

氮沉降对森林植物的影响

李德军¹, 莫江明^{1*}, 方运霆¹, 彭少麟¹, Per Gundersen²

(1 中国科学院华南植物研究所, 广东肇庆鼎湖山树木园 526070; 2 Danish Forest and Landscape Research Institute, Hoersholm Kongevej 11, DK-2970 Hoersholm, Denmark)

摘要: 综述了氮沉降对森林植物的影响。氮沉降对森林植物的影响主要表现在以下 6 个方面: (1) 在一定范围内的氮沉降有利于植物的光合作用, 但过量后则会引起植物的光合速率下降; (2) 当植物生长受氮限制时, 在一定程度上的氮沉降增加植物生产力, 但当氮过量后, 氮沉降则使植物的生产力下降; (3) 过量的氮沉降导致植物体各种营养元素含量的比例失衡; (4) 氮沉降会改变植物的形态结构, 集中表现为根/冠比减小; (5) 氮沉降会增加植物对天然胁迫如干旱、病虫害和风的敏感性, 减少其抵御能力; (6) 氮沉降会改变植物组成和降低森林植物的多样性。

关键词: 氮沉降; 森林植物; 影响

Impact of nitrogen deposition on forest plants

LI De-Jun¹, MO Jiang-Ming^{1*}, FANG Yun-Ting¹, PENG Shao-Lin¹, Per Gundersen²

(1 South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Dinghu, Zhaoqing, Guangdong 526070; 2 Danish Forest and Landscape Research Institute, Hoersholm Kongevej 11, DK-2970 Hoersholm, Denmark). Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1891~1900

Abstract Human activities such as combustion of fossil fuels, intensive agriculture and stockbreeding, have significantly altered the global nitrogen cycle in the last several decades, increasing the concentrations of nitrogenous compounds in the atmosphere and rising the consequent N deposition to the global surface by several folds

As N is usually a limiting nutrient in most terrestrial ecosystems, additional N inputs to forest ecosystems may influence the growth, functioning and dynamics of those receiving forests. Based on available scientific evidence, we reviewed the impacts of N deposition on forest plants. The potential impacts were related to the following six aspects:

(1) N deposition to some degree promotes photosynthetic rate, which is significantly correlated with leaf N concentration, as N deposition increases the leaf N concentration. However, when N deposition exceeds the nutritional demands of plants, it would reduce net photosynthesis by decreasing the concentra-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30270283); 中国科学院知识创新工程领域前沿资助项目; 中国科学院华南植物研究所所长基金资助项目; 广东省自然科学基金资助项目(021524)

收稿日期: 2003-04-28; **修订日期:** 2003-08-28

作者简介: 李德军(1978~), 男, 湖南省桂阳县人, 硕士研究生, 从事森林生态系统 C、N 循环及其与全球变化的关系研究。

* 通信作者 Author for correspondence, E-mail: mojm@scib.ac.cn

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30270283), Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program, Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS, and Provincial Natural Science Foundation of Guangdong

Received date: 2003-08-28; **Accepted date:** 2003-08-28

Biography: LI De-Jun, Master candidate. Interested in C, N cycle in forest ecosystems and their relations with global changes

tions of chlorophyll and Rubisco and activity of Rubisco in the leaves

(2) As N deposition increases the availability of N in soils, it would increase the productivity of plants at least in the short term. However, excess N inputs would lead to a reduction of productivity of plants

(3) Excess N deposition lead to an increasing leaching loss of cations as counterbalancing ions of leached nitrate, resulting in reduced amounts of exchangeable cations in forest soil. Moreover, soil acidification promoted by N deposition increases the mobilization of toxic Al^{3+} . These combined with disproportionately high N concentration in soil lead to nutritional imbalance in plants

(4) N deposition is likely to cause a morphological change of plants, especially on the shoot/root ratios, because N deposition tends to promote growth of aboveground plants and inhibit root growth

(5) The susceptibility of plants to secondary stress factors such as frost, drought and fungal pathogens or insect pests, is increased by high N loading

(6) N deposition changes species composition and decrease plant diversity in forest ecosystems

Key words: nitrogen deposition; forest plants; effects of excess N

文章编号: 1000-0933(2003)09-1891-10 中图分类号: Q 948 文献标识码: A

大气成分变化中除了 CO_2 浓度升高外, 另一个新近出现而又令人担忧的是大气中含氮物质浓度迅速增加, 其来源和分布正在迅速地扩展到全球范围, 并不断向陆地和水生生态系统沉降^[1-3]。这是由于, 近几十年来矿物燃料燃烧、含氮化肥的生产和使用及畜牧业等人类活动向大气中排放的含氮化合物激增并引起大气氮沉降也成比例增加^[4]。据估计, 全球每年沉降到各类生物群系的活性氮达 $43.47 \text{ Tg N} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[4], 沉降到海洋表面的活性氮达 $27 \text{ Tg N} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[5]。氮沉降的增加, 目前已造成了一些地区河口、海口和江湖等水域氮富集和陆地生态系统氮饱和, 并引起了科学家和公众的广泛关注。国外一些生态学家已开展了一些关于氮沉降对森林生态系统结构和功能影响的研究^[6-8], 并认为过量的氮沉降是森林衰退的主要原因之一^[9]。

