

高氮负荷森林生态系统对大气氮沉降降低的响应研究进展

沈芳芳^{1,2}, 王彬宇¹, 姚必达¹, 莫明敏¹, 廖迎春^{1,2}, 房焕英¹,
邹显花^{1,2}, 刘文飞¹, 袁颖红^{1,2}, 樊后保^{1,2}

(1. 南昌工程学院 江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 江西 南昌 330099; 2. 南昌工程学院 江西省鄱阳湖流域生态水利技术创新中心, 江西 南昌 330099)

摘要: 大气氮沉降对全球生物多样性和生态系统功能构成严重威胁。过去 50 多年, 由于减排措施的实施, 欧美国家率先出现大面积区域的氮沉降降低, 中国从 2010 年开始趋于稳定, 氮沉降的未来变化趋势可能因全球各地而异。本研究采用文献检索方法和综合分析方法, 综述了国内外氮沉降恢复的方法, 分析了森林生态系统土壤(酸化和溶液化学)、结构(植被-微生物多样性)与功能(生产力和碳吸存)对氮沉降降低的响应。随着氮沉降的降低, 植被物种组成、土壤微生物群落和土壤过程可能恢复缓慢, 而一些土壤参数(如 pH、硝酸盐和铵浓度等)对氮输入减少的响应相对较快。当氮沉降降低时, 可在某种程度上减轻土壤酸化, 促进树木生长, 但也可能因环境氮沉降速率依然很高并保持土壤酸化, 林木的活力仍在恶化。植被多样性的恢复可能存在恢复障碍并在短期内难以维持富营养化的恢复, 但促进了贫营养型物种的增加。森林生态系统恢复响应对减排政策存在延迟, 且氮沉降增加存在遗留效应, 致恢复相当缓慢, 但恢复只是时间问题。因此, 高氮负荷生态系统的恢复是一个长期缓慢的过程, 进一步加强减排尤为重要。参 94

关键词: 氮沉降降低; 高氮负荷; 森林生态系统; 森林恢复; 土壤酸化; 生物多样性

中图分类号: S719 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2024)01-0211-12

Response of high nitrogen-loaded forest ecosystem to decreasing atmospheric nitrogen deposition: a review

SHEN Fangfang^{1,2}, WANG Binyu¹, YAO Bida¹, MO Mingmin¹, LIAO Yingchun^{1,2}, FANG Huanying¹,
ZOU Xianhua^{1,2}, LIU Wenfei¹, YUAN Yinghong^{1,2}, FAN Houbao^{1,2}

(1. Key Laboratory of Degraded Ecosystem Restoration and Watershed Ecological Hydrology, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, Jiangxi, China; 2. Jiangxi Provincial Technology Innovation Center for Ecological Water Engineering in Poyang Lake Basin, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, Jiangxi, China)

Abstract: Atmospheric nitrogen (N) deposition is a global threat to biodiversity and ecosystem function. Since emission controls, N deposition has decreased or stabilized in European and North America, and China began to be stabilized in 2010. The future trajectory of N deposition may differ by regions. In this study, literature retrieval and extensive analytic methods were used to analyze N deposition recovery. The reaction of the forest ecosystem's soil (acidification and solution chemistry), structure (vegetation-microbial diversity), and function (productivity and carbon sequestration) to decreasing N deposition was studied. Soil solution chemistry (e.g., nitrate and ammonium concentrations, etc.) may responded very rapidly to reducing N input, whereas plant

收稿日期: 2023-06-29; 修回日期: 2023-12-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31960308, 32160361); 江西省教育厅计划项目 (GJJ201906); 江西省科技厅自然科学基金资助项目 (20224BAB205049, 20232ACB205007); 南昌工程学院大学生创新创业训练计划项目 (202311319003, 202211319003)

作者简介: 沈芳芳 (ORCID: 0000-0001-8040-1784), 讲师, 博士, 从事植被恢复与重建研究。E-mail: shenfangfang@nit.edu.cn。通信作者: 樊后保 (ORCID: 0009-0003-5959-654X), 教授, 博士, 从事森林生态学研究。E-mail: hbfan@nit.edu.cn

species composition, soil microbial communities, and soil processes may be slow in recovery. When N deposition is controlled, soil acidification can be reduced, and tree growth can be promoted. It is also possible that the vitality of plant may still deteriorating and soil acidity persists due to high rate of atmospheric N deposition. Restoration of plant diversity may face potential barriers to recovery and maintain eutrophication in the short term, but it supports the rise of species in a nutrient-poor. The response of forest ecosystem restoration to emission reduction strategies is delayed. The legacy of earlier N deposition result in a slow recovery, but recovery is simply a matter of time. Therefore, recovery from high N loads is a long and sluggish process, and further emission reduction efforts is still needed in the future. [Ch, 94 ref.]

Key words: decreasing nitrogen deposition; high nitrogen loads; forest ecosystem; forest recovery; soil acidification; biodiversity

大气氮沉降增加是全球范围内气候变化研究的热点问题^[1]。过去 150 a, 由化石燃料燃烧和氮肥使用等人为活动输入的活性氮增加了 10 倍以上, 导致大气氮沉降急剧增加^[2-3]。研究表明: 1860 年, 全球人类每年所创造的活性氮 (Nr) 约 15 Tg, 到 20 世纪 90 年代初期增加到了 156 Tg, 中国已成为全球三大主要氮沉降地区之一^[1]。近些年, 氮沉降的未来趋势可能因全球各地区经济结构调整和氮减排相关法规和政策的不同而异^[2-4], 高氮沉降区域可能会更加广泛, 包括南美洲、非洲以及亚洲的大部分地区^[5]。1984—2016 年, 全球无机氮沉降量增加了 8%, 从 86.6 Tg·a⁻¹ 增加到 93.0 Tg·a⁻¹, 这一趋势包括可变区域模式的平衡^[4], 如东亚和巴西南部地区无机氮沉降的增加, 欧洲及北美地区无机氮沉降的下降, 以及 1990—2015 年欧洲氮氧化物 (NO_x) 和氨 (NH₃) 总排放量分别下降了 50% 和 30%^[6]。1980—2018 年中国总氮沉降量和干氮沉降量的时空动态变化表明: 总氮沉降在 2000 年达到峰值, 2001—2005 年开始趋于稳定, 到 2016—2018 年下降了 45%^[7-9], 至 2019 年 NO_x 排放量降低了 33%^[10-11], 预计还会继续下降^[12]。这些变化引起了研究者对氮沉降生态效应的重新思考。

森林冠层表面积大, 是氮沉降的重要汇, 大气氮捕获效率高于其他土地利用类型^[13]。SCHWEDE 等^[14] 估算 2010 年全球森林生物群落的总氮沉降量为 19~23 Tg·a⁻¹。大气氮输入的增加导致许多森林生态系统的氮循环被破坏, 从封闭循环转变为开放循环^[15-17]。一般认为, 高纬度的温带和寒带地区是“氮限制”森林^[18], 热带和亚热带具有开放式氮循环, 为“富氮”森林, 对氮沉降有较高的耐受性^[19]。长期过量的氮输入致使许多森林的氮远超临界负荷^[20-21], 持续高氮沉降 (40~60 kg·hm⁻²·a⁻¹) 造成“氮饱和”, 致生态系统处于持续的高氮负荷状态^[22-23], 显著改变了森林生态系统的结构和功能, 影响碳-氮库, 导致土壤酸化和林木生长降低等, 甚至促使森林由氮限制趋向磷限制^[24-29], 这些都将威胁森林的可持续性。

