

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第32卷 第21期 Vol.32 No.21 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 21 期

2012 年 11 月 (半月刊)

目 次

白洋淀富营养化湖泊湿地厌氧氨氧化菌的分布及对氮循环的影响.....	王衫允,祝贵兵,曲冬梅,等 (6591)
造纸废水灌溉对滨海退化盐碱湿地土壤酶活性的响应.....	夏孟婧,苗颖,陆兆华,等 (6599)
图们江下游湿地生态系统健康评价.....	朱卫红,郭艳丽,孙 鹏,等 (6609)
适应白洋淀湿地健康评价的 IBI 方法.....	陈 展,林 波,尚 鹤,等 (6619)
基于 MODIS 的洞庭湖湿地面积对水文的响应.....	梁 婕,蔡 青,郭生练,等 (6628)
崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性.....	章振亚,丁陈利,肖 明 (6636)
中国东部亚热带地区树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 方位变化的谐波分析.....	赵兴云,李宝惠,王 建,等 (6647)
甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性.....	高福元,赵成章 (6661)
川西亚高山/高山森林土壤氧化还原酶活性及其对季节性冻融的响应.....	谭 波,吴福忠,杨万勤,等 (6670)
模拟分类经营对小兴安岭林区森林生物量的影响.....	邓华卫,布仁仓,刘晓梅,等 (6679)
苹果三维树冠的净光合速率分布模拟.....	高照全,赵晨霞,张显川,等 (6688)
拟茎点霉 B3 与有机肥配施对连作草莓生长的影响.....	郝玉敏,戴传超,戴志东,等 (6695)
落叶松林土壤可溶性碳、氮和官能团特征的时空变化及与土壤理化性质的关系.....	苏冬雪,王文杰,邱 岭,等 (6705)
人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究.....	张永宽,陶 冶,刘会良,等 (6715)
山地河流浅滩深潭生境大型底栖动物群落比较研究——以重庆开县东河为例.....	王 强,袁兴中,刘 红 (6726)
荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系.....	吴忠鑫,张 磊,张秀梅,等 (6737)
北黄海秋、冬季浮游动物多样性及年间变化.....	杨 青,王真良,樊景凤,等 (6747)
鄂尔多斯市土地利用生态安全格局构建.....	蒙古军,朱利凯,杨 倩,等 (6755)
村落文化林与非文化林多尺度物种多样性加性分配.....	高 虹,陈圣宾,欧阳志云 (6767)
不同生计方式农户的环境感知——以甘南高原为例.....	赵雪雁 (6776)
两种预测模型在地下水动态中的比较与应用.....	张 霞,李占斌,张振文,等 (6788)
四川黄龙沟少花鹤顶兰繁殖成功特征.....	黄宝强,寇 勇,安德军 (6795)
硝化抑制剂对蔬菜土硝化和反硝化细菌的影响.....	杨 扬,孟德龙,秦红灵,等 (6803)
新疆两典型微咸水湖水体免培养古菌多样性.....	邓丽娟,娄 恺,曾 军,等 (6811)
白洋淀异养鞭毛虫群落特征及其与环境因子的相关性.....	赵玉娟,李凤超,张 强,等 (6819)
双酚 A 对萼花臂尾轮虫毒性及生活史的影响.....	陆正和,赵宝坤,杨家新 (6828)
孵化温度对双斑锦蛇初生幼体行为和呼吸代谢的影响.....	曹梦洁,祝 思,蔡若茹,等 (6836)
黄玛草蛉捕食米蛾卵的功能反应与数值反应.....	李水泉,黄寿山,韩诗畴,等 (6842)
互惠-寄生耦合系统的稳定性.....	高 磊,杨 燕,贺军州,等 (6848)
超微七味白术散对肠道微生物及酶活性的影响.....	谭周进,吴 海,刘富林,等 (6856)
专论与综述	
氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响.....	陈 浩,莫江明,张 炜,等 (6864)
全球 CO_2 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展.....	赵旭辉,孔繁翔,谢薇薇,等 (6880)
跨界自然保护区——实现生物多样性保护的新手段.....	石龙宇,李 杜,陈 蕾,等 (6892)
研究简报	
会同和朱亭 11 年生杉木林能量积累与分配.....	康文星,熊振湘,何介南,等 (6901)
退化草地阿尔泰针茅生殖株丛与非生殖株丛的空间格局.....	任 珩,赵成章,高福元,等 (6909)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 35 * 2012-11



封面图说: 白洋淀是华北地区最大的淡水湖泊湿地。淀区内沟壕纵横交织错落,村庄、苇地、园田星罗棋布,在水文、水化学、生物地球化学循环以及生物多样性等方面,具有非常复杂的异质性。随着上游城镇污废水、农田径流进入水域,淀区富营养化日益加剧。复杂的水环境特点、高度的景观异质性和良好的生物多样性,使得该地区成为探索规模性厌氧氨氧化反应的良好研究地点(详见本期第 6591—6598 页)。

彩图提供: 王为东博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: wdwangh@yahoo.com

DOI: 10.5846/stxb201109171363

陈浩, 莫江明, 张炜, 鲁显楷, 黄娟. 氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响. 生态学报, 2012, 32(21): 6864-6879.

Chen H, Mo J M, Zhang W, Lu X K, Huang J. The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(21): 6864-6879.

氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响

陈 浩^{1,2}, 莫江明^{1,*}, 张 炜¹, 鲁显楷¹, 黄 娟¹

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 工业化带来的大气氮沉降增加是影响森林生态系统碳吸存的重要因素。将森林碳库分为地上和地下两部分, 从 3 个方面综述了国内外氮沉降对森林生态系统碳吸存影响的研究现状。(1) 地上部分: 氮限制的温带森林, 氮沉降增加了地上部分碳吸存。氮丰富的热带森林, 氮沉降对地上部分碳吸存没有影响。过量的氮输入会造成森林死亡率的上升, 从而降低地上部分碳吸存。(2) 地下部分: 相比地上部分研究得少, 表现为增加、降低和没有影响 3 种效果。(3) 目前的结论趋向于认为氮沉降促进森林生态系统碳吸存, 然而氮沉降所带来的森林生态系统碳吸存能力到底有多大依然无法确定, 这也将成为未来氮碳循环研究的重点问题。分析了氮沉降影响森林生态系统碳吸存的机理, 介绍了氮沉降对森林生态系统碳吸存影响的 4 种研究方法。探讨了该领域研究的不足及未来的研究方向。

关键词: 氮沉降; 森林; 碳吸存; 全球变化

The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review

CHEN Hao^{1,2}, MO Jiangming^{1,*}, ZHANG Wei¹, LU Xiankai¹, HUANG Juan¹

1 Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, Guangdong 510650, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Human activities such as combustion of fossil fuels, intensive agriculture and stockbreeding, have significantly altered the global nitrogen (N) cycle in the last several decades, resulting in increasing the concentrations of nitrogenous compounds in the atmosphere and elevating N deposition to the terrestrial ecosystems. Greater N deposition may change the carbon sequestration on forest ecosystems through affecting the plant growth, litter production, fine root turnover, recalcitrance of N-enriched litter, microbial growth and the DOC dynamic, and has been increasingly concerned worldwide. Based on the available literature, we divided forest carbon pool into aboveground and belowground carbon pool, reviewed the impacts of N deposition on forest carbon sequestration, emphasizing three aspects: (1) Aboveground carbon sequestration. N deposition increase carbon sequestration in “N-limited” temperate forests or have no effects on “N-Saturation” tropical forest, but high N deposition may have negative effects by rising forest mortality. (2) Belowground carbon sequestration. The results of reports are different, ranging from positive to negative depending on forest type, and have few regulation because of its limited researches compared with the researches in aboveground carbon sequestration. (3) The dispute. A range of studies have showed positive carbon increase under N deposition, but the degree of the effects is highly uncertain and may vary by two orders of magnitude. We also reviewed the mechanisms and research methods about

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2010CB83350); 国家自然科学基金项目 (30970521, 40730102); 广东省自然科学基金项目 (8351065005000001, 9451065005004064)

收稿日期: 2011-09-17; **修订日期:** 2012-02-07

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

the effects of N deposition on forest carbon sequestration in this paper. Finally, the present and future research needs about the effects of N deposition are also discussed.

Key Words: nitrogen deposition; forest; carbon sequestration; global change

全球气候变暖已是毋庸置疑的事实。政府间气候变化专门委员会(IPCC)第四次评估报告(AR4)显示,近 100a 来全球平均气温上升 0.74℃,人为温室气体浓度的增加很可能是导致全球气候变暖的主要原因^[1]。其中,二氧化碳(CO₂)是最重要的人为温室气体,对增强温室效应的贡献率高达 56%^[2]。自《京都议定书》规定了各国的 CO₂ 排放标准以来,各国在极力减少人为 CO₂ 排放的同时,也开始致力于自然界碳汇问题的研究以制定合理的环境政策,并为国际政治谈判赢得筹码。

陆地和海洋对 CO₂ 的吸收(碳吸存)均起到了至关重要的作用。据统计,人类活动每年约产生 7.1 Gt 的 CO₂,这些 CO₂ 一部分(约 3.4 Gt)残留于大气,一部分(约 1.5—2.0 Gt)被海洋吸收^[3]。但是仍然有约 1.5—2.0 Gt 不知所踪的 CO₂ 可能被陆地生态系统所吸收^[4]。森林生态系统是陆地生态系统的主体,占据了陆地生态系统植被碳库的 86% 以上^[5] 和土壤碳库的 73%^[6],固定的总碳量约占整个陆地生态系统的 76%—78%^[7]。因此,森林生态系统碳吸存的微小变化都将对全球气候产生深刻的影响。

影响森林生态系统碳吸存的最主要驱动因子包括土地利用变化、森林的恢复生长、CO₂ 的施肥作用和全球变暖^[1,8]。近 150a 来,随着工业化发展、化石燃料的燃烧及农业、畜牧业生产所导致的 NO 和 NH₃ 的排放量比工业前高出 3—5 倍^[1],并将随着人口增长和城市化程度的提高而继续增加^[9]。预计到 2050 年,全球氮沉降量将增加至 200 Tg N/a,比 1995 年高 1 倍^[10]。这些氮以干沉降和湿沉降的形式降落到森林生态系统中,对森林生态系统的结构与功能(包括地上生产力和土壤碳动态)产生深远的影响,使氮沉降成为近代影响森林生态系统碳吸存的另一个重要影响因子^[8]。

