: 211-220.
- [30] Schwinning S, Starr B I, Wojcik N J, *et al* Effects of nitrogen deposition on an arid grassland in the Colorado Plateau cold desert. *Journal of Rangeland Ecology and Management*, 2005, 58: 565-574.
- [31] Dise N B, Wright R F. Nitrogen leaching from European forests in relation to nitrogen deposition. *Forest Ecology and Management*, 1995, 71: 153-161.
- [32] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, *et al* Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, 8(3): 706-733.
- [33] Aber J D, Goodale C L, Ollinger S V, *et al* Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of Northeastern forests? *Bioscience*, 2003, 53(4): 375-389.
- [34] 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.
- [35] Högberg P, Fan H, 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(3): 489-499.
- [36] Wright R F, Ramussen L. Introduction to the NIREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 1-7.
- [37] Mitchell M J, Driscoll C T, Porter J H, *et al* The Adirondack Manipulation and Modeling Project (AMMP): design and preliminary results. *For Ecol Manage*, 1994, 68: 87-100.
- [38] Matson P A, McDowell W H I, Townsend A R, *et al* The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 1999, 46: 67-83.
- [39] Zheng X, Fu C, Xu X, *et al* The Asian nitrogen cycle case study. *Ambio*, 2002, 31: 79-87.
- [40] Liu S R. Biogeochemical cycling characteristics of Dahurian Larch plantation ecosystem. *Chinese Journal of Ecology*, 1992, 11(5): 1-6.
- [41] Zhou G Y, Yan J H. The influences of regional atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21, 2002-2012.
- [42] Wang X Z, Zhu J G, Gao R, *et al* Dynamics and ecological significance of nitrogen wet-deposition in Taihu Lake region-Taking Changshu agro-ecological experiment station as an example. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(9): 1616-1620.
- [43] Xu X L, Ouyang H, Cao G G, *et al* Nitrogen deposition and carbon sequestration in alpine meadows. *Biogeochemistry*, 2004, 71: 353-369.
- [44] Chen X Y J, Mulder Y H, Wang, *et al* Atmospheric deposition, mineralization and leaching of nitrogen in subtropical forested catchments, South China. *Environmental Geochemistry and Health*, 2004, 26: 179-186.
- [45] Xiao J. Formation and damage of atmospheric wet deposition of nitrogen in Zhangzhou. *Energy & Environment*, 2005, 2: 59-61.
- [46] Zhang Y, Liu X J, Zhang F S, *et al* Spatial and temporal variation of atmospheric nitrogen deposition in North China Plain. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26: 1633-1639.
- [47] Sun B H, Hu Z Y, Lü L, *et al* The leaching solution chemistry of a broad-leaved forest red soil under simulated N deposition in Southern China. *Acta Ecologica Sinica*, 26(6): 1872-1881.
- [48] Ma X H. Effects of rainfall on the nutrient cycling in man-made forests of *Cunninghamia lanceolata* and *Pinus massoniana*. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, 9(1): 15-20.
- [49] Ren R, Mi F, Bai N. A chemometrics analysis on the data of precipitation chemistry of China. *Journal of Beijing Polytechnic University*, 2000, 26(2): 90-95.
- [50] Xu Y G, Zhou G Y, Luo T S, *et al* Soil solution chemistry and element budget in the forest ecosystem in Guangzhou. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(10): 1670-1681.
- [51] 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 Dinghushan.

- han. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(2), 194-199.
- [52] MacDonald J A, Dise N B, Matzner E, *et al* Nitrogen input together with ecosystem nitrogen enrichment predict nitrate leaching from European forests. *Global Change Biology*, 2002, 8: 1028-1033.
- [53] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K, *et al* Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited. *BioScience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [54] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, *et al* Global impacts of atmospheric nitrogen deposition on plant diversity effects of terrestrial ecosystems - synthesis, status and prospects. *Ecological Applications*, 2008.
- [55] Xu G L, Mo J M, Zhou G Y, *et al* Preliminary response of soil fauna to simulated N deposition in three typical subtropical forests. *Pedosphere*, 2006, 16(5): 596-601.
- [56] Lu X K, Mo J M, Li D J, *et al* Effects of simulated N deposition on the photosynthetic and physiologic characteristics of dominant understorey plants in Dinghushan Mountain of subtropical China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2007, 29(6): 1-9.