国际上, 关于氮沉降对森林结构和功能影响的研究开始于 20 世纪 80 年代初, 这些研究仅集中在欧洲、北美而且研究点较分散。到 90 年代发展为定位研究, 并逐渐形成研究网络, 研究内容也不断拓宽。例如, 在欧洲, NITREX (Nitrogen Saturation Experiments) 研究项目涉及到 7 个国家 8 个研究站点的 10 个试验研究, EXMAN (Experimental Manipulation of Forest Ecosystems in Europe) 项目也涉及到 4 个国家 6 个研究站点^[10]。在美国, Harvard forest 模拟氮沉降(外加氮)试验已有 10 多年的历史^[8]。目前, 美国还建立了全国范围的 NADP/N TN (National Acid Deposition Program/National Trends Network) 和 CA STNet (the U. S. Environmental Protection Agency Clean Air Status and Trends Network) 网络, 进行全国 200 个站点湿沉降和 60 个站点干沉降的监测工作^[11]。

事实上, 我国一些地区也存在着高氮沉降问题。如地处经济发达的珠江三角洲北缘的鼎湖山自然保护区 1989~1990 年度和 1998~1999 年度的降水氮沉降量为 35.57 和 $38.4 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[13, 14], 而地处西南偏远边陲的西双版纳热带季雨林降水氮沉降量仅为 $8.89 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[12]。一般认为, 当无机氮沉降在一定范围内, 大部分被保留在生态系统中, $25 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 是一个临界点, 超过该值时, 造成过饱和。也有实验证明 N 沉降在 $10 \sim 25 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的范围内, 被研究的森林生态系统的 N 输出将作出强烈的反应^[15]。以上谈及的我国有些地区森林氮沉降量是临界点的两倍多, 如此之高的氮沉降量势必会影响森林生态系统功能的正常发挥。况且, 随着我国社会经济、工农业的进一步发展, 氮沉降量可能还会继续升高^[5]。同时, 由于气候和水分供应的极大差异会导致经济发展的不平衡, 氮沉降的分布状况、增加的速度及其影响存在巨大的区域性差异^[5]。总体而言, 我国已成为全球三大氮沉降集中区(分别为欧洲、美国和中国)之一^[4, 16]。我国氮沉降的目前状况和未来的发展趋势已引起了国际社会的高度关注。在氮沉降全球化的环境背景下, 研究和预测我国尤其东部地区氮沉降对森林生态系统的影响及其反馈, 对于制定合理的经济发展战略、引导有效的经济活动和制订我国森林资源和环境管理计划以及提高我国在全球变化研究中的

地位均具有重要理论和实践意义。

然而, 尽管如此, 关于氮沉降对我国森林生态系统结构和功能的影响及其机制方面探讨极少报道。本文根据国外研究, 综述了氮沉降对森林植物的影响及其途径, 其目的是提高人们对氮沉降及其对陆地生态系统影响方面以及对有效解决氮沉降全球化问题的认识, 为我国开展该方面的研究和为我国森林资源保护和环境管理提供参考。

1 对植物光合作用的影响

氮是限制大多数陆地植物光合作用的主要因子, 因此不少研究结果表明, 叶片氮含量与光合速率之间存在很强的相关性^[15]。氮沉降引起叶片氮含量增加, 其结果使植物的净光合速率增加^[15]。但是, 过量的氮沉降则会降低光合速率。Nakaji 等^[17, 18]将日本柳杉(*Cryptomeria japonica* D. Don)和日本赤松(*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.)的1年生幼苗置于氮处理水平分别相当于0, 28, 57, 113和340 kgN · hm⁻² · a⁻¹的土壤中进行为期两个生长季节的试验, 结果发现日本柳杉幼苗的净光合速率随氮输入量的增加而增加, 而在最高氮处理水平下生长的日本赤松的净光合速率在第一个生长季的中期即开始下降。

氮沉降对植物光合作用影响主要是通过改变叶片中与光合作用有关的酶的浓度和活性。在一定范围内, 氮沉降增加引起Rubisco的浓度和活性及叶绿素含量增加, 从而光合速率增加^[17-19]。但是, 过量的氮沉降会引起植物体内营养失衡, 而营养失衡对光合作用不利。如Nakaji等^[17-18]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。Minocha等^[20]也发现尽管氮沉降会导致植物叶片中的氮水平显著升高, 但针叶树种并不将这些多余的氮用来合成更多的Rubisco以提高光合能力, 而是以腐胺(一种胁迫指示剂)或其前体精氨酸的形式在体内累积。

此外, 不同的光合色素对氮沉降的响应也不同。如经过氮处理的欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)叶片中叶绿素A的含量增加, 而叶绿素B和类胡萝卜素的含量却没发生变化^[19]。

2 对生产力的影响

氮沉降是增加或减少植物生产力, 取决于这些植物所处的森林生态系统的氮素饱和度。当植物生长受氮限制时, 一定的氮沉降量可以增加生产力; 当生态系统处在氮饱和状态, 也就是从大气干湿沉降输入生态系统的氮超出植物和微生物等的需求时, 氮沉降就会减少生产力^[15]。

