

DOI: 10.20103/j.stxb.202209192683

党宁, 马望, 代泽成, 胡玉香, 王志瑞, 王正文, 姜勇, 李慧. 积雪变化对陆地生态系统植被特征和土壤碳氮过程的影响. 生态学报, 2024, 44(1): 18-35.

Dang N, Ma W, Dai Z C, Hu Y X, Wang Z R, Wang Z W, Jiang Y, Li H. Impact of changes in snow cover characteristics on plant community and soil carbon and nitrogen processes. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 18-35.

# 积雪变化对陆地生态系统植被特征和土壤碳氮过程的影响

党 宁<sup>1,2</sup>, 马 望<sup>1</sup>, 代泽成<sup>1</sup>, 胡玉香<sup>1,2</sup>, 王志瑞<sup>1</sup>, 王正文<sup>1</sup>, 姜 勇<sup>1,3</sup>, 李 慧<sup>1,\*</sup>

1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 额尔古纳森林草原过渡带生态系统研究站, 沈阳 110016

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 河北大学生命科学学院, 保定 071002

**摘要:** 在季节性积雪地区, 冬季气候变暖导致积雪变薄、积雪不连续、融雪提前及雪盖面积缩小等现象。然而相较于氮沉降、增温、降水变化等全球变化因子, 目前尚缺乏积雪因子对陆地生态系统过程和功能影响的系统报道。为加深人们对积雪特征变化生态后果的认知, 综述了积雪深度和融雪时间变化对植被物候和群落组成、凋落物分解、土壤碳氮过程、温室气体排放和土壤微生物网(土壤动物和微生物)的影响。由于模拟积雪变化手段不同和复杂的气候、土壤背景, 生态系统各要素对积雪特征变化的响应规律存在较大的分异和不确定性。例如, 在未来气候变暖导致积雪变薄和融雪提前情景下, 植被物候提前, 生长季延长, 导致生产力增加和凋落物数量增加, 禾草比例减少导致凋落物质量增加, 早春温度高刺激微生物活性, 凋落物分解速率高, 促进土壤碳氮周转过程。但积雪减少和融雪提前导致的早春低温和夏季干旱也可能引起植被生产力下降, 凋落物数量减少质量降低, 土壤微生物活性低, 分解速率低, 从而减缓碳氮周转过程。此外, 积雪特征变化对植被特征和土壤碳氮过程影响相关研究目前还存在以下问题: 1) 积雪深度和融雪时间对生态系统的影响是否存在交互效应仍缺乏关注, 且积雪变化对后续生长季是否存在持续效应也不明确; 2) 积雪因子对植被、土壤碳氮动态过程和土壤生物的影响, 各生态要素研究相对较为独立; 3) 积雪变化引起对土壤地化循环过程影响的微生物驱动机制缺乏组学数据支撑; 4) 缺乏遥感手段反演各类影响生态系统功能和过程的积雪参数。应加强植被群落-土壤碳氮过程-土壤微生物网生态关联研究、基于基因组学的土壤微生物群落组成和生态功能研究和遥感相关技术研究, 以期发展为积雪生态学提供参考。

**关键词:** 积雪; 融雪时间; 植物群落组成; 凋落物分解; 生物地球化学循环; 温室气体; 土壤生物

## Impact of changes in snow cover characteristics on plant community and soil carbon and nitrogen processes

DANG Ning<sup>1,2</sup>, MA Wang<sup>1</sup>, DAI Zecheng<sup>1</sup>, HU Yuxiang<sup>1,2</sup>, WANG Zhirui<sup>1</sup>, WANG Zhengwen<sup>1</sup>, JIANG Yong<sup>1,3</sup>, LI Hui<sup>1,\*</sup>

1 Institute of Applied Ecology, Erguna Forest-Steppe Ecotone Research Station, Shenyang 110016, China

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

3 College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China

**Abstract:** In seasonally snow-covered ecosystem, warmer winters lead to shallow and discontinuous snow packs, accompanied by the earlier snow melting and the declining snow-cover extent. However, compared to the other global changes, such as nitrogen deposition, global warming and precipitation variations, the impacts of snow cover changes on

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171568, 42230515)

收稿日期: 2022-09-19; 网络出版日期: 2023-09-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huili@iae.ac.cn

terrestrial ecosystem functions and processes are still unclear. To deepen our understandings on the ecological consequences of the changes in snow cover regime, we summarized the effects of snow cover depth and snow-melting time on plant community composition, litter decomposition, soil carbon and nitrogen pool dynamics, greenhouse gas production/consumption processes, and soil micro-food web (fauna and microorganisms). It was found that, due to the diverse methods simulating snow cover changes and the distinct climate and soil contexts in each individual case, the published observations are conflict and have no general conclusions. For example, under the scenarios of climate warming, shallow snow-cover and earlier snow melting will induce earlier plant phenology, and thus, higher plant productivity and more plant litter. Decreased proportion of grasses in the community will increase the litter quality. The higher temperature in earlier spring will increase the activity of soil microorganisms and litter decomposition rates, which consequently accelerate the carbon and nitrogen turnover processes. In contrast, shallow snow-cover and earlier snow melting might also decrease plant productivity and litter quantity because of low temperature and increased freeze-thaw cycles. The earlier spring drought will decrease the litter quality and microbial activity, and thus, decelerate the carbon and nitrogen cycling processes. The other problems relevant to the research on the impact of snowpack changes on the functions and processes of terrestrial ecosystems include: 1) whether there are interactive effects of snow depth and snowmelt time on the ecosystem, and whether the impacts of snow cover changes will last to growing season are not yet fully concerned; 2) the effects of snow cover depth and snow-melting time on plant community composition, litter decomposition, soil carbon and nitrogen dynamics, and soil organisms are studied independently; 3) the underlying microbial mechanism driving soil biogeochemical processes under snow cover changes are still unclear, in particular, lacking genomic supporting data; 4) remote sensing has been rarely applied to inverting various snow parameters relevant to terrestrial ecosystem functions and processes. Thus, we highlighted the importance to strengthen the research on the ecological linkages between plant community, soil carbon and nitrogen processes, and soil micro-food web, soil microbial community composition and function based on genomic analysis, and the application of remote sensing technology, aiming to provide reference for the development of snowpack ecology.

**Key Words:** snow cover; snowmelt time; plant community composition; litter decomposition; biogeochemical processes; greenhouse gas; soil organisms

陆地表面近 60% 的面积存在季节性积雪或全年积雪覆盖<sup>[1-2]</sup>, 这些地区占陆地碳储量的 70%—80%<sup>[3-5]</sup>。随着气候变暖, 北半球自 20 世界中叶以来, 积雪深度逐渐变浅或出现不连续积雪, 积雪覆盖度由 19% 降到 11% (图 1), 且高纬度地区下降最为明显 (图 2), 三月份的积雪量由平均 2938 Gt 降到平均 2867 Gt<sup>[6-11]</sup>。此外, 积雪持续时间逐渐缩短并且导致春季融雪提前, 在瑞士阿尔卑斯山的研究表明, 自 1970 年以来积雪持续时间大概每十年缩短 8.9 d, 融雪期提前 5.8 d 左右<sup>[8-9]</sup>。

冬季积雪变薄和融雪提前可能导致早春冻融频次增加、土壤温度下降<sup>[12]</sup>; 在无雪期导致土壤温度升高<sup>[13]</sup>, 生长季土壤水分含量减少<sup>[14-16]</sup>, 这种水热条件变化必然对生态系统地化循环过程产生复杂和巨大影响。积雪特征变化将直接改变植物物候、生殖生长<sup>[17]</sup> 和土壤微生物活性, 进而调控土壤碳氮动态过程<sup>[13, 18-23]</sup>。这些影响有时还会持续到次年生长季, 具有明显的季节遗留效应<sup>[24-25]</sup>。然而相较于氮沉降、降水变化和增温等全球变化因子, 积雪变化对生态系统功能和过程的影响尚缺乏深入系统研究, 研究结论也较为片面和分散。在 WOS 数据库 (www.webofscience.com) 的核心数据集中以“snow” OR “snowmelt” AND “plant community composition” AND “litter decomposition” AND “biogeochemical cycle process” AND “greenhouse gas” AND “soil microorganism” 为主题进行检索, 共查询到 1572 篇文献。通过可视化的文献计量分析 (图 3), 我们发现积雪特征变化的研究热点是气候变化、积雪覆盖、融雪时间以及积雪深度等环境因子相关研究问题, 在 2010 年前后主要研究积雪变化对植被物候、植被群落组成以及食草动物的影响, 随后在 2014—2016 年左右学者们逐渐开始关注积雪变化对土壤碳氮循环过程、土壤呼吸以及地下冻土层变化的影响, 而从近 5 年发表

的文献来看,学科交叉促进了积雪变化及冻融循环过程对土壤动物和微生物影响的研究。本文综述了积雪深度变化对植被生长和繁殖、凋落物分解、土壤碳库氮库动态、温室气体产生/消耗过程及土壤微食物网(土壤动物和微生物)的影响,及其在生长季的遗留效应,以期加深人们对积雪特征变化生态后果的认知,并为更加科学、全面、准确预测积雪变化与气候变暖之间的反馈关系提供重要科学依据。

## 1 全球积雪变化野外实验布设

为研究积雪深度对生态系统的影响,在野外布置增雪/减雪实验是较为常用的研究手段。但相较于其他全球变化因子,例如氮沉降、增温和降水改变等,研究积雪因子对生态系统影响的相关野外实验平台还相对较少。在全球范围内,早期开展的增雪和减雪野外实验大多设置在高纬度极地地区(北纬 60—90°)或者高海拔地区<sup>[26—31]</sup>,实验处理时间相对较长,数据积累也较多。但有研究表明,中纬度温带地区非高山陆地生态系统的积雪深度和融雪时间随气候变暖变化更为强烈<sup>[32—35]</sup>。近年来,在中纬度地区(北纬 30—60°)也逐渐开展了积雪因子对生态系统影响的研究<sup>[13,36—40]</sup>,其中以美国和中国居多(图 4)。