- [57] Gilliam F S, Roberts M R. Interactions between the herbaceous layer and overstorey canopy of eastern forests: a mechanism for linkage. In: F S Gilliam and M R Roberts, eds. *The herbaceous layer in forests of Eastern North America*. New York, NY: Oxford University Press, Inc. 2003. Chapter 8, 198-223.
- [58] Gilliam F S, Hockenberry A W, Adams M B. Effects of atmospheric nitrogen deposition on the herbaceous layer of a central Appalachian hardwood forest. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 2006, 133: 240-254.
- [59] Falkengren-Grerup, U. Effects on beech forest species of experimentally enhanced nitrogen deposition. *Flora*, 1993, 188: 85-91.
- [60] Hurd T M, Bach A R, Raynal D J. Response of understorey vegetation of Adirondack forests to nitrogen additions. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, 28: 799-807.
- [61] Strengbom J, Walheim M, Näsholm T, *et al* Regional differences in the occurrence of understorey species reflect nitrogen deposition in Swedish forests. *Ambio*, 2003, 32: 91-97.
- [62] Strengbom J, Nordin A, Näsholm T, *et al* Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. *Functional Ecology*, 2001, 15: 451-457.
- [63] Kellner O, Redbo-Torstensson P. Effects of elevated nitrogen deposition on the field-layer vegetation in coniferous forests. *Ecol Bull*, 1995, 44: 227-237.
- [64] Nordin A, Strengbom J, Witzell J, *et al* Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: implications for the critical load. *Ambio*, 2005, 34: 20-24.
- [65] Aerts R, van der Peijl M J. A simple model to explain the dominance of low ~productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, 1993, 66: 144-147.
- [66] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revised: a reevaluation of processes and patterns. *Advances in ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [67] Falkengren-Grerup U, Eriksson H. Changes in soil, vegetation and forest yield between 1947 and 1988 in beech and oak sites of southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 1990, 38: 37-53.
- [68] Rosén K, Gundersen P, Tegnhammar L, *et al* Nitrogen enrichment of Nordic forest ecosystems - the concept of critical loads. *Ambio*, 1992, 21: 364-368.
- [69] Thimonier A, Dupouey J L, Bost F, *et al* Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytol*, 1994, 126, 533-539.
- [70] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13: 87-115.
- [71] Olde Venterink H, Pieterse N M, Belgers J D M, *et al* N, P and K budgets along nutrient availability and productivity gradients in wetlands. *Ecol Appl*, 2002, 12: 1010-1026.
- [72] Vincent E M, Roberts E H. The interaction of light, nitrate and alternating temperature in promoting the germination of dormant seeds of common weed species. *Seed Sci Technol*, 1977, 5, 659-70.
- [73] Brunsting A M H, Heil G W. The role of nutrients in the interactions between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands. *Oikos*, 1985, 44: 23-26.
- [74] Strengbom J, Witzell J, Nordin A, *et al* Do multitrophic interactions override N fertilization effects on Operopthera larvae? *Oecologia*, 2005, 143: 241-250.
- [75] Strengbom J, Englund G & Ericson L. Experimental scale and precipitation modify effects of nitrogen addition on a plant pathogen. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 227-233.
- [76] Coomes D A, Grubb P J. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs*

- ographs, 2000, 70: 171-207.
- [77] Strebom J, Näsholm T, Ericson L. Light, not nitrogen, limits growth of the grass *Deschampsia flexuosa* in boreal forests. *Canadian Journal of Botany*, 2004, 82: 430-435.
- [78] Davis M A, Grime J P, Thompson K. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *J Ecol*, 2000, 88: 528-534.
- [79] Kühn I, Klotz S. From Ecosystem invasibility to local, regional and global patterns of invasive species. In Nentwig, W. (ed.), *Biological invasions*. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007, 193: 181-196.
- [80] Heil G W, Buggink M. Competition for nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Oecologia*, 1987, 73: 105-108.
- [81] Prins A H, Berdowski J J M, Latuhihin M J. Effect of  $\text{NH}_4^+$  fertilization on the maintenance of a *Calluna vulgaris* vegetation. *Acta Botanica Neerlandica*, 1991, 40: 269-279.
- [82] Stevens C J, Dise N B, Gowing D J G, Mountford J O. Loss of forb diversity in relation to nitrogen deposition in the UK: regional trends and potential controls. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1823-1833.