2.1 当植物生长受氮限制时

氮沉降一定程度上会增加土壤有效氮水平, 因而, 氮沉降率的增加在短期之内会促进植物生产力。在这方面, 常见的例子就是林业经营上通过施加氮肥来促进林木生长^[21]。尽管如此, 对于氮沉降是否以及如何促进森林植物生长方面的研究, 却仅在近几年才引起人们重视, 且这些研究也仅局限于温带的欧洲和北美的森林。这些研究结果显示, 目前欧洲和北美森林的生长速度比20世纪早期要快, 尽管可能的原因是多方面的, 但大气氮沉降的施肥作用至少是其中的一个原因^[22-24]。一些人为模拟氮沉降的实验, 也证实了氮输入对森林植物生长具有一定程度的促进作用。在美国哈佛森林的长期生态系统研究(LTER)中, 从1988年开始对两类森林(针叶林和落叶阔叶林)开展了模拟氮沉降实验, 经过9a的施氮处理, 阔叶林高氮处理的样方林木生物量比对照增长了近50%, 低氮处理的样方林木生物量也比对照有所增长^[8]。

大气CO₂和活性氮浓度增加都是伴随着工业和社会发展而产生的两种全球性现象, 两者均一定程度上对植物产生“施肥效应”。但一些研究表明, 氮沉降对森林植物生长的这种“施肥效应”强过大气CO₂浓度增加的“施肥效应”。欧洲RECOGNITION项目(一项旨在探明欧洲森林生长加快的原因的研究项目)的研究结果表明, 目前欧洲森林生长加快的原因主要是由氮沉降引起, 而气候变化和CO₂浓度升高的作用还在其次。又如Zak等^[25]研究了不同CO₂浓度(350 μl/L和700 μl/L)和不同土壤供氮水平(足与不足)对白杨树幼树生长的影响, 其结果表明, 土壤中氮含量的增加导致生物量增长了223%, 而CO₂浓度的增加仅使生物量增长了32%。

此外, 氮沉降还与CO₂浓度升高一起, 对植物的生长起协同增效作用。因为CO₂浓度升高对植物生长的促进作用在很大程度上受制于氮素供应力, 氮沉降在一定程度上可以满足在CO₂浓度升高的条件下植

物的营养需求。例如 Zak 等^[25]发现在土壤有效氮水平高的条件下, CO_2 浓度升高对生物量增长的促进作用是在低氮条件下的 2 倍。Pregitzer 等^[26]也发现, 在土壤氮供应充足条件下, 大气 CO_2 浓度的增加使植物细根生物量增长了 65%; 而在氮供应不足的条件下, CO_2 浓度的增加仅使细根生物量增长 17%。类似的结果也见于 Sonnleitner 等^[27]和 Lloyd 等^[28]的实验。

但是, 氮沉降与 CO_2 浓度升高的协同增效作用程度受土壤条件的影响。Sonnleitner 等^[27]研究了在不同土壤条件下, 云杉/山毛榉森林对 CO_2 浓度增加和土壤氮素含量增加的响应。在酸性土壤中, 土壤氮素含量增加导致叶片生物量增长了 37%, CO_2 浓度增加导致叶片生物量增长了 10%, 而当 CO_2 和土壤氮素含量同时增加时, 则使叶片生物量增长了 77%, 比预计的 51% ($1.37 \times 1.10 = 1.51$) 大大提高。在石灰质土壤中, 土壤氮素含量的增加使叶片生物量减少了 8%, CO_2 浓度增加导致叶片生物量增长了 6%, 当两者同时增加时则叶片生物量增长了 19%。Lloyd^[28]模拟一片温带森林对 CO_2 浓度和氮沉降增加的响应, 他根据 20 世纪 70~80 年代早期 CO_2 浓度升高计算出森林的净初级生产力应增长约 7%; 同一时期氮沉降增加应使森林的 NPP 增长约 25%, 当考虑 CO_2 和氮沉降的综合效应时, 他发现两者的协同作用使 NPP 增长了 40%。这比预期的 CO_2 和氮沉降同时增加使 NPP 增长的幅度(约 34%) 约高 6 个百分点。

2.2 当输入的氮过量时

以上的资料均来自欧洲和北美温带森林的研究, 对于热带森林, 情况可能不同, 因为绝大多数热带森林植物生长并不受氮限制, 而是受其他营养如磷、钙限制^[29], 人为引起的氮沉降的增加可能不会促进热带森林植物生长, 甚至会通过引起土壤酸化和磷及盐基阳离子的可利用性降低而对植物生长不利影响^[30]。

即使就温带森林而言, 氮沉降对植物生长的短期性的促进作用尽管能增加林木生产和在一定程度上减缓大气 CO_2 浓度的上升, 但当输入到森林中的氮超过了植物和微生物的营养需求后, 氮沉降的这种效应却会改变其遗传组成及生态系统营养循环, 对整个系统是不利的^[23]。如哈佛森林的实验, 经过 9a 的氮处理后, 松林林木生物量随着氮输入量的增多而减少, 高氮处理 ($150 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 样方林木生物量与对照相比显著减少^[8]。一些研究甚至表明较低的氮输入也会导致林木生产力的下降。如在美国东北部的一片高海拔云杉森林, 经过 6a 的施氮处理(施氮量为 $6 \sim 31 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$), 针叶树种和阔叶树种的生产力均下降了, 而在前 3a 林木生产是显著增加的^[31]。在欧洲的 NITREX 研究中, 对氮沉降高的森林进行去氮处理后, 其 NPP 增长了 50%^[32], 这从另一方面说明了过量的氮对植物生长具有抑制作用。