从生态系统类型来看,大多积雪实验是在天然生态系统开展的,包括苔原<sup>[19,41—46]</sup>、森林<sup>[13,36—40,47—51]</sup>、草地<sup>[20,52—59]</sup>、湿地<sup>[60]</sup>,但也包括部分在农田系统<sup>[49,61—63]</sup>开展的野外实验(图 3)。在我国开展的积雪因子野外控制实验虽起步较晚,但近年来有逐渐增多的趋势,这也表明我国生态学家越来越关注积雪特征变化所引发的生态后果。其中一部分野外实验平台分布在高海拔的青藏高原<sup>[36,55—56,64—65]</sup>;中科院植物研究所刘玲莉老师团队在温带典型草原开展了改变积雪的系列工作<sup>[58,66—68]</sup>;此外,在东北的辽宁、吉林、黑龙江也都有增雪/减雪野外实验展开<sup>[40,50,60,69]</sup>。在以上研究中,探讨了植被物候、植被群落结构组成、地上地下净初级生产力、食草动物活动时间、土壤微生物和养分动态对积雪变化的响应。其中大多研究关注地上植被性状对积雪的响应规律<sup>[13,36—38,41—42,44,48,50,53]</sup>,积雪对地下土壤生物及其介导的生物地化循环过程的影响近年来才逐渐被生态学家关注。

在这些野外实验平台中,人为控制积雪深度的手段也不尽相同。其中利用铁锹将外部积雪覆盖在实验小区积雪上部,或将样地积雪移出样地是改变积雪厚度最为简便易行的方法<sup>[70—71]</sup>。人工铲雪对于增雪处理来说影响不大,但在减雪处理中铁铲对土壤扰动的影响较大<sup>[22]</sup>。这种方法一般适用于地势平坦开阔,起伏不大的地形状况,如草原、平原。此外,采用雪栅栏也是构建不同积雪深度的常用手段<sup>[59,72]</sup>。雪栅栏通常设置在

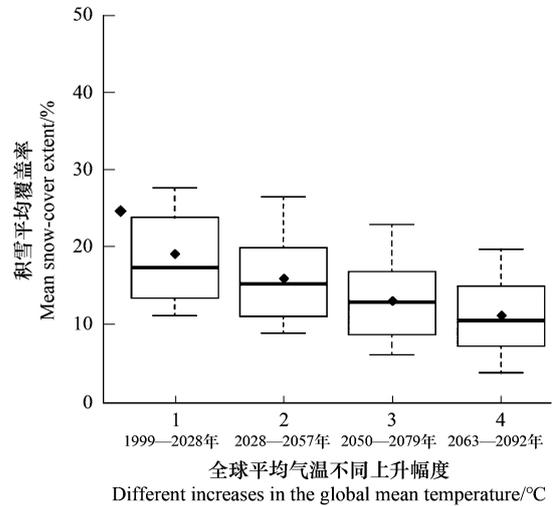


图 1 全球平均气温不同上升幅度下 CMIP5 集合 10 月欧亚平均积雪覆盖率(35—180° E 和 30—80° N)的分布<sup>[6]</sup>

Fig.1 Distribution of the mean October Eurasian snow cover (35° to 180° E and 30° to 80° N) in the CMIP5 ensemble, for different increases in the global mean temperature

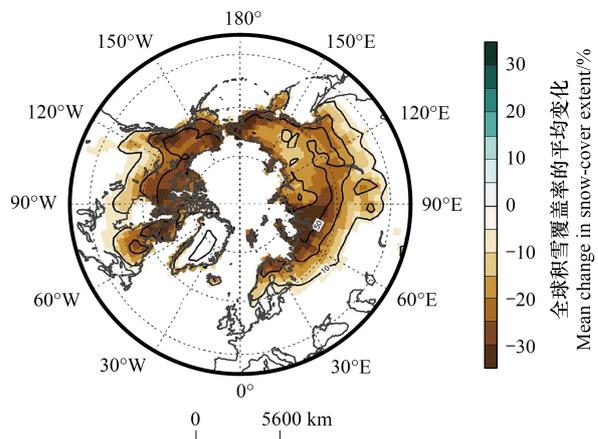


图 2 全球气温平均增加 4°C 下 10 月积雪覆盖度变化的集合平均值<sup>[6]</sup>

Fig.2 Ensemble mean of the change in October snow-cover extent at +4 °C

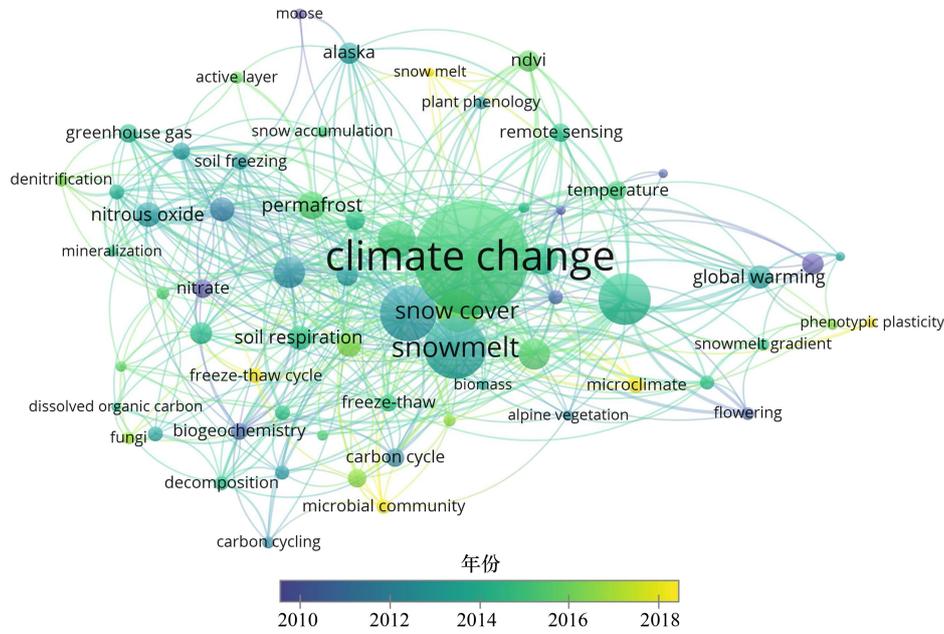


图 3 积雪特征变化相关研究关键词的时间演化

Fig.3 Temporal evolution of keywords relevant to snowpack change studies

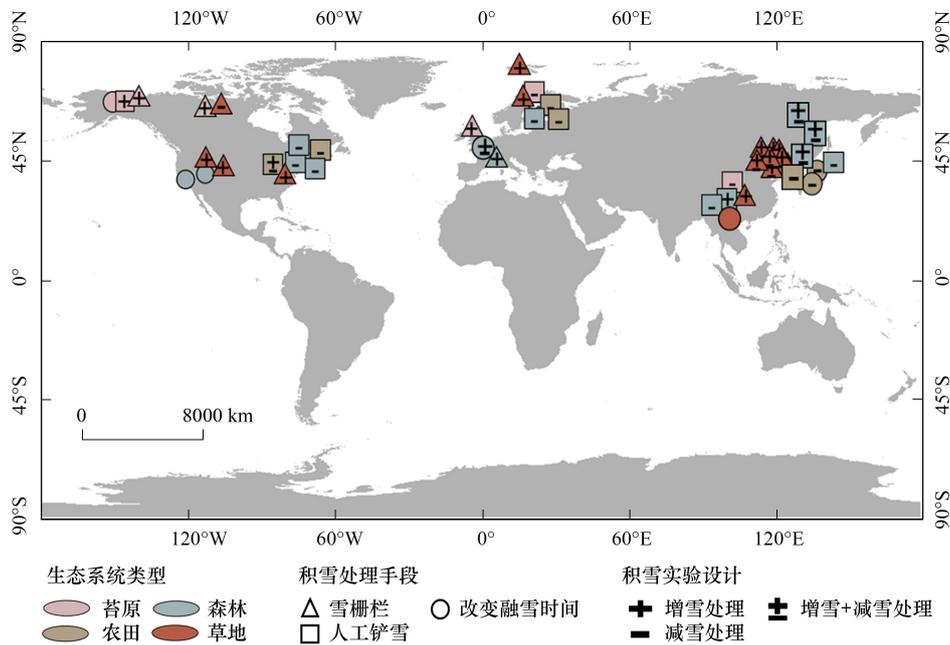


图 4 全球积雪因子野外实验平台分布图

Fig.4 Global distribution of field experiments simulating snow cover changes

迎风坡上,由于风的作用,靠近栅栏的一侧积雪较深,积雪距离栅栏越远深度越浅,这种方式较为适用于山地或坡度较大的生态系统。此方法减少了人为因素对积雪厚度改变的影响,且增雪的厚度较深,积雪覆盖期增加,但会使得整个小区的积雪厚度不一致,积雪效应也不尽相同<sup>[22]</sup>。

积雪深度变化通常也伴随着融雪时间的变化,增雪通常导致早春融雪延迟,而减雪导致融雪提前。但由于积雪厚度还改变了冬季土壤温度和早春土壤含水量,因此通过改变积雪深度模拟融雪时间变化无法剥离积

雪量对融雪时间的影响。科学家们开始探索采用其他方法直接模拟融雪时间变化,其中,比较常用的做法是在雪面撒施黑砂、尘土或者木炭粉,通过增加积雪表面太阳能辐射热量吸收,从而达到模拟融雪提前的目的<sup>[13,48,63,73]</sup>,但这种做法可能会改变土壤碳库含量、碳组分以及土壤颗粒构成。通过在大尺度范围内选择天然的融雪时间梯度也是研究融雪时间生态效应的一种手段,但这种做法并不理想,因为在较大的空间尺度上,植被、地形和土壤性质等往往存在较大的异质性,无法进行比较<sup>[74-75]</sup>。红外灯加热法也能加速融雪并且不改变土壤水分输入,但等积雪全部融化后,加热效应也可能与融雪提前效应叠加<sup>[76-77]</sup>。