在氮沉降降低背景下, 科学评估大气氮沉降及其生态效应具有重要的理论和实践意义。早期关于氮沉降降低后森林的潜在恢复研究都是在欧洲和北美地区 (寒带森林和温带森林) 开展的, 包括 NITREX (nitrogen saturation experiments) 屋顶“清洁雨” (roof clean rain) 试验和森林施氮肥试验^[30-34]。鉴于此, 本研究围绕森林生态系统土壤 (酸化和溶液化学)、结构 (植被-微生物多样性) 与功能 (生产力和碳吸存) 对大气氮沉降降低的现有研究成果及新进展进行综述, 试图阐明高氮负荷森林生态系统对氮沉降降低的响应及可能恢复的趋势, 并提出未来研究方向, 以期对森林生态系统对未来氮沉降进一步降低响应的生态效应提供参考与借鉴。

1 材料与方法

1.1 文献搜索方法

利用 Wiley、Elsevier、Springer、Google Scholar、中国知网、万方数据和维普网等文献检索系统, 选择关键词“氮沉降 (nitrogen deposition)”“氮添加 (nitrogen addition)”“施氮 (nitrogen fertilization)”“氮输入 (nitrogen input)”“氮恢复 (nitrogen recovery)”“氮遗留效应 (nitrogen legacy)”锁定术语“森林 (forest)”“林木/树木 (tree)”“人工林 (plantation)”, 涵盖“生物多样性保护 (biodiversity conservation)”

“环境科学 (environmental science)” “生态学 (ecology)” “林业 (forestry)” 等研究领域。

以“氮沉降恢复 (nitrogen deposition recovery)” 搜索产生 403 条记录, “施氮恢复 (nitrogen fertilizer recovery)” 搜索产生 312 条记录, 核对以上记录并剔除重复的记录, 确定了 325 条记录。通过阅读标题和摘要, 删除与氮水平升高恢复无关的研究, 剩下 42 条相关论文。进一步搜索关键词“氮停止 (nitrogen cessation)” “氮减少/氮降低 (nitrogen reduction)” “氮终止 (nitrogen termination)” “氮滞后 (nitrogen hysteresis)” 并结合“氮沉降 (nitrogen deposition)”, 确定了另外 10 篇相关论文, 共计 52 篇相关论文。在对这 52 篇论文进行阅读的基础上, 剔除纯粹基于建模或试验性研究的文献, 特别是试验设计中氮添加的效应和恢复无法区分其他养分添加 (如添加了氮磷钾肥) 效果的文献, 但其他养分添加量极低的除外; 长期监测发现氮和硫都发生了变化或者进行了去除氮和硫的“清洁雨” 试验除外; 如多因素试验 (如氮沉降+降水、氮沉降+干旱、氮沉降+增温等), 则只选择单一施氮/氮沉降试验研究论文。通过这些条件筛选, 最终获得 22 篇相关研究论文。

1.2 研究氮沉降恢复的方法

通过 22 篇研究论文对氮沉降恢复的方法进行归类。目前研究氮沉降降低生态系统恢复潜力的方法主要有 4 种: 停止施氮、大气环境氮沉降监测、屋顶“清洁雨” 和“移植 (reciprocal transplant)” [35-36]。停止施氮是在氮添加停止后继续监测最常用的方法 [37-38]。在 22 篇独立研究论文中有 10 篇使用这类方法。在这类研究中, 不同陆地生物群落 (热带、温带和寒带森林) 在施氮时间、恢复时间、施氮量、施氮类型和试验设计等方面都有很大的变化。大气环境氮沉降监测则是监测单个或多个地点并比较环境氮沉降变化 [39]。在这些研究中, 氮浓度、氮沉降、其他污染物 (特别是硫浓度和硫沉降) 很可能也会随时间发生变化, 并且在某些指标下, 直接区分氮的影响比其他指标更容易。

屋顶“清洁雨” 试验主要应用于 NITREX 项目 [40-42], 有 9 篇论文属于这类方法。采用屋顶收集清除氮和硫的雨水, 然后将雨水 (去除氮和硫) 重新添加到屋顶下的样地中。这种方法被用于 NITREX 项目的欧洲试验网络, 在丹麦、德国、瑞典和荷兰的 6 个森林地区, 分别是 Gårdsjön (低氮)、Klosterhede (低氮)、Aber (低氮)、Solling (高氮)、Speuld (高氮) 和 Ysselsteyn (更富氮) [43]。NITREX 项目主要关注氮饱和、酸化及其可逆性, 氮和硫均被去除 [30], 硫、氮和酸度分别降低了 55%~95%、70%~90% 和 90% [40]。“移植” 试验是植被或完整岩心的移植, 用于评估氮沉降的恢复情况, 包括将岩心从高氮浓度环境移植到低氮浓度环境中 [44] 或者移植到人工施氮环境中 [36]; 将植被从低氮环境中移植到高氮环境中或从高氮环境移植到低氮环境中 [45]。

2 森林土壤对氮沉降降低的响应

2.1 土壤酸化

大气氮沉降增加导致土壤酸化负生态效应, 这已得到科学界和公众的广泛共识 [35]。NO_x 和硫氧化物 (SO_x) 沉降对土壤有较强的酸化作用, NH₃ 沉降也对土壤酸化有促进作用。随着氮沉降保持在较高水平, 森林生态系统逐渐呈现氮饱和, 促使土壤溶液铵的积累, 进一步促使铵氧化细菌 (如亚硝基单胞菌) 的活性增加, 这些细菌将铵离子 (NH₄⁺) 氧化为硝酸盐, 产生 NH₃ 和氢离子 (H⁺), 导致土壤快速酸化 [46], 从而增加了硝酸盐 (NO₃⁻) 浸出, 提高了土壤酸化和铝毒的风险 [47-48]。当土壤碱性阳离子从土壤中转移的速度快于矿物风化或大气中营养阳离子沉降所能补充的速度时可能发生枯竭 [34, 49]。土壤碱性阳离子库枯竭, 归因于氮饱和条件下长期氮沉降增加中氮的吸附能力有限, 伴随着大量的 NO₃⁻ 浸出 [18, 25]。

相比温带森林, 热带和亚热带森林土壤酸化严重, 对酸非常敏感, 土壤钙离子 (Ca²⁺) 和镁离子 (Mg²⁺) 更为匮乏 [22, 25]。对热带森林的相关研究表明: 氮添加 6 a 没有改变森林土壤可交换铝离子 (Al³⁺), 但显著增加了 H⁺ 和阳离子交换量 [25]; 此外, 氮添加 7 a 并没有加剧热带阔叶人工林的土壤酸化 [50], 土壤 pH、可交换性非酸性和酸性阳离子浓度均无显著变化, 一直以来“氮沉降加剧土壤酸化” 的观点并不适用所有森林, 这增加了对氮沉降致土壤酸化的新认识。

当氮沉降降低时, 可在某种程度上减轻土壤酸化 [31, 35], 但也可能因当前环境中氮沉降速率依然很高, 氮饱和的影响仍继续, 土壤酸化未得到缓解并保持酸化 [17, 37, 39]。可见, 氮沉降降低时土壤酸化缓解受到 2 个因素制约: 一是氮沉降降低前的沉降速率和沉降时间; 二是当前大气环境中氮的沉降速率。早

期在欧美温带地区研究显示：酸化生态系统恢复相当缓慢，其中一个非常重要原因是低估了氮在酸化中的贡献，并指出酸化后的土壤恢复在欧洲并不普遍^[33]。同时，氮沉降减少的影响取决于各种处理措施从系统中去除氮的程度^[36, 51]。只有当碱性阳离子的数量增加时，土壤酸化才会逆转，但这种情况可能会持续几十年^[17]。