氮沉降降低植物生产力的极端例子是引起森林衰退。Den Boer 等一些生态学家观察到, 荷兰的森林衰退与大气铵沉降之间存在显著的相关性^[9, 33~35]。

3 对植物营养状况的影响

那么, 过量的氮沉降如何使植物生产力下降呢? 目前的研究认为, 其原因主要是通过植物营养失衡起作用, 而过量的氮对植物的直接毒害作用是次要的^[36]。

氮沉降造成植物体内营养元素的比例失衡有两方面的原因。一方面, 在氮沉降率高的地区, 植物通过根系和树冠对过量的氮进行大量吸收从而引起氮在体内累积。如在氨/铵沉降高的荷兰, 很大一部分氮通过树冠进入植物体内的, 以至叶片中自由铵离子浓度很高^[37]。另一方面, 过量的氮沉降造成土壤中多余的氮以 NO_3^- 的形式从土壤中淋失, 引起 Mg^{2+} 、 K^+ 和 Ca^{2+} 作为 NO_3^- 的电荷平衡离子也从土壤中淋失^[30, 38], 土壤库中盐基离子量减少。同时氮沉降引起土壤中的铵离子增加, 而许多植物对铵有优先吸收的特性, 铵离子的存在会抑制植物对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 的吸收^[39]。此外, 氮沉降也会引起土壤中铝离子的溶出增加, 铝离子的存在会抑制植物对其他阳离子^[40]及磷的吸收^[41]。再加上氮沉降引起细根生长下降和菌根侵染减少, 也造成植物对营养元素的吸收减少。

营养失衡具体表现在叶片中氮含量显著升高, 而盐基阳离子如 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 和 K^+ 及 P 和 B 含量下降, 结果使 N/盐基离子比值升高, Ca/Al 比值下降, Mn/Mg 比值升高。就针叶林而言, 各营养元素含量最适范围分别为 1.3%~1.8% (N), 0.5%~0.8% (K), 0.06%~0.10% (Mg); 最适比值为 25~50 (K/N), 5~10 (Mg/N)^[32], 超过这些范围即为营养失衡。营养失衡会降低净光合效率、光合作用氮利用率^[31, 39, 42]及植物对病虫害的抵抗力^[23, 43], 从而降低森林活力, 增加林木死亡率。

营养失衡也会引起叶片自由氨基酸、酚类、木质素等水平发生变化。由于进入植物体内的大部分多余氮在细胞内被转化为自由氨基酸,尤其是精氨酸后被贮存起来^[44, 45]。自由氨基酸在植物体内累积会干涉细胞内的许多生化过程^[33],从而对植物产生毒害作用。如有研究发现,当针叶中精氨酸含量约达到总氮量的30%时,林木生产明显下降,而当氮输入减少后,针叶中的精氨酸含量明显下降,同时林木生长明显提高^[44, 46]。因此,针叶中精氨酸的浓度一定程度上可用作评判氮沉降是否达毒害水平的一个很好的指标^[45, 47]。

4 对植物体形态的影响

4.1 伤害叶片

过量的氮沉降会引起植物叶损失(defoliation)和变色(discoloration)。欧洲森林监测网络的数据表明,在中欧氮沉降严重的地区,森林叶损失和叶发黄现象比其他地区严重,尽管可能的原因不一,但这些地区高氮沉降至少是一个重要原因^[48]。在一些模拟实验中也观察到了氮处理引起叶损失的现象^[49]。

此外,氮氧化物也会对叶片造成直接伤害。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限值时,组织便会受到伤害^[50]。

4.2 减少根冠比

氮沉降在一定程度上对地上部分的生长有促进作用的同时,对根系的生长则不利。现有的研究表明,氮沉降会使根部生物量生产减少^[51]及根系在土层中的分布变浅^[39]。如Dijk等^[52]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%。在NITREX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,说明了氮沉降抑制了细根的生长^[51]。

氮沉降增加引起细根生物量生产下降及分布变浅的原因主要是由于土壤的理化性质发生了变化。土壤溶液的理化性质与根的生长和结构显著相关^[53, 54]。如根尖的数量与土壤溶液中的Ca/Al有关;铝很容易在植物根尖富集,抑制根的生长^[32, 55]。土壤营养失衡致使植物体内Mg和K的亏损则限制生物量向根分配^[56]。同时,氮沉降引起矿质层中碱性阳离子亏损,而凋落物层由于不断接受新的凋落物及其分解,矿质层保持着较高的碱性阳离子浓度和pH值,这样分布在矿质层中的根不断减少,而分布在土壤表层的根系逐渐增加^[39]。

可见,氮沉降一方面使根的生产下降及分布变浅,另一方面在一定程度上会促进地上部分的生长,这种生长模式的变化最终引起根冠比减少。如Flückiger和Braun^[57]实验发现经过4a的氮处理($25\text{kgN} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),山毛榉(*Fagus sylvatica*)的小树的根冠比从1减小到1/3至1/2。

