

DOI: 10.5846/stxb201903310619

徐欢, 王芳芳, 李婷, 伍星. 冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响与机制研究进展. 生态学报, 2020, 40(10): 3168-3182.

Xu H, Wang F F, Li T, Wu X. A review of freezing-thawing cycle effects on key processes of soil nitrogen cycling and the underlying mechanisms. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(10): 3168-3182.

冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响与机制研究进展

徐 欢^{1,2}, 王芳芳^{1,2}, 李 婷^{1,2}, 伍 星^{1,*}

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 冻融交替是由于季节或昼夜热量的变化, 在表土及以下一定深度形成的反复冻结和解冻的过程, 是普遍存在于中、高纬度及高海拔地区的一种自然现象。在全球变暖的背景下, 部分地区的土壤环境将经受更广泛和频繁的冻融交替作用, 这将对土壤氮素循环关键过程产生深远的影响。冻融交替主要通过改变土壤的理化性质使土壤微生物量、微生物群落的组成和结构发生改变, 进而影响氮素在土壤中的迁移与转化, 是陆地生态系统氮循环的重要影响因素。目前, 关于冻融交替对土壤氮素循环关键过程影响的研究结果还不尽一致, 其影响机制尚不明晰, 研究方法也还有待进一步创新。重点论述了冻融交替对土壤氮素循环各个关键过程的影响效应, 归纳总结了冻融交替对土壤氮素循环的影响机制, 简要指出了目前研究过程中存在的一些不足, 并对未来研究中值得重点关注和深入研究的科学问题进行了探讨与展望。

关键词: 冻融交替; 土壤; 氮循环; 关键过程; 影响与机制

A review of freezing-thawing cycle effects on key processes of soil nitrogen cycling and the underlying mechanisms

XU Huan^{1,2}, WANG Fangfang^{1,2}, LI Ting^{1,2}, WU Xing^{1,*}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

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

Abstract: Freeze-thawing cycle, the repeated freezing-thawing process at surface and a certain depth below soil due to seasonal or diurnal changes in heat, is a widespread natural phenomenon in the soil of middle to high latitude and high altitude. In the context of global warming, the extension and frequency of soil freezing-thawing cycle may be enhanced in some regions due to the increased occurrence of discontinuous snow cover and rain-on-snow events. These changes in freezing-thawing cycle may strongly affect soil physical and chemical properties, as well as soil microbial biomass, microbial composition and structure, which in turn would have profound impacts on the key processes of soil nitrogen (N) cycling. At present, available results of the effects of freezing-thawing cycle on the key processes of soil N cycling remain inconsistent. The underlying mechanism is still not clear and the research methods need to be further explored and innovated. Moreover, a comprehensive understanding of the key processes of soil N cycling in response to different patterns of freezing-thawing cycle is not available. Therefore, on the basis of extensive review of the existing research results, this paper summarized the research progresses and underlying mechanisms of the effects of freezing-thawing cycle on key processes of soil N cycling,

基金项目: 国家自然科学基金项目(41773070); 第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0308); 中国科学院青年创新促进会(2018056)

收稿日期: 2019-03-31; **网络出版日期:** 2020-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xingwu@rcees.ac.cn

including mineralization, immobilization, nitrification and denitrification, N leaching and gaseous loss. Additionally, some deficiencies in current research were pointed out. The possible key topics in the future study were also suggested.

Key Words: freeze-thawing cycle; soil; nitrogen cycling; key processes; impact and mechanism

冻融交替是由于季节或昼夜热量的变化,在表土及以下一定深度形成的反复冻结和解冻的过程,其广泛存在于中、高纬度及高海拔地区^[1]。全球大约有 55%—70% 的陆地面积受冻融交替的影响,对人类的生产活动和生存环境都具有极其重要的影响^[2-3]。受低温影响,冻融区土壤有机质分解缓慢,可供植物利用的有效氮素相对缺乏,故生态系统生产力受土壤氮素有效性限制明显。氮素主要通过氮输入与氮输出等外循环过程以及土壤氮矿化、固持、硝化与反硝化作用等内循环过程进行迁移转化,是陆地生态系统基本的物质循环之一^[4-5]。目前已有研究表明冻融交替在一定程度上会促进土壤的氮矿化过程和硝化作用^[3, 6-7],增加土壤中可溶性有机物的含量。可溶性有机氮的增加一方面加速了土壤氮素的淋溶冲刷作用^[8-9],另一方面作为反应底物促进反硝化作用的进行,最终被微生物分解为氮气(N_2)、一氧化氮(NO)和氧化亚氮(N_2O)进入大气^[10]。但是, Groffman 等^[11]在森林生态系统进行土壤原位实验时发现氮素矿化不受冻融交替的影响; Yanai 等^[12]的结果表明在土壤冻融交替期间硝化潜力显著降低。因此,关于冻融作用对氮素循环关键过程影响结果在不同生态系统、不同气候条件下差异较大。除此之外,不同的研究方法条件下,冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响结果也存在显著差异。Song 等^[3]对 46 篇论文进行 meta 分析发现,室内模拟冻融交替的实验结果表明,冻融过程可以促进氮矿化和呼吸,抑制硝化作用;然而野外原位实验则显示,冻融过程可以促进土壤硝化作用,抑制呼吸作用,但对氮矿化无明显影响。这些差异均反映了不同生态系统的复杂性以及冻融交替对土壤中生物、物理和化学变量的多重影响^[11]。

冻融交替作为一种土壤中的非生物应力^[13],对于土壤氮素迁移转化乃至整个生态系统的氮循环过程有着十分重要的调控作用^[5-6],主要通过改变土壤水热条件和营养物质对土壤中的微生物种类组成和活性产生影响^[14-16]。而微生物是驱动土壤元素生物地球化学循环的引擎,与氮循环有关的四个关键过程均由微生物所驱动^[17]。为了揭示冻融交替对土壤氮素循环关键过程影响的微生物学机制,大量学者对土壤冻融交替期间微生物活性、数量、群落结构变化等方面开展了相关研究。结果表明,冻融交替会杀死大量土壤微生物^[12]、改变土壤结构,由此导致的土壤有机物增加会加速氮矿化和硝化作用^[18],因此会影响生态系统氮素的损失、土壤酸化、 N_2O 通量和 CO_2 通量变化。此外,冻融交替还会改变土壤中有机碳、水分含量和养分等微生物赖以生存的环境条件,可溶性有机碳与微生物的活性存在紧密的联系^[13],土壤水分通过控制营养物质的扩散与冻融交替下土壤微生物存活量和活性有密不可分的关系^[19]。然而由于不同生态系统中微生物对于温度 and 环境的耐受度有所不同,因此对于冻融交替的响应有所差异,在不同生态系统的表现相对复杂,还需要进一步深入研究。

目前研究普遍认为,在全球气候变暖的背景下,气温升高会导致多年冻土大面积的退化,因此,季节性冻土区的冻结期缩短而消融期延长将会引起土壤冻融过程的强烈变化。Henry^[20]对加拿大 31 个气象站点 40 年的气候和土壤温度数据进行分析发现,积雪面积、积雪深度和土壤冻结天数均随气候变暖而有所减少;与此相反的是,土壤冻融循环频率、年融雪量和土壤最低温度均随着平均温度的升高而增加。与此同时, Groffman 等指出冻融的频率和强度主要取决于区域性的气候条件(温度、降水)和积雪厚度^[11]。由于气候变化导致的未来中高纬度地区生态系统的冻融周期的增加,特别是积雪的消减可能会加剧土壤冻结时的深度和严重程度^[21-22],将会导致更频繁的冻融交替过程。因此,关于气候变化下冻融格局的变化可能对土壤氮素循环关键过程产生的影响已经成为近年来多个学科共同关注的热点问题之一。虽然已有许多研究结果表明冻融交替对土壤氮素循环关键过程有显著影响,但是现有的研究结果差异仍较大,其影响机制尚不明晰,研究方法也还有待进一步创新。因此有必要对现有研究结果进行归纳和总结,以便于更好地把握冻融交替作用下的土壤氮

素循环过程。本文在大量查阅国内外已有研究结果的基础上,重点论述了冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响程度,并归纳总结了冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响机制,将有助于更好地剖析冻融交替期间氮素在土壤中的迁移转化规律,促进土壤生态系统的可持续发展,并为今后深入开展相关研究工作奠定基础。