除了搭建积雪因子野外实验平台,利用遥感手段反演各类积雪参数(如积雪深度、积雪面积、积雪反照率、雪水当量、雪密度、雪粒径、积雪表层硬度、液态水含量、雪层温度、雪土界面温度等)也是近年来积雪研究中重要的技术及数据获取手段<sup>[78-82]</sup>,最为常见的平台有光学遥感平台<sup>[83]</sup>和微波遥感平台<sup>[84]</sup>,但国内积雪研究的队伍/学者相对而言人数较少。

## 2 积雪深度和融雪时间对植被群落特征和凋落物质量的影响

由气候变暖导致的雪被变化能够调控土壤温度<sup>[13,85]</sup>和水分含量<sup>[16,63]</sup>,直接影响生长季长度,从而影响植物物候、营养繁殖和有性繁殖,对生态系统中植物群落生产力、植被群落组成、凋落物分解等产生巨大影响<sup>[86-88]</sup>,最终影响自然生态系统的生态学过程与功能。

### 2.1 植被群落生产力

通常来说,积雪加深增加地上植被生产力,而积雪变薄减少地上植被生产力。例如,在干旱的内蒙古温带草原,积雪深度每增加 10 cm 地上植被生物量增加  $16.56 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。这是由于冬季积雪加深可以通过缓解水分竞争,使得生长季延长<sup>[58]</sup>。在美国北部的森林生态系统的研究表明,降雪量减少导致树冠暴露在寒冷空气中,影响树木生长,从而使净初级生产力降低  $(40 \pm 3)\%$ <sup>[37]</sup>。但在北极-高寒生态系统的研究表明,冬季雪量减少也可能导致植被生产力增加,这是由于积雪减少导致融雪时间提前,使植物更早开始生长或者形成叶片,从而延长可用于植物生长和资源分配的生长期<sup>[89]</sup>。还有研究表明,积雪对植被生产力的影响依赖于气候因素,例如在湿润的内蒙古草原生态系统中,雪深的增加并不改变植被群落生产力,这是因为相较于干旱地区来说,降雨量充足的草地植被生长受水分限制较小,因此对积雪带来的水分变化不敏感<sup>[66]</sup>。

融雪时间也能够显著影响地上植被生产力,有研究表明融雪提前能够改变高海拔地区生长季早期水资源分布状况,显著提高浅层土壤(0—30 cm)的水分含量,从而导致植被春季物候更早出现,生长季延长,增加植物养分获取能力并提高  $(3.25 \pm 1.23)\%$  的群落生产力<sup>[90]</sup>;而融雪太晚,植物可能因为复苏太晚而导致生长缓慢,养分吸收率低,向土壤中输入的光合碳减少,从而降低群落生产力<sup>[17,91]</sup>。但也有研究表明,融雪提前导致的低温霜冻使植物根组织和芽组织损伤<sup>[86,92]</sup>,影响植物在生长季早期的生长从而降低植被生产力<sup>[93-96]</sup>。此外,融雪时间提前导致的夏末干旱,使得植被叶片更早的衰老死亡,枯黄期提前,也导致群落生产力下降<sup>[89,97-98]</sup>。在北极苔原<sup>[46]</sup>和高山草甸<sup>[13]</sup>开展的研究结果表明,融雪提前对植物群落生产力没有显著影响,这可能是由于这些高寒区域常年适应低温,对融雪时间的微弱变化具有缓冲能力。本研究团队在内蒙古自治区额尔古纳市近寒温带草甸草原生态系统布设的增雪和延迟融雪随机区组实验表明,在连续处理 5 年之后,积雪深度和融雪时间对植被生产力无显著影响,这可能是由于处理年限较短或者在实验周期内夏季降雨量较多缓冲了融雪提前带来的夏末干旱效应。

### 2.2 植被群落组成

积雪深度还显著影响植被群落组成,冬季积雪加深通常导致草地生态系统禾本科植物在群落中占据较大优势,并且这种影响在干旱地区比湿润地区更强烈<sup>[58,99-100]</sup>。例如在年降雨处于 300 mm 以下的内蒙古干旱草地,禾草/杂类草的比值随着积雪深度的增加而增加。其主要原因为积雪变深能够缓解表层土壤水分限制,促使浅根系的禾草类植物在群落中的比例增加;而深根系的杂类草对积雪增加的处理响应不显著<sup>[58,66,101]</sup>;此外,积雪加深缓解了水分限制,植物需要更多的养分维持自身生长,从而促进了营养获取能力强和获取效率高

的禾本科植物生长<sup>[102-103]</sup>。类似的,在全球积雪减少背景下,北极草地禾本科物种盖度减少约 55%—60%,如看麦娘 *Alopecurus alpinus*、裸花杜邦 *Dupontia psilosantha* 等,而杂类草如野蓼 *viiparum* 等没有显著变化<sup>[104]</sup>。在瑞士北部的森林生态系统,减雪处理使林下植被覆盖率下降了 50% 以上,主要是矮生灌木越橘 *Vaccinium myrtillus* (-82%) 以及丰富度较高的苔藓植物白灵侧耳 *Pleurozium schreberi* (-74%) 和地克兰 *Dicranum scoparium* (-60%) 急剧下降,这可能是由于减雪处理下霜冻时间以及冻融循环频次增加进而导致土壤温度降低引起<sup>[101]</sup>。融雪时间也显著影响植被群落组成,通常认为,延迟融雪增加杂类草的丰度,降低禾本科植物在群落中的比例,而提前融雪则相反。例如,在北极和阿尔卑斯山开展的实验表明,延迟融雪导致杂类草和矮生灌木生物量显著增加,而地衣和禾本科植物则显著下降<sup>[91]</sup>,这是由于更多的融雪水渗入深层土壤,释放更多的可溶性养分,使得根系发达的杂类草和灌木可以获取更多的营养来支撑自身生长与繁殖<sup>[105]</sup>。再如,在日本北海道高山草甸开展的研究表明,融雪提前导致株高大于 30 cm 的杂类草丰度显著降低,包括高山银莲花 *Anemone narcissiflora* var. *sachalinensis*、金莲花 *Trollius riederianus* 和日本毛茛 *Ranunculus acris* var. *nipponicus*<sup>[106]</sup>,这是由于融雪提前导致早春土壤干燥,从而使这些适宜生长在潮湿环境中的物种数量降低。因此,在小范围区域内,融雪提前使得土壤湿度下降,导致不适应环境变化的杂类草局部灭绝的可能性很高。但我们在温带草甸草原生态系统的研究表明,延迟融雪处理下禾草与杂类草的比例显著增加(未发表数据),这可能是由于不同气候类型导致的。与北极和高山气候不同,在温带地区,由延迟融雪带来的丰沛水分使得养分获取能力生长迅速的禾本科植物更容易增殖。

### 2.3 凋落物数量和质量

积雪对植被群落的影响也导致凋落物数量和质量改变。在内蒙古草原的研究表明,冬季积雪增加导致凋落物数量增加,其主要原因为增雪使得土壤含水量增加,导致生长季植被生物量增加<sup>[58]</sup>。积雪深度增加通常导致凋落物质量减低,这是由于雪被增厚增加了禾草类植物的占比,与杂类草相比,禾草类植物叶片 C:N 比通常更高,因此凋落物更难被微生物分解<sup>[58,107]</sup>。另一方面,增雪处理增加植物株高,导致凋落物中茎的比例增加,由于茎比叶更难降解,因此凋落物质量下降<sup>[108]</sup>。但另一 meta 分析表明,增加积雪深度显著降低凋落物碳氮比(-5.8%),而减少积雪深度则增加凋落物碳氮比(+11.2%)<sup>[22]</sup>。这表明,在单一位点上开展的研究,与大量数据的综合分析结果仍存在较大分异。

融雪时间也显著改变植被群落凋落物数量和质量。在法国阿尔卑斯山草地生态系统的研究表明,提前融雪导致凋落物数量下降 35%—55%,这可能由于提前融雪使得春夏土壤温度升高和水分下降,进而使地上植被生物量减少,最终导致凋落物数量下降<sup>[109-110]</sup>。同时,提前融雪还将导致凋落物质量降低,相较于延迟融雪处理,提前融雪的凋落物碳氮比含量更高。其主要原因为融雪提前导致早春时期的土壤温度和湿度较低,限制微生物分解过程,因此凋落物质量下降<sup>[74]</sup>。

积雪变化导致的温度、水分、凋落物数量和质量的变化必将影响凋落物分解速率。通常,提前融雪使得微生物分解凋落物速率降低,这是因为提前融雪导致夏季土壤干旱,抑制微生物活性<sup>[111]</sup>。但在澳大利亚墨尔本东北部山地的研究表明,提前融雪导致凋落物分解速率更高,这是由于适宜的早春温度(日均最低温 0.0—2.5℃,日均最高温 12.0—20.0℃)会充分激活土壤微生物活性,促进凋落物分解,使得提前融雪区凋落物分解速率更快<sup>[112-113]</sup>。以上结论的差异可能是由于不同地区春夏季节气温和降水量不同导致的。

## 3 积雪深度和融雪时间对土壤碳氮动态和温室气体排放的影响

由气候变暖导致的雪被变化能够影响土壤水分<sup>[16]</sup>、温度<sup>[6]</sup>、冻融循环频次<sup>[114]</sup>、生长季长短<sup>[58]</sup>、植被群落<sup>[67]</sup>和凋落物组成<sup>[110]</sup>,这些因素都将影响土壤碳氮循环过程<sup>[22-23]</sup>和温室气体排放<sup>[48]</sup>。

### 3.1 土壤碳库和 CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub> 排放

积雪特征变化对土壤总碳库的影响目前尚没有形成统一的共识。大多数研究表明,较厚的雪被通过增加土壤温度和水分提高微生物活性和养分有效性,从而促进土壤碳矿化,增加 CO<sub>2</sub> 排放<sup>[19,23,28]</sup>,使土壤总碳含量