- [83] Morecroft M D, Sellers E K, Lee J A. An experimental investigation into the effects of atmospheric deposition on two semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 475-483.
- [84] Carroll J A, Capom S J M, Johnson D, et al. The interactions between plant growth, vegetation structure and soil processes in semi-natural acidic and calcareous grasslands receiving long-term inputs of simulated pollutant nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 2003, 121, 363-376.
- [85] Gilliam F S, Turrill N L, Aulick S D, et al. Herbaceous layer and soil response to experimental acidification in a central Appalachian hardwood forest. *Journal of Environmental Quality*, 1994, 23: 835-844.
- [86] Huberty L E, Gross K L, Miller C J. Effects of nitrogen addition on successional dynamics and species diversity in Michigan old fields. *J. Ecol*, 1998, 86: 794-803.
- [87] Press M C, Woodin S J, Lee J A. The potential importance of an increased atmospheric nitrogen supply to the growth of ombrotrophic *Sphagnum* species. *New Phytologist*, 1986, 103: 45-55.
- [88] Turetsky M R. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. *Bryologist*, 2003, 106: 395-409.
- [89] Mäkipää R. Sensitivity of forest floor mosses in boreal forest to nitrogen and sulphur deposition. *Water Air and Soil Pollution*, 1995, 85: 1239-1244.
- [90] van Dobben H F, ter Braak C J F, Dirkse G M. Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology and Management*, 1999, 114 (1): 83-95.
- [91] Carroll J A, Capom S J M, Crawley L, et al. The effect of increased deposition of atmospheric nitrogen on *Calluna vulgaris* in upland Britain. *New Phytologist*, 1999, 141 (3): 423-431.
- [92] Mitchell R J, Truscott A M, Leith I D, Tang Y S, van Dijk N, Smith R I & Sutton M A. 2003. Impact of atmospheric nitrogen deposition on epiphytes in Atlantic oakwoods. *Environmental Documentation No. 164 Air Empirical Critical Loads for Nitrogen*. Expert Workshop Beme, 11-13 November 2002. Proceedings 265-271. eds B Achemann and R Bobbink.
- [93] Gunnarsson U G, Granberg M, Nilsson 2004. Growth, production and interspecific competition in *Sphagnum*: effects of temperature, nitrogen and sulphur treatments on a boreal mire. *New Phytologist*, 2004, 163: 349-359.
- [94] Forsum Å, Dahman L, Näsholm T, et al. Nitrogen utilization by *Hylocomium splendens* in a boreal forest fertilization experiment. *Functional Ecology*, 2006, 20: 421-426.
- [95] Fenn M E, S Jovan, Yuan F, et al. Empirical and simulated critical loads for nitrogen deposition in California mixed conifer forests. *Environmental Pollution*, 2008.
- [96] Mäkipää R, Heikkinen J. Large-scale changes in abundance of terricolous bryophytes and macrolichens in Finland. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14: 497-508.
- [97] Gunnarsson U H, Rydin H. Nitrogen fertilization reduces *Sphagnum* production in bog communities. *New Phytologist*, 2000, 147: 527-537.
- [98] Wiedemann M M A, Nordin U, Gunnarsson, et al. Global change shifts vegetation and plant-parasite interactions in a boreal mire. *Ecology*, 2007, 88: 454-464.
- [99] Gunnarsson U, Flodin L Å. Vegetation shifts towards wetter site conditions on oceanic ombrotrophic bogs in southwestern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 2007, 18: 595-604.
- [100] Barker C G. The impact of management on heathland response to increased nitrogen deposition. PhD Thesis, University of London, 2001.
- [101] Britton A J, Fisher J M. Interactive effects of nitrogen deposition, fire, grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44: 125-135.
- [102] LeBlanc F, Rao D N. Effects of air pollutants on lichens and bryophytes. In: J. B. Mudd and T. T. Kozłowski, eds. *Responses of Plants to Air*

- Pollutants New York: Academic Press, 1975. 237-72.
- [103] Näsholm T, Nohrstedt H-O, Kåren O, *et al* Effects of nitrogen deposition on forest ecosystems Swedish Environmental Protection Agency Report, 2000, 5067: 53-75.
- [104] Pitcaim C E R, Fowler D, Leith I D, *et al* Bioindicators of enhanced nitrogen deposition. *Environ Pollut*, 2003, 136: 353-361.