5 对抗逆性的影响

5.1 对冷、冻害的敏感性

氮沉降对植物抵抗冷、冻害胁迫的能力的影响研究目前还不够深入,大部分的研究集中在少数几种针叶树种对氨或者铵的响应。一些模拟实验表明氮沉降会改变植物的生物物候学特性,表现在发芽期提早及生长期延长,从而使植物遭受冷、冻害损伤的机率增加^[58~60]。Aronsson^[61]发现,当针叶中的氮含量高于1.8%时,欧洲赤松遭受冻害损害的机率就大为增加。但Clement等^[62]通过对氨处理的欧洲赤松针叶抗冻力的研究,认为对冻害敏感性增加不是因为氮含量增加了,而是营养失衡尤其是N/K失衡超过了临界水平。而有些研究却发现氨处理增强了某些针叶树种如红果云杉(*Picea rubens*)^[63, 64]和欧洲赤松^[19]抵抗冷冻胁迫的能力。还有些研究发现,氨处理对植物抵抗冷冻害的能力没有影响^[65~67]。造成这些差异的原因可能与氨处理持续时间及植物种类有关。

5.2 对干旱的敏感性

氮沉降会引起植物根冠比和细根的生长减小及菌根的侵染减少,由此引起植物获取水分的能力下降,从而对干旱的敏感性增加。如20世纪80年代中期的干旱年份,生长在荷兰高氮沉降地区的许多森林树种的活力变得非常低,而在接下来的正常年份则又恢复了^[68]。

5.3 对病虫害的敏感性

氮沉降会导致植物尤其是叶片营养失衡,氮的含量显著提高。氮是植物组织可口性的重要决定因

子^[69], 氮含量提高, 从而使叶片或芽的可口性增加, 导致昆虫啃食也增加。另外, 一些植物次生物质如苯酚对植物抗虫力非常重要, 氮沉降引起一些植物叶片中的苯酚减少, 进而引起植物抵抗虫害的能力下降^[70]。在一些欧石南地中的实验, 已经观察到了氮沉降与昆虫啃食之间存在明显的关系^[71], 但对于森林这方面的数据还缺乏。

营养失衡也引起植物抵抗病原体侵染的能力大大减弱, 因此高氮沉降引起森林遭受病害损害的机会大大增加。在瑞士西北部的一片山毛榉森林, 观察到了由 *Nectria ditissima* 引起的坏死斑数量与叶片中 N/K 的比值呈正相关^[57]。荷兰针叶林 1982 年至 1985 年 *Sphaeropsis sapinea* 流行期间也观察到东南部氮沉降特别高的地区森林受损最严重^[34]。

6 对植物组成和植物多样性的影响

森林不同结构层的物种组成对氮沉降的响应速度不同。一般而言, 针叶树种较阔叶树种的响应相对缓慢, 如美国佛蒙特州 Mount Acutney 的长期施肥实验发现, 衰退的、氮循环慢的针叶林可能会被生长快速、氮循环快的落叶阔叶林取代^[72]。此外, 林下层植物(包括附生性植物)对氮沉降的响应也不同。如从 1968 年开始对瑞典中部的一处欧洲赤松林进行不同水平的氮处理, 8a 之后就观察到林下层植物组成发生了变化, 20a 之后, 先前的林下层植物种类都消失了^[73]。林下层和附生性的地衣尤其是具有蓝绿藻的地衣对氮沉降最为敏感, 因为氮沉降增加会抑制蓝绿藻的光合功能, 从而抑制这类地衣的生长, 甚至导致他们灭绝。如荷兰自 19 世纪末以来随着氮沉降的增加, 所有具有蓝绿藻的地衣都消失了^[74]。在荷兰中部的一处森林从 1958 年至 1981 年, 所有的地衣种类都消失了^[75]。一些模拟实验也观察到氮输入增加会导致这类地衣的灭绝^[76]。

一些观察实验表明, 森林物种组成的改变主要是受森林可利用氮水平的影响, 而不是土壤酸化。因为这些系统中的植物经过长期的演化已经适应了低氮水平的条件下生长, 氮沉降会增加系统的有效氮水平, 由此一来, 适于在高氮环境中生长的植物加速生长, 而不适的种类则生长衰退甚至消失^[43]。如 Falkengren-Grerup^[77]、Falkengren-Grerup 和 Eriksson^[78]考察了瑞典南部几处落叶阔叶林, 发现新增加的并占优势的林下层植物并不是一些抗酸的种类, 而是一些喜氮植物。Liljelund^[79]给出了氮沉降与物种组成变化之间的关系的经验模型, 认为当氮沉降速率达到 $10 \sim 20 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, 大多数森林的物种组成发生变化。

氮沉降也会引起森林及其他陆地生态系统的生物多样性降低。因为氮沉降增加了土壤营养空间的均一性, 更多的物种为同一限制性资源竞争, 从而减少物种多样性^[80]; 同时, 随着某一物种的丧失, 生态系统食物链的原有结构被破坏, 保存养分的能力也随之降低, 从而对另一物种的存在造成威胁^[81, 82]。