降低,导致土壤成为净碳源<sup>[67]</sup>。但也有研究表明随着积雪深度的增加,微生物生物量碳(MBC)增加,从而增加微生物碳固持能力,使得土壤总碳含量升高<sup>[23]</sup>。积雪特征变化对土壤可溶性碳(DOC)的影响也存在争议。大多研究认为积雪深度增加可以提高土壤含水量,进而使土壤中DOC含量增加<sup>[33]</sup>,但一项meta分析表明,积雪深度对DOC无显著影响<sup>[23]</sup>。在美国缅因州森林生态系统的研究则表明积雪变薄会增加霜冻几率,进一步加剧融雪期间微生物死亡,使得土壤可溶性有机碳含量升高<sup>[47]</sup>。微生物生物量碳(MBC)是土壤碳库的重要组成部分,微生物通过同化作用将外源有机质转化成自身生物量和代谢产物,经过生长迭代形成相对稳定的微生物死亡残体,对土壤碳库的形成和积累具有重要贡献<sup>[115]</sup>。积雪特征变化通过改变土壤温度和水分直接影响微生物的生长和碳固持能力,但由于研究方法(包括氯仿熏蒸法和总磷脂脂肪酸法)、采样时间、生态系统类型、积雪厚度改变方式和处理年限等的差异,所得结论存在很大分歧。大多研究认为积雪变薄和不连续降雪增加了土壤霜冻几率和冻融循环频次,微生物死亡和细胞溶解,导致MBC减少<sup>[40,65]</sup>,而增加积雪深度则通过保温作用提高MBC<sup>[44,58,69]</sup>。但在青藏高原开展的少数研究则得到相反结论,认为积雪增厚降低了MBC,而积雪变浅增加了MBC<sup>[36]</sup>,其原因可能为积雪变浅导致早春融雪提前,水分和可溶性养分的输入刺激微生物生长,使微生物生物量显著增加<sup>[26]</sup>。还有一些研究表明,增雪<sup>[44]</sup>或减雪<sup>[69]</sup>处理对MBC没有显著影响。此外,草地生态系统MBC对积雪深度变化的响应大于森林,这可能由于草地土壤本身含水量较低,对积雪导致的温度和水分变化响应更加强烈<sup>[23]</sup>。

二氧化碳(CO<sub>2</sub>)是最重要的温室气体,CO<sub>2</sub>产生主要是微生物矿化土壤有机质的异养呼吸过程<sup>[116]</sup>,有研究表明,冬季CO<sub>2</sub>排放对气候变暖导致的积雪条件变化十分敏感。大多已发表论文认为,积雪厚度增加能提高土壤温度<sup>[4]</sup>,从而提高微生物活性,导致CO<sub>2</sub>排放增加<sup>[4,19,23,44]</sup>。但积雪最深的时候通常发生在气温最低和底物有效性最低的时间,因此积雪深度是否通过土壤温度影响CO<sub>2</sub>通量尚不明确<sup>[30]</sup>。还有研究表明,积雪深度对CO<sub>2</sub>排放的影响在不同土层可能表现为不同的趋势,例如采用卫星数据进行模型预测显示,积雪厚度增加导致深层土壤变暖(>50 cm),土壤呼吸增加,但抑制了表层(0—20 cm)土壤有机质矿化<sup>[117]</sup>。与之类似的,较薄的积雪可能通过降低土壤温度导致微生物活性降低,从而降低土壤呼吸速率<sup>[18,118—119]</sup>。积雪变薄还增加了土壤霜冻的风险,导致植物根损伤,使根呼吸下降<sup>[120]</sup>。但也有研究表明,积雪减少可能增加冻融循环频次<sup>[121]</sup>,导致细根死亡、微生物细胞裂解和土壤团聚体解聚<sup>[70,122—123]</sup>,这些过程释放出可溶性碳氮,为微生物提供充足底物,导致冬季和春季融雪期CO<sub>2</sub>通量增加<sup>[51,61]</sup>。还有研究表明,在温带森林生态系统,积雪变薄虽然能够降低土壤温度,但对土壤呼吸影响并不显著<sup>[33,69,124]</sup>。融雪时间对CO<sub>2</sub>排放通量的影响存在地域差异,一项meta分析表明,提前融雪导致年均温较高地区CO<sub>2</sub>通量增加,但对年均温较低地区无影响<sup>[118]</sup>。融雪时间影响CO<sub>2</sub>排放的机制并不明确,有研究认为融雪时间可能通过影响微生物获取有效养分的时间,从而影响微生物呼吸。当融雪提前时,如果微生物和植被群落没有对这种提前养分供给做好准备,可能导致早春CO<sub>2</sub>净排放变化<sup>[13]</sup>,但这种推论尚缺乏证据支持。积雪深度和融雪时间能够不同程度影响冬季和春季融雪期CO<sub>2</sub>排放,但这些影响是否持续影响生长季CO<sub>2</sub>排放,目前尚没有定论。有研究表明,积雪条件变化对无雪期土壤的生物地化循环过程也能够产生显著影响<sup>[118,125]</sup>,具有明显的季节遗留效应。例如,减少积雪深度处理能够显著抑制生长季CO<sub>2</sub>排放<sup>[118,126]</sup>。融雪提前导致无雪期干旱<sup>[63]</sup>,使生长季CO<sub>2</sub>通量降低<sup>[118]</sup>。但也有研究表明,减雪降低了冬季土壤呼吸和微生物活性,但这种影响并未持续到生长季,不具有季节遗留效应<sup>[65]</sup>。以上结论表明,积雪深度和融雪时间通过改变土壤温度、冻融循环频次等过程间接影响CO<sub>2</sub>排放通量,但由于气候、生态系统不同,导致研究结论存在较大分歧。

甲烷(CH<sub>4</sub>)作为痕量温室气体,其增温潜势是CO<sub>2</sub>的25倍,但积雪对CH<sub>4</sub>排放的影响鲜少报道。有研究表明,积雪变薄对CH<sub>4</sub>全年通量无显著影响<sup>[23,33]</sup>,但显著增加CH<sub>4</sub>在冻融期的排放<sup>[33]</sup>。这可能是由于土壤CH<sub>4</sub>是由厌氧微生物产生,由好氧微生物氧化,因此甲烷通量对融雪期土壤水分变化非常敏感。由于早春土壤水分增加,提前融雪减少了CH<sub>4</sub>吸收速率,并且在干旱的冬季比较显著,暗示未来增温和干旱背景下将加剧甲烷汇的减少<sup>[48]</sup>。积雪条件变化对生长季CH<sub>4</sub>排放过程也能够产生显著影响<sup>[118,125]</sup>,具有明显的季节遗留效

应。例如,融雪提前导致夏季土壤干旱使得生长季  $\text{CH}_4$  氧化过程增加,从而降低全年  $\text{CH}_4$  通量<sup>[118]</sup>。我们的研究团队在内蒙古自治区额尔古纳市草甸草原开展的研究表明,在冬季增加积雪深度显著增加了春季  $\text{CO}_2$  和  $\text{CH}_4$  排放量(未发表数据),这可能是由于增雪导致土壤温度和水分增加,使得雪被覆盖下的土壤微生物活性增强。上述研究表明,积雪变化通过改变土壤水分调控  $\text{CH}_4$  排放通量,但目前对  $\text{CH}_4$  的观测数据较少,积雪变化对  $\text{CH}_4$  的影响机制尚不明确。

### 3.2 土壤氮库和 $\text{N}_2\text{O}$ 排放

积雪特征变化也显著影响土壤氮库各组分含量,从而持续影响整个生长季的氮供应。在森林生态系统中,积雪深度增加导致土壤可溶性有机氮降低(DON, -17.7%),而在苔原和草地生态系统中无显著影响<sup>[22]</sup>。这可能与不同生态系统凋落物数量和质量、微生物组成和植被氮需求的差异有关<sup>[58]</sup>,也可能是由于不同生态系统土壤温度和水分对积雪增加响应的敏感程度不同<sup>[22]</sup>。积雪变化对土壤硝态氮和铵态氮的影响结论尚不明确。Meta 分析表明积雪深度变化对土壤硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N)和铵态氮( $\text{NH}_4^+$ -N)含量无显著影响<sup>[22]</sup>;但在美国阿拉斯加苔原生态系统中开展的研究表明,积雪加深显著增加硝态氮含量( $\text{NO}_3^-$ -N, +32.7%),而减雪处理下硝态氮( $\text{NO}_3^-$ -N, -37.4%)含量降低,这是由于雪被厚度增加提高了微生物活性,促进氮矿化和硝化过程,导致硝态氮含量增加<sup>[26]</sup>;而较薄的积雪使得土壤温度变低,微生物活性下降,从而抑制氮矿化过程,导致土壤无机氮含量降低<sup>[26,127]</sup>。土壤微生物生物量氮(MBN)在季节性积雪生态系统发挥非常重要的作用,雪被下的微生物在冬季进行氮固持作用(形成 MBN),而在春季融雪期间微生物裂解释放的氮可为早春植物生长提供有效养分<sup>[68]</sup>。Meta 分析表明积雪加深显著增加了土壤微生物生物量氮(MBN, +35.9%),这是由于积雪深度增加导致土壤温度和湿度增加,促进微生物生长和氮固持作用;但减雪处理下对土壤 MBN 没有显著影响<sup>[22]</sup>。还有研究表明,积雪对 MBN 的影响取决于生态系统类型,增加积雪深度对森林生态系统 MBN 没有显著影响<sup>[44]</sup>,但在草地生态系统中显著增加 MBN(+71.2%),这可能是由于草地生态系统相对干旱,微生物对积雪带来的土壤水分增加更为敏感,导致草地 MBN 增加<sup>[121]</sup>。融雪时间变化会影响冬春交替季节的冻融循环频次从而影响 MBN。提前融雪通常导致 MBN 降低,这是由于土壤霜冻时间和冻融循环频次增加,导致微生物死亡和细胞裂解,降低了微生物对无机氮的固持能力<sup>[128]</sup>。总之,积雪变化通过影响土壤温度和水分,进而影响微生物活性,导致土壤氮库各组分含量产生变化,但对于不同生态系统来说,积雪变化对土壤氮库的影响也存在明显差异。