- [105] Gaio-Oliveira G, Branquinho C, Miguéis C, *et al* The concentration of nitrogen in nitrophilous and non-nitrophilous lichen species. *Symbiosis*, 2001, 31: 187-199.
- [106] Frati L, Santoni S, Nicolardi V, *et al* Lichen biomonitoring of ammonia emission and nitrogen deposition around a pig stockfarm. *Environmental Pollution*, 2007, 146(2): 311-316.
- [107] McNulty S G, Aber J D, Newman S D. Nitrogen saturation in a high elevation New England spruce-fir stand. *For Ecol Manage*, 1996, 84: 109-121.
- [108] Wallace Z P, Lovett G M, Hart J E, *et al* Effects of nitrogen saturation on tree growth and death in a mixed-oak forest. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243: 210-218.
- [109] de Vries W, Vel E, Reinds G J, *et al* Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe. 1. Objectives, set-up and evaluation strategy. *Forest Ecology and Management*, 2003, 174(1-3): 77-95.
- [110] Schaberg P G, Perkins T D and McNulty S G Effects of chronic low-level N additions on foliar elemental concentrations, morphology, and gas exchange of mature montane red spruce. *Can J Res*, 1997, 27: 1622-1629.
- [111] Hallbäck L, Zhang L. Effects of experimental acidification, nitrogen addition and liming on ground vegetation in a mature stand of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in SE Sweden. *Forest Ecology and Management*, 1998, 108: 201-213.
- [112] Mo J M, Zhang W, Zhu W X, *et al* Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 2008, 14: 403-412.
- [113] van Dijk H F, de Louw M H, Roelofs J G, *et al* Impact of artificial, ammonium-enriched rainwater on soils and young coniferous trees in a greenhouse. Part 1. *Environ Pollut*, 1990, 63(1): 41-59.
- [114] Boxman A W, Blanck K, Brandrud T E, *et al* Vegetation and soil biota response to experimentally changed nitrogen inputs in coniferous forest ecosystems of the NIREX project. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 65-79.
- [115] Persson H, Ahlström K, Clemensson-Lindell A. Nitrogen addition and removal at Gårdsjön -effects on fine-root growth and fine-root chemistry. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 199-205.
- [116] Cronan C S, Grigal D F. Use of calcium/aluminum ratios as indicators of stress in forest ecosystems. *J. Environ. Qual*, 1995, 24: 209-226.
- [117] 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.
- [118] Li D J, Mo J M, Fang Y T, *et al* Effects of simulated nitrogen deposition on growth and photosynthesis of *Schinus molle*, *Castanopsis chinensis* and *Cryptocarya concinna* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 876-882.
- [119] Schulze E D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science*, 1989, 244: 776-783.
- [120] McLaughlin S B, Anderson C P, Hanson P J, *et al* Increased dark respiration and calcium deficiency of red spruce in relation to acidic deposition at high-elevation southern Appalachian Mountain sites. *Can. J. For. Res*, 1991, 21: 1234-1244.
- [121] 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.
- [122] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, *et al* Effects of High-Nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora densiflora* seedlings. *Trees*, 2001, 15: 453-461.
- [123] Nakaji T, Takenaga S, Kurohama M, *et al* Photosynthetic response of *Pinus densiflora* seedlings to high-nitrogen load. *Environ Sci*, 2002, 9: 269-282.
- [124] Beier C, Blanck K, Bredemeier M, *et al* Field-scale 'clean' rain treatments to two Norway spruce stands within the EXMAN project-effects on soil solution chemistry, foliar nutrition and tree growth. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101: 111-124.
- [125] DeHayes D H. Winter injury and developmental cold tolerance of red spruce. In: C. Eagar and M. B. Adams Editors. *The Ecology and Decline of Red Spruce in the Eastern United States*. New York, NY, USA: Springer-Verlag, 1992.
- [126] McLaughlin S B, Kohut R J. The effects of atmospheric deposition and ozone on carbon allocation and associated physiological processes in red spruce. In: C. Eagar and M. B. Adams Editors. *The Ecology and Decline of Red Spruce in the Eastern United States*. New York, NY, USA: Springer-Verlag, 1992.
- [127] De Kan M, Versteegen C M, Van den Burg J, *et al* Effects of fertilization with ammonium sulphate and potassium sulphate on the development of

- Sphaeropsis sapinea* in Corsican pine, Neth J. Plant Pathol, 1991, 97: 265-274.
