

氮沉降对森林凋落物分解的影响

方 华^{1,2,3}, 莫江明^{1,*}

(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 肇庆鼎湖 526070;

2. 广州地理研究所, 广州 510070; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 氮沉降增加作为全球变化的重要现象之一, 已经并将继续对森林凋落物分解产生影响。综述了国内外氮沉降对森林凋落物分解影响及其机理的研究现状。氮沉降对凋落物分解的影响可分为直接影响和间接影响。氮沉降通过影响森林地被物组成和凋落物化学成分, 间接影响凋落物分解。氮沉降对凋落物分解的直接影响表现为促进、无影响和抑制 3 种效果。分析了产生以上影响效果的作用机理, 介绍了氮沉降对森林凋落物分解影响的研究方法, 探讨了目前研究存在的问题, 讨论了未来该方面研究的重点和方向。

关键词: 氮沉降; 凋落物分解; 影响; 全球变化

文章编号: 1000-0933(2006)09-3127-10 **中图分类号:** Q143, Q948, S718.5, X171 **文献标识码:** A

Effects of nitrogen deposition on forest litter decomposition

FANG Hua^{1,2,3}, MO Jiang-Ming^{1,*} (1. South China Botanical Garden, CAS, Guangzhou 510650, China; 2. Guangzhou Institute of Geography, Guangzhou 510070, China; 3. The Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(9): 3127~3136.

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, resulting in increases in the concentrations of nitrogenous compounds in the atmosphere and increases in N deposition several fold. Chronically elevated N deposition to forests can lead to changes in tree growth, mortality, species composition, and to possible decline in soil fertility and drainage water quality. A large number of experiments have been carried out in Europe and Northern America to identify the specific role of N deposition on changes observed in water quality and tree health. Chronically elevated N deposition also affects litter decomposition, a critical processes controlling nutrient cycling, soil humus formation, soil fertility, and primary productivity. Based on available scientific evidence the effects of N deposition on forest litter decomposition are reviewed in this paper. Nitrogen deposition can have indirect and direct effects on forest litter decomposition. By changing the composition of the forest floor and litter chemistry, N deposition indirectly changes litter decomposition rates. The direct effects of N deposition on forest litter decomposition range from positive to negative, and the mechanisms are reviewed in this paper. Finally, present and future research about the effects of N deposition on forest litter decomposition are also discussed.

Key words: nitrogen deposition; litter decomposition; effects; global change

近几十年来, 由于矿物燃料燃烧、含氮化肥的生产和使用、人口增长和畜牧业发展等原因, 人类向大气中

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重要方向资助项目 (KSCX2-SW-133); 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

收稿日期: 2005-12-13; **修订日期:** 2006-07-16

作者简介: 方华 (1967~), 男, 安徽绩溪人, 博士生, 副研究员, 主要从事环境生态研究. E-mail: fanghua@gdas.ac.cn

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail: mojm@scbg.ac.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30270283); Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Science (No. KSCX2-XW-133); Field Frontiers Project of CAS Knowledge Innovation Program; Director Foundation of South China Institute of Botany, CAS

Received date: 2005-12-13; **Accepted date:** 2006-07-16

Biography: FANG Hua, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in environmental ecology. E-mail: fanghua@gdas.ac.cn

排放的含氮化合物越来越多,大气氮(包括 NH_x 和 NO_x) 沉降成比例增加^[1~3],这种趋势在未来的数十年内还将持续下去^[4]。据估计,全球人类活动生成的活性氮在 1990 年约为 140Tg N a^{-1} ,而在 1890 年只有 15Tg N a^{-1} ^[5],从 1950 年到 1980 年的 30a 间,欧洲大部分国家的大气氮沉降量增加了 1 倍^[6]。如欧洲中部 $15\sim 50\text{kg hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 的大气氮沉降量到达土壤,已经远远超过了自然界天然固氮的量^[7]。过量的大气氮沉降引发了诸如土壤酸化、土壤营养元素储存失衡和水体富营养化等一系列生态问题^[4,8~10],引起了国际社会的广泛关注。从 20 世纪 80 年代起,欧洲和北美的生态学家就开始在温带森林开展了氮沉降对森林结构和功能影响的研究^[11,12]。目前,氮沉降研究已成为国际上生态和环境研究的热点内容之一^[13~15]。

凋落物分解是森林生态系统的重要过程^[16]。研究凋落物分解对于了解森林生态系统的功能与动态、全球变化对生态系统的影响以及与之相应的生态系统反馈等都是十分必要的。虽然很早就有研究关注不同氮含量凋落物分解速率的差异,氮肥对田间农作物残留物分解影响的研究在 20 世纪 50 年代就已有报道^[17],但国际上有关氮沉降对森林凋落物分解影响的研究是在 20 世纪 80 年代初伴随着欧洲和北美氮沉降研究项目启动后才正式开始的^[12]。

我国是全球仅次于欧洲和美国的第三大氮沉降区^[2,18],然而,关于氮沉降增加如何影响森林生态系统的研究还处于刚起步阶段,有关氮沉降对森林凋落物分解影响的报道极少见^[2,19]。本文综述了森林凋落物及其分解的意义、氮沉降对森林凋落物分解的影响及其机理、氮沉降对森林凋落物分解影响研究的方法等,以求能够提高人们在氮沉降对森林生态系统物质循环以及有效解决氮沉降全球化问题等方面的认识,更好地预测生态系统 C、N 循环对氮沉降增加的响应^[20],为我国开展该方面的研究和森林资源保护与环境管理等提供参考。

1 凋落物分解的作用及影响因素

1.1 凋落物分解的作用

森林凋落物是指森林生态系统内由生物组分产生并归还到林地表面的有机物质的总称。它包括林内乔木和灌木的枯叶、枯枝、落皮和繁殖器官,野生动物的残骸及代谢产物,林下枯死的草本植物和枯死的树根等。从国内外有关的文献资料看,森林凋落物研究主要集中在叶子,很少涉及枯立木、倒木以及伐桩等成分^[21,22]。