氮矿化作用是微生物将土壤有机氮转化为无机氮的关键过程。积雪特征变化对微生物净氮矿化速率的影响存在较大争议。一般来说,积雪深度增加导致氮矿化速率提高,积雪减少显著降低氮矿化速率<sup>[22,129]</sup>。例如,积雪深度增加显著提高苔原(+70.0%)和草地生态系统(+57.3%)净氮矿化速率,其原因可能是积雪增加显著增加土壤温度,进而导致更高的净氮矿化作用。而较薄的积雪可能导致根系和微生物死亡,底物质量降低,从而降低氮矿化速率<sup>[129]</sup>。但一篇 meta 分析表明,积雪深度变化对土壤净氮矿化作用没有显著影响,这可能是由于积雪增厚处理下的土壤增温不足以提高氮矿化速率<sup>[22]</sup>,也可能是在这篇 meta 分析中,现有的关于氮矿化长期实验的研究数量有限。在美国北方阔叶森林生态系统中的研究也支持这一结论,认为积雪深度对净氮矿化速率无明显影响,其原因可能为,与苔原和草地生态系统相比,森林中较厚的凋落物层减弱了积雪增加的效应,因此对土壤温度和水分的变化不敏感<sup>[22]</sup>。

硝化和反硝化作用受到土壤温度和湿度、微生物群落组成、氧气和养分有效性的强烈影响<sup>[130]</sup>。Meta 分析表明积雪深度增加显著降低了硝化作用(-24.8%),对反硝化过程无显著影响,这可能是由于较深的积雪限制了土壤通气同时增加土壤水分,导致氧气耗尽产生厌氧条件,进而抑制了硝化过程<sup>[22]</sup>。但在北极苔原生态系统的研究表明,增加积雪处理显著使硝化速率提高 4 倍,反硝化速率提高 2 倍。这是由于增雪后土壤温度显著升高,导致有关氮循环的微生物功能群落丰度和多样性更高,且硝化(*amoA*)和反硝化(*narG*、*nirS*/*nirK* 和 *nosZ*)有关的关键基因的丰度增加<sup>[131]</sup>。

氧化亚氮( $\text{N}_2\text{O}$ )的增温潜势是  $\text{CO}_2$  的 298 倍,因此更多开展冬季积雪对  $\text{N}_2\text{O}$  排放的影响对于准确预测气

候变化-温室气体之间的反馈关系十分必要。积雪深度可能通过影响硝酸盐产生、土壤水分、霜冻深度和土壤冻融循环影响  $N_2O$  通量<sup>[130]</sup>。已有研究表明,增加积雪深度显著降低草地(-69.5%)和农田(-32.7%)生态系统  $N_2O$  排放,而对森林生态系统没有显著影响。另一篇 Meta 分析也表明,积雪深度增加显著降低了  $N_2O$  排放(-34.1%),其原因可能为增雪处理下土壤温度较高、冻融频次少,有效养分释放减少,抑制土壤微生物活性,使得土壤  $N_2O$  排放降低<sup>[22]</sup>。类似的,减雪处理增加冻融期和全年  $N_2O$  排放通量<sup>[22,33,118]</sup>,暗示气候变暖导致的积雪变薄可能增加生态系统氮损失。但也有研究表明积雪深度变化<sup>[44]</sup>和融雪提前<sup>[48]</sup>对  $N_2O$  排放通量无显著影响,这可能是由于相对干燥的土壤环境抑制了微生物反硝化过程产生。我们在内蒙古自治区额尔古纳市温带草甸草原开展的研究表明,在冬季增加积雪深度对  $N_2O$  排放无显著影响,但延迟融雪处理显著促进了冬季  $N_2O$  气体吸收(未发表数据)。其原因可能为延迟融雪使得土壤湿度增加,微生物处于湿润且相对厌氧的环境中,促使微生物反硝化过程进行的更加彻底,使大部分  $N_2O$  还原为  $N_2$ ,增加了  $N_2O$  的消耗。积雪条件变化对生长季  $N_2O$  排放过程也能够产生显著影响<sup>[118,125]</sup>,具有明显的季节遗留效应。有研究表明,较薄的积雪能够显著增加生长季  $N_2O$  排放<sup>[118,126]</sup>;但融雪提前导致土壤水分降低<sup>[63]</sup>,使生长季  $N_2O$  产生过程下降<sup>[118]</sup>。以上结果表明,积雪变化通过影响土壤温度、水分、土壤有效养分含量和微生物活性改变,从而使得  $N_2O$  排放通量改变。

#### 4 积雪深度和融雪时间对土壤动物和微生物的影响

土壤动物和土壤微生物构成的微食物网是生物地化循环的重要参与者,在凋落物分解、碳氮周转等过程中发挥重要作用。研究冬季积雪条件对土壤微食物网的影响有助于我们加深对冬季地化循环过程调控的生物学机制的理解。然而,由于学科交叉和研究手段的限制,相较于积雪因子对植被和土壤养分的影响,积雪深度和融雪时间对土壤动物和微生物影响的研究起步较晚,近 10 年才逐渐受到学者们的关注。

##### 4.1 土壤动物数量和群落组成

积雪因子变化对土壤微型节肢动物有显著影响,但研究结论不尽相同。通常来说增雪增加土壤动物数量,减雪降低土壤动物数量。例如,在瑞典北方松叶林中发现增雪增加了春季融雪期弹尾目(Collembola)的数量<sup>[132]</sup>,这可能是由于增雪增加了雪霉菌的种群密度,而弹尾目以雪霉菌为食物来源,进而导致弹尾目的数量增加<sup>[133]</sup>。在瑞典混交林的减雪处理中发现弹尾目动物的数量降低了 99%,这可能是由于这类土壤动物易受到土壤温度波动的影响<sup>[134]</sup>。但在北极地区的研究表明积雪深度变化并不会影响土壤无脊椎动物丰度<sup>[135]</sup>,这是由于该地区土壤动物对温度的耐受力较强。融雪时间变化对土壤动物群落组成也产生显著影响。在北极地区的研究中表明提前融雪降低了弹尾目物种,但增加了蜱螨目(Acarina)的数量,这是由于不同种类土壤动物对于土壤温度和水分的响应不一致<sup>[136]</sup>。总之,积雪深度和融雪时间通过改变土壤温度和湿度来影响土壤动物群落结构组成。

##### 4.2 微生物群落结构组成

由于研究方法和检测手段各异,积雪深度和融雪时间对土壤微生物群落结构的影响在不同研究之间尚缺乏可比性(表 1)。采用荧光染色计数法研究表明,增加积雪深度降低细菌数量<sup>[137]</sup>;而采用平板计数法研究表明,增雪降低可培养真菌数量<sup>[56]</sup>。基于磷脂脂肪酸分析(phospholipid fatty acid, PLFA)显示,在温带草原和森林生态系统,由于增雪缓解了干旱地区的水分限制,因此增加积雪深度增加了真菌/细菌比值<sup>[58,69]</sup>,但在大兴安岭多年冻土区则得到减雪增加真菌/细菌比值的结论<sup>[50]</sup>,这可能是由于减雪使得土壤温度更低,冻融循环频次多,细菌细胞的破坏程度更大,进而导致细菌数量减少。计数法和 PLFA 方法仅能获得群落中细菌、放线菌、真菌等比较粗犷的分类信息,缺乏更精细遗传分类水平上的群落组成信息,也限制了对微生物生态功能的深入解析。在 20 世纪末期兴起的核糖体 RNA 基因(细菌 16S rRNA;真菌 ITS 或 18S rRNA)指纹图谱分析技术广泛用于环境样品微生物群落结构组成和多样性分析<sup>[138-139]</sup>,例如变性梯度凝胶电泳技术(DGGE)、扩增核糖体 RNA 限制性分析(ARDRA)、单链构象多态性(SSCP)、末端限制性片段长度多态性(T-RFLP)分析等。

采用 T-RFLP 技术分析表明,在美国的阔叶落叶林生态系统研究中,增雪和减雪处理显著影响冬季细菌和真菌的群落结构组成,减雪处理增加细菌物种丰富度,但在融雪期对细菌和真菌多样性和群落结构组成无显著影响<sup>[34]</sup>,这可能是由于融雪期瞬时的土壤含水量变化对土壤微生物的影响有限。采用单链构象多态性 (SSCP) 结合一代测序技术 (ABI PRISM 3100 Genetic Analyzer) 分析了法国西南部苔原生态系统的融雪时间对土壤微生物多样性和群落结构组成的影响,结果表明,融雪延迟导致真菌多样性降低,减少了放线菌的相对丰度,但增加了酸杆菌的相对丰度<sup>[140]</sup>。总之,由于检测技术手段的差异,导致积雪变化对微生物群落组成影响的研究结论较为片面和分散。

近十几年来发展起来的下一代测序技术 (next-generation sequencing, NGS) 使我们能够在较短时间内对多个样本的核糖体 RNA 进行深度测序,为在群落水平上深度解析微生物群落结构提供了契机,也逐渐成为土壤微生物生态学研究的主流检测手段。但由于学科交叉的限制,目前应用 NGS 手段研究积雪因子对土壤微生物群落结构组成影响的报道还非常少,目前仅见 2 篇姊妹报道。以美国阿拉斯加苔原生态系统的增雪实验为平台,采用三代测序技术 (Ion Torrent Personal Genome Machine) 分析了积雪增厚对土壤真菌多样性和群落结构组成的影响,结果表明,增雪显著改变真菌群落结构组成,增加了外生菌根 (Ectomycorrhizal, ECM) 真菌丰度,降低其他功能群丰度<sup>[141]</sup>;在 ECM 真菌群落中,增雪导致能利用不稳定氮组分的 ECM 真菌减少,例如 *Tomentella Inocybe*<sup>[142]</sup>。目前尚缺乏从分子遗传标记水平上探讨积雪变化对微生物群落结构组成的影响,因此限制了积雪变化对“地上-地下”生物和非生物因素的关联分析。