2.2 土壤溶液的化学性质

土壤溶液的化学性质对氮供应变化的响应迅速^[36, 52]。监测氮沉降降低区域的土壤溶液化学性质为评估缓解策略和恢复提供了可能。生态系统中氮的保留能力和硝酸盐浸出量决定了土壤溶液的水化学变化^[24, 43]。在 NITREX 试验中，发现 3 a 内氮沉降减少 90% (从 $60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 降至 $5 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 以下)，苏格兰松 *Pinus sylvestris* 林的表层和深层土壤 NH_4^+ 浓度均明显降低，表层土壤的硫、硝酸盐和铵态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) 浓度显著下降， NH_4^+/K 和 NH_4^+/Mg 也变得更低^[17, 53]。随着环境氮沉降的降低，挪威云杉 *Picea asperata* 林土壤溶液中 Ca^{2+} 、 K^+ 、 SO_4^{2-} 和 NH_4^+ 浓度呈下降趋势^[48]，其中径流水中 NO_3^- 浓度和土壤中可交换氮浓度等化学参数迅速下降，被解释为生态系统快速恢复的迹象^[43, 54]。

欧美地区森林土壤溶液硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$) 对氮沉降降低更为敏感，但降幅有限^[33]。当大气氮沉降减少约 25% (从 $60 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 降低至 $45 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 时，可导致土壤溶液无机氮浓度迅速下降^[17]。通过连续监测多个氮饱和指标的变化 [如可溶性有机氮:可溶性无机氮 (DON:DIN)、可溶性有机氮:总溶解性氮 (DON:TDN)、可溶性有机碳:硝态氮 (DOC: $\text{NO}_3^-\text{-N}$) 等]，土壤溶液中这些化学成分的变化反映了 2005—2014 年欧洲温带氮饱和和森林氮素状态的改善，体现在土壤溶液中 DON:TDN 和 $\text{DOC}:\text{NO}_3^-\text{-N}$ 均呈上升趋势^[55]。通过监测氮沉降减少区域森林土壤溶液化学，认为土壤氮库可能是控制氮沉降降低对森林生态系统的持续影响^[33]。同时，对于低水平氮沉降 ($10\sim 20 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 样地，减少氮输入是恢复土壤溶液化学的关键因素^[16]。

BOXMAN 等^[56] 屋顶“清洁雨”试验 Ysselsteyn 研究点中，氮沉降减少 7 a，表层 (10 cm) 土壤溶液中的总氮通量下降了 25%，其中铵态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) 下降了 15%，而 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 增加了 15%，铵/硝酸盐比例显著降低了约 65%，土壤溶液的 pH 显著降低了约 0.2 个单位 (降至 3.0)。深层 (90 cm) 土壤溶液 NO_3^- 和 SO_4^{2-} 减少，表明土壤减少了对碱性阳离子的吸收，从而保留了生态系统中的营养物质。

XIE 等^[37] 采用示踪法研究中国西南地区氮饱和和马尾松 *Pinus massoniana* 林对氮通量和 ^{15}N 去向，监测结果表明：停止施氮可导致氮矿化率和固定化率立即降低，甚至低于对照，氮浸出率也降低了；土壤氮淋溶对氮沉降减少的响应非常迅速，且相同氮水平下高铵态氮 (NH_x) 沉降比硝态氮 (NO_y) 沉降降低更快；然而，即使减少了氮的输入，大气氮沉降仍引起了明显的土壤酸化，这与当前研究点的环境氮沉降速率高有关，并在短期内无法缓解土壤酸化程度。

3 森林生态系统结构与功能对氮沉降降低的响应

作为一种外源氮，氮沉降增加直接提高了氮的有效性，极大地改变了森林生态系统的结构 (植被多样性和微生物多样性)^[57-60] 和功能 (生产力和碳吸存)^[60-61]，并通过寒带和温带森林的土壤酸化和富营养化威胁陆地生态系统的健康^[25]。在当前大气氮沉降降低条件下，森林生态系统结构和功能的生态效应更值得关注。

3.1 植被多样性对氮沉降降低的响应

林下群落和物种对氮沉降变化的响应存在较大的差异。一般氮沉降增加条件下，物种多样性快速下降，物种组成发生变化，表现为嗜酸性物种减少而喜碱性物种增加^[6, 62]。研究一致认为，林下植物物种组成和损失的变化与贫氮条件下氮有效性增加、林分覆盖和凋落物氮含量变化的间接影响有关^[6]。而氮沉降降低条件下，高氮负荷生态系统中林下植被的恢复响应受前期氮沉降增加导致的富营养化和土壤酸化遗留效应的影响。植被多样性对氮沉降降低的恢复响应可归纳为 3 种轨迹：其一，氮沉降的影响可能是急性的，并与大气氮浓度有关^[63]，如由 NH_3 造成的直接损害，从这种类型的影响中林下植被的恢复可能相对较快，恢复程度与氮沉降减少水平成一定比例^[64]；其二，随着氮沉降的长期影响，其他限制因素可能逐渐发展为主要影响因素，如土壤中氮的长期积累可能会导致生态系统的生态变化 (如物种丰度的

竞争性变化), 从这些影响中林下植被的恢复速度较慢, 需要通过脱氮、浸出、火灾或收割等措施去除生态系统中的氮^[65]; 其三, 由于物种的扩散能力和种子库枯竭等因素, 生态恢复存在延迟^[66]。

经过 20 a 高氮处理 ($108 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) 的瑞典苏格兰松, 在停止施氮后第 8 年, 林下植被的组成与对照存在显著差异^[67]; 第 9 年林下植被物种组成和物种丰度均未发生变化, 植被多样性仍在减少^[54]。STRENGBOM 等^[54] 在瑞典北部开展了 2 次单独的森林施肥试验, 以评估停止施氮后氮负荷的遗留效应, 发现: 第 1 次试验 (1971—1990 年) 添加硝酸铵 (NH_4NO_3) 速率为 $108 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 停止施肥 9 a 后, 林下植被的物种组成没有恢复的迹象, 且生物多样性仍在继续减少; 第 2 次试验 (1937—1951 年) 添加 NH_4NO_3 累积量为 $1447 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 停止施肥 47 a 后, 喜氮苔藓增加了, 然而, 在最初“氮限制”生态系统中, 生物类群恢复所需时间可能非常久。为了预测未来氮沉降进一步降低情景下林下植被的生态响应变化, DIRNBÖCK 等^[6] 将 2015 年与 2030、2050 年的预测进行比较, 评估氮减排立法条件下欧洲森林林下植被的生态效益, 发现寡亲氮性林下植被物种将进一步减少, 这与土壤酸化的恢复有关, 但依然表明 2030 年氮沉降的减少可能不足以使富营养化恢复。ROWE 等^[68] 提出使用超过临界负荷 30 a 累积氮沉降作为生态系统压力指标, 以反映环境中过量氮的持久性, 植被从富营养化中显著恢复可能需要减少氮的排放。

SCHMITZ 等^[33] 总结了欧洲森林对氮沉降减少的响应, 没有观察到林下植被、树木生长大规模的响应。STEVENS 等^[36] 对 NITREX 等试验的恢复进行了综述, 在氮添加后恢复 48 a 时, 也未发现物种组成、丰富度和多样性恢复的迹象, 并讨论了恢复可能存在的障碍, 包括持续临界负荷超标、缺乏种子库或当地种子来源, 植被群落有可能达到另一种新的平衡状态, 在这种状态下, 因氮沉降变化而丧失的那些物种可能无法重新定居^[34]。