1 冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响

1.1 冻融交替对土壤氮素固持的影响

氮素固持过程是指微生物对土壤无机氮的同化过程,通常根据土壤微生物生物量氮的变化量来衡量土壤微生物氮素固持作用。大量研究结果表明,冻融过程会显著影响土壤微生物的生物氮含量。隗英华等^[23]对东北棕壤的研究发现,较大的冻融温差造成微生物生物量氮显著减少。徐俊俊等^[24]对高寒草甸的研究表明,土壤微生物生物量氮含量随着冻融时间的增加呈现先减小后增加的趋势。而任伊滨等^[25]对小兴安岭湿地的研究结果与此相反,随冻融次数的增加,土壤微生物生物量氮呈先增加后减小的趋势。另外,土壤微生物生物量氮含量对冻融交替的响应在不同地区存在较大差异,原因可能与土壤质地、冻融强度、持续时间、交替频率、植被覆盖和土壤水分含量等众多因素有关^[26]。一般来说,土壤冻融交替会导致微生物活性下降或死亡^[5],降低土壤中微生物生物量氮含量。然而,受冻融交替破坏的土壤团聚体和死亡微生物会释放大量营养物质,激活部分酶活性^[27],从而促进氮素固持作用,使土壤中微生物生物量氮含量有所增加。但是随着冻融循环次数的增加,这种激发作用逐渐减小^[28],且低温下微生物的活性还是受到了一定的抑制作用^[25]。因此,短期内多次冻融交替会增强微生物对无机氮的固持能力,但长期冻结则不利于微生物对无机氮的固持。此外,还有部分研究表明冻融交替对土壤微生物生物量氮含量没有显著影响^[28-30],原因是这些研究区基本都位于纬度较高或高海拔地区,土壤虽然经历了冻融交替,但微生物受低温的影响较小,而且土壤含水量和有机质能满足微生物活动所需,因此土壤微生物生物量氮变化不大。

1.2 冻融交替对土壤氮矿化的影响

土壤中的氮素主要以有机氮的形式存在,而能被植物吸收的氮素主要是无机氮的形式,所以需要通过微生物矿化作用将有机氮不断地转化为植物可吸收的无机氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$)^[31]。因此,土壤氮矿化过程被认为是影响植物生长和陆地植被生产力的关键。大部分野外原位培养和室内模拟实验均表明冻融交替促进了土壤有机氮的矿化过程(表 1),从而使土壤无机氮含量增加。但是也有部分研究结果表明冻融交替对土壤氮矿化过程有不同影响,例如 Larsen 等^[32]对北极生态系统的研究发现在冻结温度为 -4°C ,消融温度为 2°C 的冻融条件下,冻融后的氮矿化速率低于对照组。Groffman 等^[11]对阔叶林进行土壤原位实验时发现土壤氮矿化速率不受冻融交替的影响,这可能是由于土壤矿化过程不仅受外界环境因子的影响,还与自身的植被和土壤类型及其理化性质等因素相关^[43]。

由此可见,冻融交替对土壤氮矿化作用的影响是复杂多变的,造成差异的原因主要有以下几个方面:首先,不同的冻融条件对土壤矿化过程存在显著影响。随着土壤冻结温度降低和消融温度升高,土壤氮矿化速率显著增大^[44-45],而随着冻融交替频率的增加,土壤氮矿化速率呈现先增加后减小的趋势^[24,45]。一方面,是由于冻融交替会破坏土壤团聚体结构,导致无机氮含量有所增加^[26,30];另一方面,死亡微生物提供的营养物质有利于微生物的矿化作用^[46]。但是,在连续多次的长期冻融交替中,土壤氮矿化过程产物的累积会反过来抑制氮矿化过程^[4]。其次,土壤含水量在冻融交替中对土壤氮矿化也有较大影响,但目前还没有统一定论。Zhou 等^[26]对长白山森林进行培养试验的结果表明,冻融条件下,高含水量比低含水量更有利于促进土壤氮矿化作用,这可能是由于土壤中的水分在冻结过程中由液态变为固态,对土壤团聚体的破坏导致更多的无机氮释放^[47]。而田路路对东北黑土进行室内模拟实验发现,随着水分含量升高,冻融土壤氮矿化速率变化不大^[48],这可能是土壤中反硝化作用将一部分 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 转化为 $\text{NH}_4^+\text{-N}$,导致土壤中无机氮含量变化不大^[49]。此外,不同测定方法也是造成不同研究结果存在争议的原因。目前大部分研究从土壤无机氮质量分数(单位质

量土壤中无机氮含量)、土壤净氮矿化速率和土壤氮矿化产物的变化等方面探讨了冻融作用对氮矿化的影响^[4]。但是仅仅通过测定土壤无机氮的变化量并不一定能够真实反映冻融作用下氮矿化作用的动态变化特征,土壤中 NO_3^- -N 和 NH_4^+ -N 的变化量不光与产生过程相关,还与消耗过程有密切联系;近年来也有研究尝试氮同位素的双标实验测定土壤氮素矿化过程,但前者测定的是土壤的净矿化速率,而后者则反映的是土壤总氮矿化过程,二者之间存在较大差异。

表 1 冻融交替对不同生态系统土壤氮素循环关键过程的影响

Table 1 Effects of freeze-thawing cycles on key processes of soil nitrogen cycling from different ecosystems

类型 Types	方法 Methods	冻融温度 Temperature	矿化作用 Mineralization	硝化作用 Nitrification	反硝化作用 Denitrification	氮淋溶 Leaching	文献 References
森林 Forest	F	-13—5℃	+	0	+		[32]
		-5—25℃	0	0	0	+	[33-34]
	L	-3/-8—5℃	-	-	-	-	[15, 35]
		-10—10℃	-	-			[36]
草地 Grassland	F	-10—4℃	+	+	+	+	[24, 37]
		-18—8℃	+	-			[38]
	L	-20—20℃	0	+			[7]
农田 Cropland	F		+	-	+	+	[9, 37, 39]
	L	-10—5℃	+	+			[40]
		-20—10℃			+		[41]
湿地 Wetland	F	-10—7℃	+	0	+	+	[4]
	L	-25—5℃	+	-		+	[42]
		-20—5℃	-	+	+	+	[25]

F:野外原位培养试验 Field experiment; L:室内模拟试验 Laboratory experiment; +:促进作用 Promoting effect; -:抑制作用 Inhibition effect; 0:无影响 No effect

1.3 冻融交替对土壤硝化作用的影响

硝化作用是指氨在有氧条件下被亚硝酸细菌和硝酸细菌逐步氧化为亚硝酸和硝酸的过程。目前关于冻融对土壤硝化作用的影响主要根据土壤中硝酸盐的变化量确定,但是即使冻融作用对土壤硝化过程有显著促进作用,土壤中的 NO_3^- -N 含量也不一定会增加^[5],近年来也有学者尝试利用同位素示踪法对冻融交替下的硝化速率进行研究,例如 ^{15}N 同位素^[42]和氧同位素^[50]来测定土壤总硝化反应。从表 1 可以看出,野外原位观测和室内模拟实验的结果均表明,冻融交替对各种生态系统的土壤硝化作用主要起着抑制作用。Yanni 等^[12]对热带地区可耕地土壤进行室内模拟实验发现,经过 22d 的冻融周期后土壤中硝酸盐含量下降了 59%,表明硝化作用受到了土壤冻融交替的抑制。同样地,Zhang 等^[38]在内蒙古草原的原位观测发现,土壤净硝化速率随冻融温度降低而下降。但是也有部分研究表明硝化反应不受冻融交替的影响。例如,Neilsen 等^[51]对北方阔叶林生态系统的研究表明,土壤冻融交替对硝化作用的影响不显著,这与植物根系吸收以及反硝化对 NO_3^- -N 的消耗有关,从而呈现出冻融作用对净硝化速率无影响或降低的现象。

一般来说,冻融交替主要是通过改变硝化微生物生物量进而对硝化作用产生影响^[12]。已知的土壤硝化微生物群落对环境变化很敏感,冻融交替后的土壤亚硝酸盐氧化菌的数量会降低 44%^[52],土壤的硝化潜力明显受到冻融交替的抑制。但是冻融交替并不完全会对其造成致命伤害^[12],Wang 等^[53]发现越冬期的氨氧化古菌(ammonia-oxidizing archaea, AOA)和氨氧化细菌(ammonia-oxidizing bacteria, AOB)仍保持着较高的活性,且 AOA 的数量始终大于 AOB 的数量。除此之外,冻融交替对硝化微生物种群的影响还会因土壤理化性质不同产生差异。Clark 等^[54]研究发现,在冰点以下温度时,黏性土壤的硝化速率是壤质土壤的 3.2—4.8 倍。Yannni 等^[52]在冻土区的研究表明,土壤解冻周期后的微生物存活率与土壤 pH 值密切相关,土壤冻融交替造成的 pH 值下降会对硝化群落造成一定损害,因此,土壤样品的 pH 值越高,则土壤的硝化潜力越高。

1.4 冻融交替对土壤反硝化作用的影响

反硝化作用是微生物在无氧条件下,将硝酸盐(NO_3^-)作为电子受体完成呼吸作用以获得能量的过程,它导致了大量的氮流失,因此又称为脱氮作用^[55]。反硝化过程主要分为4个步骤,分别由硝酸盐还原酶 Nar(编码基因 *narG*, *napA*),亚硝酸盐还原酶 Nir(编码基因 *nirK*, *nirS*),一氧化氮还原酶 Nor(编码基因 *norB*, *norZ*, *qNor*),一氧化二氮还原酶 Nos(编码基因 *nosZ*)催化^[49]。现有的反硝化速率的测定方法包括 ^{15}N 同位素技术、乙炔抑制法、 N_2 产生测定法、硝酸盐剩余法、化学计量学法和质量守恒法等^[56]。