国际上最早探讨氮沉降与森林碳吸存关系的学者是 Townsend^[11] 和 Holland^[12],他们分别于 1996 和 1997 年报道了氮沉降对森林碳吸存影响的模型预测结果。之后其他研究者利用不同的技术和方法进行了大量的研究,如 Nadelhoffer 等^[13] 的同位素技术,De Vries 等^[14] 和 Hyvönen 等^[15] 的模拟氮沉降方法,Magnani 等^[16] 和近期 Thomas 等^[17] 的氮沉降梯度方法。这些研究为估算全球氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响提供了重要的基础。然而,这些研究大部分是在温带地区进行,真正涉及热带、亚热带地区的研究却为数不多。目前仅见于波多黎各^[18] 和夏威夷^[19] 等几个地区的初步研究。我国被认为是未来氮沉降最严重的国家之一^[10],在氮沉降与森林碳吸存关系方面的研究自 2003 年始也逐渐得到学者们的重视,目前已进入起步阶段^[20-22]。本文综述了国内外以往关于氮沉降对森林碳吸存影响研究的结果和方法,归纳总结氮沉降对森林碳吸存影响的机理,旨在为我国未来森林碳吸存研究以及森林经营与管理提供参考。

1 森林碳库的划分

森林生态系统吸收的大气 CO₂ 主要储存于森林植被和土壤两大碳库中,其中森林植被碳库包括了地上和地下植物体碳库(图 1)。森林凋落物中也储存了一小部分碳,由于其处于地表,一般不归入土壤碳库中,而是成为一个独立的碳库^[23]。De Vries 等^[24] 在其研究综述中为了方便统计近几年国际上的研究结果,将森林碳库分为地上碳库和地下碳库两部分。其实他所指的地上碳库是植被碳库,即包括了地上和地下植物体碳库,而地下碳库是指土壤碳库。凋落物碳库由于其储量少,缺乏研究数据,故而并没有进行讨论。本文也将采用这种分类方式进行阐述,目的是为了便于统计及增强研究的可比性。

2 氮沉降对森林碳吸存的影响

2.1 氮沉降对森林地上部分碳吸存的影响

温带的研究是目前认知氮沉降影响森林地上部分碳吸存的主要知识来源。尽管有研究显示氮沉降带来的温带森林地上碳吸存增加极少^[16],但是更多的研究表明由于温带森林主要受氮限制^[25],氮沉降通过增加

土壤氮的可利用性能够促进植物的生长进而大幅度增加森林地上部分碳吸存^[26]。Townsend^[14]和 Holland^[15]的模型研究(模型法)就是最早支持上述观点的报道。之后众多的研究显示,氮沉降能增加地上部分碳吸存量约在 17—61 kg C kg⁻¹ N(以“氮沉降驱动的碳吸存率”表示)。例如,Solberg 等^[27]和 Laubhann 等^[28]在 2009 年分别发表了对欧洲约 400 多个地区大范围空间调查(氮沉降梯度法)的研究结果。其中,Solberg 等在林分水平上进行研究,结果显示每增加 1 kg N hm⁻² a⁻¹ 的氮沉降量,将使欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)胸径生长增加 1%,挪威云杉(*Picea abies* Kast.)胸径生长增加 2%。Laubhann 等在单木水平上进行研究,结果每增加 1 kg N hm⁻² a⁻¹ 的氮沉降量约增加 1.2%—1.5% 的胸径生长。若按 50% 的植物含碳量进行换算,欧洲地区 1993—2000 年间氮沉降驱动的碳吸存率约为 20—40 kg C kg⁻¹ N^[24]。2010 年,Thomas 等^[17]采用同样的方法研究了美国东北部和北中部地区 24 种最常见植物对氮沉降的响应。研究证实了氮沉降对植被碳吸存的重要性,并计算得到研究区内氮沉降驱动的植被碳吸存率约为 61 kg C kg⁻¹ N。此外,在 2006—2008 年期间,相继的几个长期氮沉降模拟实验研究(模拟氮沉降法)报道也证实氮沉降能增加森林地上部分的碳吸存。例如,Höberg 等^[29]报道了温带森林长达 30 年的氮施肥试验对森林植物生长的影响,低氮处理(34 kg N hm⁻² a⁻¹)带来的森林生态系统地上部分碳吸存率约 25 kg C kg⁻¹ N。这与 Hyvönen 等^[15]和 De Vries 等^[14]的研究结果一致。Pregitzer 等^[30]在密西根硬木林的研究则显示森林地上部分氮沉降驱动的碳吸存率约为 17 kg C kg⁻¹ N。

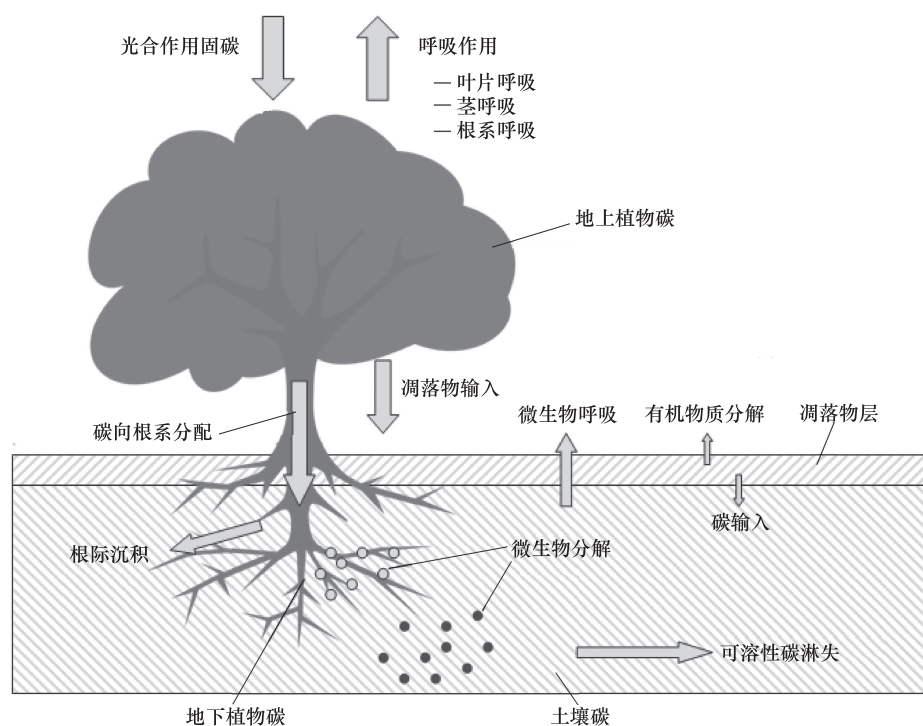


图 1 森林生态系统碳吸存关键过程示意图^[31]

Fig. 1 Map of key processes of carbon sequestration in forest ecosystem

基于 US Environmental Protection Agency (EPA) 上的图片改进

热带森林被认为是富氮而受磷限制的^[32]。所以,一般认为氮沉降对热带森林地上部分碳吸存没有影响^[33]。该观点也得到了相关研究的证实,如 Martinelli 等^[34]分析了来自 8 个热带森林生态系统的研究数据后指出热带森林生态系统不受氮限制。Harrington 等^[35]2001 年在夏威夷高度风化的成熟热带雨林地区的研究及 Cusack 等^[18]2010 年在波多黎各热带成熟雨林的研究结果也显示了热带森林非氮限制的特征。然而,2008 年,LeBauer 等^[36]对 16 个热带森林生态系统氮沉降试验的结果进行综合分析后得出了不一样的结论。他们的研究除去其中 8 个年轻热带森林类型(土壤年龄<1000 a,理论上认为就是氮限制的)之后,其他 8 个热带森

林生态系统依然表现出明显的氮限制特点,地上部分 NPP 随氮输入的增加而增加。据此,LeBauer 等认为热带森林生态系统是氮限制的。LeBauer 也指出研究可能无法完全反映所有热带森林的情况。因为这 8 个“非年轻”热带森林中有部分是干旱热带雨林、次生热带雨林和高海拔热带雨林。而唯一的印度尼西亚成熟热带雨林地上部分的 NPP 并没有受氮沉降影响,表现出非氮限制的特点。所以,准确地说,热带森林 NPP 对氮沉降的响应取决于所在区域土壤氮现状,氮限制的热带森林(如年轻热带雨林、干旱热带雨林、次生热带雨林和高海拔热带雨林)在氮沉降的刺激下 NPP 随之增加,而氮饱和的成熟热带森林则可能不受氮沉降的影响。

然而,过量的氮输入可能会抑制植物生长,增加死亡率,从而减少森林地上部分植物碳吸存。所谓“过量的氮”有两种情况:一种是人为施氮导致的,如高氮施肥试验;另一种则是自然状态下的,如高氮沉降区或森林演替的顶级。其中,氮施肥试验的研究,如 Magill 等^[37]在美国哈佛森林的研究,经过长达 15a 的氮处理后,高氮处理($150 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)样地,脂松(*Pinus resinosa* Ait.)的死亡率高达 57%。另外,自然状态下的研究,例如 Aber 等^[38]在美国东北部针叶林的大范围空间调查研究显示,沿着氮沉降梯度植物的生长受到抑制,死亡率上升。这与 Thomas 等^[17]2010 年在美国东北部和北中部地区对 24 种最常见植物氮沉降响应的研究结果一致。

2.2 氮沉降对森林地下部分碳吸存的影响

相比地上部分碳吸存的研究,地下部分碳吸存的研究较少,且结论并不一致。从最早 Townsend^[11]与 Nadelhoffer^[13]报道了两种不同的研究结果开始,科学家们就把目光部分地转向了地下碳库^[39]。随后,部分研究证实氮沉降通过提高凋落物的分解速率^[40-41],增加土壤呼吸量^[42],降低 SOC 浓度^[43],从而减少了土壤碳储量。但是,2004 年,Magill 等^[37]在美国哈佛森林的研究却显示氮沉降对土壤碳库并没有显著影响。目前,在欧洲和美国的几个长期的氮模拟实验研究(10—30a)结果显示氮沉降能够带来的土壤碳吸存增量约 10—25 $\text{kg C kg}^{-1} \text{ N}$ ^[24]。例如,Hyvönen 等^[15]报道了瑞典和芬兰的长达 15a 模拟氮实验研究结果,长期氮施肥下土壤中氮沉降驱动的碳吸存率约 11 $\text{kg C kg}^{-1} \text{ N}$,比地上部分(25 $\text{kg C kg}^{-1} \text{ N}$)约低 2—3 倍。Pregitzer 等^[30]在美国密西根硬木林的研究显示,土壤中氮沉降驱动的碳吸存率约为 23 $\text{kg C kg}^{-1} \text{ N}$,是 Hyvönen 研究结果的两倍。而这个研究结果却和 De vries 等^[14]的研究结果(约为 21 $\text{kg C kg}^{-1} \text{ N}$)相近。

