

Impacts des dépôts atmosphériques azotés sur les pelouses subalpines pyrénéennes

Marion Boutin^{1*}, Thierry Lamaze² & André Pornon^{1*}

1. *Évolution & Diversité Biologique - UMR5174 - Université Toulouse 3 Paul-Sabatier, Bâtiment 4R1, 118 route de Narbonne
31062 Toulouse Cedex 9. E-mail : marion.boutin@adasea.net , andre.pornon@univ-tlse3.fr*

2. *Centre d'Études Spatiales de la Biosphère, 18 avenue Edouard-Belin, bpi 2801, 31401 Toulouse Cedex 9*

** Auteurs correspondants.*

RÉSUMÉ

À l'échelle mondiale les dépôts azotés atmosphériques sont la troisième cause de diminution de la biodiversité. Des études suggèrent des effets négatifs des faibles dépôts chroniques sur la diversité des écosystèmes prairiaux oligotrophes. Les pelouses d'altitude des Pyrénées pourraient donc être particulièrement vulnérables à la pollution atmosphérique azotée. Le programme ANEMONE avait pour objectifs d'évaluer la charge critique pour l'azote et l'impact des dépôts azotés atmosphériques sur la dynamique de la diversité végétale dans les pelouses subalpines pyrénéennes en relation avec le réchauffement climatique.

Mots-clés : azote, pelouses subalpines, charge critique, acidification, eutrophisation, diversité végétale

Impacts of atmospheric nitrogen deposition on the Pyrenean subalpine grasslands

ABSTRACT

On a world scale, atmospheric nitrogen deposition is the third cause of biodiversity loss. Studies suggest negative effects of chronic low-level deposition on the diversity of oligotrophic meadows. High altitude grasslands in the Pyrenees may therefore be particularly vulnerable to atmospheric nitrogen pollution. The research programme ANEMONE aimed to estimate the critical load for nitrogen and the impact of atmospheric nitrogen deposition on the dynamics of plant diversity in Pyrenean subalpine grasslands in connection with global warming.

Key words: nitrogen, subalpine grasslands, critical load, acidification, eutrophication, plant diversity

Impactos de la deposición de nitrógeno atmosférico en los pastizales subalpinos pirenaicos

RESUMEN

A escala mundial la deposición de nitrógeno atmosférico es la tercera causa de pérdida de biodiversidad. Estudios sugieren efectos negativos de la deposición crónica de bajo nivel sobre la diversidad de los pastizales oligotróficos. Los pastizales de alta montaña en los Pirineos pueden, por tanto, ser especialmente vulnerables a la contaminación por nitrógeno atmosférico. El proyecto de investigación ANEMONE tenía como objetivo estimar la carga crítica de nitrógeno y el impacto de la deposición de nitrógeno atmosférico sobre la dinámica de la diversidad vegetal en pastizales subalpinos pirenaicos en relación con el calentamiento climático.

Palabras clave: nitrógeno, pastizales subalpinos, carga crítica, acidificación, eutrofización, diversidad vegetal.

I. Introduction

Au cours du siècle dernier, l'équilibre du cycle de l'azote a été fortement perturbé par les activités humaines (GALLOWAY *et al.* 2008). En l'absence d'influence anthropique, les éclairs et la fixation biologique étaient les seules sources d'azote

réactif (défini par opposition à l'azote non réactif, le diazote atmosphérique N₂). Puis, l'agriculture, par la synthèse de fertilisants industriels dérivés du processus Haber-Bosch et la culture d'espèces végétales fixatrices d'azote, ainsi que l'industrie et les transports, par la combustion d'énergies

fossiles, ont conduit à un doublement de la production d'azote réactif (FOWLER *et al.* 2013). Une part importante de cet azote réactif d'origine anthropique est émise dans l'atmosphère, sous formes gazeuses réduites (NH_3 volatilisé à partir des déjections animales et engrais industriels) ou oxydées (NO_x majoritairement NO_2 et NO , issus de la combustion : transports, industries, chauffage individuel...). Cet azote est ensuite transporté par les courants aériens localement ou à l'échelle continentale, voire mondiale, suivant sa forme et les transformations physico-chimiques qu'il subit dans l'atmosphère. À terme, ces composés azotés se déposent sur les écosystèmes naturels, terrestres et aquatiques, sous forme de dépôts secs (gaz et particules) et humides (ions nitrates – NO_3^- – et ammonium – NH_4^+ – dans les précipitations).