- [128] Copley J. Ecology goes underground Nature, 2000, 406: 452-454.
- [129] Wallenda T, Kottke I Nitrogen deposition and ectomycorrhizas New Phytologist, 1998, 139: 169-187.
- [130] Lilleskov E A, Fahey T J, Lovett G M. Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient Ecological Applications, 2001, 11: 397-410.
- [131] Lilleskov E A, Fahey T J, Horton T R, *et al* Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska Ecology, 2002, 83: 104-115.
- [132] Peter M, Ayer F, Egli S Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macrofungi sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition New Phytol, 2001, 149: 311-325.
- [133] Read D J, Lewis D H, Fitter A H, *et al* Mycorrhizas in Ecosystems Wallingford Oxon: CAB International, 1992.
- [134] Brandrud T E The effects of experimental nitrogen addition on the ectomycorrhizal fungus flora in an oligotrophic spruce forest at Gardsjön Sweden For Ecol Manage, 1995, 71: 111-122.
- [135] Rühling A, Tyler G Effects of simulated nitrogen deposition to the forest floor on the macrofungal flora of a beech forest Ambio, 1991, 20: 261~263.
- [136] Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud T E Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish Picea abies forest subjected to experimental N addition: above- and below-ground views For Ecol Manage, 2000, 132: 143-156.
- [137] Taylor A F S, Marin F, Read D J. Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway Spruce and Beech along North-South transects in Europe In: Schulze, E D. ed Carbon and Nitrogen Cycling in European Forest Ecosystems Ecological Studies, 142. Berlin: Springer-Verlag, 2000, 343-365.
- [138] Carfrae J A, Skene K R, Sheppard L J, *et al* Effects of nitrogen with and without acidified sulphur on an ectomycorrhizal community in a Sitka spruce (*Picea sitchensis* Bong Carr) forest Environmental Pollution, 2006, 141 (1): 131-138.
- [139] 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.
- [140] Egerton-Warburton L M, Allen E B. Shifts in arbuscular mycorrhizal communities along an anthropogenic nitrogen deposition gradient Ecological Applications, 2000, 10: 484-496.
- [141] Treseder K K, Allen M F. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO<sub>2</sub> and nitrogen deposition New Phytologist, 2000, 147, 189-200.
- [142] Newell S Y, Arsuffi T L, Palm L A. Misting and nitrogen fertilisation of shoots of a saltmarsh grass: effects upon fungal decay of leaf blades Oecologia, 1996, 108: 495-502.
- [143] Robinson C H, Saunders P W, Madan N J, *et al* Does nitrogen deposition affect soil microfungi diversity and soil N and P dynamics in a high Arctic ecosystem? Global Change Biology, 2004, 10(7): 1065-1079.
- [144] Robinson C H, Fisher P J, Sutton B C. Fungal biodiversity in dead leaves of fertilized plants of *Dryas octopetala* from a high Arctic site Mycological Research, 1998, 102: 573-576.
- [145] Wallenstein M D, Schlesinger W H, Rhee S K, Zhou J. Effects of nitrogen fertilization on soil microbial communities Geophysical Research Abstracts European Geophysical Society, 2003, 5: 13087.
- [146] Xue J H, Mo J M, Li J, *et al* The short-term Response of Soil Microorganism Number to Simulated Nitrogen Deposition Guihaia, 2007, 27(2): 174-179.
- [147] 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 and Biochemistry, 2004, 36: 965-971.
- [148] Xue J H, Mo J M, Li J, *et al* Effects of nitrogen deposition on ectomycorrhizal fungi Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(8): 1785-1792.
- [149] Dighton J, Tuininga A R, Gray D M, *et al* Impacts of atmospheric deposition on New Jersey pine barrens forest soils and communities of ectomycorrhizae Forest Ecology and Management, 2004, 201: 131-144.
- [150] Aerts R C, de Caluwe H. Nitrogen deposition effects on carbon dioxide and methane emissions from temperate peatland soils Oikos, 1999, 84: 44-54.
- [151] Wallander H. A new hypothesis to explain allocation of dry matter between mycorrhizal fungi and pine seedlings in relation to nutrient supply Plant and Soil, 1995, 169: 243-248.
- [152] Tomlinson G H. A possible mechanism relating increased soil temperature to forest decline Water Air Soil Pollut, 1993, 66: 365-380.