热带地区氮沉降对森林地下部分碳吸存影响的研究,目前仅见于波多黎各、夏威夷、墨西哥和中国南方几个地区的初步研究报告,且研究结论并不一致。此外,这些报道多数集中于次生林的研究,自然林方面仅见于 Li 等^[44]和 Cusack 等^[18]分别于 2006 年和 2010 年发表的其在波多黎各的研究结果。其中,Li 等的研究认为氮施肥并不能增加土壤有机碳吸存。而 Cusack 等却给出了不同的结论,认为氮施肥促进了土壤重组碳的积累,从而提高了土壤碳吸存。关于次生林的研究,Giardina 等^[19]在夏威夷的研究发现,施肥减缓了热带次生林土壤碳循环,并认为施肥对土壤碳吸存的影响可能是中性甚至是负面的。Gamboa 等^[45]在墨西哥热带次生干旱林中,分别对处于演替早期和晚期两个阶段的两类森林进行研究,研究表明施氮对两类森林的土壤碳吸存均无显著影响。在鼎湖山自然保护区的氮沉降研究已经证实氮沉降抑制微生物生长^[21,46],降低凋落物分解速率^[20]以及土壤 CO_2 排放^[21],这些结果潜在的表明氮沉降可能驱使热带亚热带“富氮”森林土壤有机碳的积累。其他国内的研究还有刘菊秀等在中国亚热带地区的开顶箱实验^[47]及涂利华等在柳江苦竹林的短期氮施肥试验^[47]。前者认为增加 CO_2 量能提高土壤碳吸存,但是这种提高需要额外的氮输入的辅助,而后者则认为氮施肥增强了土壤呼吸,土壤碳储量将减少。总的来讲,国内外该领域的研究数量还是相当有限,而且大部分模拟氮实验研究的施肥年限很短(<10a),难以反映自然状态下森林生态系统对氮沉降的响应情况。

2.3 研究的焦点及争议

从上文的阐述中不难发现,在氮沉降对森林碳吸存的影响这个问题上,任何一个森林生态系统,无论温带还是热带,地上还是地下,总能找到不同的研究结论(增加、降低或没有影响)。即使能够发现地上部分碳吸存有如下规律:氮限制的温带森林,氮沉降增加了地上部分碳吸存;氮丰富的热带森林,氮沉降对地上部分碳吸存没有影响;过量的氮输入会造成森林死亡率的上升,从而降低地上部分碳吸存。然而,地下部分是否也可

能有类似地上部分碳吸存的规律则需进一步研究。就整个森林生态系统而言,在全球尺度上,是否已经能够告诉世人氮沉降增加或者减少森林碳吸存了呢?当前学术界普遍接受氮沉降增加陆地生态系统,特别是森林生态系统碳吸存的观点,而把关注的焦点集中在了研究氮沉降所带来的森林生态系统碳吸存到底有多大(氮沉降驱动的碳吸存率)这个问题上。从研究的历史来看,不同的研究给出的答案存在较大的差异(表1)。

早期的模型研究假设大气氮沉降带来的氮 80% 被存储于具有高 C/N (250—500) 的地上生物量中,预测氮沉降驱动的陆地生态系统碳吸存率约为 200—400 kg C kg⁻¹ N^[11-12]。但是以实验为基础的研究否定了这种假设和预测。例如 Nadelhoffer 等^[13]利用¹⁵N 同位素技术,研究显示氮沉降带来的氮仅有约 5% 被存储于地上生物量中,而绝大部分的氮(约 70%)储存于低 C/N (10—30) 的土壤中。研究表明氮沉降并非陆地生态系统碳吸存能力提高的主要原因,其带来的生态系统碳吸存率约只有 46 kg C kg⁻¹ N。Currie 等^[48]甚至认为氮沉降驱动的生态系统碳吸存率只有 5 kg C kg⁻¹ N。然而,这些研究同样遭到质疑,因为他们并没有考虑森林林冠对氮的直接吸收作用的影响^[49-50]。目前,Magnani 等^[16]在 Nature 上的报道重新强调了生态系统碳吸存与大气氮沉降存在着强烈的相关性,引发了更为激烈的讨论。其对欧洲、亚洲和北美多个不同施氮水平的实验进行综合研究,结果显示氮沉降驱动的陆地生态系统碳吸存率为 475 kg C kg⁻¹ N^[51]。但是有学者质疑其值过高,已经超出了合理范围^[15,51-53]。Sutton 等^[51]对 Magnani 的研究数据进行了重新的分析校正,认为氮驱动的碳吸存率约为 91—177 kg C kg⁻¹ N。即便如此,经过校正后的氮驱动的碳吸存率仍然与目前几个长期定位氮沉降模拟试验研究的结果(约在 36—48 kg C kg⁻¹ N 之间)相去甚远。研究方法的不同、技术手段的局限性及森林碳循环的复杂性可能是导致研究结果差异的主要原因。

3 氮沉降对森林碳吸存的影响机理

3.1 地上部分碳吸存

地上部分净初级生产力 (ANPP) 反映了森林地上部分碳的净输入量,可用于表示地上部分碳吸存的变化。ANPP 由光合作用和呼吸作用两部分决定。氮沉降通过影响这两个过程最终决定森林地上部分碳吸存的增加或者减少(图1)。

3.1.1 光合作用

一般氮输入会引起叶氮含量上升^[59],叶氮含量上升将刺激植物光合速率的提高。研究表明,在叶片尺度上,植物光合作用和叶氮含量存在强烈的相关性^[60],而且这种相关性在不同物种、群落、生态系统和生物群系中普遍存在^[61]。氮输入通过提高叶片中蛋白质总量、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶 (Rubisco) 的浓度和活性、光合色素及一切与促进光合作用有关的含氮物质的含量,加快植物的光合速率^[62]。例如,Warren 等^[63]对欧洲赤松幼苗进行了为期 3a 的施氮处理,随着施氮水平的增加幼苗单位叶面积 Rubisco 含量及以 Rubisco 形式存在的氮占总氮的比率不断增加,单位叶面积叶绿素 a+b 含量也增加了 4 倍。然而,关于 Rubisco,也有报道认为植物并不把这部分多出的 Rubisco 用于光合作用,而是作为叶片氮的贮存形式^[64]。

叶氮浓度超过一定限度时,又可能引起植物体 Rubisco 的浓度、活性、光合色素含量的下降,从而使光合速率降低^[65]。Nakaji 等^[65]将日本柳杉 (*Cryptomeria japonica* D. Don) 和日本赤松 (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 1 年生幼苗置于不同氮处理水平的土壤中进行为期 2 个生长季节的试验,发现其中日本赤松在高氮处理 (370 kg N hm⁻² a⁻¹) 下,净光合速率相比对照组显著下降。其原因可能是松针中 Rubisco 的浓度和活性降低导致光合作用中羧化反应受阻。研究还观察到植物叶片蛋白质、Rubisco 浓度降低与 N/P、Mn/Mg 存在显著的正相关关系,因为高氮输入使叶片中的 P、Mg 浓度降低,N、Mn 浓度升高,导致叶片中 N/P 和 Mn/Mg 比例失衡,所以营养失衡可能是导致光合作用下降的另一个原因^[65-66]。此外,氮沉降给光合作用带来负面效应还有其他解释,例如 Brown 等^[67]认为高氮输入下叶片光合速率的降低可能与氮沉降导致的植物自遮蔽 (Self-shading) 有关。也有研究认为光合作用下降可能是其他营养元素 (例如 P) 的缺乏造成的^[68]。另外,较

表 1 不同研究的氮沉降驱动的碳吸存率范围
Table 1 Estimated ranges in N-use efficiency at various researches

研究方法 Methods	处理 Treatment	地点 Location	林型 Forest type \ 林龄 Age/a	氮沉降驱动的碳吸存率 N-use efficiency/(kg C kg ⁻¹ N)			参考文献 References
				地上 Above ground	地下 Below ground	总体 Total	
模拟氮沉降法 Fertilizer experiment	施氮水平 (kg N hm ⁻² a ⁻¹) \ 类型 \ 时间/a						
	34, 68, 108 \ NH ₄ NO ₃ \ 30	瑞典	次生林 \ 54	25	—	—	[29]
	30—50, 50—200 \ NaNO ₃ \ 14—30	瑞典、芬兰	次生林 \ 12—153	25	11	36	[15]
氮沉降梯度法 Nitrogen gradient	30 \ NaNO ₃ \ 10	美国	次生林 \ 94±3	17	23	40	[30]
	沉降梯度 (kg N hm ⁻² a ⁻¹)						
	4.9—9.8	欧亚大陆和北美洲	自然林、次生林 \ 0—600	—	—	475	[16]
同位素法 Isotope experiment	4.9—9.8	欧亚大陆和北美洲	自然林、次生林 \ 0—600	—	—	91—177	[51]
	1.2—61.5	欧洲	自然林、次生林 \ >41	15—38	—	—	[27, 28]
	3—11	美国	—	61	—	—	[17]
	同位素类型						
	¹⁵ N	瑞典	—	30—70	11—18	41—88	[54]
模型法 Model simulation	¹⁵ N	欧洲和美国	次生林 \ >35	25	21	46	[13]
	¹⁵ N	美国	次生林 \ 80	—	—	5	[48]
	¹⁵ N	欧洲	自然林、次生林 \ 不 平均	33	15	48	[14]
	模型类型						
	NDEP	全球尺度	自然林、次生林 \ 不 平均	—	—	200—400	[11, 12]
部分引用 De vries 等的研究 ^[24]	CENTURY, BGC, Hybrid	瑞典	—	—	—	10—30	[55]
	EFM	欧洲	—	—	—	41—54	[56]
	EFM, CENTURY, BGC	瑞典	次生林 \ 33—125	—	—	43—75	[51]
	SUMO	荷兰	次生林 \ —	20—30	—	—	[57]
	SMART2-SUM02	欧洲	自然林、次生林 \ 不 平均	3—12	5—11	7—24	[58]

低的净氮利用率(PNUE)也可能造成光合作用对氮输入的不响应。例如 Hikosaka 等^[69]的研究认为尽管不同植物的叶氮与光合能力表现出类似的相关性,但由于不同植物的净氮利用率(PNUE)不一样,使得叶氮与光合能力相关性的强弱有别。

氮沉降除了通过使叶氮含量升高以提高叶片光合速率外,还能够通过增加植物叶片面积及数目,使得植物对光的竞争力增强,间接提高植物的光合能力^[70]。但也有不同的观点,如 Pregitzer 等^[30]的研究观察到长期的氮沉降并没有增加植物叶片的面积,而认为 ANPP 的增加主要依赖于植物叶片氮的增加。

3.1.2 呼吸作用

氮沉降对植物呼吸作用影响的研究最多的是关于植物叶片暗呼吸。这些研究普遍认为供氮水平增加提高了叶片氮的含量,进而使植物呼吸上升^[71]。氮输入导致植物组织中蛋白质含量的增加可能是植物呼吸上升的一个重要原因。因为植物组织(叶片、茎、根)中大部分的氮参与了蛋白质的合成,而氮输入使植物叶蛋白质合成数量增加。这些蛋白质的维护和更新需要大量的能量的支持,因而促使植物呼吸(维持呼吸)上升^[72]。同理,氮增加促进了植物组织的生长,也会引起植物呼吸(生长呼吸)增加^[73]。