冻融交替作用下,由于凋落物或积雪覆盖会使表土与低温大气形成隔离层,覆盖层下土壤的这种温暖、厌氧的环境会促进反硝化作用^[21, 57]。van Bochove 等模拟田间条件进行试验发现,冻融交替使反硝化速率增加 32%^[6],导致大量 N_2O 排放^[58],对温室效应有显著贡献^[41]。冻融交替一方面促进反硝化细菌数量的增加,例如, Mergel 等^[59]对挪威云杉土壤进行研究发现,秋、冬及早春季节的反硝化细菌数量最高; Christensen 等^[27]的研究结果表明反硝化酶的浓度在土壤冻结期间降低了 40%,而在土壤消融后则会迅速增加。另一方面冻融过程中释放出的养分还会增强土壤微生物活性,研究发现冻融交替过程中反硝化细菌(亚硝酸盐还原酶)活性增加 2.5—4.5 倍^[4, 60]。由此可见,冻融交替会显著促进土壤反硝化速率。

土壤冻融交替期间的反硝化作用受土壤理化性质,冻融温差,冻融频率,冻融深度等因素的共同作用^[61]。首先,土壤冻结过程中微生物和细根的死亡及团聚体的破碎,导致土壤中反应底物含量有所增加^[62],因此,土壤解冻后反硝化速率通常能在短时间内大幅增大。其次,冻融交替过程中不同土壤深度的反硝化作用强度存在一定差异。Jacinthe 等^[63]进行土壤原位试验发现,冻融交替后,5—30 cm 土壤深度的反硝化酶活性保持不变,而 0—5 cm 土层中的反硝化酶活性显著下降。再次,不同土壤质地的反硝化作用受冻融交替的影响也有所不同, van Bochove 等^[6]基于湿筛法分级后的土壤团聚体研究表明,粒径较小的土壤团聚体反硝化率比粒径较大的团聚体高出 40%。最后,在不同的土壤管理方法的情况下,冻融交替可能会导致土壤结构的物理破坏,可溶性碳扩散,以及土壤孔隙度的变化,这些因素都会促进反硝化作用^[6]。

1.5 冻融交替对土壤气态氮排放的影响

土壤气态氮的排放不仅是导致氮肥利用效率偏低的主要原因之一^[64],同时也加剧了全球气候变暖和大气污染等环境问题。气态氮主要包括 NO 、 N_2O 、 N_2 和 NH_3 ,主要通过土壤中的硝化作用、反硝化作用、硝态氮异化还原成铵等过程释放到大气中^[65]。土壤中 NO 、 N_2O 和 N_2 的排放比例,取决于土壤特性、土壤微生物、气候因素和管理措施之间复杂的相互作用。目前关于冻融交替对 N_2 和 NO 排放的影响研究相对较少^[18],对土壤 NH_3 挥发的研究主要集中于石灰性土壤和农田施肥过程中^[66],而关于冻融交替对土壤 N_2O 排放影响的研究相对较多。

硝化和反硝化作用都可以产生 N_2O ,频繁的冻融交替会使土壤形成大量“有氧”、“无氧”或者介于二者之间环境,这为硝化和反硝化作用创造了各自有利的条件^[66]。目前大多数研究认为反硝化作用是冻融交替过程中 N_2O 的主要来源^[58, 60, 67],仅有 4.4% 的 N_2O 排放量来源于硝化作用^[67]。由于冻融条件下土壤温度较低、含水量较高、通气性较差,不仅会破坏土壤团聚体结构,释放有效养分,而且还可促进土壤微生物活动、改变土壤微生物群落和结构,促使土壤 N_2O 排放增加^[68-69]。如 Regina 等^[70]对芬兰大麦田进行研究表明,冻融期 N_2O 累积排放量 3.3—18.9 kg N hm^{-2} ,占全年排放量的 53%—81%;王广帅等研究表明青藏高原高寒草甸冻融期 N_2O 排放量约为 0.3 kg N hm^{-2} ,占全年排放量的 63%^[14]。从表 2 可以看出,大部分研究结果均表明冻融交替会促进土壤 N_2O 排放,从而致使冻融区土壤成为 N_2O 的一个重要排放源。但在已有的研究中,不同生态系统和冻融条件下 N_2O 排放的增量还存在较大差异。室内模拟试验表明土壤消融过程中 N_2O 排放量是对照组的 1—10000 倍,野外观测结果同样也存在较大差异,土壤消融过程中 N_2O 排放量可增加 2.5—173.3 倍不等^[76]。

造成这些差异的主要原因有两点:(1)不同的冻融格局(冻结温度、冻结时长、冻融频率等)对土壤 N_2O 排放的影响显著^[61-62, 77]。Koponen 的研究结果表明,冻融交替期间土壤 N_2O 气体的排放量在冻结温度为

-15℃时远远高于-1.5℃处理下土壤的 N_2O 排放量^[78]。Teepe 和 Ludwig 的模拟试验结果表明,冻结时间越长, N_2O 的排放量越大^[10]。一般来说,第一次土壤消融期间的 N_2O 排放增长最显著,而多次冻融交替以后的 N_2O 排放增加幅度逐渐减小,最后趋于稳定^[30,74]。(2)冻融条件下土壤类型、植被类型、土壤深度和土壤理化性质等也与土壤 N_2O 的排放有关。Teepe 和 Ludwig 发现冻融交替会使土壤的 N_2O 排放大量增加,而沙土和黏土中 N_2O 排放增加并不显著^[10]。Nielsen 等^[51]研究表明在冻融交替过程中枫树林土壤 N_2O 排放量明显高于桦树林土壤。此外,Wu 等指出随着土壤湿度的增加,会大量消耗 NO_3^- -N,导致反硝化作用强烈,从而激发 N_2O 的大量排放^[79],这与徐星凯等^[77]的研究结果一致。Wagner-Riddle 等对加拿大农田的研究发现,冻融交替后 N_2O 主要来自于 0—5 cm 的表层土^[39],而深层土壤对 N_2O 排放还需进一步研究。van Bochove 等人结果表明,小团聚体的冻土效应强于大团聚体,一方面是由于小团聚体含水量较高所致^[6],另一方面则是冻融交替过程降低了团聚体总体稳定性^[80]。

表 2 冻融交替下不同生态系统的 N_2O 排放Table 2 N_2O emission from different ecosystems by freeze-thaw events

类型 Types	方法 Methods	冻融条件 The condition of freeze-thaw			N_2O 排放 N_2O emission	文献 References
		冻融温度 Temperature	深度 Depth	周期 Length		
森林 Forest	F	-1℃	10 cm	5 m	增加	[34]
		-9—18℃	0.5—1.5 m	3 m	减少	[57]
	L	-5—10℃		6 d	增加	[71]
		-15—25℃		1 m	增加	[51]
		-3℃/-13—5℃		14 d	减少	[72]
草地 Grassland	F	-20—10℃	10 cm	1 y	增加	[14]
	L	-8—8℃		5 d	增加	[60]
		-20—20℃	5 cm	4 d	增加	[42]
		-20—10℃	35 cm	2 d	增加	[41]
农田 Cropland	F		0—40 cm	1 y	增加	[70]
		-8—19℃	2.5 cm	1 y	增加	[39]
		-5—0℃	5 cm	3 m	增加	[73]
		-1.5/-15—4℃		5—14 d	增加	[74]
	L	-15—4℃		21 d	增加	[58]
		-16—8℃	15 cm	28 d	增加	[10]
极地 Polar region	F	-11—0℃	0 cm	5 m	增加	[37]
	L	-4—8℃		15 d	增加	[30]
湿地 Wetland	F		0—1.5 m	8 m	增加	[75]

F:野外原位培养试验 Field experiment;L:室内模拟试验 Laboratory experiment;d:天 Day;m:月 month;y:年 Year

1.6 冻融交替对土壤氮素淋溶的影响

冻融作用不仅会增加土壤中 N_2O 的排放,还会显著影响土壤氮素淋溶^[4]。例如 Callesen 等^[81]对德国、挪威云杉林的研究发现,经过冬季冻融交替后,次年土壤中氮素流失量高达 $13.0 \text{ kg N hm}^{-2}$ 。Fitzhugh 等^[34]对糖枫林和黄桦林进行原位实验的结果表明,冻融处理后二者淋溶损失量分别为 29.0 和 $54.0 \text{ kg N hm}^{-2}$,分别是对照组的 1.8、3.4 倍。Joseph 和 Henry^[9]对温带农田生态系统的研究发现,冻融交替导致土壤中的 NH_4^+ -N 和 NO_3^- -N 淋溶量明显高出对照组 2 倍。Gao 等^[18]对 63 篇与冻融交替相关的论文进行 meta 分析的结果显示,冻融交替下土壤中的 NH_4^+ 、 NO_3^- 和 NO_3^- 淋溶量分别显著增加 18.5%、18.3% 和 66.9%。前人一系列研究均表明,冻融交替会增加土壤中可溶性无机氮和可溶性有机氮的释放^[82],促进土壤氮素淋溶^[4]。这是由于在土壤冻融交替期间,土壤颗粒会重新排列,改变原有孔隙比,进而影响土壤渗透率,渗透率的提高会减小土壤消融后氮素淋溶阻力^[66]。其次,长期冻结使土壤中滞留的无机氮含量升高^[83],冻融交替会加速氮素淋溶过程。