氮沉降降低对贫营养型物种具有较大的促进作用。KAMMER 等^[69] 研究发现: 总植被覆盖率和禾本科 Poaceae 植物的覆盖率下降, 而贫营养物种的覆盖率上升; 总物种数在氮沉降较高的研究点减少, 而在氮沉降较低的研究点 (低于临界负荷) 趋于增加, 尤其是贫营养型物种数的增加较多。氮减少可能对物种多样性产生可衡量的积极影响, 并进一步指出由于氮沉降的减少, 尤其是在贫营养区, 物种组成可能恢复。

时间可能是植被多样性恢复的重要因素之一^[34, 59]。氮沉降的减少导致了植被物种多样性的恢复, 此恢复过程缓慢^[54], 恢复原先的物种组成十分困难^[54, 59], 氮沉降先增加后降低的过程中, 对氮敏感的物种已经消失, 难以重新建立。适应环境变化的新物种建立需要几十年, 尽管如此, 物种多样性的恢复只是时间问题^[59]。

3.2 土壤微生物多样性对氮沉降降低的响应

高氮沉降导致的土壤环境恶化不仅影响了地上生态系统过程, 也影响了地下生态系统过程。大气氮沉降增加对全球范围内所有陆地生态系统的土壤微生物生长、组成和功能均产生了负面影响^[70], 并随沉降速率和持续时间的增加其负面影响更为显著, 还导致了土壤微生物呼吸和微生物量碳的减少, 降幅分别为 8% 和 20%^[71]。长期土壤氮富集会降低土壤微生物总生物量^[31, 72]、真菌/细菌生物量比^[71, 73]、微生物活性^[71] 及胞外酶的活性 (尤其是参与木质素分解的相关酶)^[34, 74]。

氮诱导土壤细菌和真菌群落发生显著变化, 且真菌比细菌更敏感^[20, 31], 表现为增加了富营养类群细菌的相对丰度, 而降低了真菌分解者 (如酵母、纤维素分解子囊菌) 和亲氮类群的相对丰度^[34]。有机氮增加导致土壤真菌群落的物种丰富度和多样性急剧下降, 群落组成也显著变化; 而无机氮增加会刺激热带和温带森林土壤腐生真菌的丰富度^[75]。如 7 a 氮添加降低了亚热带森林土壤细菌和真菌的 α 多样性, 且细菌群落从富营养型 (以变形菌为主) 转变为寡营养型 (以放线菌为主)^[76]。此外, 氮沉降增加直接 (真菌或土壤介导) 和间接 (树木介导) 影响菌根真菌^[77-78], 促使优势树种从外生菌根树种向丛枝菌根树种转变, 关键分类群消失将降低其获取有机氮和/或磷的能力, 从而抑制有机质的分解^[78]。

森林土壤的氮负荷和氮饱和度的逆转会产生不同的微生物功能反应^[42]。停止施氮后第 6~8 年, 土壤微生物群落数量和活性均有所提高^[35]。外生菌根真菌菌丝体可能占氮限制针叶树林中微生物量约 40%^[72]。在寒带和温带森林中, 针叶树的外生菌根比落叶树更敏感, 氮临界负荷分别为 5~6 和 10~20

$\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。由于菌根共生是差异反应的驱动因素,当超过临界负荷时,强烈的“植物-土壤”和“微生物-土壤”反馈可能会减缓氮沉降减少后的恢复速度,氮沉降的遗留效应问题也可能持续存在^[78]。在微生物活性方面,基于德国 Solling 研究点的屋顶试验(相比对照减少 65% 氮)16 a 研究表明:参与氮循环的 7 种土壤酶对氮沉降减少的响应不同,其中脲酶、精氨酸脱氨酶、丙烯酰氨基肽酶和赖基-丙烯酰氨基肽酶活性增加,而 N-乙酰氨基葡萄糖酶、蛋白酶、亮基氨基肽酶和丙烯酰-丙烯酰-苯基氨基肽酶活性降低^[42]。土壤剖面微生物量对氮沉降减少的响应表现为促进表层土壤真菌生物量的增加,而降低深层土壤真菌生物量,且土壤剖面微生物量参数随深度的增加而减少^[41-42]。

瑞典寒带苏格兰松的氮添加终止试验发现:土壤真菌群落有恢复的迹象,但细菌群落没有恢复^[31]。该样地的系列研究表明:施氮 ($110 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 终止后第 6 年外生菌根开始恢复^[72],终止后第 14 年土壤外生菌根真菌的扩增子相对丰度增加,真菌生物标志物 18:2w6,9 和外生菌根真菌与真菌总 DNA 序列均高于继续施氮的 35 和 $70 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 处理^[31,72],这表明高氮负荷迅速降低了外生菌根在森林氮循环中的功能,但在氮负荷终止后的第 6~14 年内出现了显著的恢复;终止后第 20 年,土壤微生物标志物 18:2w6,9 恢复明显,并与对照无差异^[32],其中球孢假单胞菌 *Piloderma sphaerosporum* 能够在长期的高氮浓度下持续存在,在低氮条件下更具竞争力,并在氮浓度降低时恢复^[31]。

3.3 森林生产力对氮沉降降低的响应

氮沉降增加提高了“氮限制”森林生态系统的氮有效性,氮限制的解除最初刺激了树木的生长,促使森林“碳汇”大幅增加^[79-82]。BRAUN 等^[24]研究发现:挪威云杉 *Picea abies* 和苏格兰松的生长与氮沉降之间存在正相关性。然而,随施氮时间的延长,其他限制因素(如磷^[24])等逐渐产生影响,氮对林木增长的影响是不可持续的。

大气氮沉降增加也被认为是导致森林衰退的主要因素^[24,48],同时还导致树木的死亡率增加^[33,82]。其原因可能是:其一,氮沉降增加诱导营养失调有利于浅根分布,同时铝毒造成的根损伤极大地改变了树木营养^[48];其二,有机土壤中钙铝比的降低导致了林木死亡率的增加^[18,82];其三,碱性阳离子的减少大大降低了土壤溶液中的养分浓度,致使树木衰弱,呈现树木活力丧失(落叶和变色)等症状^[48,83]。

氮沉降降低条件下,高氮饱和森林生产力的恢复目前没有得到共识。在 NITREX 项目屋顶“清洁雨”试验的 6 个研究点中,试验第 4~5 年,发现随氮和硫输入的减少,高氮饱和研究点(Ysselsteyn)树木生长增加了 50%,这表明酸化污染物对该地区树木健康有破坏性影响,然而在其他 NITREX 站点中,几乎没有观察到恢复响应^[43]。通过设置氮沉降降低 90% (从 $60 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 降至 $5 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 来评估氮饱和效应是否可逆,BOXMAN 等^[15]发现喜硝化植被的地上生物量显著下降,菌根真菌的子实体则重新定植并增加;同时,叶氮浓度下降,营养平衡得到改善,树木的生长得到了较大的改善。氮沉降降低期间(1993—2009 年)挪威云杉除了叶氮和铝含量分别保持稳定并增加外,叶中所有其他养分含量均有所下降,表明林木活力仍在恶化,但叶精氨酸氮含量的迅速下降被认为是恢复的最初迹象^[48]。

MITCHELL 等^[45]通过 1 a 的“移植”试验研究,发现大气氮沉降增加(植被从氮沉降 $12 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 样地移植到 $54 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 样地)促进了橡树林中附生苔藓组织氮含量的增加,但生长下降;相反,随着大气氮沉降的减少(植被从氮沉降 $54 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 样地移植到 $12 \text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 样地),罗望子 *Frullania tamarisci* 的器官组织氮含量下降,但其生长量增加。尽管在氮沉降减少后附生植物的恢复是可能的,但氮沉降减少引起的反应不如氮增加引起的反应强和(或)快,且苔藓植物从过量氮沉降中恢复的时间尺度比氮添加影响的时间尺度更长^[45]。