相比叶片的研究,植物茎和根呼吸作用的研究较少。Reich 等^[74]对 287 种植物的叶片、茎、根的氮含量与植物暗呼吸的关系进行了研究。结果表明,不同植物茎和根的氮含量与呼吸作用也存在普遍的正相关关系。但是茎、根和叶片具有不同呼吸效应。研究显示茎和根单位氮呼吸速率比叶片高,这与人们的经验认识相反,因为一般认为叶片作为植物体较为活跃的生理组织,大部分的氮会被分配到叶片中参与反应,叶片的单位氮呼吸速率应该比茎、根高。Reich 等认为导致这一现象的原因有 3 个:(1)叶片内负责呼吸作用的组织总氮含量比茎、根低;(2)叶片中氮不仅用于呼吸作用,还部分的被光合作用占据;(3)与 Cannell^[75]的理论一致,认为叶片光合作用光反应产生的能量(例如,ATP, NADPH)部分减轻了叶片的呼吸作用,从而降低单位氮的呼吸速率。

也有少数研究^[76]认为如果进入植物体的氮素并未向蛋白质分配,而以游离态氨基酸的形态贮存,将可能不会引起呼吸速率明显的变化。此外,氮增加可能引发其他养分如 P、K、S 的限制作用,导致植物呼吸趋于最大值后开始下降^[71,73]。

3.1.3 ANPP 对氮沉降的响应机制

氮输入是否增加了 ANPP 取决于植物所在环境的氮素饱和度^[66]。

当环境是氮限制时,氮沉降能够促进植物生产力。这是因为氮沉降提高了土壤有效氮水平,称其为氮沉降的“施肥效应”^[66]。这方面的报道很多,主要是关于氮限制的温带森林的。目前,LeBauer^[36]的研究认为氮限制具有全球性,大部分的森林生态系统是氮限制的,氮沉降可使全球森林 ANPP 增加约 29%。

当环境是氮饱和时,氮沉降可能对 ANPP 没有影响,甚至减少 ANPP。没有影响的原因可能是这些生态系统具有更高,更开放的氮循环机制,即高氮输入伴随着迅速而大量的氮输出^[34]。这种输出,氮限制的生态系统以可溶性有机碳(DOC)流失为主^[77],而在氮饱和的生态系统则表现为以硝酸盐的淋失和反硝化作用放出痕量气体为主^[78]。另一种可能是系统处于氮饱和的初期。Aber^[79]的氮饱和理论认为,生态系统进入阶段 2,即氮饱和时,氮大量的流失或固持于土壤中,植物对氮的吸收减少,但系统并未马上出现明显的生产力下降。氮饱和对系统的健康和功能没有实质性的伤害,甚至短期内可能提高植物的生产力。氮沉降只有进入阶段 3,生产力才出现明显的降低,此时过量的氮使光合作用下降,森林停止生长或趋向死亡。

过量的氮输入减少 ANPP 的原因可能是:(1)植物体内或土壤中营养元素比例失衡。首先,植物吸收过量氮并在体内累积会造成植物的营养失衡^[80]。其次,氮沉降导致土壤中多余 NO_3^- 的淋失,并带走作为电荷平衡离子的 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 等土壤阳离子,使土壤阳离子数量减少^[81]。再者,氮沉降使土壤中的 NH_4^+ 增加,植物对它有优先吸收的倾向,从而抑制了植物对 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 、 K^+ 等离子的吸收^[82]。此外,氮沉降还会导致土壤中 Al^{3+} 离子的溶出增加。 Al^{3+} 不仅会对根系产生直接毒害作用,还会阻碍植物对其他离子及 P 的吸收^[83]。还有,氮沉降会导致菌根生物量的减少,而菌根对森林养分的吸收起到重要的作用,菌根的减少也会导致植物养

分的不足^[84]; (2) 降低植物的抗逆性。一方面, 过量的氮输入降低植物的耐寒性^[85]。其原因可能是氮沉降提早了种子的发芽期, 或者推迟了植物生理上进入寒冷季节的时间, 从而延误了对气候适应的调节。同时高氮状态可能降低植物体内碳水化合物的水平, 使植物对霜冻的敏感性增强^[86]。另一方面, 过量氮输入降低了植物防病虫害的能力。首先, 氮输入使叶片氮含量增加, 可能增加了植物叶片的适口性^[87]。其次, 氮输入可能减少了植物叶片中抗虫物质(如, 苯酚)的含量^[88], 且如上所述, 氮饱和会引起植物体内营养失衡, 这两种原因都使植物本身抗害虫和真菌病原体侵染的能力减弱。

3.2 地下部分碳吸存

森林地下碳库的流通包括了两个输入过程和两个输出过程。两个输入分别指凋落物和根系的碳输入, 而两个输出则包括了微生物的分解作用和可溶性碳的淋失(图1)。所以, 氮沉降通过影响这几个碳循环过程影响着森林地下碳库总量。

3.2.1 土壤有机质(SOM)的输入

(1) 凋落物的产量和分解速率

一般认为, 氮沉降刺激植物生长将使凋落物产量增加, 如 Liu 等^[89]和 Lu 等^[90]分别于 2010 和 2011 年发表综述文章, 综合分析了多篇已发表文章的研究数据, 认为氮沉降将带来全球生态系统平均凋落物产量增加约 20% 左右。但是, 也有研究显示氮输入对凋落物年均总产量并没有影响^[21,91]。这可能是不同植物物种对不同氮输入水平的差异性响应导致的^[37,92]。例如, Li 等^[92]研究了不同氮输入水平对中国东北桦木林和白杨混交林 2007—2008 年凋落物产量的影响, 结果显示高氮处理($50 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)相比低氮处理($25 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)提高了其中 4 种植物的凋落物产量, 而抑制了白桦(*Betula platyphylla* Suk.) 和红皮云杉(*Picea koraiensis* Nakai.) 这 2 种植物的凋落物产量。

凋落物产量增加并不就意味着 SOM 输入增加, 它还受凋落物分解速率的影响。分解速率越快则越多的分解残余物进入土壤形成 SOM。相反, 则 SOM 的输入减少。由方华^[93]详细阐述了该领域目前研究的现状及机理。

(2) 细根周转

SOM 的另一个来源是细根周转, 并以根际沉积物形式向土壤输入的碳。根系周转速度越快, 细根向土壤中输入的碳越多, 如更多的死根、根系死亡细胞或组织进入土壤并被微生物分解。Nadelhoffer 等^[94]在分析文献的基础上, 提出了氮沉降引起的土壤氮有效性增加与细根周转关系的 4 个假说。Nadelhoffer 认为假说 3 的证据最为充分, 大部分的研究支持这一观点^[95-97]。假说 3 认为随着土壤氮有效性的提高, 树木细根生产量会增加, 寿命缩短, 即周转率加快。这种格局存在的原因可能是在缺氮的生态系统中, 氮沉降提高了土壤有效氮含量, 促进了地上植物的生长并将大量的碳分配给地下根系, 提高了根系的生产量。同时, 根系中氮含量也随之增加, 提高了根系的呼吸速率。随着根系的年龄增长, 呼吸速率减弱, 为了维持较高的呼吸速率, 根系可能采用缩短根系寿命的方式淘汰老根, 即提高了根系周转率^[98]。另一个假说(假说 2)刚好和假说 3 相反, 即土壤氮有效性的提高, 树木细根生产量减少, 寿命缩短, 周转率变慢。Nadelhoffer 虽然认为这种格局存在的可能性不大, 但它依然有可能成立。近几年的部分研究支持了假说 2, 如 Burton 等^[99], 对美国密西根州 4 个具有不同有效氮水平的糖枫(*Acer saccharum* Mashall)为主的次生硬阔叶林细根(<1 mm)进行研究, 当土壤氮矿化速率由 $0.29 \mu\text{g N g}^{-1}$ 增加到 $0.48 \mu\text{g N g}^{-1}$ 时, 0—50 cm 深度的平均细根长度生产量下降, 细根周转率从 0.66 下降到 0.56。另外两个假说(假设 1 和 4), Nadelhoffer 认为不成立, 即使成立也只代表根系对氮有效性提高而发生的瞬间变化^[98]。

3.2.2 SOM 的分解

(1) 对底物 SOM 的影响

如上所述, 氮沉降通过影响凋落物和根系动态改变 SOM 的输入数量。不仅如此, 氮沉降还能影响 SOM 的质量, 即化学性质。Neff 等^[100]在科罗拉多高山苔原的¹³C、¹⁴C 同位素研究发现, 氮输入使土壤轻组碳的化

学组成发生了改变,相对难分解的木质素和两个多糖物质含量分别减少 93% 和 91%,从而使轻组有机碳的分解速度加快。

SOM 分解速度加快一般发生于分解前期或见于短期的施肥实验的报道。相反地,分解后期,SOM 的化学性质倾向于变得难以分解。Berg 等^[101]提出一个理论,认为氮输入阻碍了解后期残余碎屑及腐殖质的分解。因为外加氮会与木质素、酚类物质或者土壤中的芳族化合物发生聚合反应^[102],形成化学结构更加稳定的木质素类物质或腐殖质类化合物^[103]。Hagedorn 等^[39]利用开顶箱技术,报道了氮输入阻碍了土壤中老有机质的矿化支持了这一观点。另一个理论则认为,氮输入通过直接抑制微生物木质素分解酶的活性阻碍木质素的分解^[104-105]。如 Keyser 等^[105],对层担子菌类白腐菌进行培养,在添加了 NH_4^+ 后发现,白腐菌内木质素降解酶合成受到抑制。

综上可以推测,氮输入刺激了新鲜有机质的分解,而在分解后期残留碎屑或腐殖质与氮形成更多的难分解物质,加上分解酶活性降低等原因,阻碍了有机质的分解^[106]。Neff 等^[100]的研究发现氮沉降加速土壤轻组碳的分解而促进稳定的重组碳的积累,支持了这个假设。

(2) 对微生物的影响

氮沉降对微生物影响的研究很多,但是结论不一。目前 Treseder 等^[107]的一项研究,综合分析了 83 篇已发表的文章,认为氮富集将减少微生物量,降低土壤呼吸。但是文章并没就此否定低氮沉降或者氮沉降早期,氮输入能够刺激微生物的生长及活性的可能。