Freppaz 等^[47]认为冻融交替可以促进有机和无机胶体中原来不可利用的 NH_4^+ 的释放,进而导致土壤淋溶液中 NH_4^+ 浓度升高。Matzner 等^[83]认为高山和北极地区土壤和森林植被的氮淋溶增加,是由于冻融交替所造成的净矿化速率的提高。然而也有研究表明,可溶性有机氮的淋溶量几乎不受冻融交替的影响^[9]。还有学者发现冻融交替下土壤 NO_3^- 淋溶在苔原生态系统中显著降低^[18],这与该生态系统中较低的土壤湿度和氮素含量有关。

冻结温度、冻融频率、冻融时长、冻融深度和土壤理化性质等是影响土壤中氮素淋溶的重要因素。Campbell 等在哈伯德流域的研究表明,重度冻结处理(-15°C)下森林土壤中的 NH_4^+ 含量净增 5—9 倍^[84]。王观竹等对东北黑土的研究表明,土壤氮素淋溶量先随着冻融频率增加而增加,而后逐渐达到稳定^[85]。同时,对湿地土壤和极地苔原土壤的研究显示短期的冻融交替还可促进可溶性有机氮的释放^[30,44]。此外,Yu 等^[86]在东北三江平原的研究发现土壤氮素的淋溶量与冻结深度有关,在三种湿地土壤中的 NH_4^+-N 和 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 淋溶量均随土层深度的增加而减少。最后,土壤氮素流失还会随着土壤质地的变粗而减少,李美璇等^[87]认为冻融交替减小了土壤黏粒含量,因此增加了氮素的流失。

2 冻融交替对土壤氮素循环关键过程的影响机制

2.1 冻融交替过程中土壤物理性状改变对氮循环的影响

2.1.1 土壤结构

冻融是作用于土壤的非生物应力,会使土壤的相态组成比例发生变化^[16]。冻融交替对土壤的影响首先表现在对于土壤结构的改变,大量研究冻融交替作用后的土体结构发现,冻融过程会改变土壤颗粒间的排列和连结,因此对土壤团聚体的大小和稳定性会产生强烈影响^[16,44,80]。van Bochove 和 Oztas 等的研究表明,土壤冻结时土壤孔隙中冰晶的膨胀会打破颗粒与颗粒之间的联结,破坏土壤团聚体的稳定性,从而将其破碎成小团聚体^[6,80]。与此相反的是,Lehrsch 等发现冻融交替下的微小颗粒有向中等大小颗粒聚集的趋势^[88],导致表层土壤团聚体的稳定性增加^[89]。这主要是因为团聚体的破坏不仅与冻融作用相关,还与土壤含水量的影响有关^[90-91]。一般来说,冻融温差越大,则破坏土壤结构的力变化越剧烈,土壤团聚体受到的破坏越强^[92];土壤含水量越高,则土壤团聚体对冻融交替的抵抗力越弱^[93]。

随着团聚体的破碎,土壤中原本包裹吸附着的活性有机碳和无机氮由于冻结所造成的物理破坏被提前释放出来,增加了土壤中的营养物质^[41,94]。一方面有利于促进土壤微生物的氮固持作用,并加速土壤的氮矿化过程。朴河春等研究结果表明,冻融交替会显著加强土壤氮素矿化过程^[95]。另一方面大量活性有机碳被释放出来供微生物利用,促进反硝化作用,产生和排放较多的 N_2O ^[6,67]。van Bochove 等基于农田生态系统的研究结果表明,反硝化潜力与可矿化的有机碳含量显著相关^[6]。

2.1.2 土壤温度

冻融交替会使土壤温度发生急剧变化,不仅直接对氮素转化过程产生作用,还会改变土壤微生物群落结构、生物量、多样性和活性等^[96],进而间接影响土壤氮素循环关键过程^[48]。在不同的冻融格局中,冻融温度是影响土壤氮循环的重要因素。一般认为,重度冻结对土壤氮循环的影响要大于轻度冻结处理。周旺明等^[44]发现当冻结温度为 -25°C 时,沼泽土壤消融后的氮素矿化作用显著强于冻结温度为 -5°C 的冻融处理;Neilson 等对森林生态系统的研究表明,土壤中中度冻结(-10°C)处理下的 N_2O 排放量明显高于轻度(-5 — 0°C)处理^[51];Callesen 等^[81]发现在温度异常寒冷的冬季,云杉林土壤中的 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 次年流失增量高达 $13.0 \text{ kg N hm}^{-2}$ 。此外,冻融温差也是影响土壤氮循环的关键因子,土壤中 $\text{NH}_4^+ -\text{N}$ 的累积量,明显随冻融温差的减小而减小^[8]。

一方面是由于极端低温下土壤冻结对土体的物理作用力强,使更多的团聚体破碎,引起土壤游离氨基酸浓度增加 2—5 倍,游离糖类增加 2—3 倍^[95]。由于土壤无机氮含量的升高有利于加速土壤氮素的矿化和反硝化过程,因此同样会加大土壤氮素流失风险^[87],Groffman 等^[11]研究表明,冻融造成土壤中 $\text{NO}_3^- -\text{N}$ 的流失增

多。然而,也有研究指出,当冻结温度为 -15°C 时,土柱淋出液中铵氮的浓度最高,而冻结温度为 -25°C 时,淋出液中铵氮浓度较低,这说明温度低于一定范围后,也不利于土壤胶体中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的释放^[66]。另一方面极端低温还会造成某些微生物死亡,导致部分土壤微生物数量的下降^[9],并对微生物种群的组成和功能产生影响。例如低温环境中氧化亚氮还原酶较其氧化酶活性降低更为剧烈,因此较少的 N_2O 被还原,造成温室气体的大量排放^[66]。但是冻融交替并没有导致微生物活动停止,在土壤温度低于 0°C 的情况下,生物过程也会继续下去,而低温可能会降低C和N的转化率^[83]。

2.1.3 土壤水分

在土壤冻融过程中不仅有温度的变化,还伴随着水分的重新分布、渗透、传导等的改变^[97]。土壤冻结时,上部冻结土体的水势较低,导致下部非冻结土壤中的水分向冻结土体迁移^[16],当土壤开始由表层向下解冻,消融的土壤水分开始向下迁移,但下部未解冻层阻碍了土壤水分的迁移进而形成上层滞水^[98]。与此同时,冻融交替还会使土壤容重降低、孔隙度增大、饱和导水率提高^[93],二者共同造成土壤消融后水分含量的显著提高^[2]。随着含水量的增大,土壤释水性和水分渗透性也相应提升。杨平等研究发现,冻融交替后砂土渗透性增加5%—10%,粘土渗透系数增大了3—10倍,且土壤水平方向渗透性均大于垂直方向渗透性3—5倍^[99]。

冻融过程中土壤含水量的变化是调控土壤氮素循环的重要驱动因子之一,主要表现在以下6个方面:(1)土壤水分可以促进微生物的活动。由于微生物只能生活在水溶性的环境中,所以土壤有效性水分是维持微生物活性的重要资源,影响着土壤微生物群落生理结构和功能^[48]。而且在土壤水向冻层移动的过程中,会将养分运至冻层附近,有利于微生物进行固持、硝化、反硝化作用^[75]。(2)水分含量与土壤矿化作用呈正相关关系。李贵才等^[100]对森林生态系统的研究表明,土壤氮矿化作用随土壤水分增加而增强,直至达到稳定状态,这与Zhou等^[26]对长白山森林的研究结果一致。(3)随着水分含量的增加总硝化速率明显降低。Breuer等^[101]研究发现,水分含量的增加会促进硝化作用的进行,但当水分含量增加到一定程度后,厌氧环境又会抑制硝化作用进行。(4)随着土壤含水量的增加反硝化速率也变大。Teepe和Ludwig^[10]的研究表明土壤 N_2O 的排放量随着土壤孔隙水含量上升而增加($42\% < 55\% < 64\%$)。这是由于水分含量通过对土壤的通气状况和土壤中的氧分压的影响而影响反硝化作用。(5)土壤水分会影响气态氮的释放。冻融交替会导致水分发生相变使得土壤表面被一层冰膜包裹,而内部水分的升高导致颗粒内部处于缺氧状态,有利于进行反硝化过程。但是冰膜在一定程度上会阻碍 N_2O 释放^[22],从而导致土壤消融后 N_2O 排放量达到峰值^[90]。(6)冻融交替增强土壤释水性和水分渗透性,会减小土壤消融后氮素淋溶阻力,养分易于溶出或通过各种途径包裹在矿物颗粒内或吸附于土壤胶体表面,随水迁移而流失^[13,66]。