7 结语

从以上分析可以看出氮沉降对森林植物的影响是多方面的, 它会扰乱森林的正常结构和功能, 最终导致森林活力下降。但对氮沉降的研究还没有得到应有的重视, 研究的深度和广度还很不足, 且这些有限的研究仅集中在欧洲和北美中高纬度的温带森林, 且其研究内容也只局限于评价少数几个树种尤其是针叶树种对氮沉降的响应, 而对阔叶树种和阔叶林的研究不多。从目前的研究来看, 不同植物对氮沉降的响应存在差异, 且不同地带的森林及不同类型的森林对氮沉降的响应也可能不同。总的来说, 目前有限的研究数据使我们很难就氮沉降对森林植物产生的影响作出普遍性的结论。

尽管我国为世界上第三大氮沉降区, 但对氮沉降与森林关系方面的研究才刚刚起步, 研究成果几乎为空白。我国的森林类型多样, 是世界上森林类型最丰富的国家之一。这些为研究提供了良好的平台。应尽快开展并深入这方面的研究, 为我国尤其在全球变化下的森林资源和环境管理服务。

References

- [1] Mooney H, Vitousek P M, Matson P A. Exchange of materials between terrestrial Ecosystems and the atmosphere Science, 1987, 238: 926~932
- [2] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and conse-

- quences *Ecological applications*, 1997, **7**(3): 737~ 750
- [3] Kaiser J. The other global pollutant: nitrogen proves tough to curb *Science*, 2001, **294**: 1268~ 1269
- [4] Holland E A, Dentene F J R, Braswell B H, *et al* Contemporary and Pre-Industrial Global Reactive N Nitrogen Budgets *Biogeochemistry*, 1999, **46**: 7~ 43
- [5] Galloway J N and Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change *Ambio*, 2002, **31**: 64~ 71
- [6] Kochy M and Wilson S D. Nitrogen deposition and forest expansion in the northern great plains *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 807~ 817
- [7] Hall S J and Matson P A. Nitrogen oxide emissions after nitrogen additions in tropical forests *Nature*, 1999, **400**: 152~ 155
- [8] Magill A H, Aber J D, Berntson G M, *et al* Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests *Ecosystems*, 2000, **3**: 238~ 253
- [9] Nihlgård B. The ammonium hypothesis—an additional explanation to the forest dieback in Europe *Ambio*, 1985, **14**: 2~ 8
- [10] Wright R F and Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**: 1~ 7
- [11] NADP/NITN and CASTNET <http://www.epa.gov/castnet/overview.html>; <http://nadp.sws.uiuc.edu/>
- [12] Sha L-Q, Zheng Z, Feng Z L, *et al* Biogeochemical cycling of nitrogen at a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, SW China *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(6): 689~ 694
- [13] 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 Phytocologica Sinica*, 1994, **18**(2): 194~ 199
- [14] Zhou G Y and Yan J H. The influence of regional atmospheric precipitation characteristics and its element inputs on the existence and development of Dinghushan forest ecosystems *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12): 2002~ 2012
- [15] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K J, *et al* Nitrogen saturation in Northern forest ecosystems, hypotheses revisited *Bioscience*, 1998, **48**: 921~ 934
- [16] 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**: 804~ 814
- [17] Nakaji T, M Fukami, Y Dokiya, *et al* Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings *Trees*, 2001, **15**: 453~ 461
- [18] Nakaji T, Takenaga S, Kurohama, *et al* Photosynthetic response of *Pinus densiflora* seedlings to high nitrogen load *Environmental Sciences*, 2002, **9**(4): 269~ 282
- [19] Clement J M A M, deBoer M, Venema J H, *et al* There is no direct relationship between N-status and frost hardness in needles of NH₃-exposed Scots pine seedlings *Phyton*, 2000, **40**: 21~ 33
- [20] Minocha R, Stephanie L, Bauer G A, *et al* Nitrogen Availability and Net Primary Production in Temperate Forests: The Role of Leaf Physiology, Foliage Turnover and Canopy Structure. Available from <http://abstracts.aspb.org/aspp2001/public/P34/0093.html>.
- [21] Tamm C O. Nitrogen in terrestrial ecosystems *Questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability*. Springer Verlag, Berlin, 1991
- [22] Kurz W A, Apps M J, Beukema S J, *et al* 20th century carbon budget of Canadian forests *Tellus*, 1995, **47**: 170~ 177
- [23] Specker H, Mielikinen K, Kohlm, *et al* *Growth Trends in European Forests* Springer, Berlin, 1996
- [24] Binkley D and Högberg P. Does atmospheric deposition of nitrogen threaten Swedish forests? *For. Ecology and Management*, 1997, **92**: 119~ 152
- [25] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, *et al* Atmospheric CO₂, soil-N availability, and allocation of biomass and nitrogen by *Populus tremuloides* *Ecological Applications*, 2000, **10**: 34~ 46