### 4.3 微生物群落功能

积雪因子对微生物群落潜在生态功能的影响,目前仅有几例报道,主要以土壤酶活为测定指标 (表 1)。一般来说,积雪变薄导致大多数土壤酶活性下降,包括转化酶、脲酶、 $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶、N-乙酰- $\beta$ -D-葡萄糖苷酶、亮氨酸氨肽酶、多酚氧化酶、过氧化物酶,这可能与微生物生物量下降有关<sup>[36,65]</sup>。增加积雪深度对土壤酶活性的影响趋势并不一致。在温带森林生态系统的研究结果表明,积雪增厚增加土壤  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶、脲酶和转化酶活性<sup>[40,69]</sup>,但在青藏高原东部山地灌草丛的增雪实验导致土壤转化酶、催化酶、纤维素酶活性下降<sup>[56]</sup>。融雪时间对土壤酶活性影响不显著<sup>[46,56]</sup>。还有研究采用 Biolog-ECO 微平板<sup>[64]</sup>和 MicroResp<sup>TM</sup> 微孔板技术<sup>[125]</sup>分析积雪对微生物功能多样性和碳源代谢能力的影响。结果表明,在青藏高原地区,少量 (1 倍和 2 倍) 增雪处理增加微生物功能多样性,而大量 (3 倍) 增雪处理则显著降低表层土壤微生物功能多样性<sup>[64]</sup>。而在苏格兰地区开展的长期 (23 年) 积雪增深实验则表明,积雪变深不改变微生物对不同碳源的代谢能力<sup>[125]</sup>。BIOLOG 和 MicroResp<sup>TM</sup> 技术的局限性在于,基于有限易降解碳源种类的代谢活性分析微生物群落功能多样性,因此仅能获得部分可培养类群的信息。微生物的生态功能是由遗传物质 (功能基因) 决定的,微生物功能的变化归根结底是功能基因的差异,目前积雪因子对微生物群落功能及其介导的生物地化循环过程的影响尚缺乏在功能基因水平上的深入探究。

积雪对土壤微生物的影响是否持续至生长季,相关报道较少,仅有的几例研究均表明,积雪因子对土壤微生物群落结构组成和生态功能的影响持续时间一般较短,通常在处理一段时间后或者在后续生长季消失<sup>[44,65,69]</sup>。这表明积雪对微生物群落的影响在短时间内可恢复,微生物群落对积雪因子带来的扰动可能具有一定的回复力。

## 5 存在问题与展望

在季节性积雪地区,未来气候变暖导致的积雪变薄和融雪提前对陆地生态系统植被特征、土壤碳氮过程和土壤微食物网将产生广泛的潜在影响 (图 5)。但我们看到,不同的研究案例结论存在明显分歧,例如,在未来气候变暖导致积雪变薄和融雪延迟情境下,植被物候提前,生长季延长,导致生产力增加和凋落物数量增加,禾草比例减少导致凋落物质量增加,早春温度高刺激微生物活性,凋落物分解速率高,促进土壤碳氮周转和碳排放过程。但积雪减少和融雪提前导致的早春低温和夏季干旱还可能引起植被生产力下降,凋落物数量

减少质量降低,土壤微生物活性低,分解速率低,从而减缓碳氮周转过程(图5)。

表 1 积雪特征变化对土壤微生物群落组成和生态功能的影响

Table 1 Effects of snow cover on soil microbial community composition and ecological function

测定指标 Variables	测定方法 Methods	地点/生态系统类型 Location/ Ecosystem type	处理方式 Treatment	主要结论 Main conclusions	参考文献 References
微生物群落结构组成 Microbial community structure and composition	荧光染色	加拿大/苔原	增雪(雪栅栏)	积雪增厚降低细菌数量	[137]
	平板计数	青藏高原/山地灌丛	不同积雪厚度和积雪时间(雪栅栏)	增雪处理降低真菌数量;积雪时间没有影响	[56]
	PLFA	瑞士/山地沼泽	增雪/减雪/延迟融雪(人工铲雪)	延迟融雪导致真菌/细菌比值(F/B)增加;减雪不影响微生物群落组成	[134]
	PLFA	内蒙古/典型草原	增雪(雪栅栏)	在干旱地区,积雪增厚增加 F/B 比值	[58]
	PLFA	辽宁沈阳/温带森林	增雪/减雪(人工铲雪)	积雪增厚增加 F/B 比值,但效应在处理 14 天后消失	[69]
	PLFA	大兴安岭/冻土区白桦林	减雪(遮雪棚)	减雪处理增加积雪稳定期 F/B 比值	[50]
	SSCP	法国/高山苔原	融雪提前/融雪延迟(融雪梯度)	融雪延迟降低真菌多样性;减少放线菌相对丰度,增加酸杆菌相对丰度	[140]
	T-RFLP	美国密歇根/落叶阔叶林	增雪/减雪(人工铲雪)	冬季积雪影响细菌和真菌的群落结构组成;但在融雪期无显著影响;减雪增加细菌物种丰富度	[34]
	三代测序	美国阿拉斯加/苔原	增雪(雪栅栏)	增雪导致能利用不稳定氮组分的 ECM 减少	[142]
	三代测序	美国阿拉斯加/苔原	增雪(雪栅栏)	增雪显著改变真菌群落结构组成;增雪使大多数真菌功能群丰度降低,但增加了 ECM 丰度	[141]
微生物潜在生态功能 Potential ecological functions of microorganisms	土壤酶	美国阿拉斯加/北极苔原	融雪提前(遮荫布)	融雪时间不影响 BG、NAG、LAP 酶活性	[46]
	土壤酶	黑龙江帽儿山/森林	增雪/减雪(遮雪框)	增雪增加转化酶、脲酶活性;不同季节调控土壤酶活性的因子不同	[40]
	土壤酶	青藏高原/山地灌丛	不同积雪厚度和积雪周期(雪栅栏)	增雪处理降低转化酶、催化酶、纤维素酶活性;融雪时间不影响土壤酶活性	[56]
	土壤酶	辽宁沈阳/温带森林	增雪/减雪(人工铲雪)	积雪增厚增加 BG 酶活性,但在处理 14 天后效应消失;减雪不改变土壤酶活性	[69]
	土壤酶	青藏高原/森林	减雪(雪栅栏)	减雪处理降低转化酶、脲酶活性	[36]
	土壤酶	青藏高原/森林	减雪(遮雪棚)	减雪(增加的霜冻)降低 BG、PPO、PER 酶活性,但这些效应在生长季消失	[65]
	MicroResp™	英国苏格兰/山地高原	增雪(雪栅栏)	长年积雪增厚处理不改变微生物对不同碳源的代谢能力	[125]
	Biolog-ECO	青藏高原/高寒草甸	增雪(加雪布)	3 倍增雪处理显著降低土壤微生物功能多样性;1 倍和 2 倍增雪处理增加微生物功能多样性	[64]

BG:  $\beta$ -1,4-葡萄糖苷酶;NAG: N-乙酰- $\beta$ -D-葡萄糖苷酶;LAP:亮氨酸氨肽酶;PPO:多酚氧化酶;PER:过氧化物酶

目前积雪特征变化对陆地生态系统植被特征和碳氮过程影响的相关研究还存在以下问题:

1) 由于模拟融雪变化手段不同和复杂的气候条件和土壤背景,“植物-土壤-微生物”系统对积雪特征变化的反馈方向和响应强度仍具有很大不确定性,且积雪变化对后续生长季是否存在持续效应也不明确;仍需进一步统一积雪深度和融雪时间模拟方法并在较大时间和空间尺度上进行系统研究,以便比较研究结果。与此同时,积雪深度和融雪时间对生态系统的影响是否有存在交互效应也鲜有报道,因此还需要进一步深入探讨



图5 积雪变薄和融雪提前对植被特征、土壤碳氮过程和土壤生物的影响

Fig.5 Effects of shallow snow-cover and earlier snow melting on vegetation characteristics, soil carbon and nitrogen processes and soil organisms

研究。

2) 积雪因子对植被、土壤碳氮动态过程和土壤生物的影响,目前研究相对较为独立,而地上-地下生态过程是紧密联系起来的,地上植被作为生态系统的生产者,为土壤动物和微生物提供有机碳源;而土壤微生物通过降解植物残体并提供植物所需养分间接调控植物生长和群落组成。积雪特征变化对生态系统各个要素的影响是互为因果的,例如积雪通过影响地上植被群落结构组成和生产力,导致凋落物数量和质量改变,进而影响输入到土壤中碳的数量和质量,微生物群落结构和功能对这些变化做出响应,从而改变碳储存及养分周转过程。因此,研究积雪变化对季节性积雪陆地生态系统功能和过程的影响,需综合梳理植被、土壤理化性质和土壤生物等多种因素的响应规律。

3) 积雪对土壤微生物群落结构和功能的研究起步较晚,基于微生物基因组学的研究尤显不足。在未来工作中,需进一步采用宏基因组测序<sup>[143-144]</sup>、基因芯片技术<sup>[145]</sup>、高通量定量 PCR<sup>[146]</sup>等前沿研究手段进行更精细的微生物群落组成和功能的解析,并尝试将组学数据与微生物生态功能联系起来,用于解释积雪变化引起的土壤地化循环过程和地上植被群落的改变。

4) 在研究积雪变化中涉及的积雪参数很多,除了积雪深度和融雪时间外,还可以利用遥感手段反演各类参数如积雪面积,积雪反照率、雪水当量、雪密度、雪粒径、积雪表层硬度、液态水含量、雪层温度、雪土界面温