3.4 森林生态系统碳吸存对氮沉降降低的响应

森林生态系统地上碳主要由氮诱导的森林生长变化决定^[74],地下碳主要由氮诱导的生化组成、凋落物输入和土壤呼吸的变化共同决定,因此地上碳和地下碳之间响应不同^[84-86]。在氮促进森林生长和碳吸存的情况下,土壤碳吸存取决于凋落物碳输入和土壤呼吸碳输出之间的平衡。由于凋落物碳输入增加和(或)土壤呼吸碳输出减少^[86],氮添加可能会增加土壤碳吸存^[80,87],整合分析也证实了氮添加刺激了土壤固碳^[61],主要原因为:其一,富氮增加凋落物输入,改善凋落物质量(如降低凋落物 C/N),促使凋落物分解,导致土壤碳积累;其二,富氮刺激根系生物量中碳的积累,从而增加了土壤碳的保有量^[88];其

三，氮诱导的碳输入量大于土壤微生物活动的碳排放量^[71]。在美国 Bernhard Fernow 试验林，氮添加 25 a 后，植物碳分配的改变增强了生态系统碳储量，主要表现在：其一，氮添加通过将碳分配从地下组分转移到地上生物量；其二，氮添加降低了氮素获取的碳成本，使植被能够更有效地吸存碳；其三，地表碳储量的增加主导了生态系统对长期氮添加的响应^[89]。

LU 等^[61]通过对热带森林 11 a 的氮添加试验研究发现：氮沉降促进土壤碳吸存具有普适性，并提出了土壤碳吸存假说，认为在“氮限制”生态系统中，氮添加通过增加森林净初级生产力 (NPP) 和地上凋落物产量，以及降低地下碳分配和二氧化碳 (CO₂) 排放通量来增加土壤碳吸存；而在“富氮”生态系统中，长期氮沉降没有改变 NPP，但通过减少 CO₂ 排放通量和可溶性有机碳输出来促进土壤碳吸存。尽管这 2 种生态系统中涉及碳通量的关键生态过程存在明显差异，但土壤碳吸存模式相似，均表现为土壤惰性有机碳增加。

然而，氮添加可能耗尽土壤碳库^[90]或者不影响土壤碳吸存^[91]，这与森林类型、施氮量和持续时间有关。NGABA 等^[86]表明氮富集显著增强了寒带和温带森林的碳动态，平均提高了 24% 和 10%，而热带和亚热带森林分别降低了 19% 和 11%；富氮提高了寒带森林 (6%) 和温带 (7%) 森林的土壤碳输出，而降低了热带 (10%) 和亚热带 (30%) 森林的土壤碳输出。此外，寒带森林碳库和碳输入对氮添加的响应更为显著，分别增加了 17% 和 10%；而亚热带森林分别降低了 0.4% 和 19.0%，这归因于“富氮”生态系统中较高水平的土壤呼吸 (碳输出)^[59, 85]。值得注意的是，“氮限制”森林生态系统是全球主要的森林净“碳汇”，氮添加促进了土壤碳吸存，尤其是短期 (<1 a) 低氮添加水平 (30 kg·hm⁻²·a⁻¹)，但土壤碳吸存效应在较高氮添加水平和 (或) 较长的时间内会被逆转^[85]。因此，氮添加是否促进森林碳吸存一直存在争论^[92-93]。

虽然有关氮沉降降低对森林生态系统碳吸存影响的研究较少，但生态系统碳对氮沉降减少的响应不同于其对氮沉降增加的响应^[94]。屋顶“清洁雨”处理 10 a 促进了挪威云杉林的土壤年呼吸量 (24%)^[41]。NGABA 等^[85]研究表明：氮饱和森林中，环境氮沉降减少可能会阻碍森林碳吸存，将导致森林土壤的低碳吸存。WAMELINK 等^[51]通过模型估计，发现氮沉降减少可能导致针叶林和落叶林的固碳量大幅减少，氮沉降降低 25 a (从 40 kg·hm⁻²·a⁻¹ 逐渐减少到 10 kg·hm⁻²·a⁻¹)，荷兰森林的净固碳量将降至目前的 27%。这与研究中针叶林和落叶林均为老龄林有关，老龄林存在净碳排放，随着时间的推移，可能导致碳吸存减少，但这种负面影响可能会被温室气体一氧化二氮 (N₂O) 排放的减少所抵消^[51]，可见，氮沉降减少对森林生态系统 NPP 和碳吸存的影响十分有限^[94]。

4 展望

目前，有关氮沉降降低对土壤和生态系统影响的认识大部分是基于欧洲和北美地区的相关研究，中国森林生态系统的恢复研究刚刚起步，仅有少量报道^[12, 23, 37]。已有研究发现：几乎所有的生态过程都会对氮沉降降低产生强烈响应，但存在很大差异。一些土壤溶液化学 (如硝酸盐和铵浓度等) 对氮输入减少的响应相对较快，而植被物种组成、土壤微生物群落和土壤生态过程可能恢复缓慢。尽管一些研究表明氮沉降减少后森林生态系统会有所改善，但高氮负荷生态系统的恢复是一个长期且缓慢的过程，进一步加强减排尤为重要。然而，森林生态系统对清洁空气法案和氮减排政策的响应存在延迟，导致生态系统对氮沉降影响前的恢复滞后时间不同。同时，森林生态系统对氮沉降减少的响应不如对氮沉降增加的响应强 (快)，森林生态系统 (前期经历了过量的氮沉降) 如何应对有效氮的减少？这些研究既是挑战，也是机遇。

将来建议从以下几个方面开展氮恢复相关研究：其一，由于严格的环境空气质量标准，预计中国的氮沉降率和氧化态氮 (NO_x) 与还原态氮 (NH_x) 的比例将会下降。相比 NO_x 沉降，NH_x 沉降对森林生态系统和生物多样性的威胁更大。需关注 NH_x 沉降对生态系统多样性的影响，同时将森林生物多样性与生态系统多功能性相结合，探讨氮沉降降低背景下森林地上/地下生物群落驱动生态系统多功能性作用机制。其二，从区域尺度到全球尺度了解氮沉降的现状以及氮沉降的未来变化对森林土壤和生态系统结构和功能的影响，为全球氮循环时空变化规律提供新证据，并为减轻氮沉降的负面影响提供科学依据。其三，研究森林生态系统对氮沉降降低单因子及与全球变暖、CO₂ 增加、降雨格局变化、干旱等多因子之

间交互作用的响应,探讨森林生态系统对未来气候变化情景的响应与适应机制。其四,加强森林生态系统对氮沉降区域趋势的响应研究。在氮沉降增加的地区,氮沉降增加对生态系统的影响需要进一步评估;在氮沉降减少的地区,未来需要更多地了解生态系统恢复的趋势及相关机制。