2.2 冻融交替过程中土壤化学性质改变对氮循环的影响

冻融交替过程对土壤化学性质的改变体现在对土壤氮库的影响,主要表现在以下3个方面:(1)冻融作用通过破坏土壤结构,导致土壤团聚体稳定性下降^[80],有机质从有机层迁移到矿物层,增加了土壤中的无机氮含量,提高了土壤中可被利用的养分浓度^[16,47,93]。(2)土壤冻结还会导致大量细根死亡,增加土壤中的可矿化物质^[11]。大量研究显示,细根的越冬死亡率的增加改变了分解者分解底物时的大小和时间^[11],会导致土壤中 NO_3^- 和 NH_4^+ 含量显著增加^[12,33]。(3)土壤冻融交替过程还会引起凋落物的物理、化学变化,加速纤维素、半纤维素和木质素等难分解组分降解^[33],增加土壤中有效氮含量。武启骞等研究表明不同冻融条件下凋落物分解会造成土壤氮素转化的差异,从而影响凋落物释放的养分数量和比例^[102]。

土壤氮库的变化对养分的长期供给以及植物的生长发育有重大影响^[102],不仅会改变土壤中原有的化学反应进程,还会影响土壤氮素循环关键过程^[20,22,33]。首先,土壤氮库中无机氮含量的增加极易被微生物固持,使土壤中微生物生物氮含量迅速增加。其次,大量 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 进入土壤,促进消融期土壤氮素的矿化作用^[62]。再次,土壤氮库中有效氮的增加有利于土壤中的硝化过程,Campbell等使用氧同位素进行研究表明几乎所有的土壤 NO_3^- 在冻融交替下均来自于土壤的硝化作用^[50]。最后,冻融交替下大量细根死亡的死亡导致土壤中的单糖、氨基酸等养分浓度显著提升^[47],这些营养物质会刺激反硝化细菌的活性^[103],促进反硝化

作用的进行。因此,冻融交替是土壤氮素循环和累积的关键影响因子,而土壤氮素转化又是支撑陆地生态系统生产力和相关生态系统功能和服务的关键过程^[104]。

2.3 冻融交替过程中土壤微生物性质改变对氮循环的影响

2.3.1 土壤微生物量的改变

土壤微生物是氮循环过程的重要驱动元素,冻融交替对于微生物来说是一种严重的干扰^[67]。Dorsch 等^[73]的实验结果显示,冷冻后的微生物生物量减少,而在解冻后,微生物的生物量迅速恢复。同样地,Christensen 等^[27]通过熏蒸法对微生物生物量进行研究时发现,在冻融之后的土壤微生物大约减少了 44%—50%,由土壤冻结导致的脱氮酶生物量减少了 40%。Feng 等^[40]通过使用磷脂脂肪酸的方法研究指出,在 -15℃ 条件下,真菌的生物量减少了,而细菌的生物量却没有受到影响。

在整个冻融交替期间,土壤微生物量的变化主要表现在以下方面:(1)土壤冻结期间,冰晶的形成会造成细胞膜和细胞器的机械性损伤,从而引起细胞的形态发生变化^[48]。其次,冻结会改变土壤中水势,使细胞内外渗透压失去平衡,细胞膜流动性降低,细胞壁受损^[105]。Mikan 等^[106]研究发现,当土壤温度降到 -10℃ 以下时,微生物基本上难以生存,数量迅速下降。但这种下降趋势不会随着冻结持续而继续,一方面因为有机质含量较高的土壤对存活下来的微生物有激活作用,可以维持其基本生存^[107]。另一方面,随着冻融交替次数的增加,土壤微生物会逐渐适应低温环境^[46],使得由于冻融交替而导致的死亡土壤微生物绝对量在减少^[13]。(2)土壤消融后会大量释放冻结期所积累的营养,增加土壤中的有效基质,从而激发微生物的快速生长繁殖^[108]。还有学者指出土壤微生物作为氮循环过程的重要驱动因素对冻融交替表现出了截然不同的反应,Grogan 和 Neilson 等人研究指出,冻融交替对微生物生物量几乎没有显著影响^[30, 51]。这一点与 Koponen 等^[46]对芬兰农田生态系统的研究的结果基本一致,主要是因为在这些土壤中,微生物已经适应了低温环境的压力。同时,Freppaz 等^[47]认为在季节性积雪覆盖的土壤中,冻融交替会对微生物生物量有选择性的影响,目前造成这种差异原因尚不清楚,可能与土壤微生物对寒冷地区的环境适应有关。综上,冻融交替作用对土壤微生物生物量影响的研究结果还具有很多不确定性,应该进一步探讨。

2.3.2 土壤微生物组成和结构的改变

冻融交替改变了土壤水分含量、温度、有机质和酸碱度等土壤微生物赖以生存的环境条件,对微生物的组成和结构有强烈影响^[8, 48, 96]。土壤微生物群落以细菌为主(70%—90%),其次是放线菌,真菌相对较少^[109]。在季节性土壤冻融过程中,土壤温度急剧下降改变了土壤微生物群落的组成,低温会使细菌类群数量明显降低,细菌类群的丰富度及多样性也急剧下降^[110]。Wang 等^[8]在青藏高原的研究显示,与土壤氨氧化过程有关的氨氧化古菌(AOA)和氨氧化细菌(AOB)丰度均有所降低,当群落土壤负积温最大时,AOA 数量明显高于 AOB,而在相对温暖的土壤中,AOB 数量相对较高。原因在于嗜温性和嗜热性细菌会在冻结过程中死亡,而嗜冷型细菌类群得以存活^[111]。一般来说,夏季和冬季的微生物群落的组成和结构有所差异,真菌在冬天起主导作用,而细菌则在夏天增加^[41]。Lipson 等^[111]对高寒草甸进行的 DNA 杂交研究表明,冬季土壤中的真菌/细菌比值有所增加,且真菌对低温的适应性比细菌更强。与此相反,Staricka 和 Benoit^[112]对极地苔原微生物的研究发现,冻融交替后的微生物群落优势种从真菌逐渐转向细菌。这是由于短期的冻融交替会加剧土壤中植物残体的破碎作用,使微生物活性增加,导致土壤微生物中 C/N 较小的细菌群落增多;但长期冻融交替,真菌比细菌对低温的抗性强,且二者之间又具有拮抗作用,所以冻融期细菌/真菌的比值降低^[8]。

Schimel 和 Bennett^[113]的研究发现土壤氮素循环的限制步骤是大蛋白的解聚作用(depolymerization),因为含氮聚合物(蛋白质和肽聚糖等)通过解聚作用生成微生物可利用的单体物质(氨基酸、氨基糖和核酸等)是后续氮素转化过程的基础。而 Wild 等在北极区的研究结果表明,总蛋白解聚率随真菌的相对丰度的降低而降低^[114]。因为真菌不仅能够产生多种细胞外酶,还会参与许多复杂有机分子的降解,包括纤维素和木质素等。因此,冻融作用下生物群落中真菌丰度的降低会导致低蛋白解聚速率,而且通常还会导致土壤有机质的分解减缓,对土壤氮矿化作用和硝化作用有所抑制。

2.3.3 土壤微生物和酶活性的改变

冻融交替通过改变土壤中的水热条件和化学性质进而对土壤中的微生物及酶的活性产生影响。一般来说,土壤酶活性与温度呈正相关,即土壤温度降低,酶活性也降低^[107]。主要表现在以下两个方面:一、冻结过程会导致土壤微生物和酶活性降低:(1)冻融导致土壤内部形成厌氧环境,使得转化酶、淀粉酶、纤维素酶、脲酶、磷酸酶和硫酸酶等活性降低^[28,115]。(2)由于冻融交替所导致的土壤 pH 偏酸,使得过氧化氢酶和脱氢酶的活性几乎完全丧失,但是邓娜等^[7]的研究指出冻融结束后,除草地脱氢酶活性有所降低外,其余地类土壤脱氢酶活性呈现出不同程度的升高趋势,这与不同土壤类型的管理措施不同有关。(3)过低的土壤温度直接影响到释放酶类的微生物种群及数量从而导致土壤酶活性的钝化和失活。二、土壤消融过程可以激活酶和微生物活性:(1)土壤酶在冻结的土壤中并不完全钝化,王洋等研究表明,一旦冻结土壤消融,各种酶活性增强,会导致有机质矿化速度加快^[16]。(2)冻结作用会导致大量微生物死亡,这些死亡的微生物直接释放的无机氮会增加土壤中无机氮含量^[102];此外,冰晶对土壤团聚体的挤压作用也会增加了土壤有效氮含量、多糖以及氨基酸等,这些有效养分不仅可以作为底物被残余的微生物加以利用,还对微生物活性有刺激作用^[12,49]有利于土壤氮素的矿化过程^[61],从而提高有效氮含量。Sharma 等^[41]的研究中明确指出冻融增加了微生物的活性(CO_2 产量的增加),从而导致了 N_2O 气体的大量释放。三、随冻融强度的加大和冻融频率的增加,土壤中的磷酸酶、硝酸还原酶和亚硝酸还原酶的活性呈现出增强的趋势^[93]。土壤酶活性的增强有利于促进有机质分解矿化和改变土壤氮素营养,进一步增强土壤中的氮矿化作用、反硝化作用^[90],导致冻融期 CO_2 排放量和 N_2O 排放量迅速增多。