度等,这些指标都可能影响生态系统功能和过程。目前国内这类研究相对较少,因此利用遥感技术手段开展积雪特征变化对陆地生态系统影响的研究还需要进一步扩展。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Foster J L, Hall D K, Kelly R E J, Chiu L. Seasonal snow extent and snow mass in South America using SMMR and SSM/I passive microwave data (1979—2006). *Remote Sensing of Environment*, 2009, 113(2): 291-305.
- [ 2 ] Estilow T W, Young A H, Robinson D A. A long-term Northern Hemisphere snow cover extent data record for climate studies and monitoring. *Earth System Science Data*, 2015, 7(1): 137-142.
- [ 3 ] Tarnocai C, Canadell J G, Schuur E A G, Kuhry P, Mazhitova G, Zimov S. Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region. *Global Biogeochemical Cycles*, 2009, 23(2): GB2023.
- [ 4 ] Brooks P D, Grogan P, Templer P H, Groffman P, Öquist M G, Schimel J. Carbon and nitrogen cycling in snow-covered environments. *Geography Compass*, 2011, 5(9): 682-699.
- [ 5 ] Jobbágy E G, Jackson R B. The vertical distribution of soil organic carbon and its relation to climate and vegetation. *Ecological Applications*, 2000, 10(2): 423-436.
- [ 6 ] Henderson G R, Peings Y, Furtado J C, Kushner P J. Snow-atmosphere coupling in the Northern Hemisphere. *Nature Climate Change*, 2018, 8(11): 954-963
- [ 7 ] Rauscher S A, Pal J S, Diffenbaugh N S, Benedetti M M. Future changes in snowmelt-driven runoff timing over the western US. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(16): L16703.
- [ 8 ] Peng S S, Piao S L, Ciais P, Fang J Y, Wang X H. Change in winter snow depth and its impacts on vegetation in China. *Global Change Biology*, 2010, 16(11): 3004-3013.
- [ 9 ] IPCC. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge: Cambridge University Press, 2022.
- [ 10 ] 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): 179-193.
- [ 11 ] Pulliainen J, Luojus K, Derksen C, Mudryk L, Lemmetyinen J, Salminen M, Ikonen J, Takala M, Cohen J, Smolander T, Norberg J. Patterns and trends of Northern Hemisphere snow mass from 1980 to 2018. *Nature*, 2020, 581(7808): 294-298.
- [ 12 ] Zhang Y S, Wang S S, Barr A G, Black T A. Impact of snow cover on soil temperature and its simulation in a boreal aspen forest. *Cold Regions Science and Technology*, 2008, 52(3): 355-370.
- [ 13 ] Conner L G, Gill R A, Harvey J T. Earlier snowmelt accompanied by warmer soil temperatures in mid-latitude aspen forest and subalpine meadow: implications for soil carbon. *Plant and Soil*, 2017, 417(1): 275-285.
- [ 14 ] Painter T H, Barrett A P, Landry C C, Neff J C, Cassidy M P, Lawrence C R, McBride K E, Farmer G L. Impact of disturbed desert soils on duration of mountain snow cover. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(12): L12502.
- [ 15 ] Painter T H, Deems J S, Belnap J, Hamlet A F, Landry C C, Udall B. Response of Colorado River runoff to dust radiative forcing in snow. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(40): 17125-17130.
- [ 16 ] Conner L G, Gill R A, Belnap J. Soil moisture response to experimentally altered snowmelt timing is mediated by soil, vegetation, and regional climate patterns. *Ecohydrology*, 2016, 9(6): 1006-1016.
- [ 17 ] Cooper E J, Dullinger S, Semenchuk P. Late snowmelt delays plant development and results in lower reproductive success in the High Arctic. *Plant Science*, 2011, 180(1): 157-167.
- [ 18 ] Monson R K, Lipson D L, Burns S P, Turnipseed A A, Delany A C, Williams M W, Schmidt S K. Winter forest soil respiration controlled by climate and microbial community composition. *Nature*, 2006, 439(7077): 711-714.
- [ 19 ] Nobrega S, Grogan P. Deeper snow enhances winter respiration from both plant-associated and bulk soil carbon pools in birch hummock tundra. *Ecosystems*, 2007, 10(3): 419-431.
- [ 20 ] Durán J, Rodríguez A, Morse J L, Groffman P M. Winter climate change effects on soil C and N cycles in urban grasslands. *Global Change Biology*, 2013, 19(9): 2826-2837.
- [ 21 ] Aurela M, Laurila T, Tuovinen J P. The timing of snow melt controls the annual CO<sub>2</sub> balance in a subarctic Fen. *Geophysical Research Letters*, 2004, 31(16): L16119.
- [ 22 ] Li W B, Wu J B, Bai E, Guan D X, Wang A Z, Yuan F H, Wang S Q, Jin C J. Response of terrestrial nitrogen dynamics to snow cover change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 51-58.
- [ 23 ] Li W B, Wu J B, Bai E, Jin C J, Wang A Z, Yuan F H, Guan D X. Response of terrestrial carbon dynamics to snow cover change: a meta-

- analysis of experimental manipulation (II). *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 103: 388-393.
- [24] Haei M, Öquist M G, Kreyling J, Ilstedt U, Laudon H. Winter climate controls soil carbon dynamics during summer in boreal forests. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(2): 024017.
- [25] Ladwig L M, Ratajczak Z R, Ocheltree T W, Hafich K A, Churchill A C, Frey S J K, Fuss C B, Kazanski C E, Muñoz J D, Petrie M D, Reinmann A B, Smith J G. Beyond Arctic and alpine: the influence of winter climate on temperate ecosystems. *Ecology*, 2016, 97(2): 372-382.
- [26] Schimel J P, Billbrough C, Welker J M. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(2): 217-227.
- [27] Grogan P, Jonasson S. Ecosystem CO<sub>2</sub> production during winter in a Swedish subarctic region: the relative importance of climate and vegetation type. *Global Change Biology*, 2006, 12(8): 1479-1495.
- [28] Elberling B. Annual soil CO<sub>2</sub> effluxes in the High Arctic: the role of snow thickness and vegetation type. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(2): 646-654.
- [29] Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Glatzel G, Jandl R. Winter soil respiration from an Austrian Mountain forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 146(3/4): 205-215.
- [30] Merbold L, Steinlin C, Hagedorn F. Winter greenhouse gas fluxes (CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O) from a subalpine grassland. *Biogeosciences*, 2013, 10(5): 3185-3203.
- [31] Semenchuk P R, Christiansen C T, Grogan P, Elberling B, Cooper E J. Long-term experimentally deepened snow decreases growing-season respiration in a low- and high-arctic tundra ecosystem. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2016, 121(5): 1236-1248.
- [32] Kreyling J, Henry H. Vanishing winters in Germany: soil frost dynamics and snow cover trends, and ecological implications. *Climate Research*, 2011, 46(3): 269-276.
- [33] 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.
- [34] Aanderud Z T, Jones S E, Schoolmaster D R, Fierer N, Lennon J T. Sensitivity of soil respiration and microbial communities to altered snowfall. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 217-227.
- [35] Sanders-DeMott R, Templer P H. What about winter? Integrating the missing season into climate change experiments in seasonally snow covered ecosystems. *Methods in Ecology and Evolution*, 2017, 8(10): 1183-1191.
- [36] Tan B, Wu F Z, Yang W Q, He X H. Snow removal alters soil microbial biomass and enzyme activity in a Tibetan alpine forest. *Applied Soil Ecology*, 2014, 76: 34-41.
- [37] Reinmann A B, Susser J R, Demaria E M C, Templer P H. Declines in northern forest tree growth following snowpack decline and soil freezing. *Global Change Biology*, 2019, 25(2): 420-430.
- [38] Viglietti D, Freppaz M, Filippa G, Zanini E. Soil C and N response to changes in winter precipitation in a subalpine forest ecosystem, NW Italy. *Hydrological Processes*, 2014, 28(21): 5309-5321.
- [39] Sorensen P O, Templer P H, Finzi A C. Contrasting effects of winter snowpack and soil frost on growing season microbial biomass and enzyme activity in two mixed-hardwood forests. *Biogeochemistry*, 2016, 128(1): 141-154.
- [40] Wu Q Q. Season-dependent effect of snow depth on soil microbial biomass and enzyme activity in a temperate forest in Northeast China. *CATENA*, 2020, 195: 104760.
- [41] Welker J M, Fahnestock J T, Sullivan P F, Chimner R A. Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *Oikos*, 2005, 109(1): 167-177.
- [42] Borner A P, Kielland K, Walker M D. Effects of simulated climate change on plant phenology and nitrogen mineralization in Alaskan Arctic tundra. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2008, 40(1): 27-38.
- [43] Männistö M K, Kurhela E, Tirola M, Häggblom M M. Acidobacteria dominate the active bacterial communities of Arctic tundra with widely divergent winter-time snow accumulation and soil temperatures. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 84(1): 47-59.
- [44] Buckeridge K M, Cen Y P, Layzell D B, Grogan P. Soil biogeochemistry during the early spring in low Arctic mesic tundra and the impacts of deepened snow and enhanced nitrogen availability. *Biogeochemistry*, 2010, 99(1): 127-141.
- [45] Wipf S, Sommerkorn M, Stutter M I, Jasper Wubs E R, van der Wal R. Snow cover, freeze-thaw, and the retention of nutrients in an oceanic mountain ecosystem. *Ecosphere*, 2015, 6(10): 1-16.
- [46] Darrouzet-Nardi A, Steltzer H, Sullivan P F, Segal A, Koltz A M, Livensperger C, Schimel J P, Weintraub M N. Limited effects of early snowmelt on plants, decomposers, and soil nutrients in Arctic tundra soils. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(4): 1820-1844.
- [47] Patel K F, Tatariw C, MacRae J D, Ohno T, Nelson S J, Fernandez I J. Soil carbon and nitrogen responses to snow removal and concrete frost in a northern coniferous forest. *Canadian Journal of Soil Science*, 2018, 98(3): 436-447.