L'azote étant un élément indispensable à la vie et à la croissance des organismes, impliqué dans de nombreuses réactions biologiques et chimiques, les apports exogènes ont des conséquences importantes sur le fonctionnement des milieux naturels. Les composés azotés peuvent avoir une toxicité foliaire directe pour les plantes (notamment l'ammoniac, NH_3) (PEARSON & STEWART 1993, KRUPA 2003) et augmenter leur sensibilité au stress (sécheresse, froid, gel...) et aux pathogènes (SHEPPARD *et al.* 2008). Néanmoins, les impacts les plus importants sur le fonctionnement des écosystèmes résultent de deux principaux mécanismes : l'eutrophisation et l'acidification. L'eutrophisation résulte d'un apport excédentaire en azote, perturbant les cycles biogéochimiques, créant un déséquilibre entre les différents nutriments et pouvant conduire à des changements dans la structure des communautés (BOBBINK *et al.* 2010). L'acidification du sol (ou de l'eau) provient de la libération de protons lors de la transformation des composés azotés dans le milieu, conduisant à une baisse du pouvoir tampon puis du pH et à la libération de composés métalliques toxiques pour les plantes (BOWMAN *et al.* 2008, HORSWILL *et al.* 2008, LIEB *et al.* 2011).

Ici nous présentons : (1) une synthèse des connaissances actuelles des effets des apports d'azote sur les prairies, et plus spécifiquement sur les pelouses d'altitude et (2) les principaux objectifs et travaux du programme de recherche ANEMONE.

II. Synthèse des connaissances sur les effets des apports d'azote sur les pelouses d'altitude

Les apports d'azote entraînent des modifications dans le fonctionnement des écosystèmes mais ces modifications, et la vitesse à laquelle elles apparaissent, varient d'un écosystème à l'autre en fonction de la quantité des apports à laquelle ils sont exposés (BOBBINK *et al.*, 2010). La détection de ces modifications a permis de définir le concept de charge critique azotée, soit le seuil d'apport d'azote en dessous duquel il n'y a pas d'effet visible sur un ou plusieurs paramètres de fonctionnement de l'écosystème. Les valeurs de charges critiques, leur niveau de fiabilité, ainsi que le type de réponse observée lors de leur dépassement varient d'un écosystème à l'autre. Par exemple, la charge critique des prairies acides de plaine et des pelouses subalpines et alpines varierait entre

10 et 20 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ et 5 et 10 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ respectivement, le niveau de fiabilité étant faible pour les premières et très faible pour les secondes (BOBBINK *et al.* 2003). De plus, des études suggèrent que des dépôts azotés chroniques de faible intensité peuvent conduire à des pertes d'espèces (CAPE *et al.* 2009, REMKE *et al.* 2009) et que les écosystèmes exposés à de faibles quantités de dépôts azotés sont plus sensibles à une augmentation de cette pollution (CLARK & TILMAN 2008, STEVENS *et al.* 2010). Ainsi, les pelouses de haute altitude, particulièrement oligotrophes (du fait des contraintes des faibles températures sur les processus de minéralisation) sont potentiellement très sensibles à l'eutrophisation azotée et leur charge critique est probablement surestimée. Ces hauts lieux de biodiversité, exposés à des niveaux de pollution plus faibles que les écosystèmes semi-naturels périurbains ou ceux des zones rurales agricoles, ont été moins étudiés en Europe et jamais dans les Pyrénées. L'étude des impacts des dépôts atmosphériques azotés sur les pelouses subalpines est donc, dans une perspective de conservation de la biodiversité, un enjeu majeur.