有以下 7 个潜在的机理能解释氮沉降对微生物的影响:1) 氮沉降带来的离子影响了土壤溶液的渗透势,使微生物中毒,从而直接限制微生物的生长^[107];2) 氮饱和降低土壤 pH 值,导致 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 的流失和 Al^{3+} 的溶出,使得微生物生长受 Mg^{2+} 、 Ca^{2+} 限制或者导致 Al^{3+} 中毒^[108];3) 氮沉降直接影响微生物酶的活性,特别是影响木质素溶解酶和纤维素降解酶的活性,如上文所述的白腐菌的实验^[104-105]。Deforest 等^[109]则发现施氮使纤维素降解酶活性降低 24%。但是也有研究显示氮输入抑制木质素酶的活性却促进纤维素酶的活性^[106,110],这两种酶的不同响应的净结果取决于有机物的化学组分比例^[111];4) 氮沉降加剧土壤微生物碳限制。首先,氮沉降减少了细根和真菌向土壤输入的碳。其次,氮输入使含氮化合物能与含碳化合物结合形成类黑精或者增加多酚类物质的聚合性。这二者均不易分解,从而减少了可被微生物利用的碳量。再者,氮输入阻碍白腐菌合成木质素酶,木质素分解受限使包裹于木质素内的诸如纤维素之类的多糖物质也难以被微生物利用以获得更多的碳和能量^[112];5) 氮沉降增加地上部分 NPP,缓解了土壤碳限制。这对表层土壤的微生物极为重要。同时,氮沉降还可能影响植物群落的组成,改变叶片的质量,影响进入土壤的轻组碳量;6) 氮沉降改变微生物对底物的利用模式。研究表明,氮沉降降低了微生物对含氮底物的利用^[113-114];7) 不同的微生物种群对氮输入的响应程度是不同的,这也导致了微生物数量变化的差异及微生物的群落组成,物种多样性的改变^[113]。

3.2.3 土壤可溶性碳的淋失

土壤可溶性碳包括了可溶性有机碳(DOC)和可溶性无机碳(DIC)。氮沉降与 DIC 的关系研究较少,故在此不做介绍。对土壤 DOC 的研究也曾一度被忽视^[115],但近几年的研究发现全球许多河流水中的 DOC 含量有显著增加的趋势^[116-117],特别在美国^[116,118]和英国^[119]的河流中,DOC 浓度增加了一倍,其原因可能是氮沉降导致了土壤 DOC 淋失增加^[116]。这一现象使得土壤 DOC 的研究重新受到关注。氮沉降对土壤 DOC 的影响的研究最早见于 Aber 等^[120]和 Guggenberger 等^[121]于 1992 年的报道。Aber 等认为 DOC 是微生物重要的能量来源,同时氮输入可以改变刺激微生物的活性,所以推测 DOC 的释放势必受到活性氮输入的影响。之后的研究结论不一。野外实验,如欧洲 NITREX 的样地研究显示 4—6a 的氮添加并没有改变土壤 DOC 含量。得到相同的结论的还有 McDowell 等^[122]和 Yano 等^[123]的报道。相比之下,Vestgarden^[124]在挪威南部长达 9a 氮施肥后,土壤 DOC 含量显著降低,这与 Park 等^[125]在 BITOK 落叶林的研究结果一致。相反地,Pregitzer 等^[115]在温带森林及 Cusack^[18]在热带森林的施氮研究均发现了土壤 DOC 的增加。室内培养实验,如 Sjöberg 等^[126]和 Magill 等^[127]的研究,分别对腐殖质和落叶的分解进行实验室培养研究,均发现 DOC 的释放量没有显著变

化。但是,Gödde 等^[128]和 Michel 等^[129]的实验则观察到 DOC 释放速率降低。

目前的研究中,有以下几个机理可以解释氮沉降如何引起土壤 DOC 浓度的变化:(1)DOC 的主要来源是凋落物的微生物分解。氮沉降增加了凋落物数量及凋落物所含营养物质的丰度,将为微生物分解释放 DOC 提供了更多优质的分解底物^[125];(2)氮输入可能增加微生物活性,促进 SOM 的分解^[130],增加 DOC 的释放;相反地,Aber 等^[120]的研究假设微生物固定氮沉降带来的活性氮需要额外的能量,则微生物可能吸收土壤中的 DOC,进而减少土壤 DOC 的含量;(3)氮沉降通过影响分解酶的活性影响 DOC 的释放。研究证明,氮输入会抑制木质酶的活性^[121],增加木质素的不完全分解而释放出部分的 DOC^[115];(4)影响土壤离子强度。土壤有机质的溶解主要是依靠电荷密度。土壤离子强度增加会降低电荷密度,导致有机碳溶解性降低而析出,DOC 含量下降^[131]。另一方面,很多的阴离子(如, SO_4^{2-} 、 NO_3^-)会与 DOC 发生置换反应,直接将 DOC 从溶液中置换出来^[132]。氮沉降通过直接输入离子,或者氮饱和导致土壤中盐基离子流失都可能间接改变土壤 DOC 含量;(5)改变土壤 pH 值。其实土壤离子强度和 pH 值对 DOC 的影响很难区分开来,因为前者在很大程度上影响着后者^[133]。pH 值的高低同样会影响土壤有机质的电荷密度。pH 值下降,电荷密度降低,有机碳从溶液中析出增加,DOC 含量降低。此外,也有研究认为 DOC 应该是与土壤酸中和容量胁迫(ANC forcing)有关,而不是 pH 值。Evans^[134]等认为不同的氮输入形式对 DOC 含量影响不同。当氮输入以硝态氮为主时,产生正‘ANC forcing’使得有机酸溶解性上升,DOC 增加。如果氮输入以铵态氮为主,则结果相反;(6)与 C/N 相关^[135]。例如,Kindler 等^[136]的研究发现 5—40cm 的土壤 DOC 淋失与 C/N 成正相关关系。其原因可能是贫氮有机质(C/N 高)有利于更多的可溶性残留物的产生,从而增加土壤 DOC 的产出。氮沉降一般降低 C/N,这也就意味着氮沉降可能会减少 DOC 的产生。

4 氮沉降对森林碳吸存影响的研究方法

目前,氮沉降对森林碳吸存影响存在 4 种主要的研究方法:

第一,长期定位模拟氮沉降法 在固定的样地内,通过喷洒氮肥从而模拟自然的氮沉降情况,研究不同施氮水平和施氮时间下森林碳吸存的变化情况。例如,密西根硬木森林^[30]、瑞典和芬兰森林^[15]、美国 Harvard 森林^[37]和中国鼎湖山自然保护区^[20]等氮沉降模拟实验样地上的研究。这种方法的优越性在于可人为控制施氮水平和时间,使研究的目的性更强。而缺点在于很难完全真实的反映自然状况。因为自然状态下的氮沉降是均匀施加的,而这种模拟实验是间断性的集中施氮。同时,施氮时间要求较长,一般长于 10a,因为森林碳吸存对氮沉降的响应需要很多年才能表现出来。

第二,氮沉降梯度法 在大范围的空间区域内,沿着氮沉降梯度选择研究样点,分析不同氮沉降水平下森林生态系统碳吸存的变化。例如,Thomas 等^[17]在美国东北部和北中部地区的植被调查研究及 Magnani 等^[16]和 Sutton 等^[51]在欧洲的研究。这种方法可以克服了第一种方法施氮时间长的缺点,因为所选择的样点均已接受了多年的天然氮沉降。但是这种方法也有其固有的缺陷:不同研究样点的气候、海拔、坡度、树种组成、土壤特征、氮沉降历史和土地利用历史等非实验因素的差异很大。这使得实验结果的可信度降低。

第三,同位素法 利用 ^{14}C 、 ^{13}C 同位素可研究土壤有机碳来源、周转周期、土壤 CO_2 通量的变化和组分区分以及同位素富集等。例如 Neff 等^[100]在科罗拉多高山苔原的研究。此外,利用 ^{15}N 同位素示踪技术可以知道氮输入植物和土壤后的分配、转化和固持等过程。结合 C/N,可计算土壤碳通量。例如,Nadelhoffer 等^[13]在美国和欧洲的研究及 Melin 等^[54]在瑞典中部的研究。同位素法的优点是研究不同时间尺度生态系统碳氮过程提供了强有力的工具。其缺点是测量精度要求很高。因为研究中处理的同位素比值变化微小,人为的些许误差都可能会导致数据的错误。此外, ^{13}C 同位素无法测量生态系统碳通量, ^{14}C 对长时间尺度的碳循环分析存在一定的偏差,无法阐明土壤有机质的异质性^[137]。

第四,模型研究 利用目前关于氮沉降对森林碳吸存研究的最权威认识,建立模型,预测未来森林碳吸存对氮沉降的响应。例如,Dezi 等^[138]的 G'DAY 森林碳氮循环模型研究,Levy 等^[55]的 CENTURY、BGC 和 Hybrid 模型研究,Sutton 等^[51]的 EFM、CENTURY 和 BGC 模型研究,Wamelink 等^[57]的 SUMO2 模型研究等。

模型研究的优点是在于具有预测作用,缺点是需要较高的理论完备性。但往往由于人们对生态系统中一些基本过程缺乏必要的了解,使得模型相对简化。

5 问题与展望

5.1 研究的时间和空间局限性

目前,氮沉降已经成为一个全球性的问题。氮沉降对森林碳吸存的影响可能对未来全球气候变化起到决定性作用。然而,氮沉降研究从 20 世纪 80 年代欧洲和美国的 NITREX 和 EXMAN^[139] 开始,至今不到 30a。如此短的时间尺度内,森林对氮沉降的响应往往还没完全表现出来^[140],所以目前众多的氮模拟实验研究还无法反映自然界的真实情况。而且未来的氮沉降将更多地发生在发展中国家居多的热带亚热带地区^[10]。然而目前氮沉降研究主要集中于温带地区,热带地区的研究数据很少^[8]。根据现有模型的预测,到 2030 年,热带地区这部分增加的氮可能带来 7 亿 hm^2 次生热带森林约 0.14 Pg C/a 的碳吸存量^[8]。但是由于热带和温带森林截然不同的生态属性,热带地区氮沉降所带来的生态响应是否和温带一致还需进一步研究。国内的氮沉降研究目前虽然已进入起步阶段,据初步统计全国约有 22 个氮沉降研究点^[141],但关于氮沉降对森林碳吸存影响的直接研究却几乎是空白^[20-22]。因此在大范围建立氮沉降监测网络以满足国内该领域研究需要的同时^[141],氮沉降对森林碳吸存影响的研究也迫在眉睫。

5.2 研究手段的局限性

首先,野外采样或室内实验的方法不统一、仪器设备不同、精度不够导致各地的研究结果之间差异较大,无法准确比较氮沉降对森林碳吸存的影响程度,不利于全球范围的综合评估。其次,研究方法上,上述 4 类研究方法均具有各自的缺点。实际应用中建议综合考虑。例如,模型研究往往与其他 3 种研究方法结合^[13,16],用于预测未来全球碳库的变化。再如,模拟氮沉降法和空间代替时间法二者的优缺点具有互补性,可以在实验设计时同时使用以增强实验结果的真实性。目前国际上的研究上尚未出现同时结合这两种方法进行研究的先例。以鼎湖山自然保护区为永久性氮沉降模拟基地^[20],结合大范围区域性氮沉降梯度调查,研究中国南方热带地区森林碳储量动态,是该领域最早采用这种方法的研究。

5.3 研究的综合性不足

森林生态系统碳吸存的影响因素很多,包括土地利用变化、森林的恢复生长、 CO_2 的施肥作用、全球变暖及氮沉降等方面。单因素的研究最终必须回到多因素的综合分析才能对未来全球气候变化作出正确的评估。因此,未来的研究需要更多地将氮沉降研究与其他全球变化研究整合起来,找出彼此之间机理的联系,进一步了解整个森林生态系统对全球变化的响应规律。

References:

- [1] IPCC. Climate change 2007: the physical science basis // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge and New York: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Hansen J E, Lacis A A. Sun and dust versus greenhouse gases: an assessment of their relative roles in global climate change. *Nature*, 1990, 346 (6286): 713-719.
- [3] Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Ramonet M, Monfray P. Inverse modeling of annual atmospheric CO_2 sources and sinks 1. Method and control inversion. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 1999, 104 (D21): 26161-26178.
- [4] Ciais P, Tans P P, White J W C, Troler M, Francey R J, Berry J A, Randall D R, Sellers P J, Collatz J G, Schimel D S. Partitioning of ocean and land uptake of CO_2 as inferred by delta C-13 measurements from the NOAA Climate Monitoring and Diagnostics Laboratory Global Air Sampling Network. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 1995, 100 (D3): 5051-5070.
- [5] Woodwell G M, Whittaker R H, Reiners W A, Likens G E, Delwiche C C, Botkin D B. The biota and the world carbon budget. *Science*, 1978, 199(4325): 141-146.
- [6] Post W M, Emanuel W R, Zinke P J, Stangenberger A G. Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 1982, 298(5870): 156-159.
- [7] Wang X K, Feng Z W, Ouyang Z Y. Vegetation carbon storage and density of forest ecosystems in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(1): 13-16.
- [8] Reay D S, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely R A. Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*, 2008, 1(7): 430-437.