- [153] Chung H, Zak D R, Reich P B, *et al* Plant species richness, elevated CO<sub>2</sub>, and atmospheric nitrogen deposition alter soil microbial community composition and function Global Change Biology, 2007, 13, 980-989.



- [154] Smith R S, Shiel R S, Bardgett R D, *et al* Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of a meadow grassland *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40: 51-64.
- [155] Zak D R, Holmes W E, White D C, *et al* Plant diversity, microbial communities, and ecosystem function: are there any links? *Ecology*, 2003, 84, 2042-2050.
- [156] Bardgett R D, Lovell R D, Hobbs P J, *et al* Seasonal changes in soil microbial communities along a fertility gradient of temperate grasslands *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, 31: 1021-1030.
- [157] Böhler M. Soil: an extreme habitat for microorganisms? *Pedosphere*, 2004, 14 (2): 137-144.
- [158] Huhta V, Setälä H, Hämäläinen J. Leaching of N and C from birch leaf litter and raw humus with special emphasis on the influence of soil fauna, *Soil Biol Biochem*, 1988, 20: 875-878.
- [159] Xu G L, Zhou X Y, Zhou G Y, *et al* Responses of Aboveground Soil Fauna Community to Simulated N Deposition Addition in Forest Ecosystems *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2005, 44: 213-221.
- [160] Magill A, Aber J, Bemtson G, McDowell W, Nadelhoffer K, Melillo J, Steudler P. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests *Ecosystems*, 2000, 3, 238-253.
- [161] Kuperman R G Relationships between soil properties and community structure of soil macroinvertebrates in oak-hickory forests along an acidic deposition gradient *Applied Soil Ecology*, 1996, 4: 125-137.
- [162] Xu G L, Mo J M, Zhou G Y, *et al* Relationship of soil fauna and N cycling and its response to N deposition. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (11): 2453-2463.
- [163] Turkington R, John E, Watson S, *et al* The effects of fertilization and herbivory on the herbaceous vegetation of the boreal forest in north-western Canada: a 10-year study. *Journal of Ecology*, 2002, 90: 325-337.
- [164] Throp H L, Lerdau M T Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes *Ecosystems*, 2004, 7: 109-133.
- [165] Wise M J, Abrahamson W G Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 2005, 109: 417-428.
- [166] Mattson W J. Herbivory in relation to plant nitrogen content *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 119-161.
- [167] Scriber J M, Slansky F Jr The nutritional ecology of immature insects *Annual Review in Entomology*, 1981, 26: 183-211.
- [168] White T C S The inadequate environment Nitrogen and the abundance of animals Berlin Heidelberg -New York: Springer, 1993.
- [169] Eatough Jones M, Paine T D, Fenn M E. The effect of nitrogen additions on oak foliage and herbivore communities at sites with high and low atmospheric pollution. *Environ Pollut*, 2008 151 (3): 434-42.
- [170] Ponder K L, Pritchard J, Harrington R, *et al* Difficulties in location and acceptance of phloem sap combined with reduced concentration of phloem amino acids explain lowered performance of the aphid *Rhopalosiphum padi* on nitrogen deficient barley (*Hordeum vulgare*) seedlings *Entomol Exp Appl*, 2000, 97: 203-210.
- [171] Nordin A, Näsholm T, Ericson L. Effects of simulated N deposition on understory vegetation of a boreal coniferous forest *Functional Ecology*, 1998, 12: 691-699.
- [172] Berdowski J J M, Zeilinga R. Transition from heathland to grassland: damaging effects of the heather beetle. *Journal of Ecology*, 1987, 75: 159-175.
- [173] Haddad N M, Haarstad J, Tilman D. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities *Oecologia*, 2000, 124: 73-84.
- [174] Gilliam F S Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition *Journal of Ecology*, 2006, 94 (6): 1176-1191.
- [175] Hapole W S, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 2007, 446: 791-793.
- [176] Scherer-Lorenzen M, Olde Venterink H, Buschmann H. Nitrogen Enrichment and Plant Invasions: the Importance of Nitrogen-Fixing Plants and Anthropogenic Eutrophication. In: W. Nentwig ed *Biological Invasions Ecological Studies*, Vol 193. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2007, 163-180.
- [177] Burke M J W, Grime J P. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 1996, 77: 776-790.
- [178] Gross K L, Mittelbach G G, Reynolds H L. Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance. *Ecology*, 2005, 86: 476-486.