森林凋落物在维持森林生态系统功能,森林资源保护与利用,水土保持和涵养水源等方面具有重要作用^[23]。凋落物影响着森林的生物量和生产力,其种类、贮量和数量上的消长反映着森林生态系统间的差异和动态特征。在陆地生态系统中,90%以上的地上部分净生产量通过凋落物的方式返回地表,是分解者物质和能量的主要来源^[24]。

1.2 研究凋落物分解的意义

凋落物分解的速度与过程不仅体现了森林生态系统内部的物质与能量循环动态,而且与全球碳循环和全球变化密切相关。大气中 CO_2 、 CH_4 和 N_2O 等温室气体浓度升高导致的全球气候变化是人类共同关注的问题^[15],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^[13,25]。凋落物的生产与分解及其相关过程变化直接影响着陆地碳储量和大气二氧化碳浓度,是碳源与碳汇研究的重要组成部分,也是理解植被生态系统对气候变化响应的最基础和最重要的议题之一。有研究指出,北方陆地森林生态系统对碳的固定是“碳失汇”^[25]产生的主要原因之一^[26]。目前全球变化条件下凋落物及有机质的分解是快了还是慢了,对全球环境变化的影响如何,是否与“碳失汇”的存在有关等问题都是全球变化中的重要问题,有待进一步研究。因此了解全球变化条件下凋落物分解及其动态具有重要的现实意义。

1.3 凋落物分解的影响因素

森林凋落物分解包括水溶性化合物的淋溶、土壤动物对凋落物的破碎、由微生物进行的物质转换以及有机物和矿质化合物向土壤的转化等过程^[24]。这些过程的综合决定了凋落物分解的快慢及其化学过程。种类和环境条件不同,凋落物分解速度不同,如一些凋落物失重 50%只要几个月的时间,而有的却要几年^[27]。不同气候条件下或不同的分解阶段,影响凋落物分解各因子的重要性可能不同。研究表明,环境因子、凋落物性质和分解者群落组成与结构等是影响森林凋落物分解的主要因素^[28~34]。在全球和区域尺度上,气候条件是

决定性因子;在局部范围内,凋落物质量是主导因素;在凋落物质量因子中,C、N 比和木质素含量被认为是最重要的指标^[35]。

大气氮沉降是全球变化的重要现象之一,已经对全球多种生态系统产生了严重的影响,同时也影响着凋落物的分解过程^[36~38]。一方面,大气氮沉降改变了森林群落的组成与结构,改变了凋落物的外部环境,改变了森林凋落物的化学组成,因此间接影响森林凋落物的分解;另一方面,氮沉降增加了凋落物分解过程中外源氮的量,影响着凋落物分解的化学过程,改变了凋落物分解的速率^[7]。

2 氮沉降对凋落物分解的间接影响

2.1 氮沉降通过改变森林凋落物化学组成影响其分解

大气氮(N)沉降进入森林地表,使土壤中氮的含量增加,促进了植物吸收,引起森林凋落物氮含量升高及其它化学元素含量的变化,从而影响凋落物的分解^[39,40]。

2.1.1 氮沉降对凋落物化学元素含量的影响 Makarov Krasilnikova^[39]沿着氮沉降不同梯度研究了氮沉降对白桦(*Betula pubescens*)和山杨(*Populus tremuloides*)等叶片的影响。结果表明白桦叶片氮的含量在氮污染源 40 公里之外和靠近氮源之处分别是 1.29 %和 2.24 %;而山杨则分别为 1.23 %和 2.22 %。同一试验还表明,磷(P)的浓度与 N 的浓度呈正比,表明外源 N 增加的情况下,植物为了保持体内元素平衡,可能会吸收较多的其它营养元素。

Pregitzer 和 Burton^[40]在北美调查 800km 范围内氮沉降从 $9.0\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 到 $13.5\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 不同情况下糖槭(*Acer saccharum*)中氮的含量,在绿叶或凋落物中并没有发现 N 的含量不同;但发现氮沉降量与一些元素与如 S、Ca 和 K 的含量密切相关,说明氮沉降可能导致其它元素含量的变化。

此外,氮沉降对凋落物化学元素含量的影响也从模拟氮增加试验得到证实^[2,41~43]。这些试验的研究结果表明,氮沉降增加导致了树木 N 的吸收增加,从而使森林凋落物中 N 的含量提高。Berg 和 Staaf^[44]观测到, $80\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的氮增加量导致凋落物中 N 的含量显著上升,而 $40\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 却没有影响。模拟 N 增加量与凋落物 N 含量之间存在明显的相关关系($n=8, r=0.949, p<0.001$),随着氮沉降增加,凋落物 N 含量从 $3.6\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 上升到 $8.5\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$,并且 N 含量的变化还伴随着其它元素的变化,使营养元素组成达到平衡。P、S 和 K 的含量与 N 的含量呈正比,而 Ca 的含量与 N 的含量呈反比。Bergkvist 和 Folkeson^[45]研究模拟 N 增加对欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)叶片凋落物的影响时,观测到对照、 $66\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和 $198\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 所对应的叶片 N 含量分别为 11.5 、 $12.5\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $13.3\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

2.1.2 氮增加对凋落物中次生物质含量的影响 Berg 等^[7]研究发现,苏格兰松(*Pinus sylvestris*)和挪威云杉(*Picea abies*)凋落物中的木质素含量随着 N 增加而变化。如挪威云杉叶片凋落物中的木质素含量从 $300\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 增加到 $407\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。凋落物中 N 的含量与 N 的施用量成正比,从对照的 $4.2\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 增加到高 N 的 $18.3\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。作者认为,木质素含量升高是因为土壤缺硼所致,高 N 使树木生长过快,以致于一些必需元素被耗尽,而缺硼导致叶片中酚类物质的积累,进一步使木质素的合成增加^[7]。

此外,Berg 等^[7]作的资料分析表明,N 的浓度也与可溶于乙醇的物质浓度成反比。对于苏格兰松而言,其相关系数达 -0.809 ($n=10, p<0.01$);这种关系在挪威云杉中表现得更紧密。

2.1.3 凋落物分解速率因化学成分改变而变化 凋落物中不同营养元素(如 N、P、S 等)的水平往往是相关的,而参与凋落物分解的微生物生长所需要的营养元素之间也是平衡的;因此氮沉降对森林凋落物化学组成的影响也将影响凋落物的分解过程和速度。具体情况要根据氮沉降对特定凋落物组成成分的影响来分析^[7]。