- [9] Howarth R W. Special issue-Nitrogen cycling in the North Atlantic Ocean and its watersheds report of the International SCOPE Nitrogen Project-Foreword. *Biogeochemistry*, 1996, 35(1): 1-1.
- [10] Galloway J N, Townsend A R, Erismann J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [11] Townsend A R, Braswell B H, Holland E A, Penner J E. Spatial and temporal patterns in terrestrial carbon storage due to deposition of fossil fuel nitrogen. *Ecological Applications*, 1996, 6(3): 806-814.
- [12] Holland E A, Braswell B H, Lamarque J F, Townsend A, Sulzman J, Müller J F, Dentener F, Brasseur G, Levy H II, Penner J E, Roelofs G J. Variations in the predicted spatial distribution of atmospheric nitrogen deposition and their impact on carbon uptake by terrestrial ecosystems. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 1997, 102(D13): 15849-15866.
- [13] Nadelhoffer K J, Emmett B A, Gundersen P, Kjønnaas O J, Koopmans C J, Schleppi P, Tietema A, Wright R F. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature*, 1999, 398(6723): 145-148.
- [14] De Vries W, Reinds G J, Gundersen P, Sterba H. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration in European forests and forest soils. *Global Change Biology*, 2006, 12(7): 1151-1173.
- [15] Hyvönen R, Persson T, Andersson S, Olsson B, Ågren G I, Linder S. Impact of long-term nitrogen addition on carbon stocks in trees and soils in northern Europe. *Biogeochemistry*, 2008, 89(1): 121-137.
- [16] Magnani F, Mencuccini M, Borghetti M, Berbigier P, Berninger F, Delzon S, Grelle A, Hari P, Jarvis P G, Kolari P, Kowalski A S, Lankreijer H, Law B E, Lindroth A, Loustau D, Manca G, Moncrieff J B, Rayment M, Tedeschi V, Valentini R, Grace J. The human footprint in the carbon cycle of temperate and boreal forests. *Nature*, 2007, 447(7146): 848-850.
- [17] Thomas R Q, Canham C D, Weathers K C, Goodale C L. Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US. *Nature Geoscience*, 2010, 3(1): 13-17.
- [18] Cusack D F, Silver W L, Torn M S, McDowell W H. Effects of nitrogen additions on above- and belowground carbon dynamics in two tropical forests. *Biogeochemistry*, 2011, 104(1/3): 203-225.
- [19] Giardina C P, Binkley D, Ryan M G, Fownes J H, Senock R S. Belowground carbon cycling in a humid tropical forest decreases with fertilization. *Oecologia*, 2004, 139(4): 545-550.
- [20] Mo J M, Brown S, Xue J H, Fang Y T, Li Z A. Response of litter decomposition to simulated N deposition in disturbed, rehabilitated and mature forests in subtropical China. *Plant and Soil*, 2006, 282(1/2): 135-151.
- [21] Mo J M, Zhang W, Zhu W X, Gundersen P, Fang Y T, Li D J, Wang H. Nitrogen addition reduces soil respiration in a mature tropical forest in southern China. *Global Change Biology*, 2008, 14(2): 403-412.
- [22] Lu X K, Mo J M, Gilliam F S, Zhou G Y, Fang Y T. Effects of experimental nitrogen additions on plant diversity in an old-growth tropical forest. *Global Change Biology*, 2010, 16(10): 2688-2700.
- [23] Ciais P, Tans P P, Troler M, White J W C, Francey R J. A large northern-hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the ¹³C/¹²C ratio of atmospheric CO₂. *Science*, 1995, 269(5227): 1098-1102.
- [24] De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhann D, van Oijen M, Evans C, Gundersen P, Kros J, Wamelink G W W, Reinds G J, Sutton M A. The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1814-1823.
- [25] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur. *Biogeochemistry*, 1991, 13(2): 87-115.
- [26] Frink C R, Waggoner P E, Ausubel J H. Nitrogen fertilizer: retrospect and prospect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(4): 1175-1180.
- [27] Solberg S, Dobbertin M, Reinds G J, Lange H, Andreassen K, Fernandez P G, Hildingsson A, De Vries W. Analyses of the impact of changes in atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: a stand growth approach. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1735-1750.
- [28] Laubhann D, Sterba H, Reinds G J, De Vries W. The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: an individual tree growth model. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1751-1761.
- [29] Högberg P, Fan H B, Quist M, Binkley D, Tamm C O. 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.
- [30] Pregitzer K S, Burton A J, Zak D R, Talhelm A F. Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in Northern Temperate forests. *Global Change Biology*, 2008, 14(1): 142-153.
- [31] U. S. Environmental Protection Agency. http://www.epa.gov/sequestration/local_scale.html.
- [32] Walker T W, Syers J K. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 1976, 15(1): 1-19.
- [33] Mirmanto E, Proctor J, Green J, Nagy L, Suriantata. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization in a lowland evergreen rainforest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1999, 354(1391): 1825-1829.
- [34] Martinelli L A, Piccolo M C, Townsend A R, Vitousek P M, Cuevas E, McDowell W, Robertson G P, Santos O C, Treseder K. Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1/3): 45-65.
- [35] Harrington R A, Fownes J H, Vitousek P M. Production and resource use efficiencies in N- and P-limited tropical forests: a comparison of

- responses to long-term fertilization. *Ecosystems*, 2001, 4(7): 646-657.
- [36] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [37] Magill A H, Aber J D, Currie W S, Nadelhoffer K J, Martin M E, McDowell W H, Melillo J M, Steudler P. Ecosystem response to 15 years of chronic nitrogen additions at the Harvard Forest LTER, Massachusetts, USA. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 7-28.
- [38] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems-Hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [39] Hagedorn F, Spinnler D, Siegwolf R. Increased N deposition retards mineralization of old soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(12): 1683-1692.
- [40] Hobbie S E, Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. *Ecology*, 2000, 81(7): 1867-1877.
- [41] 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 and Biochemistry*, 2001, 33(4/5): 465-474.
- [42] Gallardo A, Schlesinger W H. Factors limiting microbial biomass in the mineral soil and forest floor of a warm-temperate forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(10): 1409-1415.
- [43] Shevtsova L, Romanenkov V, Sirotenko O, Smith P, Smith J U, Leech P, Kanzyvaa S, Rodionova V. Effect of natural and agricultural factors on long-term soil organic matter dynamics in arable soddy-podzolic soils-modeling and observation. *Geoderma*, 2003, 116(1/2): 165-189.
- [44] Li Y Q, Xu M, Zou X M. Effects of nutrient additions on ecosystem carbon cycle in a Puerto Rican tropical wet forest. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 284-293.
- [45] Gamboa A M, Hidalgo C, De León F, Etchevers J D, Gallardo J F, Campo J. Nutrient addition differentially affects soil carbon sequestration in secondary tropical dry forests: early- versus late-succession stages. *Restoration Ecology*, 2010, 18(2): 252-260.
- [46] Wang H, Mo J M, Lu X K, Xue J H, Li J, Fang Y T. Effects of elevated nitrogen deposition on soil microbial biomass carbon in the main subtropical forests of southern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 470-478.
- [47] Tu L H, Hu T X, Zhang J, Li R H, Dai H Z, Luo S H. Short-term simulated nitrogen deposition increases carbon sequestration in a *Pleioblastus amarus* plantation. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 383-396.
- [48] Currie W S, Nadelhoffer K J, Aber J D. Redistributions of ^{15}N highlight turnover and replenishment of mineral soil organic N as a long-term control on forest C balance. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 109-127.
- [49] Jenkinson D S, Goulding K, Powlson D S. Nitrogen deposition and carbon sequestration. *Nature*, 1999, 400(6745): 629-629.
- [50] Sievering H. Nitrogen deposition and carbon sequestration. *Nature*, 1999, 400(6745): 629-630.
- [51] Sutton M A, Simpson D, Levy P E, Levy P E, Smith R I, Reis S, van Oijen M, De Vries W. Uncertainties in the relationship between atmospheric nitrogen deposition and forest carbon sequestration. *Global Change Biology*, 2008, 14(9): 2057-2063.
- [52] Höglberg P. Environmental science: nitrogen impacts on forest carbon. *Nature*, 2007, 447(7146): 781-782.
- [53] De Vries W, Solberg S, Dobbertin M, Sterba H, Laubhahn D, Reinds G J, Nabuurs G J, Gundersen P, Sutton M A. Ecologically implausible carbon response? *Nature*, 2008, 451(7180): E1-E3.
- [54] Melin J, Nömmik H, Lohm U, Flower-Ellis J. Fertilizer nitrogen budget in a Scots pine ecosystem attained by using root-isolated plots and ^{15}N tracer technique. *Plant and Soil*, 1983, 74(2): 249-263.
- [55] Levy P E, Wendler R, van Oijen M, Cannell M F R, Millard P. The Effect of nitrogen enrichment on the carbon sink in coniferous forests: uncertainty and sensitivity analyses of three ecosystem models. *Water, Air and Soil Pollution: Focus*, 2004, 4(6): 67-74.
- [56] Milne R, van Oijen M. A comparison of two modelling studies of environmental effects on forest carbon stocks across Europe. *Annals of Forest Science*, 2005, 62(8): 911-923.
- [57] Wamelink G W W, van Dobben H F, Mol-Dijkstra J P, Schouwenberg E P A G, Kros J, De Vries W, Berendse F. Effect of nitrogen deposition reduction on biodiversity and carbon sequestration. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1774-1779.
- [58] Wamelink G W W, Wieggers H J J, Reinds G J, Kros J, Mol-Dijkstra J P, van Oijen M, De Vries W. Modelling impacts of changes in carbon dioxide concentration, climate and nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and forest soils. *Forest Ecology and Management*, 2009, 258(8): 1794-1805.
- [59] Magill A H, Aber J D, Hendricks J J, Bowden R D, Melillo J M, Steudler P A. Biogeochemical response of forest ecosystems to simulated chronic nitrogen deposition. *Ecological Applications*, 1997, 7(2): 402-415.
- [60] Field C, Mooney H A. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants // Givnish T J. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [61] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [62] Evans J R. Photosynthesis and Nitrogen Relationships in Leaves of C_3 Plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [63] Warren C R, Dreyer E, Adams M A. Photosynthesis-Rubisco relationships in foliage of *Pinus sylvestris* in response to nitrogen supply and the