3 问题及展望

冻融交替是中、高纬度地区土壤热量动态的一种表现,即由于土壤水分相变导致的反复冻融过程^[83],可以通过改变土壤水热状况等土壤环境因子而影响土壤结构及营养元素转化和土壤微生物特性,进而影响氮素的生物地球化学循环^[3, 4, 8, 16, 18, 93],对于陆地生态系统氮循环各环节的变化具有重要贡献。但是关于冻融交替对土壤氮素转化的研究,还存在一些不足,主要表现为:

(1)室内冻融模拟实验布局设置不合理。由于野外实验条件差,难以实现精确控制,所以目前冻融交替对氮素转化的机理研究以室内模拟研究方法为主。这使得土壤所处冻融环境与自然条件下的冻融过程有所不同,降低了冻融处理的真实性,造成了某些研究结果的不确定性。而且在室内模拟处理下的冻融交替的极端温度过大,变温速度太快,而实际在覆雪的作用下,极端温度不会太低,变温速度也相对比较缓慢。因此,关于室内模拟研究的方法有待进一步探索。

(2)已有的关于冻融交替对气态氮损失的研究已经证实了对 N_2O 排放的促进作用,但不同研究结果仍存在差异。除 N_2O 排放外冻融期其他含氮气体(如 NO 、 N_2 、 NH_3)造成的氮素损失状况尚不清楚。而且冻融作用下 N_2O 排放量与累积排放量等也很难进行精确评价。这些问题都阻碍了冻融过程中氮循环研究的进一步深化,今后应重点关注,从而为深入理解土壤氮素转化机理提供理论基础。

(3)冻融交替对土壤氮素循环机制的认识还远远不够。已有研究局限于土壤氨化、硝化以及反硝化作用最终产物,并不能同时测定 4 个关键氮素转化过程的速率,对中间过程的定量研究相对不足,使得冻融条件下氮素矿化、反硝化和微生物固持等变化关系的不确定性增加。目前较多关注了土壤冻融格局对氮素转化的影响,而对土壤水分、团聚体、pH 值、通气条件等关键因子作用的研究稍显不足。

(4)关于冻融交替对土壤微生物影响的研究还不够深入。目前大多围绕冻融交替对土壤微生物活性、数量和群落结构方面而展开,微生物在分子细胞、基因蛋白质等水平上对低温冻结或冻融交替的反应机理很少。从微观方向来看,微生物在冻融条件下的死亡、休眠以及生理生化功能的改变有助于研究冻融交替下氮素形态转化过程,将有助于我们深入理解冻融交替下微生物对土壤氮素转化的贡献,未来有待于进一步研究。

针对以上存在的问题,未来的研究可在以下 3 个方面有所加强:

(1)原位监测与室内模拟相结合。在全球变化背景下,需要对不同类型生态系统进行研究来评价冻融格局变化对生态系统氮循环的影响。而目前原位监测试验相对较少,所得观测资料有限。未来的研究重点是实地测量气态氮通量和氮淋溶量,同时在室内研究中应该特别强调控制冻融温度,尽量与野外实际情况贴合,有助于减少研究结果的不确定性,增加不同生态系统之间的可比性。

(2)冻融条件下土壤微生物的研究需要跨学科的方法。如今同位素和分子生物学方法日趋成熟,使微生物多样性、代谢模式、酶活性等研究快速发展。其中核酸分析法实现了对土壤微生物酶系及其编码基因的研究,而且通过对控制氮素转化的关键微生物功能基因的分析能为评价冻融过程中氨化、硝化、反硝化作用提供更可靠依据^[66]。因此分子生物学方法将是深入探究冻融环境下土壤氮素周转机理的重要手段和新的切入点。

(3)气候变暖正在逐渐打破部分地区土壤的冻融格局,如季节性雪盖减少,土壤活动层厚度增加,季节性冻土区的冻结期缩短而消融期延长等^[20]。这在一定程度上会极大地改变土壤冻融的强度和频率,部分地区的土壤环境将经受更广泛、更频繁的冻融作用^[83]。这一变化将会如何影响土壤碳氮循环已经引起了研究人员的广泛关注。目前关于冻融生态效应涉及的研究主要集中于极地、高山苔原和寒带针叶林等高纬度地区,而中纬度温带地区分布面积更广、积雪更薄、冻融格局变异更大。因此还不清楚高纬度、高海拔地区所得的试验规律是否同样适用于中纬度地区。未来关于冻融交替对中纬度地区土壤氮循环的影响还有待进一步加强。

参考文献 (References):

- [1] 范继辉, 鲁旭阳, 王小丹. 藏北高寒草地土壤冻融循环过程及水分分布特征. 山地学报, 2014, 32(4): 385-392.
- [2] 景国臣, 任宪平, 刘绪军, 刘丙友, 张丽华, 杨亚娟, 王亚娟. 东北黑土区冻融作用与土壤水分的关系. 中国水土保持科学, 2008, 6(5): 32-36.
- [3] Song Y, Zou Y C, Wang G P, Yu X F. Altered soil carbon and nitrogen cycles due to the freeze-thaw effect: a meta-analysis. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 109: 35-49.
- [4] 王丽芹, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 郭树芳, 贺云龙, 闫清钟. 冻融作用对陆地生态系统氮循环关键过程的影响效应及其机制. 应用生态学报, 2015, 26(11): 3532-3544.
- [5] 蔡延江, 王小丹, 丁维新, 鄢燕, 鲁旭阳, 杜子银. 冻融对土壤氮素转化和 N₂O 排放的影响研究进展. 土壤学报, 2013, 50(5): 1032-1042.
- [6] van Bochove E, Prévost D, Pelletier F. Effects of freeze-thaw and soil structure on nitrous oxide produced in a clay soil. Soil Science Society of America Journal, 2000, 64(5): 1638-1643.
- [7] 邓娜. 冻融作用对松嫩草地土壤氮、磷矿化的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2016.
- [8] 吕欣欣, 孙海岩, 汪景宽, 丁雪丽. 冻融交替对土壤氮素转化及相关微生物学特性的影响. 土壤通报, 2016, 47(5): 1265-1272.
- [9] Joseph G, Henry H A L. Soil nitrogen leaching losses in response to freeze-thaw cycles and pulsed warming in a temperate old field. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(7): 1947-1953.
- [10] Teepe R, Ludwig B. Variability of CO₂ and N₂O emissions during freeze-thaw cycles: results of model experiments on undisturbed forest-soil cores. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2004, 167(2): 153-159.
- [11] Groffman P M, Driscoll C T, Fahey T J, Hardy J P, Fitzhugh R D, Tierney G L. Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem. Biogeochemistry, 2001, 56(2): 135-150.
- [12] Yanai Y, Toyota K, Okazaki M. Effects of successive soil freeze-thaw cycles on nitrification potential of soils. Soil Science and Plant Nutrition, 2004, 50(6): 831-837.
- [13] 王娇月, 宋长春, 王宪伟, 王丽丽. 冻融作用对土壤有机碳库及微生物的影响研究进展. 冰川冻土, 2011, 33(2): 442-452.
- [14] 王广帅, 杨晓霞, 任飞, 张振华, 贺金生. 青藏高原高寒草甸非生长季温室气体排放特征及其年度贡献. 生态学杂志, 2013, 32(8): 1994-2001.
- [15] 罗亚晨, 吕瑜良, 杨浩, 何念鹏, 李胜功, 高文龙. 冻融作用下寒温带针叶林土壤碳氮矿化过程研究. 生态环境学报, 2014, 23(11): 1769-1775.
- [16] 王洋, 刘景双, 王国平, 周旺明. 冻融作用与土壤理化效应的关系研究. 地理与地理信息科学, 2007, 23(2): 91-96.
- [17] 贺纪正, 张丽梅. 土壤氮素转化的关键微生物过程及机制. 微生物学通报, 2013, 40(1): 98-108.
- [18] Gao D C, Zhang L, Liu J, Peng B, Fan Z Z, Dai W W, Jiang P, Bai E. Responses of terrestrial nitrogen pools and dynamics to different patterns