Les premières études menées dans les montagnes Rocheuses (États-Unis), le Caucase (Russie) ou les Alpes (Suisse) mettent en évidence des effets des apports d'azote sur les pelouses alpines et subalpines. Cependant, la plupart des apports étudiés sont bien au-delà des charges critiques supposées pour ces milieux. Les apports d'azote naturels (fixation symbiotique, MARTY *et al.* 2009) ou expérimentaux (BOWMAN *et al.* 1993, BASSIN *et al.* 2007, 2012, 2013, ONIPCHENKO *et al.* 2012) provoquent généralement une augmentation de la biomasse végétale aérienne et des changements dans la proportion des différents groupes végétaux. Ces changements sont observés dès 10 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ après 3 ans et dès 5 $\text{kgN}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$ après 5 ans d'apports (BASSIN *et al.* 2007, 2013). Les apports d'azote augmentent également la teneur en azote des tissus végétaux aériens (BOWMAN *et al.* 2006, BASSIN *et al.* 2009), modifient la structure des communautés bactériennes (NEMERGUT *et al.* 2008) et le pourcentage de racines mycorhizées (BLANKE *et al.* 2012) et diminuent le pouvoir tampon et le pH des sols (LIEB *et al.* 2011). Ces études expérimentales mettent en évidence la diversité et la complexité des conséquences des dépôts azotés sur le fonctionnement des écosystèmes, pouvant varier au sein d'un même type de milieu, tel que les pelouses subalpines (THEODOSE & BOWMAN 1997). Mais les mécanismes conduisant à ces modifications sont encore très largement méconnus. Ainsi une étude suggère que les changements observés (propriétés de la couverture végétale vasculaire, de l'humus, de la communauté microbienne, disponibilité en nutriments du sol et recouvrement des bryophytes et lichens) dans les landes ouvertes alpines de Suède seraient principalement dus aux effets directs des apports azotés plutôt qu'aux effets indirects liés au changement de structure de la communauté végétale, comme cela a longtemps été suspecté (WARDLE *et al.* 2013). Par ailleurs, si l'étude menée dans les Alpes suisses a testé la possible interaction entre pollution azotée et pollution à l'ozone (BASSIN *et al.* 2013), aucune étude n'a porté sur les effets combinés des dépôts azotés et du réchauffement climatique, ce dernier ayant pourtant des conséquences majeures sur les écosystèmes d'altitude.

III. Le programme de recherche ANEMONE

Le programme de recherche ANEMONE a été initié fin 2011 dans le but d'évaluer les dépôts atmosphériques azotés sur le massif pyrénéen et d'étudier leurs effets potentiels sur les pelouses d'altitude. Ce programme, coordonné par le laboratoire toulousain Évolution & Diversité Biologique, a fédéré cinq autres laboratoires de recherche, français (CESBio, Ecolab, BioGeCo) et espagnols (IPE, EcoFun), ainsi que le Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées et le Parc national des Pyrénées. Ce programme a été soutenu financièrement par l'Agence de l'environnement et de la maîtrise de l'énergie (ADEME) et la Région Midi-Pyrénées.

Il comporte trois axes de recherche. Le premier axe consiste à suivre expérimentalement le parcours de l'azote exogène dans les compartiments de l'écosystème, à mesurer ses effets et à déterminer la charge critique des pelouses pyrénéennes en lien avec le réchauffement climatique. Le deuxième axe vise à développer une méthode de biosurveillance des dépôts azotés sur le massif pyrénéen. Le troisième axe repose sur une approche empirique visant à détecter d'éventuels effets à moyen ou long terme des dépôts azotés sur la biodiversité végétale des pelouses subalpines pyrénéennes.