- proposed role of Rubisco and amino acids as nitrogen stores. *Trees-Structure and Function*, 2003, 17(4): 359-366.
- [64] Stitt M, Schulze D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell and Environment*, 1994, 17(5): 465-487.
- [65] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees-Structure and Function*, 2001, 15(8): 453-461.
- [66] Li D J, Mo J M, Fang Y T, Peng S L, Gundersen P. Impact of nitrogen deposition on forest plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [67] Brown K R, Thompson W A, Camm E L, Hawkins B J, Guy R D. Effects of N addition rates on the productivity of *Picea sitchensis*, *Thuja plicata*, and *Tsuga heterophylla* seedlings. 2. Photosynthesis, ^{13}C discrimination and N partitioning in foliage. *Trees-Structure and Function*, 1996, 10(3): 198-205.
- [68] Reich P B, Schoettle A W. Role of phosphorus and nitrogen in photosynthetic and whole plant carbon gain and nutrient use efficiency in eastern white pine. *Oecologia*, 1988, 77(1): 25-33.
- [69] Hikosaka K. Interspecific difference in the photosynthesis-nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. *Journal of Plant Research*, 2004, 117(6): 481-494.
- [70] Knops J M H, Reinhart K. Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *The American Midland Naturalist*, 2000, 144(2): 265-272.
- [71] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [72] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(7): 765-772.
- [73] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecological Applications*, 1991, 1(2): 157-167.
- [74] Reich P B, Tjoelker M G, Pregitzer K S, Wright I J, Oleksyn J, Machado J L. Scaling of respiration to nitrogen in leaves, stems and roots of higher land plants. *Ecology Letters*, 2008, 11(8): 793-801.
- [75] Cannell M G R, Thornley J H M. Modelling the components of plant respiration; some guiding principles. *Annals of Botany*, 2000, 85(1): 45-54.
- [76] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. *Global Change Biology*, 2002, 8(2): 182-193.
- [77] Hedin L O, Armesto J J, Johnson A H. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of biogeochemical theory. *Ecology*, 1995, 76(2): 493-509.
- [78] Matson P A, McDowell W H, Townsend A R, Vitousek P M. The globalization of N deposition: ecosystem consequences in tropical environments. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1/3): 67-83.
- [79] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, Melillo J M. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, 1989, 39(6): 378-386.
- [80] Dueck T A, Doré F G, Horst R, Eerden L J. Effects of ammonia, ammonium sulphate and sulphur dioxide on the frost sensitivity of scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Water, Air and Soil Pollution*, 1990, 54(1): 35-49.
- [81] Foster N W, Hazlett P W, Nicolson J A, Morrison I K. Ion leaching from a sugar maple forest in response to acidic deposition and nitrification. *Water, Air and Soil Pollution*, 1989, 48(1/2): 251-261.
- [82] Schulze E D. Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea Abies*) forest. *Science*, 1989, 244(4906): 776-783.
- [83] Ulrich B. Effects of air pollution on forest ecosystems and waters-the principles demonstrated at a case study in central Europe. *Atmospheric Environment*, 1984, 18(3): 621-628.
- [84] Arnolds E. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 1991, 35(2/3): 209-244.
- [85] Soikkeli S, Kärenlampi L. The effects of nitrogen fertilization on the ultrastructure of mesophyll cells of conifer needles in northern Finland. *European Journal of Forest Pathology*, 1984, 14(3): 129-136.
- [86] Margolis H A, Waring R H. Carbon and nitrogen allocation patterns of Douglas-Fir seedlings fertilized with nitrogen in autumn. 2. Field performance. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, 16(5): 903-909.
- [87] Mattson W J Jr. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11(1): 119-161.
- [88] Pålsson A M B. Mineral nutrients, carbohydrates and phenolic compounds in leaves of beech (*Fagus sylvatica* L.) in southern Sweden as related to environmental factors. *Tree Physiology*, 1989, 5(4): 485-495.
- [89] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. *Ecology Letters*, 2010, 13(7): 819-828.
- [90] Lu M, Zhou X H, Luo Y Q, Yang Y H, Fang C M, Chen J K, Li B. Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2011, 140(1/2): 234-244.
- [91] Smaill S J, Clinton P W, Greenfield L G. Nitrogen fertiliser effects on litter fall, FH layer and mineral soil characteristics in New Zealand *Pinus radiata* plantations. *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(4): 564-569.
- [92] Li X F, Zheng X B, Han S J, Zheng J Q, Li T G. Effects of nitrogen additions on nitrogen resorption and use efficiencies and foliar litterfall of six tree species in a mixed birch and poplar forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, 40(11): 2256-2261.
- [93] Fang H, Mo J M. Effects of nitrogen deposition on forest litter decomposition. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(9): 3127-3136.

- [94] Nadelhoffer K J. The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 131-139.
- [95] Phillips D L, Johnson M G, Tingey D T, Storm M J, Ball J T, Johnson D W. CO₂ and N-fertilization effects on fine-root length, production, and mortality: a 4-year ponderosa pine study. *Oecologia*, 2006, 148(3): 517-525.
- [96] Majdi H, Kangas P. Demography of fine roots in response to nutrient applications in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Ecoscience*, 1997, 4(2): 199-205.
- [97] King J S, Albaugh T J, Allen H L, Buford M, Strain B R, Dougherty P. Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine. *New Phytologist*, 2002, 154(2): 389-398.
- [98] Guo D L, Fan P P. Four hypotheses about the effects of soil nitrogen availability on fine root production and turnover. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(10): 2354-2360.
- [99] Burton A J, Pregitzer K S, Hendrick R L. Relationships between fine root dynamics and nitrogen availability in Michigan northern hardwood forests. *Oecologia*, 2000, 125(3): 389-399.
- [100] Neff J C, Townsend A R, Gleixner G, Lehman S J, Turnbull J, Bowman W D. Variable effects of nitrogen additions on the stability and turnover of soil carbon. *Nature*, 2002, 419(6910): 915-917.
- [101] Berg B. Nutrient release from litter and humus in coniferous forest soils-a mini review. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1986, 1(1/4): 359-370.
- [102] Sollins P, Homann P, Caldwell B A. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma*, 1996, 74(1/2): 65-105.
- [103] Moran K K, Six J, Horwath W R, van Kessel C. Role of mineral-nitrogen in residue decomposition and stable soil organic matter formation. *Soil Science Society of America Journal*, 2005, 69(6): 1730-1736.
- [104] Tien M, Myer S B. Selection and characterization of mutants of *Phanerochaete chrysosporium* exhibiting ligninolytic activity under nutrient-rich conditions. *Applied and Environmental Microbiology*, 1990, 56(8): 2540-2544.
- [105] Keyser P, Kirk T K, Zeikus J G. Ligninolytic enzyme system of *Phanerochaete chrysosporium*: synthesized in the absence of lignin in response to nitrogen starvation. *Journal of Bacteriology*, 1978, 135(3): 790-797.
- [106] Berg B, Matzner E. Effect of N deposition on decomposition of plant litter and soil organic matter in forest systems. *Environmental Reviews*, 1997, 5(1): 1-25.
- [107] Treseder K K. Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. *Ecology Letters*, 2008, 11(10): 1111-1120.
- [108] Vitousek P M, Farrington H. Nutrient limitation and soil development: experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry*, 1997, 37(1): 63-75.
- [109] DeForest J L, Zak D R, Pregitzer K S, Burton A J. Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(6): 965-971.
- [110] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biological Reviews*, 1988, 63(3): 433-462.
- [111] Sinsabaugh R L, Carreiro M M, Repert D A. Allocation of extracellular enzymatic activity in relation to litter composition, N deposition, and mass loss. *Biogeochemistry*, 2002, 60(1): 1-24.
- [112] Malherbe S, Cloete T E. Lignocellulose biodegradation: fundamentals and applications. *Reviews in Environmental Science and Biotechnology*, 2002, 1(2): 105-114.
- [113] Frey S D, Knorr M, Parrent J L, Simpson R T. 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(1): 159-171.
- [114] Compton J E, Watrud L S, Porteous LA, DeGroot S. Response of soil microbial biomass and community composition to chronic nitrogen additions at Harvard forest. *Forest Ecology and Management*, 2004, 196(1): 143-158.
- [115] Pregitzer K S, Zak D R, Burton A J, Ashby J A, MacDonald N W. Chronic nitrate additions dramatically increase the export of carbon and nitrogen from northern hardwood ecosystems. *Biogeochemistry*, 2004, 68(2): 179-197.
- [116] Findlay S E G. Increased carbon transport in the Hudson River: unexpected consequence of nitrogen deposition? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2005, 3(3): 133-137.
- [117] Evans C D, Monteith D T, Cooper D M. Long-term increases in surface water dissolved organic carbon: observations, possible causes and environmental impacts. *Environmental Pollution*, 2005, 137(1): 55-71.
- [118] Driscoll C T, Driscoll K M, Roy K M, Mitchell M J. Chemical response of lakes in the Adirondack Region of New York to declines in acidic deposition. *Environmental Science and Technology*, 2003, 37(10): 2036-2042.
- [119] Worrall F, Harriman R, Evans C D, Watts C D, Adamson J, Neal C, Tipping E, Burt T, Grieve I, Monteith D, Naden P S, Nisbet T, Reynolds B, Stevens P. Trends in dissolved organic carbon in UK rivers and lakes. *Biogeochemistry*, 2004, 70(3): 369-402.
- [120] Aber J D. Nitrogen cycling and nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, 1992, 7(7): 220-224.
- [121] Guggenberger G. Eigenschaften und Dynamik gelöster organischer Substanzen (DOM) auf unterschiedlich immissionsbelasteten Fichtenstandorten [D]. Bayreuth: University of Bayreuth, 1992.
- [122] McDowell W H, Currie W S, Aber J D, Yano Y. Effects of chronic nitrogen amendments on production of dissolved organic carbon and nitrogen in