- of freeze-thaw cycle: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2018, 24(6): 2377-2389.
- [19] Kreyling J, Beierkuhnlein C, Pritsch K, Schlöter M, Jentsch A. Recurrent soil freeze-thaw cycles enhance grassland productivity. *New Phytologist*, 2008, 177(4): 938-945.
- [20] Henry H A L. Climate change and soil freezing dynamics: historical trends and projected changes. *Climatic Change*, 2008, 87(3/4): 421-434.
- [21] Hardy J P, Groffman P M, Fitzhugh R D, Henry K S, Welman A T, Demers J D, Fahey T J, Driscoll C T, Tierney G L, Nolan S. Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 2001, 56(2): 151-174.
- [22] Mellander P E, Löfvenius M O, Laudon H. Climate change impact on snow and soil temperature in boreal Scots pine stands. *Climatic Change*, 2007, 85(1/2): 179-193.
- [23] 隗英华, 刘艳, 田路路, 孙文涛. 冻融交替对农田棕壤氮素转化过程的调控效应. *土壤*, 2015, 47(4): 647-652.
- [24] 徐俊俊, 吴彦, 张新全, 吴宁, 石福孙, 刘琳. 冻融交替对高寒草甸土壤微生物量氮和有机氮组分的影响. *应用与环境生物学报*, 2011, 17(1): 57-62.
- [25] 任伊滨, 任南琪, 李志强. 冻融对小兴安岭湿地土壤微生物碳、氮和氮转换的影响. *哈尔滨工程大学学报*, 2013, 34(4): 530-535.
- [26] Zhou W M, Chen H, Zhou L, Lewis B J, Ye Y J, Tian J, Li G W, Dai L M. Effect of freezing-thawing on nitrogen mineralization in vegetation soils of four landscape zones of Changbai Mountain. *Annals of Forest Science*, 2011, 68(5): 943-951.
- [27] Christensen S, Christensen B T. Organic matter available for denitrification in different soil fractions: effect of freeze/thaw cycles and straw disposal. *European Journal of Soil Science*, 1991, 42(4): 637-647.
- [28] 熊雪晶. 季节性冻融对亚高山冷杉林土壤微生物活性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009.
- [29] 魏丽红. 冻融交替对黑土土壤有机质及氮钾养分的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2004.
- [30] Grogan P, Michelsen A, Ambus P, Jonasson S. Freeze-thaw regime effects on carbon and nitrogen dynamics in sub-arctic heath tundra mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(4): 641-654.
- [31] 吴建国, 韩梅, 裴伟, 艾丽, 常学向. 祁连山中部高寒草甸土壤氮矿化及其影响因素研究. *草业学报*, 2007, 16(6): 39-46.
- [32] Larsen K S, Jonasson S, Michelsen A. Repeated freeze-thaw cycles and their effects on biological processes in two arctic ecosystem types. *Applied Soil Ecology*, 2002, 21(3): 187-195.
- [33] Groffman P M, Driscoll C T, Fahey T J, Hardy J P, Fitzhugh R D, Tierney G L. Effects of mild winter freezing on soil nitrogen and carbon dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 2001, 56(2): 191-213.
- [34] Fitzhugh R D, Driscoll C T, Groffman P M, Tierney G L, Fahey T J, Hardy J P. Effects of soil freezing disturbance on soil solution nitrogen, phosphorus, and carbon chemistry in a northern hardwood ecosystem. *Biogeochemistry*, 2001, 56(2): 215-238.
- [35] Hentschel K, Borken W, Matzner E. Repeated freeze-thaw events affect leaching losses of nitrogen and dissolved organic matter in a forest soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2008, 171(5): 699-706.
- [36] 赵媛, 周旺明, 王守乐, 周莉, 于大炮, 代力民. 冻融对温带森林土壤碳、氮矿化作用的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1548-1554.
- [37] Brooks P D, Williams M W, Schmidt S K. Inorganic nitrogen and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry*, 1998, 43(1): 1-15.
- [38] Zhang X, Bai W, Gilliam F S, Wang Q, Han X, Li L. Effects of *in situ* freezing on soil net nitrogen mineralization and net nitrification in fertilized grassland of northern China. *Grass and Forage Science*, 2011, 66(3): 391-401.
- [39] Wagner-Riddle C, Congreves K A, Abalos D, Berg A A, Brown S E, Ambadan J T, Gao X P, Tenuta M. Globally important nitrous oxide emissions from croplands induced by freeze-thaw cycles. *Nature Geoscience*, 2017, 10(4): 279-283.
- [40] Feng X J, Nielsen L L, Simpson M J. Responses of soil organic matter and microorganisms to freeze-thaw cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(8): 2027-2037.
- [41] Sharma S, Szele Z, Schilling R, Munch J C, Schlöter M. Influence of freeze-thaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(3): 2148-2154.
- [42] Müller C, Martin M, Stevens R J, Laughlin R J, Kammann C, Ottow J C G, Jäger H J. Processes leading to N₂O emissions in grassland soil during freezing and thawing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(9): 1325-1331.
- [43] 赵志宏, 刘楠, 李殿民, 李古月. 季节性冻融期间五台山典型植被土壤氮矿化特征. *水利水电技术*, 2018, 49(4): 90-98.
- [44] 周旺明, 王金达, 刘景双, 秦胜金, 王洋. 冻融对湿地土壤可溶性碳、氮和氮矿化的影响. *生态与农村环境学报*, 2008, 24(3): 1-6.
- [45] 田路路. 冻融作用对农田黑土氮素矿化的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- [46] Koponen H T, Jaakkola T, Keinänen-Toivola M M, Kaipainen S, Tuomainen J, Servomaa K, Martikainen P J. Microbial communities, biomass, and activities in soils as affected by freeze thaw cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(7): 1861-1871.
- [47] Freppaz M, Williams B L, Edwards A C, Scalenghe R, Zanini E. Simulating soil freeze/thaw cycles typical of winter alpine conditions: Implications for N and P availability. *Applied Soil Ecology*, 2007, 35(1): 247-255.

- [48] 田路路, 隗英华, 孙文涛. 冻融作用对土壤微生物的影响综述. 江苏农业科学, 2016, 44(10): 438-443.
- [49] Sagar S, Jha N, Deslippe J, Bolan N S, Luo J, Giltrap D L, Kim D G, Zaman M, Tillman R W. Denitrification and N_2O : N_2 production in temperate grasslands: processes, measurements, modelling and mitigating negative impacts. *Science of the Total Environment*, 2013, 465: 173-195.
- [50] Campbell J L, Soccia A M, Templer P H. Increased nitrogen leaching following soil freezing is due to decreased root uptake in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2014, 20(8): 2663-2673.
- [51] Nielsen C B, Groffman P M, Hamburg S P, Driscoll C T, Fahey T J, Hardy J P. Freezing effects on carbon and nitrogen cycling in northern hardwood forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 2001, 65(6): 1723-1730.
- [52] Yanai Y, Toyota K. Effects of soil freeze-thaw cycles on microbial biomass and organic matter decomposition, nitrification and denitrification potential of soils//Hatano R, Guggenberger G, eds. Sapporo: Hokkaido University Press, 2006: 177-191.
- [53] Wang A, Wu F Z, Yang W Q, Wu Z C, Wang X X, Tan B. Abundance and composition dynamics of soil ammonia-oxidizing archaea in an alpine fir forest on the eastern Tibetan Plateau of China. *Canadian Journal of Microbiology*, 2012, 58(5): 572-580.
- [54] Clark K, Chantigny M H, Angers D A, Rochette P, Parent L É. Nitrogen transformations in cold and frozen agricultural soils following organic amendments. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(2): 348-356.
- [55] Philippot L, Hallin S, Schlöter M. Ecology of denitrifying prokaryotes in agricultural soil. *Advances in Agronomy*, 2007, 96: 249-305.
- [56] 汪旭明, 李亚兰, 林啸, 仝川. 湿地土壤反硝化作用及测定方法. 亚热带资源与环境学报, 2017, 12(3): 50-60.
- [57] Groffman P M, Hardy J P, Driscoll C T, Fahey T J. Snow depth, soil freezing, and fluxes of carbon dioxide, nitrous oxide and methane in a northern hardwood forest. *Global Change Biology*, 2006, 12(9): 1748-1760.
- [58] Priemé A, Christensen S. Natural perturbations, drying-wetting and freezing-thawing cycles, and the emission of nitrous oxide, carbon dioxide and methane from farmed organic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(15): 2083-2091.
- [59] Mergel A, Kloos K, Bothe H. Seasonal fluctuations in the population of denitrifying and N_2 -fixing bacteria in an acid soil of a Norway spruce forest. *Plant and Soil*, 2001, 230(1): 145-160.
- [60] Ludwig B, Wolf I, Teepe R. Contribution of nitrification and denitrification to the emission of N_2O in a freeze-thaw event in an agricultural soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2004, 167(6): 678-684.
- [61] Risk N, Snider D, Wagner-Riddle C. Mechanisms leading to enhanced soil nitrous oxide fluxes induced by freeze-thaw cycles. *Canadian Journal of Soil Science*, 2013, 93(4): 401-414.
- [62] 伍星, 沈珍瑶. 冻融作用对土壤温室气体产生与排放的影响. 生态学报, 2010, 29(7): 1432-1439.
- [63] Jacinthe P A, Dick W, Owens L. Overwinter soil denitrification activity and mineral nitrogen pools as affected by management practices. *Biology and Fertility of Soils*, 2002, 36(1): 1-9.
- [64] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165-173.
- [65] Frolking S E, Mosier A R, Ojima D S, Li C, Parton W J, Potter C S, Priesack E, Stenger R, Haberbosch C, Dörsch P, Flessa H, Smith K A. Comparison of N_2O emissions from soils at three temperate agricultural sites: simulations of year-round measurements by four models. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 1998, 52(2/3): 77-105.
- [66] 陈哲, 杨世琦, 张晴雯, 周华坤, 井新, 张爱平, 韩瑞芸, 杨正礼. 冻融对土壤氮素损失及有效性的影响. 生态学报, 2016, 36(4): 1083-1094.
- [67] Mørkved P T, Dörsch P, Henriksen T M, Bakken L R. N_2O emissions and product ratios of nitrification and denitrification as affected by freezing and thawing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(12): 3411-3420.
- [68] 胡钰, 香宝, 刘玉萍, 汪太明, 马广文, 方广玲. 交替冻融对东北地区典型土壤氮磷浓度的影响. 环境工程技术学报, 2012, 2(4): 333-338.
- [69] 宋阳. 冻融作用对不同水分条件湿地土壤矿化过程的影响[D]. 长春: 中国科学院大学(中国科学院东北地理与农业生态研究所), 2017.
- [70] Regina K, Syväsalö E, Hannukkala A, Esala M. Fluxes of N_2O from farmed peat soils in Finland. *European Journal of Soil Science*, 2004, 55(3): 591-599.
- [71] Kurganova I N, Teepe R, de Gerenyu V L. The dynamics of N_2O emission from arable and forest soils under alternating freeze-thaw conditions. *Eurasian Soil Science*, 2004, 37(11): 1219-1228.
- [72] Goldberg S D, Borken W, Gebauer G. N_2O emission in a Norway spruce forest due to soil frost: concentration and isotope profiles shed a new light on an old story. *Biogeochemistry*, 2010, 97(1): 21-30.
- [73] Dörsch P, Palojarvi A, Mommertz S. Overwinter greenhouse gas fluxes in two contrasting agricultural habitats. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2004, 70(2): 117-133.