5 参考文献

- [1] LIU Xuejun, ZHANG Ying, HAN Wenxuan, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China [J]. *Nature*, 2013, **494**(7438): 459 – 462.
- [2] ZHANG L, JACOB D J, KUMAR K N, *et al.* Nitrogen deposition to the United States: distribution, sources, and processes [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2012, **12**: 4539 – 4554.
- [3] FOWLER D, COYLE M, SKIBA U, *et al.* The global nitrogen cycle in the twenty-first century [J/OL]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2013, **368**(1621): 20130164[2023-06-20]. doi: 10.1098/rstb.2013.0164.
- [4] ACKERMAN D, MILLET D B, CHEN Xin. Global estimate of inorganic nitrogen deposition across four decades [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2019, **33**(1): 100 – 107.
- [5] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, *et al.* Nitrogen cycles: past, present, and future [J]. *Biogeochemistry*, 2004, **70**: 153 – 226.
- [6] DIRNBÖCK T, PROLL G, AUSTNES K, *et al.* Currently legislated decreases in nitrogen deposition will yield only limited plant species recovery in European forests [J/OL]. *Environmental Research Letters*, 2018, **13**(12): 125010[2023-06-20]. doi: 10.1088/1748-9326/aaf26b.
- [7] 郑丹楠, 王雪松, 谢绍东, 等. 2010年中国大气氮沉降特征分析[J]. 中国环境科学, 2014, **34**(5): 1089 – 1097.
ZHENG Dannan, WANG Xuesong, XIE Shaodong, *et al.* Simulation of atmospheric nitrogen deposition in China in 2010 [J]. *China Environmental Science*, 2014, **34**(5): 1089 – 1097.
- [8] ZHANG Wen, WEN Xu, QI Li, *et al.* Changes of nitrogen deposition from 1980–2018 [J/OL]. *Environment International*, 2020, **144**: 106022[2023-06-20]. doi: 10.1016/j.envint.2020.106022.
- [9] ZHU Jianxing, ZHI Chen, WANG Qiufeng, *et al.* Potential transition in the effects of atmospheric nitrogen deposition in China [J/OL]. *Environmental Pollution*, 2020, **258**: 113739[2023-06-20]. doi: 10.1016/j.envpol.2019.113739.
- [10] 生态环境部. 2016—2019年全国生态环境统计公报[R/OL]. (2020-12-14)[2023-05-06]. <http://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/sthjtnb/202012/P020201214580320276493.pdf>.
Ministry of Ecology and Environmental of People's Republic of China. *National Ecological Environment Statistical Bulletin from 2016–2019* [R/OL]. (2020-12-14)[2023-05-06]. <http://www.mee.gov.cn/hjzl/sthjzk/sthjtnb/202012/P020201214580320276493.pdf>.
- [11] ZHENG Bo, TONG Dan, LI Meng, *et al.* Trends in China's anthropogenic emissions since 2010 as the consequence of clean air actions [J]. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2018, **18**(19): 14095 – 14111.
- [12] 谢丹妮, 仰东星, 段雷. 森林生态系统对大气氮沉降降低的响应[J]. 环境科学, 2023, **44**(5): 2681 – 2693.
XIE Danni, YANG Dongxing, DUAN Lei. Response of forest ecosystems to decreasing atmospheric nitrogen deposition [J]. *Environmental Science*, 2023, **44**(5): 2681 – 2693.
- [13] DU E Z, FENN M E, de VRIES W, *et al.* Atmospheric nitrogen deposition to global forests: status, impacts and management options [J]. *Environmental Pollution*, 2019, **250**: 1044 – 1048.
- [14] SCHWEDE D B, SIMPSON D, TAN J, *et al.* Spatial variation of modelled total, dry and wet nitrogen deposition to forests at global scale [J]. *Environmental Pollution*, 2018, **243**: 1287 – 1301.
- [15] BOXMAN A W, VEN P J M, ROELOFS J G M. Ecosystem recovery after a decrease in nitrogen input to a Scots pine stand at Ysselsteyen, the Netherlands [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**(1/3): 155 – 163.
- [16] BOXMAN A W, ROELOFS J G M. Effects of liming, sod-cutting and fertilization at ambient and decreased nitrogen deposition on the soil solution chemistry in a Scots pine forest in the Netherlands [J]. *Forest Ecology and Management*, 2006, **237**(1/3): 237 – 245.
- [17] BOXMAN A W, PETERS R, ROELOFS J G M. Long term changes in atmospheric N and S throughfall deposition and effects on soil solution chemistry in a Scots pine forest in the Netherlands [J]. *Environmental Pollution*, 2008, **156**(3):

- 1252 – 1259.
- [18] WALLACE Z P, LOVETT G M, HART J E, *et al.* Effects of nitrogen saturation on tree growth and death in a mixed-oak forest [J]. *Forest Ecology Management*, 2007, **243**(2/3): 210 – 218.
- [19] 陆晨东, 张六一, 夏利林, 等. 大气活性氮沉降临界负荷研究进展[J]. *地球与环境*, 2021, **49**(6): 750 – 756.
LU Chendong, ZHANG Liuyi, XIA Lilin, *et al.* Research progress on critical load of nitrogen deposition [J]. *Earth and Environment*, 2021, **49**(6): 750 – 756.
- [20] WANG Jianqing, SHI Xiuzhen, ZHENG Chengyang, *et al.* Different responses of soil bacterial and fungal communities to nitrogen deposition in a subtropical forest [J/OL]. *Science of the Total Environment*, 2021, **755**(1): 142449[2023-06-20]. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.142449.
- [21] 余倩, 段雷, 郝吉明. 中国酸沉降: 来源、影响与控制[J]. *环境科学学报*, 2021, **41**(3): 731 – 746.
YU Qian, DUAN Lei, HAO Jiming. Acid deposition in China: sources, effects and control [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2021, **41**(3): 731 – 746.
- [22] LU Xiankai, VITOUSEK P M, MAO Qinggong, *et al.* Plant acclimation to long-term high nitrogen deposition in an N-rich tropical forest [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, **155**(20): 5187 – 5192.
- [23] XIE Danni, DUAN Lei, GAO Yueshi, *et al.* Long-term ^{15}N balance after single-dose input of ^{15}N -labeled NH_4^+ and NO_3^- in a subtropical forest under reducing N deposition [J/OL]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2021, **35**(7): e2021GB-006959[2023-06-20]. doi: 10.1029/2021GB006959.
- [24] BRAUN S, THOMAS V F D, QUIRING R, *et al.* Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus [J]. *Environmental Pollution*, 2010, **158**(6): 2043 – 2052.
- [25] LU Xiankai, MAO Qinggong, GILLIAM F S, *et al.* Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2014, **20**(12): 3790 – 3801.
- [26] TIAN Dashuan, NIU Shuli. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition [J/OL]. *Environmental Research Letters*, 2015, **10**(2): 024019[2023-06-20]. doi: 10.1088/1748-9326/10/2/024019.
- [27] 鲁显楷, 莫江明, 张炜, 等. 模拟大气氮沉降对中国森林生态系统影响的研究进展[J]. *热带亚热带植物学报*, 2019, **27**(5): 500 – 522.
LU Xiankai, MO Jiangming, ZHANG Wei, *et al.* Effects of simulated atmospheric nitrogen deposition on forest ecosystems in China: an overview [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, **27**(5): 500 – 522.
- [28] 付伟, 武慧, 赵爱花, 等. 陆地生态系统氮沉降的生态效应: 研究进展和展望[J]. *植物生态学报*, 2020, **44**(5): 475 – 493.
FU Wei, WU Hui, ZHAO Aihua, *et al.* Ecological impacts of nitrogen deposition on terrestrial ecosystems: research progresses and prospects [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, **44**(5): 475 – 493.
- [29] GUNDALE M J. The impact of anthropogenic nitrogen deposition on global forests: negative impacts far exceed the carbon benefits [J]. *Global Change Biology*, 2022, **28**(3): 690 – 692.
- [30] ABER J, MCDOWELL W, NADELHOFFER K, *et al.* Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems-hypotheses revisited [J]. *BioScience*, 1998, **48**(11): 921 – 934.
- [31] HOGBERG M, YARWOOD S, MYROLD D. Fungal but not bacterial soil communities recover after termination of decadal nitrogen additions to boreal forest [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, **72**: 35 – 43.
- [32] HOGBERG M N, BLASKO R, BACH L H, *et al.* The return of an experimentally saturated boreal forest to an N-limited state: observations on the soil microbial community structure, biotic N retention capacity and gross N mineralization [J]. *Plant and Soil*, 2014, **381**(1/2): 45 – 60.
- [33] SCHMITZ A, SANDERS T, BOLTE A, *et al.* Responses of forest ecosystems in Europe to decreasing nitrogen deposition [J]. *Environmental Pollution*, 2019, **244**: 980 – 994.
- [34] GILLIAM F S. Response of temperate forest ecosystems under decreased nitrogen deposition: research challenges and opportunities [J/OL]. *Forests*, 2021, **12**: 509[2023-06-20]. doi: 10.3390/f12040509.
- [35] POWER S A, GREEN E, BARKER C G, *et al.* Ecosystem recovery: heathland response to a reduction in nitrogen deposition [J]. *Global Change Biology*, 2006, **12**(7): 1241 – 1252.
- [36] STEVENS C J. How long do ecosystems take to recover from atmospheric nitrogen deposition? [J]. *Biological*