- [179] Scherer-Lorenzen M, Elend A, Nölert S, *et al* Plant invasions in Germany: general aspects and impact of nitrogen deposition. In: Mooney H A, Hobbs R J eds *Invasive species in a changing world* Washington, D C: Island Press, 2000, 351-368.
- [180] White C S, Moore D I, Craig J A. Regional-scale drought increases potential soil fertility in semiarid grasslands *Biology and Fertility of Soils*, 2004, 40, 73-78.

- [181] B $\acute{a}$ ez S, Fargione J, Moore D I, *et al* Atmospheric nitrogen deposition in the northern Chihuahuan Desert: temporal trends and potential consequences. *Journal of Arid Environments*, 2007, 68: 640-651.
- [182] Tilman D, Knops J, Wedin D, *et al* The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300-1302.
- [183] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, *et al* Plant diversity and productivity experiments in European grassland. *Science*, 1999, 286: 1123-1127.
- [184] Tilman D, Reich P B, Knops J, *et al* Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, 294: 843-845.
- [185] Suding K N, Collins S L, Gough L, *et al* Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2005, 102: 4387-4392.
- [186] Feng Y L, Auge H, Ebeling S K. Invasive *Buddleja davidii* allocates more nitrogen to its photosynthetic machinery than five native woody species. *Oecologia*, 2007, 153: 501-510.
- [187] Seehuus S, Schaefer M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources. *Ecology*, 1998, 79: 1573-1585.
- [188] US Dept of Energy, "Carbon Sequestration Research and Development", Report # DOE/SC/FE-1 (1999). [ [http://www.fossil.energy.gov/programs/sequestration/publications/1999\\_rdreport/](http://www.fossil.energy.gov/programs/sequestration/publications/1999_rdreport/) ]

#### 参考文献:

- [40] 刘世荣. 兴安落叶松人工林生态系统营养元素生物地球化学循环特征. *生态学杂志*, 1992, 11(5): 1~6.
- [41] 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(12): 2002~2012.
- [42] 王小治, 朱建国, 高人, 等. 太湖地区氮素湿沉降动态及生态学意义: 以常熟生态站为例. *应用生态学报*, 2004, 15(9): 1616~1620.
- [45] 肖健. 漳州市氮素湿降水量异常的形成及危害. *能源与环境*, 2005, 2: 59~61.
- [46] 张颖, 刘学军, 张福锁, 巨晓棠, 邹国元, 胡克林. 华北平原大气氮素沉降的时空变异. *生态学报*, 2006, 26: 1633~1639.
- [47] 孙本华, 胡正义, 吕家珑, 等. 大气氮沉降对阔叶林红壤淋溶水化学模拟研究. *生态学报*, 2006, 26(6): 1872~1881.
- [48] 马雪华. 在杉木林和马尾松林中雨水的养分淋溶作用. *生态学报*, 1989, 9(1): 15~20.
- [49] 任仁, 米丰杰, 白乃彬. 中国降水化学数据的化学计量学分析. *北京工业大学学报*, 2000, 26(2): 90~95.
- [50] 徐义刚, 周光益, 骆士寿, 等. 广州市森林土壤水化学和元素收支平衡研究. *生态学报*, 2001, 21(10): 1670~1681.
- [51] 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(2): 194~199.
- [56] 鲁显楷, 莫江明, 李德军, 等. 鼎湖山季风常绿阔叶林林下层主要植物光合生理特性对氮沉降的响应. *北京林业大学学报*, 2007, 29(6): 1~9.
- [118] 李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 模拟氮沉降对南亚热带树苗生长和光合作用的影响. *生态学报*, 2004, 24(5): 876~882.
- [146] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 李德军. 土壤微生物数量对模拟氮沉降增加的早期响应. *广西植物*, 2007, 27(2): 174~179.
- [148] 薛璟花, 莫江明, 李炯, 方运霆, 李德军. 氮沉降对外生菌根真菌的影响. *生态学报*, 2004, 24(8): 1785~1792.
- [159] 徐国良, 周小勇, 周国逸, 莫江明. N沉降增加对森林生态系统地表土壤动物群落的影响. *中山大学学报(自然科学版)*, 2005, 44(增刊): 213~221.
- [162] 徐国良, 莫江明, 周国逸, 等. 土壤动物与N素循环及对N沉降的响应. *生态学报*, 2003, 23(11): 2453~2463.