- [74] Koponen H T, Flöjt L, Martikainen P J. Nitrous oxide emissions from agricultural soils at low temperatures: a laboratory microcosm study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(5): 757-766.
- [75] 宋长春, 王毅勇, 王跃思, 赵志春. 季节性冻融期沼泽湿地 CO₂、CH₄ 和 N₂O 排放动态. *环境科学*, 2005, 26(4): 7-12.
- [76] 吴浩浩, 徐星凯, 段存涛, 李团胜, Chen W G. 碳氮添加对不同湿度条件下温带森林土壤融化过程中氧化亚氮排放的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(7): 1807-1818.
- [77] 徐星凯, 段存涛, 吴浩浩, 李团胜, Guo C. 冻结强度和冻结时间对高寒区温带森林土壤微生物量、可浸提的碳和氮含量及 N₂O 和 CO₂ 排放量的影响. *中国科学: 地球科学*, 2015, 45(11): 1698-1712.
- [78] Koponen H T, Martikainen P J. Soil water content and freezing temperature affect freeze-thaw related N₂O production in organic soil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2004, 69(3): 213-219.
- [79] Wu H H, Xu X K, Duan C T, Li T S, Cheng W G. Effect of carbon and nitrogen addition on nitrous oxide and carbon dioxide fluxes from thawing forest soils. *International Agrophysics*, 2017, 31(3): 339-349.
- [80] Oztas T, Fayetorbay F. Effect of freezing and thawing processes on soil aggregate stability. *CATENA*, 2003, 52(1): 1-8.
- [81] Callesen I, Borken W, Kalbitz K, Matzner E. Long-term development of nitrogen fluxes in a coniferous ecosystem: does soil freezing trigger nitrate leaching? *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2007, 170(2): 189-196.
- [82] Vestgarden L S, Austnes K. Effects of freeze-thaw on C and N release from soils below different vegetation in a montane system: a laboratory experiment. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 876-887.
- [83] Matzner E, Borken W. Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science*, 2008, 59(2): 274-284.
- [84] Campbell J L, Reinmann A B, Templer P H. Soil freezing effects on sources of nitrogen and carbon leached during snowmelt. *Soil Science Society of America Journal*, 2014, 78(1): 297-308.
- [85] 王观竹. 冻融条件下施加生物质炭对东北黑土中氮素淋失的影响[D]. 长春: 吉林大学, 2015.
- [86] Yu X F, Zou Y C, Jiang M, Lu X G, Wang G P. Response of soil constituents to freeze-thaw cycles in wetland soil solution. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(6): 1308-1320.
- [87] 李美璇, 王观竹, 郭平. 生物炭对冻融黑土中铵态氮和硝态氮淋失的影响. *农业环境科学学报*, 2016, 35(7): 1360-1367.
- [88] Lehrs G A, Sojka R E, Carter D L, Jolley P M. Freezing effects on aggregate stability affected by texture, mineralogy, and organic matter. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(5): 1401-1406.
- [89] Lehrs G A. Freeze-thaw cycles increase near-surface aggregate stability. *Soil Science*, 1998, 163(1): 63-70.
- [90] 杨红露, 秦纪洪, 孙辉. 冻融交替对土壤 CO₂ 及 N₂O 释放效应的研究进展. *土壤*, 2010, 42(4): 519-525.
- [91] 李贵圆. 冻融作用对黑土、棕壤团聚体水稳性影响对比研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2012.
- [92] 张泽, 马巍, 齐吉林. 冻融循环作用下土体结构演化规律及其工程性质改变机理. *吉林大学学报: 地球科学版*, 2013, 43(6): 1904-1914.
- [93] 魏丽红. 冻融作用对土壤理化及生物学性质的影响综述. *安徽农业科学*, 2009, 37(11): 5054-5057.
- [94] Wang L Q, Qi Y C, Dong Y S, Peng Q, Guo S F, He Y L, Li Z L. Effects and mechanism of freeze-thawing cycles on the soil N₂O fluxes in the temperate semi-arid steppe. *Journal of Environmental Sciences*, 2017, 56: 192-201.
- [95] 朴河春, 刘广深, 洪业汤. 干湿交替和冻融作用对土壤肥力和生态环境的影响. *生态学杂志*, 1995, 14(6): 29-34.
- [96] Schmidt S K, Lipson D A. Microbial growth under the snow: Implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils. *Plant and Soil*, 2004, 259(1/2): 1-7.
- [97] 王连峰, 蔡延江, 解宏图. 冻融作用下土壤物理和微生物性状变化与氧化亚氮排放的关系. *应用生态学报*, 2007, 18(10): 2361-2366.
- [98] 周丽丽, 马世伟, 米彩红, 李婧楠. 冻融条件下土壤水分和速效磷垂直迁移规律. *水土保持研究*, 2017, 24(3): 70-74.
- [99] 杨平, 张婷. 人工冻融土物理力学性能研究. *冰川冻土*, 2002, 24(5): 665-667.
- [100] 李贵才, 韩兴国, 黄建辉, 唐建维. 森林生态系统土壤氮矿化影响因素研究进展. *生态学报*, 2001, 21(7): 1187-1195.
- [101] Breuer L, Kiese R, Butterbach-Bahl K. Temperature and Moisture Effects on Nitrification Rates in Tropical Rain Forest Soils. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66(3): 399-402. [103] 武启骞, 王传宽. 季节性雪被变化对森林凋落物分解及土壤氮动态的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2422-2432.
- [103] 张慧东, 尤文忠, 魏文俊, 周梅. 非生长季森林土壤 CO₂ 通量及其对冻融过程的响应. *安徽农业科学*, 2015, 43(28): 190-193.
- [104] Urakawa R, Shibata H, Kuroiwa M, Inagaki Y, Tateno R, Hishi T, Fukuzawa K, Hirai K, Toda H, Oyanagi N, Nakata M, Nakanishi A, Fukushima K, Enoki T, Suwa Y. Effects of freeze-thaw cycles resulting from winter climate change on soil nitrogen cycling in ten temperate forest ecosystems throughout the Japanese archipelago. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 74: 82-94.
- [105] Rivkina E M, Friedmann E I, McKay C P, Gilichinsky D A. Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(8): 3230-3233.

- [106] Mikan C J, Schimel J P, Doyle A P. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(11): 1785-1795.
- [107] 马晓飞, 楚新正, 马倩. 艾比湖地区冻融作用对梭梭群落土壤酶活性及微生物数量的影响. *干旱区地理*, 2015, 38(6): 1190-1201.
- [108] 谭波, 吴庆贵, 吴福忠, 杨万勤. 川西亚高山-高山森林土壤养分动态及其对季节性冻融的响应. *生态学报*, 2015, 35(15): 5175-5182.
- [109] 李娜, 张利敏, 张雪萍. 土壤微生物群落结构影响因素的探讨. *哈尔滨师范大学: 自然科学学报*, 2012, 28(6): 70-74.
- [110] 刘利. 季节性冻融对亚高山/高山森林土壤微生物多样性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [111] Lipson D A, Schadt C W, Schmidt S K. Changes in soil microbial community structure and function in an alpine dry meadow following spring snow melt. *Microbial Ecology*, 2002, 43(3): 307-314.
- [112] Staricka J A, Benoit G R. Freeze-drying effects on wet and dry soil aggregate stability. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59(1): 218-223.
- [113] Schimel J P, Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 2004, 85(3): 591-602.
- [114] Wild B, Schnecker J, Bárta J, Čapek P, Guggenberger G, Hofhansl F, Kaiser C, Lashchinsky N, Mikutta R, Mooshammer M, Šantrůčková H, Shibistova O, Urich T, Zimov S A, Richter A. Nitrogen dynamics in turbid cryosols from siberia and greenland. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 67: 85-93.
- [115] 于济通, 陶佳慧, 马小凡, 李琳慧, 王观竹, 郭平. 冻融作用下模拟氮沉降对土壤酶活性与土壤无机氮含量的影响. *农业环境科学学报*, 2015, 34(3): 518-523.