1. Suivi de l'azote exogène et de ses effets sur le fonctionnement d'une pelouse subalpine – Approche expérimentale *in situ*

L'approche expérimentale dans ce programme doit permettre de répondre à plusieurs questions quant au devenir de l'azote exogène et ses effets dans un contexte de réchauffement climatique. Pour cela, depuis 2012, des apports humides d'azote de 0, 5, 10 et 30 kgN.ha⁻¹.an⁻¹ sont effectués sous forme de sprays répétés à plusieurs périodes de la saison de végétation sur les placettes expérimentales soumises ou non à un réchauffement climatique. La simulation du réchauffement climatique (mini-serres ouvertes) vise à déterminer si ce facteur a des effets additifs, interactifs, synergiques ou, au contraire, compensatoires à ceux des apports azotés pour les différents paramètres étudiés. Les effets de ces deux traitements croisés sont évalués sur la végétation (composition et abondance relative des différentes espèces, biomasses aériennes et souterraines, teneur en C et N des tissus aériens et souterrains), le sol (teneur en C et N total, en NO₃⁻ et NH₄⁺, pH), les eaux de lessivage (composition chimique et analyse écotoxicologique), la communauté microbienne du sol (composition), la macrofaune du sol (abondance et composition du groupe des lombrics) et la dénitrification et les émissions de gaz à effets de serre (émissions de N₂O, CO₂ et CH₄). L'enrichissement de l'azote exogène en ¹⁵N (isotope stable naturellement présent en très faible quantité) permet de suivre son cheminement dans les compartiments de l'écosystème (biomasse végétale aérienne et souterraine, sol et eaux de lessivage) par prélèvements et analyses de leur teneur en ¹⁵N. Il permet de déceler la mise en place de processus engendrés par les faibles apports avant qu'ils ne se traduisent par des effets visibles sur la végétation (par exemple, si certaines espèces végétales tendent à accumuler l'azote exogène aux dépens d'autres. Les données obtenues permettront d'implémenter

de nouveaux modèles de détermination des charges critiques (en cours de développement sur les écosystèmes prairiaux de plaine mais déjà fonctionnelle sur les écosystèmes forestiers) : le modèle dynamique ForSAFE-VEG, qui couple cycles biogéochimiques et réponses de la communauté végétale (BELYAZID 2006, SVERDRUP *et al.* 2012). Ces résultats viendront également compléter les études déjà réalisées sur les pelouses subalpines dans d'autres massifs et permettront de déterminer si les nardaies subalpines pyrénéennes ont, ou non, le même type de réponse aux apports d'azote, et quelle est précisément la sensibilité de ces milieux pyrénéens aux dépôts azotés.

2. Développer la biosurveillance des dépôts azotés sur le massif pyrénéen

Afin d'établir si les dépôts azotés atmosphériques peuvent représenter une menace pour les écosystèmes prairiaux d'altitude dans les Pyrénées, il est également essentiel de déterminer leur vulnérabilité (c'est-à-dire le niveau de pollution auquel ces milieux sont exposés). Dans un massif montagneux tel que les Pyrénées, la forte hétérogénéité topographique et climatique résulte probablement en une importante variabilité spatiale des dépôts azotés, rendant difficile leur estimation. La mesure directe *in situ* des dépôts azotés atmosphériques est complexe et souvent incomplète (en raison de la variété des formes et des processus de dépôts), coûteuse et logistiquement lourde. Aussi, l'estimation des quantités de dépôts azotés à grande échelle spatiale ne peut se faire qu'indirectement, par modélisation ou par biosurveillance.

Actuellement, des estimations des dépôts azotés par modélisation sont disponibles pour l'Europe grâce à l'EMEP (European Monitoring and Evaluation Programm). D'après ces estimations, les Pyrénées recevraient entre 4 et 10 kgN.ha⁻¹.an⁻¹ sous forme réduite et entre 1,5 et 5,5 kgN.ha⁻¹.an⁻¹ sous forme oxydée, suivant les zones (estimations pour l'année 2011). Bien que ces estimations aient démontré leur fiabilité (SCHULZ *et al.* 2013) et leur utilité dans le cadre d'études de l'impact des dépôts azotés à l'échelle de l'Europe (DUPRÉ *et al.* 2010, STEVENS *et al.* 2010), leur intérêt est limité à l'échelle du massif pyrénéen car, avec une résolution spatiale de 50 km sur 50 km, elles moyennent des zones très hétérogènes du massif et rendent donc difficilement compte de la réalité des dépôts azotés reçus par les écosystèmes. À cette échelle, développer des méthodes de biosurveillance semble donc plus adapté. Contrairement à la bioindication qui consiste en une échelle du degré de pollution basée sur la présence/absence ou abondance de certaines espèces, la biosurveillance repose, elle, sur la capacité de certains organismes à absorber, voire à accumuler, certains polluants et vise à estimer un niveau de pollution à partir de la teneur en polluants des tissus de ces organismes (ou à partir des réponses physiologiques de ces organismes face à ces teneurs en polluants) (MARKERT *et al.* 2003). Les lichens sont des organismes particulièrement adaptés à la biosurveillance de la pollution azotée dans la mesure où leur principale source de nutriments azotés est l'azote atmosphérique (du fait de leur absence de racines pour utiliser les ressources du substrat). L'utilisation des lichens terricoles des milieux ouverts est privilégiée car ils ne subissent pas, comme les lichens corticoles, les modifications