- forest soils. *Water, Air and Soil Pollution*, 1998, 105(1/2): 175-182.
- [123] Yano Y, McDowell W H, Aber J D. Biodegradable dissolved organic carbon in forest soil solution and effects of chronic nitrogen deposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(11/12): 1743-1751.
- [124] Vestgarden L S, Abrahamsen G, Stuanes A O. Soil solution response to nitrogen and magnesium application in a Scots pine forest. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(6): 1812-1823.
- [125] Park J H, Kalbitz K, Matzner E. Resource control on the production of dissolved organic carbon and nitrogen in a deciduous forest floor. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(6): 813-822.
- [126] Sjöberg G, Bergkvist B, Berggren D, Nilsson S I. Long-term N addition effects on the C mineralization and DOC production in mor humus under spruce. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(10): 1305-1315.
- [127] Magill A H, Aber J D. Dissolved organic carbon and nitrogen relationships in forest litter as affected by nitrogen deposition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(5): 603-613.
- [128] Gödde M, David M B, Christ M J, Kaupenjohann M, Vance G F. Carbon mobilization from the forest floor under red spruce in the northeastern USA. *Soil Biology and Biochemistry*, 1996, 28(9): 1181-1189.
- [129] Michel K. Nitrogen as a factor of soil organic matter stability in forest soils. Bayreuth: Bayreuther Forum Ökologie, 2002: 1-114.
- [130] Zech W, Guggenberger G, Schulten H R. Budgets and chemistry of dissolved organic carbon in forest soils: effects of anthropogenic soil acidification. *Science of the Total Environment*, 1994, 152(1): 49-62.
- [131] Tipping E, Hurley M A. A model of solid-solution interactions in acid organic soils, based on the complexation properties of humic substances. *Journal of Soil Science*, 1988, 39(4): 505-519.
- [132] Kalbitz K, Solinger S, Park J H, Michalzik B, Matzner E. Controls on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review. *Soil Science*, 2000, 165(4): 277-304.
- [133] Kaiser K, Kaupenjohann M. Influence of the soil solution composition on retention and release of sulfate in acid forest soils. *Water, Air and Soil Pollution*, 1998, 101(1/4): 363-376.
- [134] Evans C D, Goodale C L, Caporn S J M, Dise N B, Emmett B A, Fernandez I J, Field C D, Findlay S E G, Lovett G M, Meeseburg H, Moldan F, Sheppard L J. Does elevated nitrogen deposition or ecosystem recovery from acidification drive increased dissolved organic carbon loss from upland soil? A review of evidence from field nitrogen addition experiments. *Biogeochemistry*, 2008, 91(1): 13-35.
- [135] Aitkenhead J A, McDowell W H. Soil C:N ratio as a predictor of annual riverine DOC flux at local and global scales. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(1): 127-138.
- [136] Kindler R, Siemens J, Kaiser K, Walmsley D C, Bernhofer C, Buchmann N, Cellier P, Eugster W, Gleixner G, Grünwald T, Heim A, Ibrom A, Jones S K, Jones M, Klumpp K, Kutsch W, Larsen K S, Lehuger S, Loubet B, Mckenzie R, Moors E, Osborne B, Pilegaard K, Rebmann C, Saunders M, Schmidt M W A, Schrumpf M, Seyferth J, Skiba U, Soussana J F, Sutton M A, Tefs C, Vowinkel B, Zeeman M J, Kaupenjohann M. Dissolved carbon leaching from soil is a crucial component of the net ecosystem carbon balance. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 1167-1185.
- [137] Yu G R, Wang S Q, Chen P Q, Li Q K. Isotope tracer approaches in soil organic carbon cycle research. *Advances in Earth Science*, 2005, 20(5): 568-577.
- [138] Dezi S, Medlyn B E, Tonon G, Magnani F. The effect of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a model-based analysis. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1470-1486.
- [139] Wright R F, Rasmussen L. Introduction to the NITREX and EXMAN projects. *Forest Ecology and Management*, 1998, 101(1/3): 1-7.
- [140] Fang Y T, Mo J M, Gundersen P, Zhou G Y, Li D J. Nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition: a review. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1523-1531.
- [141] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C N, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview. *Environmental Pollution*, 2010, 159(10): 2251-2264.

参考文献:

- [7] 王效科, 冯宗炜, 欧阳志云. 中国森林生态系统的植物碳储量和碳密度研究. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 13-16.
- [46] 王晖, 莫江明, 鲁显楷, 薛璟花, 李炯, 方运霆. 南亚热带森林土壤微生物量碳对氮沉降的响应. *生态学报*, 2008, 28(2): 470-478.
- [66] 李德军, 莫江明, 方运霆, 彭少麟, Gundersen P. 氮沉降对森林植物的影响. *生态学报*, 2003, 23(9): 1891-1900.
- [93] 方华, 莫江明. 氮沉降对森林凋落物分解的影响. *生态学报*, 2006, 26(9): 3127-3136.
- [98] 郭大立, 范萍萍. 关于氮有效性影响细根生产量和周转率的四个假说. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2354-2360.
- [137] 于贵瑞, 王绍强, 陈泮勤, 李庆康. 碳同位素技术在土壤碳循环研究中的应用. *地球科学进展*, 2005, 20(5): 568-577.
- [140] 方运霆, 莫江明, Gundersen P, 周国逸, 李德军. 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.

CONTENTS

Widespread of anaerobic ammonia oxidation bacteria in an eutrophic freshwater lake wetland and its impact on nitrogen cycle	WANG Shanyun, ZHU Guibing, QU Dongmei, et al (6591)
Responses of soil enzyme activities of degraded coastal saline wetlands to irrigation with treated paper mill effluent	XIA Mengjing, MIAO Ying, LU Zhaoxia, et al (6599)
Wetland ecosystem health assessment of the Tumen River downstream	ZHU Weihong, GUO Yanli, SUN Peng, et al (6609)
An index of biological integrity: developing the methodology for assessing the health of the Baiyangdian wetland	CHEN Zhan, LIN Bo, SHANG He, et al (6619)
MODIS-based analysis of wetland area responses to hydrological processes in the Dongting Lake	LIANG Jie, CAI Qing, GUO Shenglian, et al (6628)
The diversity of invasive plant <i>Spartina Alterniflora</i> rhizosphere bacteria in a tidal salt marshes at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary	ZHANG Zhengya, DING Chengli, XIAO Ming (6636)
Analyzing the azimuth distribution of tree ring $\delta^{13}\text{C}$ in subtropical regions of eastern China using the harmonic analysis	ZHAO Xingyun, LI Baohui, WANG Jian, et al (6647)
In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species	GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang (6661)
Activities of soil oxidoreductase and their response to seasonal freeze-thaw in the subalpine/alpine forests of western Sichuan	TAN Bo, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (6670)
Simulating the effects of forestry classified management on forest biomass in Xiao Xing'an Mountains	DENG Huawei, BU Rencang, LIU Xiaomei, et al (6679)
The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree	GAO Zhaoquan, ZHAO Chenxia, ZHANG Xianchuan, et al (6688)
The effect of <i>Phomopsis</i> B3 and organic fertilizer used together during continuous cropping of strawberry (<i>Fragaria ananassa</i> Duch)	HAO Yumin, DAI Chuanchao, DAI Zhidong, et al (6695)
Temporal and spatial variations of DOC, DON and their function group characteristics in larch plantations and possible relations with other physical-chemical properties	SU Dongxue, WANG Wenjie, QIU Ling, et al (6705)
Comparisons of quantitative characteristics and spatial distribution patterns of <i>Eremosparton songoricum</i> populations in an artificial sand fixed area and a natural bare sand area in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China	ZHANG Yongkuan, TAO Ye, LIU Huiliang, et al (6715)
Comparison study on macroinvertebrate assemblage of riffles and pools: a case study of Dong River in Kaixian County of Chongqing, China	WANG Qiang, YUAN Xingzhong, LIU Hong (6726)
Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lidao artificial reef zones of Rongcheng	WU Zhongxin, ZHANG Lei, ZHANG Xiumei, et al (6737)
Zooplankton diversity and its variation in the Northern Yellow Sea in the autumn and winter of 1959, 1982 and 2009	YANG Qing, WANG Zhenliang, FAN Jingfeng, et al (6747)
Building ecological security pattern based on land use: a case study of Ordos, Northern China	MENG Jijun, ZHU Likai, YANG Qianet al (6755)
Additive partition of species diversity across multiple spatial scales in community culturally protected forests and non-culturally protected forests	GAO Hong, CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun (6767)
Environmental perception of farmers of different livelihood strategies: a case of Gannan Plateau	ZHAO Xueyan (6776)
Application and comparison of two prediction models for groundwater dynamics	ZHANG Xia, LI Zhanbin, ZHANG Zhenwen, et al (6788)
Pollination success of <i>Phaius delavayi</i> in Huanglong Valley, Sichuan	HUANG Baoqiang, KOU Yong, AN Dejun (6795)
Mechanism of nitrification inhibitor on nitrogen-transformation bacteria in vegetable soil	YANG Yang, MENG Denglong, QIN Hongling, et al (6803)
Archaea diversity in water of two typical brackish lakes in Xinjiang	DENG Lijuan, LOU Kai, ZENG Jun, et al (6811)
Abundance and biomass of heterotrophic flagellates in Baiyangdian Lake, as well as their relationship with environmental factors	ZHAO Yujuan, LI Fengchao, ZHANG Qiang, et al (6819)
Effects of bisphenol A on the toxicity and life history of the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LU Zhenghe, ZHAO Baokun, YANG Jiaxin (6828)
Effect of incubation temperature on behavior and metabolism in the Chinese cornsnake, <i>Elaphe bimaculata</i>	CAO Mengjie, ZHU Si, CAI Ruoru, et al (6836)
Functional and numerical responses of <i>Mallada besalis</i> feeding on <i>Coreyra cephalonica</i> eggs	LI Shuiquan, HUANG Shoushan, HAN Shichou, et al (6842)
Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system	GAO Lei, YANG Yan, HE Junzhou, et al (6848)
Effect of ultra-micro powder qiweibaishuan on the intestinal microbiota and enzyme activities in mice	TAN Zhoujin, WU Hai, LIU Fulin, et al (6856)
Review and Monograph	
The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review	CHEN Hao, MO Jiangming, ZHANG Wei, et al (6864)
Effect of enhanced CO ₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton	ZHAO Xuhui, KONG Fanxiang, XIE Weiwei, et al (6880)
Transboundary protected areas as a means to biodiversity conservation	SHI Longyu, LI Du, CHEN Lei, et al (6892)
Scientific Note	
The energy storage and its distribution in 11-year-old chinese fir plantations in Huitong and Zhuting	KANG Wenxing, XIONG Zhengxiang, HE Jienan, et al (6901)
Spatial pattern of sexual plants and vegetative plants of <i>Stipa krylovii</i> population in alpine degraded grassland	REN Heng, ZHAO Chengzhang, GAO Fuyuan, et al (6909)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 21 期 (2012 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 21 (November, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元