2.2 氮沉降通过改变森林地被物状况影响凋落物分解

2.2.1 氮沉降对森林地被物的影响 有学者认为^[46]:生长在养分贫乏土壤上的森林系统,长期的大气氮沉降可能改变树木和其它植被组成及生长状况,从而改变凋落物所处的微环境;而生长在养分充足土壤上的森林,在已经有浓密树冠和生长良好的地被层的情况下,氮沉降的影响将较小。通过模拟 N 增加或对某一地点过去和现在地被植物的比较,可以发现 N 增加对森林地被物组成产生了明显的影响^[46,47]。如 Falkengren-Grerup

等^[47]对瑞典南部的一片欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)林调查表明,长期的氮沉降改变了地表的植被组成,一些 N 指示植物的丰度增加。又如,长期(约 10a)的 N 增加模拟试验完全改变了空旷的苏格兰松的地表植被组成,养分贫乏和稀疏的苏格兰松的地表植被改变更明显^[46]。

也有研究表明,N 增加使树木生长加快,林冠郁闭,地被物减少。如在挪威云杉林地的施肥试验表明,施氮导致地表植被消失和凋落物覆盖良好^[7]。

2.2.2 氮沉降通过改变森林地表环境影响凋落物分解 森林地被层的改变导致凋落物所处的微环境改变,凋落物分解速率也因此受影响。对欧洲一处 16a 长期施氮($80\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)试验的苏格兰松林样地的研究表明,高 N 输入导致地被物大量改变,松针凋落物分解速率明显加快。与对照地凋落物失重 26 % 相比,第 1 年内 N 增加样地的凋落物失重为 30.4 %。20a 树龄的苏格兰松 N 增加样地上的树冠已经郁闭。对其它苏格兰松类似处理的调查也得出相同的结果^[7]。作者认为,导致以上变化的原因是微环境的改变、营养元素供应的差异和森林地表微生物群落的改变等^[7]。

但并非所有研究均表现一致的结果。对一片挪威云杉林的调查发现,经过 15a 施氮试验后,N 增加地的林冠完全郁闭,林地表面几乎没有植被;而对照地的林冠未郁闭,林内温度较高,有更多雨水到达地表。相同的苏格兰松针凋落物在 N 增加样地的分解速率比在对照地的慢,而云杉针叶凋落物的分解速度却没有差别。作者认为,导致这种结果是因为有多种因素对凋落物分解过程起作用,而不同的凋落物对其反应存在差异^[7]。显然,有关氮沉降如何通过影响森林地被物状况而影响凋落物分解,还需要进一步的深入研究。

3 氮沉降对森林凋落物分解的直接影响及其机理

3.1 氮沉降促进或抑制森林凋落物分解的现象

3.1.1 氮沉降促进凋落物分解 Vestgarden 的研究^[48]表明凋落物本身含 N 量高或是外加 N 处理都能促进凋落物分解。经过 142d 的实验室培养试验,凋落物 N 含量为 $12.9\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 者比 $5.4\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 者累计失重多 30 %~40 %;14d 一次的外加 N ($1.1\text{g}\cdot\text{NH}_4\text{-N}\cdot\text{g}^{-1}$ 干凋落物) 试验与对照相比,分解速率增加 60 %。Magill 等采用室内培养试验研究黑栎(*Quercus velutina*)等叶片凋落物分解,也观察到氮沉降增加促进了凋落物分解^[49]。氮沉降对凋落物分解的促进作用同样表现在野外试验中。Hobbie^[29]在美国 Alaska 进行北美白桦(*Betula papyrifera*)凋落物外加氮分解试验、Limpens^[50]在荷兰选取不同处理(外加 N、提高 CO_2 浓度等)的 *Sphagnum magellanicum* 凋落物进行分解试验和 Kuperman^[51]在美国 Ohio 对长期处于不同氮沉降梯度下的 *Quercus alba* 叶片凋落物分解试验研究都表明,随着氮沉降的增加,凋落物分解加快,凋落物 N 含量与分解速率成正比。Micks^[52]在荷兰对苏格兰松凋落物的分解试验表明,在“氮饱和”^[53]的森林里,凋落物第 1 年内的分解速率与其 N 含量呈正比;周边相似森林里含氮量更高的凋落物,其第 1 年的分解速度则更快。Anderson^[54]对欧洲石楠(*Calluna vulgaris*)凋落物加氮试验表明,氮的增加促进了凋落物的分解。此外,Kuperman^[51]还通过对其它可能影响凋落物分解的因子进行比较分析,认为大气氮沉降是加速凋落物分解的最重要的因素。

3.1.2 氮增加延缓凋落物分解或对凋落物分解无影响 外加氮对凋落物分解无影响或延缓凋落物分解也是普遍的现象。Prescott 发现 N 含量从 0.33 % 到 1.56 % 的凋落物分解速率没有差异^[55],外加氮也对凋落物分解无影响^[56]。廖利平等^[57]对杉木(*Cunninghamia lanceolata*)针叶凋落物分解的研究表明 N 的可利用性加大未必一定促进其分解,N 的形态也是不可忽视的因素之一。Hobbie^[58]在夏威夷的试验表明 N 的有效性与凋落物碳(C)质量相互作用影响凋落物的分解:虽然在低木质素含量情况下,氮增加促进凋落物分解,但在凋落物中木质素含量高时,氮增加对其分解无实质影响。Berg^[59]在瑞典苏格兰松林的研究表明,在凋落物分解的后期,初始 N 含量高的凋落物比低 N 的凋落物分解慢。Micks^[60]在哈佛森林的研究表明,在凋落物分解的最初 2a 里,氮增加对凋落分解无影响,3a 或 4a 之后,氮沉降增加延缓了凋落物的分解。此外,近斯研究还发现,氮沉降对森林凋落物分解的影响效果因森林类型不同而异。如莫江明^[2]在鼎湖山研究凋落物分解对氮沉降的响应时发现,6 个月的氮沉降 $10\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 处理对荷木(*Schima superba*)叶片凋落物无显著影响,而同样处理却促进了马尾松(*Pinus massoniana*)针叶凋落物的分解。