- Conservation*, 2016, **200**: 160 – 167.
- [37] XIE Danni, ZHANG Ting, YU Qian, *et al.* A sharp decline in nitrogen input in a N-saturated subtropical forest causes an instantaneous reduction in nitrogen leaching [J]. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 2018, **123**(10): 3320 – 3330.
- [38] HOGBERG P, FAN Houbao, QUIST M, *et al.* Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest [J]. *Global Change Biology*, 2006, **12**(3): 489 – 499.
- [39] VERSTRETEN A, NEIRYNCK J, GENOUW G, *et al.* Impact of declining atmospheric deposition on forest soil solution chemistry in Flanders, Belgium [J]. *Atmospheric Environment*, 2017, **170**: 334 – 335.
- [40] BEIER C, BLANK K, BREDEMEIER M, *et al.* Field-scale ‘clean rain’ treatments to two Norway spruce stands within the EXMAN project-effects on soil solution chemistry, foliar nutrition and tree growth [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, **101**(1/3): 111 – 123.
- [41] LAMERSDORF N P, BORKEN W. Clean rain promotes fine root growth and soil respiration in a Norway spruce forest [J]. *Global Change Biology*, 2004, **10**(8): 1351 – 1362.
- [42] ENOWASHU E, POLL C, LAMERSDORF N, *et al.* Microbial biomass and enzyme activities under reduced nitrogen deposition in a spruce forest soil [J]. *Applied Soil Ecology*, 2009, **43**(1): 11 – 21.
- [43] EMMETT B A, BOXMAN D, BREDEMEIER M, *et al.* Predicting the effects of atmospheric nitrogen deposition in conifer stands: evidence from the NITREX ecosystem-scale experiments [J]. *Ecosystems*, 1998, **1**(4): 352 – 360.
- [44] ARMITAGE H F, BRITTON A J, WOODIN S J, *et al.* Assessing the recovery potential of alpine moss-sedge heath: reciprocal transplants along a nitrogen deposition gradient [J]. *Environmental Pollution*, 2011, **159**(1): 140 – 147.
- [45] MITCHELL R J, SUTTON M A, TRUSCOTT M A, *et al.* Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes: effects of increased and decreased atmospheric N deposition [J]. *Functional Ecology*, 2004, **18**(3): 322 – 329.
- [46] BRAUN S, SCHINDLER C, RIHM B. Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: the role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate [J]. *Science of the Total Environment*, 2017, **599**: 637 – 646.
- [47] FANG Yunting, GUNDERSEN P, MO Jiangming, *et al.* Nitrogen leaching in response to increased nitrogen inputs in subtropical monsoon forests in southern China [J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, **257**(1): 332 – 342.
- [48] JONARD M, LEGOUT A, NICOLAS M, *et al.* Deterioration of Norway spruce vitality despite a sharp decline in acid deposition: a long-term integrated perspective [J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**(2): 711 – 725.
- [49] DRISCOLL C, DRISCOLL K, MITCHELL M, *et al.* Effects of acidic deposition on forest and aquatic ecosystems in New York State [J]. *Environmental Pollution*, 2003, **123**(3): 327 – 336.
- [50] HUANG Juan, ZHANG Wei, LI Yuelin, *et al.* Long-term nitrogen deposition does not exacerbate soil acidification in tropical broadleaf plantations [J/OL]. *Environmental Research Letters*, 2021, **16**(11): 114042[2023-06-20]. doi: 10.1088/1748-9326/ac30bd.
- [51] WAMELINK G W W, van DOBBEN H F, MOL-DIJKSTRA J P, *et al.* Effect of nitrogen deposition reduction on biodiversity and carbon sequestration [J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, **258**(8): 1774 – 1779.
- [52] van DIJK H F G, BOXMAN A W, ROELOFS J G M. Effects of a decrease in atmospheric deposition of nitrogen and sulphur on the mineral balance and vitality of a Scots pine stand in the Netherlands [J]. *Forest Ecology and Management*, 1992, **51**(1): 207 – 215.
- [53] KOOPMANS C J, LUBRECHT W C, TIETEMA A. Nitrogen transformations in two nitrogen saturated forest ecosystems subjected to an experimental decrease in nitrogen deposition [J]. *Plant Soil*, 1995, **175**(2): 205 – 218.
- [54] STRENGBOM J, NORDIN A, NASHOLM T, *et al.* Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input [J]. *Functional Ecology*, 2001, **15**(4): 451 – 457.
- [55] VERSTRAETEN A, NEIRYNCKA J, COOLSA N, *et al.* Multiple nitrogen saturation indicators yield contradicting conclusions on improving nitrogen status of temperate forests [J]. *Ecological Indicators*, 2017, **82**: 451 – 462.
- [56] BOXMAN A W, van DAM D, van DIJK H F G, *et al.* Ecosystem responses to reduced nitrogen and sulphur inputs into two coniferous forest stands in the Netherlands [J]. *Forest Ecology and Management*, 1995, **71**(1/2): 7 – 29.
- [57] CLARK C M, MOREFIELD P, GILLIAM F S, *et al.* Estimated losses of plant biodiversity across the U. S. from historical N deposition from 1985–2010 [J]. *Ecology*, 2013, **94**(7): 1441 – 1448.