chimiques des précipitations lors de leur passage à travers la canopée. De même, les lichens ayant pour photosymbionte une algue verte plutôt qu'une cyanobactérie (fixatrices de N₂ atmosphérique) sont préférables. Enfin, l'objectif étant de créer un outil applicable à l'ensemble du massif pyrénéen (en zone subalpine) et relativement simple d'utilisation, les espèces biomonitrices doivent être relativement fréquentes et identifiées avec fiabilité.



Fig. 1. *Cladonia rangiferina* : Comme les autres espèces du sous genre *Cladina*, ce lichen forme des « coussins » au sol.

Plusieurs espèces du sous genre *Cladina* (Fig. 1) répondent à l'ensemble de ces critères et des études ont confirmé leur intérêt pour la biosurveillance (HYVÄRINEN & CRITTENDEN 1998, BRITTON & FISHER 2010). Dans le cadre du programme ANEMONE, huit sites pyrénéens ont donc été équipés pour la mesure des dépôts azotés atmosphériques de juin 2012 à juin 2013. En parallèle de ces mesures directes, des échantillons de lichens du sous genre *Cladina* (espèces *Cladonia rangiferina* (L.) Weber, *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. et *Cladonia portentosa* (Dufour) Coem) ont été prélevés sur ces mêmes sites et leurs thalles analysés pour leur teneur en azote. Les résultats de ces travaux confirmeront, ou non, la possibilité d'utiliser la teneur en N des thalles de *Cladina* comme biomoniteur du niveau de pollution azotée dans les Pyrénées, ceci respectivement si une relation significative est observable, ou non, entre teneur en N des lichens et dépôts azotés mesurés, sur ces huit sites de calibration. Une telle méthode de biosurveillance permettrait alors par des moyens relativement simples (prélèvement d'échantillons de quelques individus du lichen biomoniteur sur le terrain puis analyse de la teneur en N de leurs thalles) d'obtenir une estimation fiable des dépôts azotés pour un site donné. Appliquée à l'échelle du massif, elle permettrait la création d'une cartographie du niveau de vulnérabilité à la pollution azotée atmosphérique des milieux ouverts subalpins.