3.2 氮沉降直接影响凋落物分解的作用机理

氮沉降影响了森林凋落物中的营养元素和次生物质含量,并且影响着凋落物分解的化学过程,因此影响着凋落物的分解。

3.2.1 凋落物主要化学物质分解的一般过程 凋落物中纤维素和半纤维素的分解是由细菌(包括好气性细菌和厌氧细菌)和真菌进行的,而木质素是由好气性微生物分解的。目前对能够分解复合碳水化合物的微生物已有较多研究,但对分解木质素的微生物却知之不多^[7]。凋落物的不同组成部分是按一定的顺序进行分解的^[61,62]。微生物首先分解非基质(non-matrix)部分中纤维素和半纤维素的水溶性物质,全纤维素和木质素相互交织的复合体最后才受到微生物的作用。木质素降解过程仅受好气性微生物的影响,有两种主要的降解过程,分别叫黄腐(brown-rot)和白腐(white-rot)。由黄腐菌进行的分解是不彻底的,它们只能从木质素结构中去除甲氧基组(methoxyl groups),而白腐菌能够彻底分解木质素。由于木质素往往是基质中最难分解的物质,它的分解控制着整个结构的分解,因此氮沉降增加对凋落物分解的影响往往决定于基质中木质素的含量。有关微生物对凋落物分解的作用及其机理的更多资料可以在相关文献中找到^[63]。

3.2.2 凋落物分解的阶段性及对氮沉降增加的响应 如前所述,氮沉降对森林凋落物分解的影响有着促进、延缓、无作用等多种不同的表现。有研究者认为,主要原因是凋落物的分解有不同的阶段。阶段不同,调节凋落物分解速率的主导因子不同。凋落物的分解目前主要分为初期和后期两个阶段^[62]。

Berg 和 Staaf 等^[62,64]在研究苏格兰松针凋落物的分解中观测到,刚脱落的松针,在质量减少 26%至 36%之间时,其分解速率与 N、P 和 S 总浓度呈正比,并认为这一阶段就是凋落物分解的早期阶段。在这一阶段,可溶性的和非木质化的全纤维素首先被分解;伴随着其它元素(包括 N)浓度的提高,这一过程加速。Berg 等发现在第一阶段之后木质素含量与凋落物分解速度成反比^[62~65],影响木质素分解的因素也控制着凋落物分解的速度。

3.2.3 氮沉降促进凋落物分解的作用机理 土壤微生物是森林凋落物的主要分解者^[66]。任何有利于微生物活动的行为与过程都将促进凋落物的分解。Michael 认为,N 的加入解除了 N 对微生物活动的限制,为微生物创造了更多的生态位空间^[67]。Molina 认为在凋落物分解的早期阶段,土壤微生物能够吸收和同化可溶性的、低分子量的外加 N 用于生长呼吸,促进了微生物的生长,增强了其活性,有利于凋落物的分解^[68]。氮沉降促进凋落物分解的另一个可能原因是分解者群落组成向更加高效但对氮有更高需求的方向转变^[43]。

3.2.4 氮沉降对凋落物分解无影响的可能原因 Hobbie^[58]认为,外加氮对凋落物分解无影响可能有以下 3 方面的原因:(1)凋落物或其所处环境本身不缺 N;(2)N 对易分解部分的加速作用被其对木质素降解的抑制作用所抵消;(3)凋落物 C 源质量太差以至于分解者不能对外加 N 作用反应。这也是目前对这一问题的普遍认识。

3.2.5 氮沉降延缓凋落物分解的作用机理 外加氮延缓凋落物分解主要有以下几个方面的机理解释:

(1)外加氮与其它物质聚合,形成更难于分解的复合物 合适的 pH 条件下,沉降氮将与凋落物分解过程中的木质素和酚类物质发生化学作用,并且伴随着木质素类物质和其它形式的稳定化合物的形成^[69,70]。含 N 化合物也能够与土壤中的芳族化合物发生作用,产生难分解的腐殖化合物,首先是低分子量 N 化合物的吸收,之后这些化合物被结合进入诸如醌类等的共价键中^[69]。Axelsson 和 Berg^[71]利用 15N 铵在实验室的研究表明,上述反应是一种不可逆的受 N 浓度限制的吸收固定,形成一些高度聚合的难分解的化合物。因此,在自然条件下大气氮沉降增加可能促进低分子 N 的吸收与固定,降低凋落物分解的速率。

(2)外加 N 抑制白腐菌对木质素的降解 Berg 认为,外加 N 对凋落物分解的延缓作用可能存在两种不同的机制,除了前述低分子 N 与木质素作用生成难降解的芳香族化合物之外,低分子 N 抑制白(色)腐(朽)菌中木质素降解酶的合成也是一个重要因素^[17,72,73]。Micks 等也证明了,氮对于分解木质素和难降解化合物的酶的生产起了抑制作用^[61]。Keyser 等^[74]发现,低分子 N 富集的化合物,如铵和氨基酸中,木质素降解酶合成在白腐菌中受到抑制。研究证明已有多钟白腐菌具有这种特性^[7],说明高 N 水平对木质素降解酶(lignolytic

enzyme)生产的阻滞作用是一个普遍现象。Fog^[17]分析了 Mangenot & Reymond 对 6 种白腐担子菌纲菌在木屑中生长过程的研究情况,认为加入外源 N 之后,土壤中多种微生物的活性增加,这些微生物与担子菌产生对抗作用(antagonism),使得担子菌的竞争力下降;高 N 的情况下,即使是最具竞争力的担子菌种(*Trechispora* sp.)也生长得很差,白腐过程因此延缓,分解速率减慢。白腐菌能够彻底分解木质素;而木质素往往又是基质中最难分解的成分,因此白腐菌活性的抑制延缓凋落物的分解^[64,75]。