- [58] BOBBINK R, HICKS W K. Factors affecting nitrogen deposition impacts on biodiversity: an overview [M]. SUTTON M A, MASON K E, SHEPPARD L J, *et al.* *Nitrogen Deposition, Critical Loads and Biodiversity*: Dordrecht: Springer. 2014, 127 – 138.
- [59] BERENDSE F, GEERTS R H E M, ELBERSE W T, *et al.* A matter of time: Recovery of plant species diversity in wild plant communities at declining nitrogen deposition [J]. *Diversity and Disturbances*, 2021, **27**(7): 1180 – 1193.
- [60] DEVARAJU N, PRUDHOMME R, LUNGARSKA A, *et al.* Quantifying the benefits of reducing synthetic nitrogen application policy on ecosystem carbon sequestration and biodiversity [J/OL]. *Scientific Reports*, 2022, **12**: 20715 [2023-06-20]. doi:10.1038/s41598-022-24794-2.
- [61] LU Xiankai, VITOUSEK P M, MAO Qinggong, *et al.* Nitrogen deposition accelerates soil carbon sequestration in tropical forests [J/OL]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2021, **118**(16): e2020790118 [2023-06-20]. doi: 10.1073/pnas.2020790118.
- [62] PERRING M P, DIEKMANN M, MIDOLO G, *et al.* Understanding context dependency in the response of forest understory plant communities to nitrogen deposition [J]. *Environmental Pollution*, 2018, **242**: 1787 – 1799.
- [63] PAYNE R J, DISE N B, FIELD C, *et al.* Nitrogen deposition and plant biodiversity: past, present, and future [J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2017, **15**(8): 431 – 436.
- [64] CARFRAE J A, SHEPPARD L J, RAVEN J A, *et al.* Early effects of atmospheric ammonia deposition on *Calluna vulgaris* (L.) Hull growing on an ombrotrophic peat bog [J]. *Water, Air, & Soil Pollution*, 2004, **4**: 229 – 239.
- [65] CLARK C M, SIMKIN S M, ALLEN E B, *et al.* Potential vulnerability of 348 herbaceous species to atmospheric deposition of nitrogen and sulfur in the United States [J]. *Nature Plants*, 2019, **5**(7): 697 – 705.
- [66] STEVENS C J, DUPRE C, DORLAND E, *et al.* Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe [J]. *Environmental Pollution*, 2010, **158**(9): 2940 – 2945.
- [67] QUIST M E, NASHOLM T, LINDEBERG J, *et al.* Response of a nitrogen-saturated forest to a sharp decrease in nitrogen input [J]. *Journal of Environmental Quality*, 1999, **28**(6): 1970 – 1977.
- [68] ROWE E C, JONES L, DISE N B, *et al.* Metrics for evaluating the ecological benefits of decreased nitrogen deposition [J]. *Biological Conservation*, 2017, **212**: 454 – 463.
- [69] KAMMER P M, RIHM B, SCHOB C. Decreasing nitrogen deposition rate: good news for oligotrophic grassland species? [J]. *Basic and Applied Ecology*, 2022, **63**: 125 – 138.
- [70] ZHANG Tianan, CHEN H Y H, RUAN Honghua. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes [J]. *The ISME Journal*, 2018, **12**(7): 1817 – 1825.
- [71] LIU Lingli, GREAVER T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment [J]. *Ecology Letters*, 2010, **13**(7): 819 – 828.
- [72] HÖGBERG P, JOHANNISSON C, YARWOOD S, *et al.* Recovery of ectomycorrhiza after ‘nitrogen saturation’ of a conifer forest [J]. *New Phytologist*, 2011, **189**(2): 515 – 525.
- [73] FREY S D, OLLINGER S, NADELHOFFER K, *et al.* Chronic nitrogen additions suppress decomposition and sequester soil carbon in a temperate forest [J]. *Biogeochemistry*, 2014, **121**: 305 – 316.
- [74] FREY S D, KNORR M, PARRENT J, *et al.* Chronic nitrogen enrichment affects the structure and function of the soil microbial community in a forest ecosystem [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, **196**(1): 159 – 171.
- [75] CLINE L C, HUGGINS J A, HOBBIIE S E, *et al.* Organic nitrogen addition suppresses fungal richness and alters community composition in temperate forest soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **125**: 222 – 230.
- [76] QIU Lingjun, LI Yunjie, ZHONG Qi, *et al.* Adaptation mechanisms of the soil microbial community under stoichiometric imbalances and nutrient-limiting conditions in a subtropical nitrogen-saturated forest [J/OL]. *Plant Soil*, 2023, **489**(1/2): 239–258.
- [77] SMITHWICK E A, EISSENSTAT D M, LOVETT G M, *et al.* Root stress and nitrogen deposition: consequences and research priorities [J]. *New Phytologist*, 2013, **197**(3): 712 – 719.
- [78] LILLESKOV E A, KUYPER T W, BIDARTONDO M I, *et al.* Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: a review [J]. *Environmental Pollution*, 2019, **246**: 148 – 162.
- [79] IPCC. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide [C]//HOUGHTON JT, DING Y, GRIGGS D J, *et al.* *Climate*

Change 2001: *The Scientific Basis*. Cambridge University Press, 2001.

- [80] REICH P B, HOBBIE S E, LEE T, *et al.* Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂ [J]. *Nature*, 2006, **440**(7086): 922 – 925.
- [81] FAN Houbao, WU Jianping, LIU Wenfei, *et al.* Nitrogen deposition promotes ecosystem carbon accumulation by reducing soil carbon emission in a subtropical forest [J]. *Plant Soil*, 2014, **379**: 361 – 371.
- [82] SHEN Fangfang, LIU Wenfei, DUAN Honglang, *et al.* High N storage but low N recovery after long-term N-fertilization in a subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantation ecosystem: a 14-year case study [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 91416[2023-06-20]. doi:10.21203/rs.3.rs-705377/v1.
- [83] THOMAS R Q, CANHAM C D, WEATHERS K C, *et al.* Increased tree carbon storage in response to nitrogen deposition in the US [J]. *Nature Geoscience*, 2010, **3**(1): 13 – 17.
- [84] PREGITZER K S, BURTON A J, ZAK D R, *et al.* Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests [J]. *Global Change Biology*, 2008, **14**(1): 142 – 153.
- [85] NGABA M J Y, UWIRAGIYE Y, BOL R, *et al.* Low-level nitrogen and short-term addition increase soil carbon sequestration in Chinese forest ecosystems [J/OL]. *Catena*, 2022, **215**: 106333[2023-06-20]. doi: 10.1016/j.catena.2022.106333.
- [86] JANSSENS I A, DIELEMAN W, LUYSSAERT S, *et al.* Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition [J]. *Nature Geoscience*, 2010, **3**(5): 315 – 322.
- [87] ZAK D R, FREEDMAN Z B, UPCHURCH R A, *et al.* Anthropogenic N deposition increases soil organic matter accumulation without altering its biochemical composition [J]. *Global Change Biology*, 2017, **23**(2): 933 – 944.
- [88] DENG Lei, HUANG Chunbo, KIM D G, *et al.* Soil GHG fluxes are altered by N deposition: new data indicate lower N stimulation of the N₂O flux and greater stimulation of the calculated C pools [J]. *Global Change Biology*, 2020, **26**(4): 2613 – 2629.
- [89] EASTMAN B A, ADAMS M B, BRZOSTEK E R, *et al.* Altered plant carbon partitioning enhanced forest ecosystem carbon storage after 25 years of nitrogen additions [J]. *New Phytologist*, 2021, **230**(4): 1435 – 1448.
- [90] van MIEGROET H, JANDL R. Are nitrogen-fertilized forest soils sinks or sources of carbon? [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2007, **128**: 121 – 131.
- [91] LU Meng, ZHOU Xuhui, LUO Yiqi, *et al.* Minor stimulation of soil carbon storage by nitrogen addition: a meta-analysis [J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2011, **140**(1/2): 234 – 244.
- [92] SUTTON M A, SIMPSON D, LEVY P, *et al.* Uncertainties in the relationship between atmospheric nitrogen deposition and forest carbon sequestration [J]. *Global Change Biology*, 2008, **14**(9): 2057 – 2063.
- [93] de VRIES W, POSCH M. Modelling the impact of nitrogen deposition, climate change and nutrient limitations on tree carbon sequestration in Europe for the period 1900–2050 [J]. *Environment Pollution*, 2011, **159**(10): 2289 – 2299.
- [94] VRIES W D, SOLBERG S, DOBBERTIN M, *et al.* The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration by European forests and heathlands [J]. *Forest Ecology and Management*, 2009, **258**(8): 1814 – 1823.