3. Effets à moyen et long terme sur la biodiversité des pelouses subalpines pyrénéennes – Approche empirique

Les émissions de polluants atmosphériques azotés ont commencé à fortement augmenter dès la fin de la seconde guerre mondiale. Les écosystèmes, y compris pyrénéens, ont donc probablement été exposés à cette pollution croissante depuis déjà plusieurs décennies. Il est possible que certains de ces écosystèmes parmi les plus sensibles (pelouses subalpines par exemple), aient déjà exprimé des réponses à cette pollution chronique à moyen ou long terme. Ces réponses ont pu apparaître progressivement, lorsqu'un cumul d'azote seuil était atteint pour un milieu. Ainsi, les milieux les plus exposés à cette pollution sont susceptibles d'avoir répondu le plus rapidement. Dans cette partie du programme, les données phytosociologiques existantes afférentes aux nardais subalpines pyrénéennes (habitat d'intérêt communautaire prioritaire 6230) ont été compilées. Ce jeu de données spatiales et temporelles (460 relevés issus de publications et travaux menés par 21 auteurs et organismes de 1948 à 2010), permet de rechercher des corrélations entre des changements de diversité ou de composition végétale et les estimations de cumuls de dépôts azotés. Cette méthode a révélé un impact négatif des dépôts azotés au cours du temps sur la richesse spécifique des prairies semi-naturelles du *Violion caninae* Schwick. 1944 d'Europe du Nord (DUPRÉ *et al.* 2010) ; il s'agit cependant d'une région exposée à des gradients de pollution beaucoup plus importants que ne le sont les Pyrénées. Dans notre étude, cette approche est complétée par un ré-échantillonnage de certains sites, parmi ceux dont les relevés réalisés il y a 30 à 60 ans sont assez précisément localisés, et la recherche de changements floristiques en relation avec les dépôts azotés. Ce type d'approche a, quant à lui, déjà été appliqué à l'échelle du domaine atlantique français (GAUDNIK *et al.* 2011).

IV. Conclusion

Les écosystèmes prairiaux européens en général subissent actuellement des effets visibles des dépôts azotés atmosphériques sur leur fonctionnement et leur biodiversité. Les premières études réalisées dans des massifs montagneux d'Europe et d'Amérique suggèrent une sensibilité particulièrement importante des prairies d'altitude à la pollution azotée. D'autre part, la vulnérabilité de ces hauts lieux de biodiversité est largement méconnue et particulièrement difficile à établir. Le programme de recherche ANEMONE¹ tente par plusieurs approches de réduire ces méconnaissances. D'une part en testant la sensibilité des pelouses subalpines pyrénéennes aux dépôts azotés et en améliorant les connaissances fondamentales quant aux flux et au devenir de cet azote exogène dans ces milieux. D'autre part, en explorant de nouvelles solutions pour évaluer la vulnérabilité de ces milieux dans les Pyrénées, telles que la biosurveillance. Enfin, en cherchant à mettre en évidence, s'il existe, l'impact de la pollution atmosphérique azotée sur l'évolution récente de la végétation des pelouses subalpines pyrénéennes.

[1] Les résultats de projet ont été présentés dans le rapport de recherche suivant : ADEME, PORNON A., M. BOUTIN, A. PROBST & S. RIZETTO S. 2015. – *Dépôts atmosphériques azotés dans les Pyrénées et leurs effets sur la biodiversité et le fonctionnement des prairies subalpines pyrénéennes*. Calcul des charges critiques des prairies subalpines pyrénéennes – Rapport de recherche. 61 pp.