(3) 氮沉降使微生物降解中 C 的限制加剧 Berg 等^[74,76]认为,大气氮沉降使微生物降解中 C 的限制加剧,这也是凋落物分解后期速率常常锐减的原因。早期纤维素分解(cellulolysis)快,C 源损失过快;而木质素降解的阻碍,加剧了凋落物分解后期的能量缺乏^[51]。这将加快纤维素分解和降低木质素降解(ligninolysis),而易分解的多糖(polysaccharide)嵌套在木质素基质中,因此,当木质素分解受到阻抑时,这些本来易被利用的多糖也不能用于微生物活动,从而导致整体微生物活性的降低。外加氮也可能与土壤中的 C 缩合,减少微生物活动 C 的有效性^[53,76]。Adersson 认为,N 对微生物活性的影响因不同凋落物及分解的不同阶段而异;N 提高凋落物易分解部分中壳多糖酶(chitinase)的活性;而在分解的后期(腐殖质),N 的增加使 C 的有效性降低^[77]。Thirukkumaran 认为,大气氮沉降使土壤硝化作用增强,导致土壤 pH 降低,也使 C 的有效性降低^[72]。

(4) 氮沉降改变分解者微生物群落组成,降低凋落物分解速率 Micks 认为^[61],氮沉降增加延缓凋落物分解的一个可能原因是分解者群落组成向低效率转变。氮的增加可能通过减少微生物群落的多样性而改变微生物群落的结构,从真菌转向以细菌为主^[17,53]。Anderson 在瑞典进行苏格兰松(*Pinus sylvestris*)叶片凋落物真菌接种试验的结果表明,凋落物中微生物种群的结构对凋落物分解速率有很大影响。接种真菌者凋落物分解速率显著高于未接种者,如接种了 *Marasminus androsaceus* 的凋落物,12 个月后凋落物失重量为 52%,接种 *Trichoderma viride* 者为 48%,而未接种者为 36%^[78]。这是因为不同的微生物(种群)对基质中不同物质的分解能力不同,*Marasminus androsaceus* 能够分解木质纤维素,而 *Trichoderma viride* 主要分解纤维素。

4 氮沉降对森林凋落物影响的研究方法

目前,主要有两种方法来研究氮沉降对森林生态系统的影响,氮沉降对森林凋落物分解的影响作为氮沉降对森林生态系统影响的一部分,也通过相同的方法进行。

第一种方法是通过氮增加模拟试验,探讨其对森林凋落物分解的影响。即在一定的森林类型中选择样地,通过氮增加模拟试验,观测森林凋落物随时间序列的变化,包括质量减少和物质组成变化等。如欧洲的 NITREX 研究项目^[41,42]、美国的哈佛森林(Harvard Forest)定位研究^[43]、我国亚热带地区(鼎湖山)氮沉降对森林生态系统影响研究等^[2,3]都采用了这种方法。施加氮的种类有 NH_4NO_3 、 NaNO_3 、 NH_4Cl 、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和尿素等,但以 NH_4NO_3 为主^[42,48]。这种方法的特点在于在生态系统水平上模拟氮沉降增加的情况下,长期定位观测森林凋落物发生的真实变化。

第二,沿着自然状态下大气氮沉降梯度选择研究对象,分析不同氮沉降水平下森林凋落物的分解特征^[51]。这种方法不需要人为施氮,但因为森林凋落物分解受气候、地表微环境、分解者组成和结构等多种因素的影响,因此要在选择样地时完全排除这些因素的干扰是困难的。

森林凋落物分解对氮沉降响应的试验既可以在野外实地进行^[57,79],也可以通过室内培养^[22,48,49,67,72]。野外试验通常采用凋落物袋法^[31,51,66,79],凋落物袋的规格可根据实际需要而定,较多为 10cm × 10cm,也有其它规格如 8cm × 8cm、25cm × 25cm 等,网格大小一般从 0.5mm 到 2.0mm,以 1.0mm 居多^[2,48,80]。试验时将风干凋落物置于袋中,将凋落物袋置于样地中。各样地采用不同的氮增加处理(通常分为对照、低氮和高氮等),并定期从中取回一定量的样品袋进行测定,对结果进行分析比较。室内培养的方法是,收集试验林分的凋落物和凋落物所在林分的土壤,将其带回实验室,将土壤和凋落物置于一个可控制的容器中,试验处理和样品采集分析与野外试验做法相似。如 Magill^[49]、Vestgarden^[48]等曾经采用室内培养的方法来研究氮沉降增加对凋落物分解的影响,以及氮沉降与森林凋落物层可溶性有机碳(DOC)生产的关系等。

野外分解试验的优点是其环境条件反映了凋落物所处的真实情况,但试验往往需要较长时间;室内培养

具有试验时间短,可控性好等特点,但不能真实地反映森林地表环境的实际情况。

5 问题与展望

虽然目前普遍认为氮沉降对森林凋落物分解产生影响,但这方面的研究起步较晚,结论各不相同,很多问题有待探索。

(1) 由于经济和历史的原因,有关氮沉降对森林凋落物分解影响的研究大多数在受污染严重的欧洲和北美森林中进行^[7,12,20],而且多数以针叶林为研究对象,其结果带有局限性。热带和亚热带地区的森林类型比较复杂,森林的氮素状况及限制因子与温带不同^[81]。有研究证明,热带森林生态系统中的 N 循环与温带地区存在差别,其中的一个主要方面是热带森林生态系统往往受 P 限制而不是受 N 限制^[82]。热带亚热带地区氮沉降对森林凋落物的影响如何?不同演替阶段,不同植物组成的森林中,氮沉降对凋落物分解的影响是否不同?其机理如何?这些问题都要求在今后的研究工作中扩大研究范围,获取更多资料,以便能够增进对氮沉降情况下全球 C、N 循环规律的认识。

(2) 氮沉降对森林凋落物分解影响的研究牵涉到很多方面,如氮沉降情况下,森林凋落物分解过程中化学组成和浓度变化,氮沉降对土壤动物、微生物等凋落物分解者的影响^[83,84]、氮沉降对森林凋落物分解酶活性的影响^[77,85]等。它们都是复杂的生物化学过程,其中很多方面仍是未知,有待深入研究。因此虽然在氮沉降对森林凋落物分解影响方面观察到了许多不同的现象,但对其机理的了解仍然是初步的,有待进一步深入。