- [26] Pretitzer K S, Zak D R, Maziasz J, *et al*. Interactive effects of atmospheric CO₂ and soil-N availability on fine roots of *Populus tremuloides* *Ecological Applications*, 2000, **10**: 18~ 33
- [27] Sonnleitner M A, Gunthardt-Goerg M S, Bucher-Wallin IK, *et al*. Influence of soil type on the effects of elevated atmospheric CO₂ and N deposition on the water balance and growth of a young spruce and beech forest *Water, Air, and Soil Pollution*, 2001, **126**: 271~ 290
- [28] Lloyd J. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status II Temperate and boreal forest productivity and the combined effects of increasing CO₂ concentrations and increased nitrogen deposition at a global scale *Functional Ecology*, 1999, **13**: 439 ~ 459
- [29] Vitousek P M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests *Ecology*, 1984, **65**: 285~ 298
- [30] 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
- [31] 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
- [32] 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 NITREX project *For. Ecol Manage*, 1998, **101**: 65~ 79
- [33] Van der Eerden L J M. Toxicity of ammonia to plants *Agricult Environm.*, 1982, **7**: 223~ 235
- [34] Roelofs J G M, Kempers A J, Houdijk A L F M, *et al*. The effect of air-borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in The Netherlands *Plant Soil*, 1985, **84**: 45~ 56
- [35] Den Boer W M J and Van den Tweel P A. The health condition of the Dutch forests in 1984 *Neth. J. Agric Sci*, 1985, **33**: 167~ 174
- [36] Bobbink R, Hornung M, Roelofs J G M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation *J. Ecol*, 1998, **86**: 717~ 738
- [37] Dueck T A, Dorð F G, Ter Horst R, *et al*. Effect of ammonia, ammonium sulphate and sulphur dioxide on the frost sensitivity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Water, Air Soil Pollut*, 1991, **54**: 35~ 49
- [38] Linkens G E, Driscoll C T, Buso B C. Long-term effects of acid rain: response and recovery of a forest ecosystem. *Science*, 1996, **272**: 244~ 246
- [39] Schulze E-D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest *Science*, 1989, **244**: 776~ 783
- [40] Zhang G and Taylor G J. Effects of biological inhibitors on kinetics of aluminum uptake by excised roots and purified cell wall material of aluminum-tolerance and aluminum-sensitive cultivars of *Triticum aestivum* L. *J. Plant Physiol*, 1992, **138**: 533~ 539
- [41] Macklon A E S and Sin A. Modifying effects of non-toxic levels of aluminum on the uptake and transports of phosphate in ryegrass *J. Exp. Bot*, 1992, **43**: 915~ 923
- [42] Friendland A J, G J Hawley, G A Gregory. Red spruce (*Picea rubens* Sarg.) foliar chemistry in Vermont and northern New York *Plant and Soil*, 1988, **105**: 189~ 193
- [43] Moffat A S. Global nitrogen overload problem grows critical *Science*, 1998, **279**: 988~ 989
- [44] Boxman A W, Paul J M van der Ven, 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*, 1998b, **101**: 155~ 163
- [45] Van Dijk H F G and Roelofs J G M. Effects of excessive ammonium deposition on the nutritional status and condition of pine needles *Physiol Plant*, 1988, **73**: 494~ 501
- [46] Krauß H H, Heinsdorf D, Hippeli P, *et al*. Untersuchungen zu Ernährung und Wachstum wirtschaftlich wichtiger Nadelbaumarten in Tiefländer KKR. Beitr *Forstwirtschaft*, 1986, **20**: 156~ 164
- [47] Fem A, Hytten J, Lohden K P, *et al*. Effects of high nitrogen deposition on forests: Case studies close to fur animal farms In: Kauppi P, Anttila P & Kenttämies K. *Acidification in Finland*. Heidelberg: Springer-Verlag, 1990