BIBLIOGRAPHIE

- BASSIN, S., J. SCHALAJDA, A. VOGEL & M. SUTER. 2012. – Different types of sub-alpine grassland respond similarly to elevated nitrogen deposition in terms of productivity and sedge abundance. *Journal of Vegetation Science*, 23: 1024-1034.
- BASSIN, S., M. VOLK & J. FUHRER. 2013. – Species composition of subalpine grassland is sensitive to nitrogen deposition, but not to ozone, after seven years of treatment. *Ecosystems*, 16: 1105-1117.
- BASSIN, S., M. VOLK, M. SUTER, N. BUCHMANN & J. FUHRER. 2007. – Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment. *New phytologist*, 175: 523-34.
- BASSIN, S., R.A. WERNER, K. SÖRGEL, M. VOLK, N. BUCHMANN & J. FUHRER. 2009. – Effects of combined ozone and nitrogen deposition on the in situ properties of eleven key plant species of a subalpine pasture. *Oecologia*, 158: 747-56.
- BELAZID, S. 2006. – *Dynamic modelling of biogeochemical processes in forest ecosystems*. Department of Chemical Engineering, Lund University. 70 pp.
- BLANKE, V., S. BASSIN, M. VOLK & J. FUHRER. 2012. – Nitrogen deposition effects on subalpine grassland: the role of nutrient limitations and changes in mycorrhizal abundance. *Acta Oecologica*, 45: 57-65.
- BOBBINK, R., M. ASHMORE, S. BRAUN, W. FLÜCKIGER & I.J.J. VAN DEN WYNGAERT. 2003. – Empirical critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. *Empirical Critical Loads of Nitrogen*. B. ACHERMANN and R. BOBBINK, Swiss Agency for Environment Forests and Landscape, Bern, pp. 43-169.
- BOBBINK, R., K. HICKS, J. GALLOWAY, T. SPRANGER, R. ALKEMADE, M. ASHMORE, M. BUSTAMANTE, S. CINDERBY, E. DAVIDSON, F. DENTENER, B. EMMETT, J.-W. ERISMAN, M. FENN, F. GILLIAM, A. NORDIN, L. PARDO & W. DE VRIES. 2010. – Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological applications*, 20: 30-59.
- BOWMAN, W.D., C.C. CLEVELAND, L. HALADA, J. HREŠKO & J.S. BARON. 2008. – Negative impact of nitrogen deposition on soil buffering capacity. *Nature Geoscience*, 1: 767-770.
- BOWMAN, W.D., J.R. GARTNER, K. HOLLAND & M. WIEDERMANN. 2006. – Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: are we there yet? *Ecological Applications*, 16: 1183-1193.
- BOWMAN, W.D., T.A. THEODOSE, J.C. SCHARDT & R.T. CONANT. 1993. – Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*, 74: 2085-2097.
- BRITTON, A.J. & J.M. FISHER. 2010. – Terricolous alpine lichens are sensitive to both load and concentration of applied nitrogen and have potential as bioindicators of nitrogen deposition. *Environmental pollution*, 158: 1296-302.
- CAPE, J.N., L.J. VAN DER EERDEN, L.J. SHEPPARD, I.D. LEITH & M.A. SUTTON. 2009. – Evidence for changing the critical level for ammonia. *Environmental pollution*, 157: 1033-1037.
- CLARK, C.M. & D. TILMAN. 2008. – Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451: 712-715.
- DUPRÉ, C., C.J. STEVENS, T. RANKE, A. BLEEKER, C. PEPLER-LISBACH, D.J.G. GOWING, N.B. DISE, E. DORLAND, R. BOBBINK & M. DIEKMANN. 2010. – Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology*, 16: 344-357.
- FOWLER, D., M. COYLE, U. SKIBA, M.A. SUTTON, J.N. CAPE, S. REIS, L.J. A. SHEPPARD, A. JENKINS, B. GRIZZETTI, J.N. GALLOWAY, P. VITOUSEK, A. LEACH, A.F. BOUWMAN, K. BUTTERBACH-BAHL, F. DENTENER, D. STEVENSON, M. AMANN, & M.VOSS. 2013. – The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical transactions of the Royal Society B.*, 368.
- GALLOWAY, J.N., A.R. TOWNSEND, J.W. ERISMAN, M. BEKUNDA, Z. CAI, J.R. FRENEY, L.A. MARTINELLI, S.P. SEITZINGER & M.A. SUTTON. 2008. – Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889-892.
- GAUDNIK, C., E. CORCKET, B. CLÉMENT, C.E.L. DELMAS, S. GOMBERT-COURVOISIER, S. MULLER, C.J. STEVENS & D. ALARD. 2011. – Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Global Change Biology*, 17: 3351-3365.
- HORSWILL, P., O. O'SULLIVAN, G.K. PHOENIX, G.K., J.A. LEE & J.R. LEAKE. 2008. – Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. *Environmental pollution*, 155: 336-349.
- HYVÄRINEN, M. & P.D. CRITTENDEN. 1998. – Growth of the cushion-forming lichen, *Cladonia portentosa*, at nitrogen-polluted and unpolluted heathland sites. *Environmental and Experimental Botany*, 40: 67-76.
- KRUPA, S.V. 2003. – Effects of atmospheric ammonia, NH₃, on terrestrial vegetation: a review. *Environmental Pollution*, 124: 179-221.
- LIEB, A.M., A. DARROUZET-NARDI & W.D. BOWMAN. 2011. – Nitrogen deposition decreases acid buffering capacity of alpine soils in the southern Rocky Mountains. *Geoderma*, 164: 220-224.
- MARKERT, B.A., A.M. BREURE & H.G. ZECHMEISTER. 2003. – *Bioindicators & Biomonitors, Principles, Concepts and Applications*, Elsevier, Oxford, 997 pp.
- MARTY, C., A. PORNON, N. ESCARAVAGE, P. WINTERTON & T. LAMAZE. 2009. – Complex interactions between a legume and two grasses in a subalpine meadow. *American journal of botany*, 96 : 1814-1820.
- NEMERGUT, D.R., A.R. TOWNSEND, S.R. SATTIN, K.R. FREEMAN, N. FIERER, J.C. NEFF, W.D. BOWMAN, C.W. SCHAT, M.N. WEINTRAUB & S.K. SCHMIDT. 2008. – The effects of chronic nitrogen fertilization on alpine tundra soil microbial communities: implications for carbon and nitrogen cycling. *Environmental microbiology*, 10: 3093-3105.
- ONIPCHENKO, V.G., M.I. MAKAROV, A.A. AKHMETZHANOVA, N.A. SOUDZILOVSKAIA, F.U. AIBAZOVA, M.K. ELKANOVA, A.V. STOGOVA & J.H.C. CORNELISSEN. 2012. – Alpine plant functional group responses to fertiliser addition depend on abiotic regime and community composition. *Plant and Soil*, 357: 103-115.
- PEARSON, J. & G.R. STEWART. 1993. – The deposition of atmospheric ammonia and its effects on plants. *New Phytologist*, 125: 283-305.
- REMKE, E., E. BROUWER, A. KOOLIJM, I. BLINDOW, H. ESSELINK & J.G.M. ROELOFS. 2009. – Even low to medium nitrogen deposition impacts vegetation of dry, coastal dunes around the Baltic Sea. *Environmental pollution*, 157: 792-800.
- SCHULZ, M., M. GAUSS, A. BENEDICTOW, J.E. JONSON, S. TSYRO, Á. NYÍRI, D. SIMPSON, B.M. STEENSEN, B.M. KLEIN, Á. VALDEBENITO, P. WIND, A. KIRKEVÅG, J. GRIESFELLER, J. BARTNICKI, D. OLIVIE, A. GRINI, T. IVERSEN, Ø SELAND, V.S. SEMEENA & H. FAGERLI. 2013. – *Transboundary Acidification, Eutrophication and Ground Level Ozone in Europe in 2011*. EMEP Status Report 2013, Norwegian Meteorological Institute, 205 pp.