(3) 尽管我国为世界上第三大氮沉降区,但在氮沉降对森林生态系统影响方面的研究才刚刚起步^[2,19]。我国的森林类型多样,森林凋落物种类丰富。应尽快开展这方面的研究,为全球变化条件下我国的森林资源和环境管理服务。

(4) 有关 N 沉降对凋落物分解的影响,对针叶树了解多于阔叶树。到目前为止,预期生态系统 C 的积累对 N 增加的响应已做了不少工作;而生态系统通过凋落物分解的 C 流失对 N 的增加的响应却被忽视了^[86]。研究 N 对木质素含量不同的多种凋落物分解的影响以及与之相关的木质素降解酶群落,对于了解木质素影响凋落物分解的机理是必要的^[58]。

(5) N 对凋落物分解影响的有关问题,如为什么增加氮之后,加速了凋落物的质量降低过程等,需要进一步了解^[43]。虽然现在认为一个可能的原因是 N 与酚类形成了更难分解的复合物,但仅是一个推测。在白腐担子菌方面,现在普遍认为高 N 抑制了木质素降解中过氧化物酶(peroxidase)的活性,并认为这是外加氮抑制凋落物分解的一个可能原因;然而并非所有的白腐菌都表现出这种 N 抑制,而一些白腐菌并不利用过氧化物酶作为其分解木质素的主要介质^[87]。解决这些问题的一个方法是,定量观测凋落物分解过程中各种组成部分的变化,并且研究不同组分对 N 增加的响应。

6 结语

氮沉降改变了全球 N 循环,也影响着森林凋落物的分解。因为环境不同,凋落物本身性质差异,分解阶段不同等原因,氮沉降影响凋落物分解的结果多种多样。现有研究表明,氮沉降对凋落物分解的作用可以分为促进、无影响和抑制。一般来说,凋落物和环境 N 含量丰富,则 N 增加可能无实质性影响;N 贫乏的凋落物与环境,氮沉降将对凋落物分解起促进作用;虽然在凋落物分解的前期,N 沉降常常起促进作用,但长期而言,N 沉降对凋落物分解无影响,而且在后期往往表现为抑制作用;氮沉降对森林凋落物的影响可能同时存在着促进和抑制作用。氮沉降增加了环境中的营养物质含量,促进了微生物的活动,有利于森林凋物的分解;但与此同时大气中沉降的氮可能与凋落物分解过程中的某些物质聚合,形成更难降解的物质,从而阻滞了凋落物的分解,其结果往往体现了促进与阻滞这两个过程的相对强弱。尽管在氮沉降对凋落物分解作用机理方面存在着多种解释,但仍然还没找到可以普遍接受的结论,在氮沉降对凋落物影响研究方面还存在着很大的局限性,许多问题有待深入研究。

References:

- [1] 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.
- [2] Mo J M, Xue J H, Fang Y T. Litter decomposition and its responses to simulated N deposition for the major plants of Dinghushan forests in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7) : 1413~1420.
- [3] Fang Y T, Mo J M, Gundersen P, *et al.* Nitrogen transformation in forest soils and its response to atmospheric nitrogen deposition: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7) : 1523~1531.
- [4] Galloway J N, Dentener F J, Capone D G, *et al.* Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, 70 : 153~226.
- [5] Galloway J N and Cowling E B. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, 2002, 31 : 64~71.
- [6] Aerts R and Bobbink R. The impact of atmospheric nitrogen deposition on vegetation processes in terrestrial, non-forest ecosystems. In: *The impact of nitrogen deposition on natural and semi-natural ecosystems*. Edited by Simon J. Langan, Kluwer academic publishers, Dordrecht/Boston/London, 1999, 228~238.
- [7] Berg B and Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environ. Rev.*, 1997, 5 : 1~25.
- [8] Dalton H and Brand-Hardy R. Nitrogen: the essential public enemy. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40 : 771~781.
- [9] Xiao H L. Effects of Atmospheric nitrogen deposition on forest soil acidification. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(4) : 111~116.
- [10] Galloway J N, Aber J D, Erisman J W, *et al.* The nitrogen cascade. *BioScience*, 2003, 53(4) : 341~356.
- [11] Wright R F and Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN Projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101 : 1~7.
- [12] Emmett B A, Boxman D, Bredemeier M, *et al.* Predicting the effect of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments. *Ecosystems*, 1998, 1 : 352~360.
- [13] Jenkinson D S, Goulding K, Powlson D S. Nitrogen deposition and carbon sequestration. *Nature*, 1999, 400 : 629.
- [14] Nico Van Breeman. What governs nitrogen loss from forest soils? *Nature*, 2002, 418 : 604.
- [15] Hall S J, Dise N B, Mountford J O, *et al.* Nitrogen oxide emissions after nitrogen addition in tropical forests. *Nature*, 1999, 400 : 152~155.
- [16] Wang L X, Wang J, Huang J H. Comparison of major nutrient release patterns of *Quercus liaotungensis* litter decomposition in different climate zones. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(4) : 399~407.
- [17] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.*, 1988, 63 : 433~462.
- [18] Holland E A, Dentene F J R, Braswell B H, *et al.* Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry*, 1999, 46 : 7~43.
- [19] Mo J M, Brown S, Xue J H, *et al.* Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China. *Plant and Soil*, 2006, in press.
- [20] Magill A H and Aber J D. Long-term effects of experimental nitrogen additions on foliar litter decay and humus formation in forest ecosystems. *Plant and Soil*, 1998, 203 : 301~311.
- [21] Enoki T and Kawaguchi H. Initial nitrogen content and topographic moisture effects on the decomposition of pine needles. *Ecological Research*, 2000, 15 : 425~434.
- [22] Sall S N, Dominique M, Reversat F B, *et al.* Microbial activities during the early stage of laboratory decomposition of tropical leaf litters: the effect of interactions between litter quality and exogenous inorganic nitrogen. *Biol Fertil Soils*, 2003, 39 : 103~111.
- [23] Wu C Z, Hong W, Jiang Z L, *et al.* Advances in research of forest litter-fall in China, *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2000, 22(3) : 405~410.
- [24] Gladys Loranger, Jean-Francois Ponge, Daniel Imbert, *et al.* Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. *Biol Fertil Soils*, 2002, 35 : 247~252.
- [25] Li Y Q, Zhao H L, Chen Y P. Advances in the study of terrestrial ecosystem carbon source, sink and affection mechanisms. *Journal of the Graduate School of Chinese Academy of Sciences*, 2005, 24(1) : 37~42.
- [26] Xu X F, Song C C. Advances of the research on missing sink in global carbon cycling. *Journal of the Graduate School of the Chinese Academy of Sciences*, 2004, 21(2) : 145~152.
- [27] Salamanca E F, Kaneko N, Katagiri S, *et al.* Nutrient dynamics and lignocellulose degradation in decomposing quercus serrata leaf litter. *Ecological Research*, 1998, 13(2) : 199~213.
- [28] Gartner T B & Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 2004, 104 : 230~246.
- [29] Hobbie S E & Cough L. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories. *Oecologia*, 2004, 140 : 113~124.
- [30] Robinson C H. Controls on decomposition and soil nitrogen availability at high latitudes. *Plant and Soil*, 2002, 242 : 65~81.
- [31] Laiho R, Laine J, Trettin C C, *et al.* Scots pine litter decomposition along drainage succession and soil nutrient gradients in peatland forests and the effects of inter-annual weather variation. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36 : 1095~1109.
- [32] Hoorens B, Aerts R, Stoetenga M. Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, 2003, 137 : 578~586.
- [33] Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystem: a triangular relationship. *Oikos*, 1997, 7 : 439~449.
- [34] Cadisch G, Giller K E. eds, *Driven by nature: litter quality and decomposition*. CABI Publishing, 1997.
- [35] Peng S L, Liu Q. The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(9) : 1534~1544.
- [36] Matson P, Lohse K A, Hall S J. The globalization of nitrogen deposition: consequences for terrestrial ecosystems. *Ambio*, 2002, 31(2) : 113~119.
- [37] Rabalais N. Nitrogen in aquatic ecosystems. *Ambio*, 2002, 31(2) : 102~112.