- [48] de vries W, Reinds G J, van dobben H, *et al*. *Intensive monitoring of forest ecosystems in Europe (technical report 2002)*. Forest intensive monitoring coordinating institute, 2002
- [49] Schaberg P G, Perkins T D, 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
- [50] Mudd J B and Kozłowski T T. *Response of Plants to Air Pollution*. Academic Press, America, 1975
- [51] Persson H, Ahlstr and Clemensson L A. Nitrogen addition and removal at Gårdsjö effects on fine-root growth and fine-root chemistry. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**: 199~ 206
- [52] Dijk H F G-van, Louw M H J-de, Roelofs J G M, *et al*. Impact of artificial, ammonium-enriched rainwater on soils and young coniferous trees in a greenhouse II Effects on the trees *Environ. Pollut*, 1990, **63**(1): 41~ 59
- [53] Matsumoto H and T Yamaya. Inhibition of Potassium Uptake and Regulation of Membrane-Associated Mg^{2+} -ATPase Activity of Pea Roots by Aluminum. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1986, **32**: 179~ 188
- [54] McQuattie C J and Schier G A. Effects of ozone and aluminum on pitch pine (*Pinus rigida*) seedlings: anatomy of mycorrhiza *Can. J. Forest Res*, 1992, **22**: 1901~ 1916
- [55] Samuels T D, Kucukakyuz K, Magaly R Z. Al partitioning patterns and root growth as related to Al sensitivity and Al tolerance in wheat *Plant Physiol*, 1997, **113**: 527~ 534
- [56] Wikström F and Ericsson T. Allocation of mass in trees subject to nitrogen and magnesium limitation. *Tree Physiology*, 1995, **15**: 339~ 344
- [57] Flückiger W and Braun S. Waldschaden-Bericht Untersuchungen in Buchenbeobachtungsflächen 1984~ 1993. Schichtenbuch, Institut für Angewandte Pflanzenbiologie, 1994
- [58] Cannell M G R and Sheppard L J. *Seasonal changes in the frost hardiness of provenances of Picea sitchensis in Scotland*, U.K. Forestry, 1982, **55**: 137~ 154
- [59] Margolis H A and Waring R H. Carbon and nitrogen allocation patterns of Douglas-fir seedlings fertilized with nitrogen in autumn II Field performance *Can. J. For Res*, 1986, **16**: 903~ 909
- [60] Schoettle A W. Effects of two years of nitrogen deposition on shoot growth and phenology of Engelmann Spruce seedlings *Journal of Sustainable Forestry*, 2000, **10**: 181~ 189
- [61] Aronsson A. Frost hardiness in Scots pine II Hardiness during winter and spring in young trees of different mineral status *Studia Forestalia Suecica*, 1980, **155**: 1~ 27
- [62] Clement J M A M. *Interaction of atmospheric ammonia pollution with frost tolerance of plants: a study on winter wheat and Scots pine*. Ph. D. Thesis of University of Groningen, The Netherlands, 1996
- [63] DeHayes D H, Ingle M A, Waite C E. Nitrogen fertilization enhances cold tolerance of red spruce seedling *Can. J. For. Res*, 1989, **19**: 1037~ 1043
- [64] L'Hirondelle S J, Jacobson J S, Lassoie J P. Acidic mist and nitrogen fertilization effects on growth, nitrate reductase activity, gas exchange, and frost hardiness of red spruce seedlings *New Phytol*, 1992, **121**: 611~ 622
- [65] Clement J M A M, Venema J H and van Hasselt P R. Short-term exposure to atmospheric ammonia does not affect low-temperature hardening of winter wheat *New Phytologist*, 1995, **131**: 345~ 351
- [66] Wienken V, Kossatz L, Ineichen K. Frost hardiness of Norway spruce grown under elevated atmospheric CO₂ and increased nitrogen fertilization *J. Plant Physiol*, 1996, **149**: 433~ 438
- [67] Taulavuori K. Cellular pH in the assessment of critical N level for frost resistance. *Acta Univ. Oul. A*, 1998, **313**
- [68] Heij G J, *et al*. Effects of air pollution and acid deposition on forest and forest soils. In: Heij G J & Schneider T. *Acidification research in the Netherlands Final report of the Dutch Priority Programme on Acidification*. Amsterdam: Elsevier, 1991. 97~ 137.
- [69] Crawley M J. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Oxford: Blackwell, 1983
- [70] Balsberg P A M. Mineral nutrition, carbohydrates and phenolic compounds in leaves of beech (*Fagus sylvatica*) in southern Sweden as related to environmental factors *Tree Physiology*, 1989, **5**: 485~ 495

- [71] Brunsting A M H, Heil G W. The role of nutrients in the interaction between a herbivorous beetle and some competing plant species in heathlands *Oikos*, 1985, **44**: 23~ 26
- [72] 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
- [73] Thimonier A, Dupouey J L, *et al* Simultaneous eutrophication and acidification of a forest in North-East France *New Phytologist*, 1994, **126**: 533~ 39
- [74] Hallingback T. Blue-green algae and cyanophilic lichens threatened by air pollution and fertilization *Svensk botanisk tidskrift*, 1991, **85**: 87~ 04
- [75] Dirkse G M and Van Dobben H F. The effect of fertilizers on the vegetation composition of pine forests *Natura*, 1989, **86**: 208~ 12
- [76] Nohrstedt H O, *et al* Effects of forest fertilization on nitrogen-fixing lichens Uppsala, Institute for Forest Improvement, 1988
- [77] Falkengren-Grerup U. Soil acidification and vegetation changes in deciduous forest in southern Sweden. *Oecologia*, 1986, **70**: 339~ 347.
- [78] Falkengren-Grerup U and Eriksson H. Changes in soil, vegetation and forest yield between 1947 and 1988 in beech and oak sites southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 1990, **38**: 37~ 53
- [79] Liljelund L E, Torstensson P. Critical loads of nitrogen with regard to effects on plant composition. In: Nilsson J, Grennfelt P, eds *Critical loads for sulfur and nitrogen*. Report 1988 : 15 (Copenhagen: Nordic Council of Ministers). 1988 363~ 374
- [80] Tilman D. *Resource competition and community structure* Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA, 1982
- [81] Tilman D and El Haddi A. Drought and biodiversity in grasslands *Oecologia*, 1992, **89**(2): 257~ 264
- [82] Naeem S, K Haakansson, J Lawton, *et al* Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species *Oikos*, 1996, **76**(2): 259~ 264

参考文献:

- [12] 沙丽清, 郑征, 冯志立, 等. 西双版纳热带季雨林生态系统氮的生物地球化学循环研究. *植物生态学报*, 2002, **26** (6): 689~ 694
- [13] 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
- [14] 周国逸, 闫俊华. 鼎湖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
- [48] 王明星. *大气化学* 第二版. 北京: 气象出版社, 1999
- [49] 冯宗炜. *酸雨对生态系统的影响——西南地区酸雨研究*. 北京: 中国科学技术出版社, 1993