- SHEPPARD, L.J., I.D. LEITH, A. CROSSLEY, N. VAN DIJK, D. FOWLER, M.A. SUTTON & C. WOODS. 2008. – Stress responses of *Calluna vulgaris* to reduced and oxidised N applied under “real world conditions”. *Environmental pollution*, 154: 404-413.
- STEVENS, C.J., C. DUPRÉ, E. DORLAND, C. GAUDNIK, D.J.G. GOWING, A. BLEEKER, M. DIEKMANN, M., ALARD, R. BOBBINK, D. FOWLER, E. CORCKET, O. MOUNTFORD, V. VANDVIK, P.A. AARRESTAD, S. MULLER & N.B. DISE. 2010. – Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental pollution*, 158: 2940-2945.
- SVERDRUP, H., T.C. McDONNELL, T.J. SULLIVAN, B. NIHLGÅRD, S. BELYAZID, B. RIHM, E. PORTER, W.D. BOWMA & L. GEISER. 2012. – Testing the feasibility of using the ForSAFE-VEG model to map the critical load of nitrogen to protect plant biodiversity in the Rocky Mountains region, USA. *Water, Air & Soil Pollution*, 223: 371-387.
- THEODOSE, T.A. & W.D. BOWMAN. 1997. – Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology*, 78: 1861-1872.
- WARDLE, D.A., M.J. GUNDALE, A. JÄDERLUND & M. NILSSON. 2013. – Decoupled long-term effects of nutrient enrichment on aboveground and belowground properties in subalpine tundra. *Ecology*, 94: 904-919.