- [38] Moffat A S. Global nitrogen overload problem grows critical. *Science*, 1998, 279(5353): 988~989.
- [39] Makrov M T and Krasilnikova T L. Nitrogen and phosphorus contents in plants under conditions of industrial pollution of the atmosphere and the soil. *Moscow Univ. Soil Sci. Bull.*, 1987, 42: 2~11.
- [40] Pregitzer K S and Burton A. Foliar sulfur and nitrogen along an 800km pollution gradient. *Can. J. For. Res.*, 1992, 22: 1761~1769.
- [41] Hattenschwiler S, Vitousek P M. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15: 238~243.
- [42] Gallardo A, Merino J. Leaf decomposition in two Mediterranean ecosystems of Southwest Spain: influence of substrate quality. *Ecology*, 1993, 74: 152~161.
- [43] Goran I Agren, Ernesto Bosatta, Alison H Magill. Combining theory and experiment to understand effects of inorganic nitrogen on litter decomposition. *Oecologia*, 2001, 128: 94~98.
- [44] Berg B and Staaf H. Decomposition rate and chemical changes in decomposing needle litter of Scots pine II. Influence of chemical composition. *Ecol. Bull.*, 32: 373~390.
- [45] Bergkvist B and Folkeson L. Soil acidification and element fluxes of a *Fagus sylvatica* forest influenced by simulated nitrogen deposition. *Water Air Soil Pollution*, 1992, 65: 111~133.
- [46] Tamm C O. Nitrogen in terrestrial ecosystems: Questions of productivity, vegetational changes, and ecosystem stability. *Ecological Studies* 81, Berlin: Springer Verlag, 1991, p115.
- [47] 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.
- [48] 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.
- [49] 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.
- [50] Limpens J and Berendse F. How litter quality affects mass loss and N loss from decomposing Sphagnum. *Oikos*, 2003, 103: 537~547.
- [51] Kuperman R G. Litter decomposition and nutrient dynamics in oak-hickory forests along a historic gradient of nitrogen and sulfur deposition. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, 31: 237~244.
- [52] Berg M P, Kniese J P, Zoomer R, *et al.* Long-term decomposition of successive organic strata in a nitrogen saturated Scots pine forest soil. *Forest Ecology and Management*, 1998, 107: 159~172.
- [53] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, *et al.* Nitrogen saturation in northern forest ecosystem: hypothesis and implications. *BioScience*, 1989, 39: 378~386.
- [54] Anderson J M and Hetherington S L. Temperature, nitrogen availability and mixture effects on the decomposition of heather and bracken litters. *Functional Ecology*, 1999, 13(Suppl. 1): 116~124.
- [55] Prescott C E. Dose nitrogen availability control rates of litter decomposition in forest? *Plant and Soil*, 1995, 168: 83~88.
- [56] Prescott, C E and Blevins L L. Litter decomposition in British Columbia forests: influences of forestry activities. *Journal of Ecosystems and Management*, 2004, 5(2): 30~43.
- [57] Liao L P, Gao H, Wang S L, *et al.* The effect of nitrogen addition of Chinese fir leaf litter. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24 (1): 34~39.
- [58] Hobbie S E. Interactions between litter lignin and soil nitrogen availability during leaf litter decomposition in a Hawaiian montane forest. *Ecosystems*, 2000, 3: 484~494.
- [59] Berg B, Ekbohm G. Litter mass-loss rates and decomposition patterns in some needle and leaf litter types. Long-term decomposition in a Scots pine forest. VII *Can J Bot*, 1991, 69: 1449~1456.
- [60] Micks P, Downs M R, Magill A H. Decomposition litter as a sink for ¹⁵N-enriched additions to an oak forest and a red pine plantation. *Forest Ecosystem and Management*, 2004, 196: 71~87.
- [61] Berg B, Hannus K, Popoff T, *et al.* Changes in organic-chemical components of needle litter during decomposition, Long-term decomposition in a Scots pine forest. I. *Can. J. Bot.*, 1982, 60: 1310~1319.
- [62] Berg B and Staaf H. decomposition rate and chemical changes in decomposing needle litter of Scots pine II. Influence of chemical composition. *Ecol. Bull.*, 1980, 32: 163~178.
- [63] Eriksson K E, Blanchette R A and Ander P. Microbial and enzymatic degradation of wood and components. Berlin: Springer Series in Wood Science, Springer Verlag, 1990, 1~157.
- [64] Berg B, Staaf H and Wessen B. Decomposition of Scots pine needle litter of differing nutrients concentrations. *Scan. J. For. Res.*, 1987, 2: 399~415.
- [65] Berg B. Initial rates and limit values for decomposition of a scots pine Norway spruce needle litter: a synthesis for N-fertilized forest stands. *Can. J. For. Res.*, 2000, 30: 122~135.
- [66] Kwabiah A B, Voroney R P, Palm C A, *et al.* Inorganic fertilizer enrichment of soil: effect on decomposition of plant litter under subhumid tropical conditions. *Biol Fertil Soils*, 1999, 30: 224~231.
- [67] Madritch M D, Hunter M D. Intraspecific litter diversity and nitrogen deposition affect nutrient dynamics and soil respiration. *Oecologia*, 2003, 136: 124~128.

- [68] Molina J A E, Clapp C E, Shaffer M J, *et al.* A model of nitrogen and carbon transformations in soil: description, calibration and behaviour. *Soil Sci Soc Am J*, 1983, 47: 85~91.
- [69] Kondo R, Iimori T, Imamura H, *et al.* Polymerization of DHP and depolymerization of DHP-glucoside by lignin oxidizing enzymes. *J. Biotechnol*, 1990, 13:181~188.
- [70] Berg B, McLaugherty C, Virzo De Santo, *et al.* Humus buildup in boreal forests: effects of litter fall and its N concentration. *Can. J. For. Res.*, 2001, 31: 988~998.
- [71] Axelsson G and Berg B. Fixation of ammonia (^{15}N) to Scots pine needle litter in different stages of decomposition. *Scand.J. For. Res.*, 1988, 3: 273~180.
- [72] Thirukkumaran C M & Parkinson D. Microbial respiration, biomass, metabolic quotient and litter decomposition in a lodgepole pine forest floor amended with nitrogen and phosphorous fertilizers. *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, 32: 59~66.
- [73] Koide R T & Wu T. Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation, *New Phytologist*, 2003, 158: 401~407.
- [74] Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133: 13~22.
- [75] Gallo M E, Lauber C L, Cabaniss S E, *et al.* Soil organic matter and litter chemistry response to experimental N deposition in northern temperate deciduous forest ecosystems. *Global Change Biology*, 2005, 11: 1~8.
- [76] Keyser P, Kirk T K, and Zeikus I G. Ligninolytic enzyme of *Phanerochaete chrysosporium*: synthesized in the absence of lignin in response to nitrogen starvation. *J. Bacteriol.*, 1978, 135: 790~797.
- [77] Adersson M, Kjoller A, Struwe S. Microbial enzyme activities in leaf litter, humus and mineral soil layers of European forests. *Soil Biol. Biochem.*, 2004, 36: 1527~1537.
- [78] Peter Cox, Simon P, Wilkinson Jonathan M. Anderson. Effects of fungal inocula on the decomposition of lignin and structural polysaccharides in *Pinus sylvestris* litter. *Biol Fertil Soil*, 2001, 33: 246~251.
- [79] Alhamd L, Arakaki S, Hagihara A. decomposition of leaf litter of four tree species in a subtropical evergreen broad-leaved forest, Okinawa Island, Japan. *Forest Ecology and Management*, 2004, 202: 1~11.
- [80] Tian X J, Sun S C, Ma K P, *et al.* Behavior of carbon and nutrients within two types of leaf litter during 3.5 year decomposition. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(12): 1413~1420.
- [81] Hall S J and Matson P A. Nutrient status of tropical rain forests influences soil N dynamics after N additions. *Ecol. Monogr.*, 2003, 73: 107~129.
- [82] Vitousek P M and Sanford R L Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1986, 17: 137~167.
- [83] 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.
- [84] Xue J H, Mo J M, Li J, *et al.* Effect of nitrogen deposition on ectomycorrhizal fungi. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8): 1786~1792.
- [85] Michael Andersson, Annelise Kjoller, Sten Struwe. Microbial enzyme activities in leaf litter, humus and mineral soil layers of European forests. *Soil Biology & Biochemistry*. 2004, 36:1527~1537.
- [86] 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. *Ecol Appl.*, 1996, 6: 806~814.
- [87] Sinsabaugh R L, Gallo M E, Lauber C, *et al.* Extracellular enzyme activities and soil organic matter dynamic for northern hardwood forests receiving simulated nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 2005, 75: 201~215.

参考文献:

- [2] 莫江明, 薛花, 方运霆. 鼎湖山主要森林植物凋落物及其对 N 沉降的响应. *生态学报*, 2004, 24(7): 1413~1420.
- [3] 方运霆, 莫江明, Per Gundersen, 等. 森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应. *生态学报*, 2004, 24(7): 1523~1531.
- [9] 肖辉林. 大气氮沉降对森林土壤酸化的影响. *林业科学*, 2001, 37(4): 111~116.
- [23] 吴承祯, 洪伟, 姜志林, 等. 我国森林凋落物研究进展. *江西农业大学学报*, 2000, 22(3): 405~410.
- [25] 李玉强, 赵哈林, 陈银萍. 陆地生态系统碳源与碳汇及其影响机制研究进展. *生态学报*, 2005, 24(1): 37~42.
- [26] 徐小锋, 宋长春. 全球碳循环研究中“碳失汇”研究进展. *中国科学院研究生院学报*, 2004, 21(2): 145~152.
- [35] 彭少麟, 刘强. 森林凋落物动态及其对全球变暖的响应. *生态学报*, 2002, 22(9): 1534~1544.
- [57] 廖利平, 高洪, 汪思龙, 等. 外加氮源对杉树叶凋落物分解及土壤养分淋失的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 34~39.
- [83] 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.
- [84] 薛花, 莫江明, 李炯, 等. 氮沉降对外生菌根真菌的影响. *生态学报*, 2004, 24(8): 1785~1792.