- [48] Blankinship J C, McCorkle E P, Meadows M W, Hart S C. Quantifying the legacy of snowmelt timing on soil greenhouse gas emissions in a seasonally dry montane forest. *Global Change Biology*, 2018, 24(12): 5933-5947.
- [49] Ruan L L, Robertson G P. Reduced snow cover increases wintertime nitrous oxide ( $N_2O$ ) emissions from an agricultural soil in the upper U.S. Midwest. *Ecosystems*, 2017, 20(5): 917-927.
- [50] 马大龙, 刘梦洋, 陈泓硕, 姜雪薇, 臧淑英. 积雪覆盖变化对大兴安岭多年冻土区土壤微生物群落结构的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 789-799.
- [51] Yanai Y, Hirota T, Iwata Y, Nemoto M, Koga N, Nagata O, Ohkubo S. Snow cover manipulation in agricultural fields: as an option for mitigating greenhouse gas emissions. *Ecological Research*, 2014, 29(4): 535-545.
- [52] Björkman M P, Morgner E, Björk R G, Cooper E J, Elberling B, Klemetsson L. A comparison of annual and seasonal carbon dioxide effluxes between sub-Arctic Sweden and High-Arctic Svalbard. *Polar Research*, 2010, 29(1): 75-84.
- [53] Tateno R, Imada S, Watanabe T, Fukuzawa K, Shibata H. Reduced snow cover changes nitrogen use in canopy and understory vegetation during the subsequent growing season. *Plant and Soil*, 2019, 438(1): 157-172.
- [54] Yano Y, Brookshire E N J, Holsinger J, Weaver T. Long-term snowpack manipulation promotes large loss of bioavailable nitrogen and phosphorus in a subalpine grassland. *Biogeochemistry*, 2015, 124(1): 319-333.
- [55] Ade L, Hu L, Zi H, Wang C T, Lerdau M, Dong S. Effect of snowpack on the soil bacteria of alpine meadows in the Qinghai-Tibetan Plateau of China. *Catena*, 2018, 164: 13-22.
- [56] Xia H, Peng Y, Yan W, Ning W. Effect of snow depth and snow duration on soil N dynamics and microbial activity in the alpine areas of the eastern Tibetan Plateau. *Russian Journal of Ecology*, 2014, 45(4): 263-268.
- [57] Cooper E J, Little C J, Pilsbacher A K, Mörsdorf M A. Disappearing green: shrubs decline and bryophytes increase with nine years of increased snow accumulation in the High Arctic. *Journal of Vegetation Science*, 2019, 30(5): 857-867.
- [58] Liu W X, Allison S D, Li P, Wang J, Chen D M, Wang Z H, Yang S, Diao L W, Wang B, Liu L L. The effects of increased snow depth on plant and microbial biomass and community composition along a precipitation gradient in temperate steppes. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 134-141.
- [59] Chimner R A, Welker J M. Ecosystem respiration responses to experimental manipulations of winter and summer precipitation in a Mixedgrass Prairie, WY, USA. *Biogeochemistry*, 2005, 73(1): 257-270.
- [60] Miao Y Q, Song C C, Wang X W, Sun X X, Meng H N, Sun L. Greenhouse gas emissions from different wetlands during the snow-covered season in Northeast China. *Atmospheric Environment*, 2012, 62: 328-335.
- [61] Yanai Y, Hirota T, Iwata Y, Nemoto M, Nagata O, Koga N. Accumulation of nitrous oxide and depletion of oxygen in seasonally frozen soils in northern Japan-Snow cover manipulation experiments. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1779-1786.
- [62] Maljanen M, Virkajärvi P, Hytönen J, Öquist M, Sparman T, Martikainen P. Nitrous oxide production in boreal soils with variable organic matter content at low temperature-snow manipulation experiment. *Biogeosciences*, 2009, 6(11): 2461-2473.
- [63] Blankinship J C, Meadows M W, Lucas R G, Hart S C. Snowmelt timing alters shallow but not deep soil moisture in the Sierra Nevada. *Water Resources Research*, 2014, 50(2): 1448-1456.
- [64] 罗雪萍, 阿的鲁骥, 字洪标, 杨有芳, 陈焱, 代迪, 王长庭. 高寒草甸土壤微生物功能多样性对积雪变化的响应. *冰川冻土*, 2018, 40(5): 1016-1027.
- [65] Yang K J, Peng C H, Peñuelas J, Kardol P, Li Z J, Zhang L, Ni X Y, Yue K, Tan B, Yin R, Xu Z F. Immediate and carry-over effects of increased soil frost on soil respiration and microbial activity in a spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 135: 51-59.
- [66] Wang J, Liu W X, Li P, Jia Z, Deng M F, Yang S, Liu L L. Long-term deepened snow cover alters litter layer turnover rate in temperate steppes. *Functional Ecology*, 2020, 34(5): 1113-1122.
- [67] Li P, Sayer E J, Jia Z, Liu W X, Wu Y T, Yang S, Wang C Z, Yang L, Chen D M, Bai Y F, Liu L L. Deepened winter snow cover enhances net ecosystem exchange and stabilizes plant community composition and productivity in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 2020, 26(5): 3015-3027.
- [68] Jia Z, Li P, Wu Y T, Chang P F, Deng M F, Liang L Y, Yang S, Wang C Z, Wang B, Yang L, Wang X, Wang Z H, Peng Z Y, Guo L L, Ahirwal J, Liu W X, Liu L L. Deepened snow loosens temporal coupling between plant and microbial N utilization and induces ecosystem N losses. *Global Change Biology*, 2022, 28(15): 4655-4667.
- [69] Gao D C, Hagedorn F, Zhang L, Liu J, Qu G F, Sun J F, Peng B, Fan Z Z, Zheng J Q, Jiang P, Bai E. Small and transient response of winter soil respiration and microbial communities to altered snow depth in a mid-temperate forest. *Applied Soil Ecology*, 2018, 130: 40-49.
- [70] 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.

- [71] Suzuki R O. Combined effects of warming, snowmelt timing, and soil disturbance on vegetative development in a grassland community. *Plant Ecology*, 2014, 215(12): 1399-1408.
- [72] Williams M W, Brooks P D, Seastedt T. Nitrogen and carbon soil dynamics in response to climate change in a high-elevation ecosystem in the rocky mountains, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*, 1998, 30(1): 26-30.
- [73] Blume-Werry G, Jansson R, Milbau A. Root phenology unresponsive to earlier snowmelt despite advanced above-ground phenology in two subarctic plant communities. *Functional Ecology*, 2017, 31(7): 1493-1502.
- [74] Baptist F, Yoccoz N G, Choler P. Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil*, 2010, 328(1): 397-410.
- [75] Stanton M L, Rejmanek M, Galen C. Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the mosquito range, Colorado, U. S. A. *Arctic and Alpine Research*, 1994, 26(4): 364.
- [76] Dunne J A, Harte J, Taylor K J. Subalpine Meadow Flowering Phenology Responses to Climate Change: Integrating Experimental and Gradient Methods. *Ecological Monographs*, 2003, 73(1): 69-86.
- [77] Meromy L, Molotch N P, Williams M W, Musselman K N, Kueppers L M. Snowpack-climate manipulation using infrared heaters in subalpine forests of the Southern Rocky Mountains, USA. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 203: 142-157.
- [78] Zhou X B, Xie H J, Hendrickx J M H. Statistical evaluation of remotely sensed snow-cover products with constraints from streamflow and SNOTEL measurements. *Remote Sensing of Environment*, 2005, 94(2): 214-231.
- [79] Sa C L, Meng F H, Luo M, Li C H, Wang M L, Adiya S, Bao Y H. Spatiotemporal variation in snow cover and its effects on grassland phenology on the Mongolian Plateau. *Journal of Arid Land*, 2021, 13(4): 332-349.
- [80] Essery R, Etchevers P. Parameter sensitivity in simulations of snowmelt. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2004, 109(D20): D20111.
- [81] Aoki T, Hachikubo A, Hori M. Effects of snow physical parameters on shortwave broadband albedos. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2003, 108(D19): 4616.
- [82] 王子龙, 胡石涛, 付强, 姜秋香. 积雪参数遥感反演研究进展. *东北农业大学学报*, 2016, 47(9): 100-106.
- [83] Foster J L, Hall D K, Eylinder J B, Riggs G A, Nghiem S V, Tedesco M, Kim E, Montesano P M, Kelly R E J, Casey K A, Choudhury B. A blended global snow product using visible, passive microwave and scatterometer satellite data. *International Journal of Remote Sensing*, 2011, 32(5): 1371-1395.
- [84] Clifford D. Global estimates of snow water equivalent from passive microwave instruments: history, challenges and future developments. *International Journal of Remote Sensing*, 2010, 31(14): 3707-3726.
- [85] Zhu L K, Ives A R, Zhang C, Guo Y Y, Radeloff V C. Climate change causes functionally colder winters for snow cover-dependent organisms. *Nature Climate Change*, 2019, 9(11): 886-893.
- [86] Schaberg P G, Hennon P E, D'Amore D V, Hawley G J. Influence of simulated snow cover on the cold tolerance and freezing injury of yellow-cedar seedlings. *Global Change Biology*, 2008, 14(6): 1282-1293.
- [87] Kreyling J. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology*, 2010, 91(7): 1939-1948.
- [88] 陈亚梅. 季节性雪被对高山林线交错带凋落叶分解过程中酶活性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2015.
- [89] Ernakovich J G, Hopping K A, Berdanier A B, Simpson R T, Kachergis E J, Steltzer H, Wallenstein M D. Predicted responses of Arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3256-3269.
- [90] Berdanier A B, Klein J A. Growing season length and soil moisture interactively constrain high elevation aboveground net primary production. *Ecosystems*, 2011, 14(6): 963-974.
- [91] Wipf S, Rixen C. A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems. *Polar Research*, 2010, 29(1): 95-109.
- [92] Wheeler J A, Hoch G, Cortés A J, Sedlacek J, Wipf S, Rixen C. Increased spring freezing vulnerability for alpine shrubs under early snowmelt. *Oecologia*, 2014, 175(1): 219-229.
- [93] Wipf S, Rixen C, Mulder C P H. Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology*, 2006, 12(8): 1496-1506.
- [94] Inouye D W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 2008, 89(2): 353-362.
- [95] Wipf S, Stoeckli V, Bebi P. Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing. *Climatic Change*, 2009, 94(1): 105-121.
- [96] Humphreys E R, Lafleur P M. Does earlier snowmelt lead to greater CO<sub>2</sub> sequestration in two low Arctic tundra ecosystems? *Geophysical Research Letters*, 2011, 38(9): L09703.
- [97] egory Starr G R, Oberbauer S F, Pop E R I C W. Effects of lengthened growing season and soil warming on the phenology and physiology of

- Polygonum bistorta*. *Global Change Biology*, 2000, 6(3): 357-369.
- [98] Khorsand Rosa R, Oberbauer S F, Starr G, Parker La Puma I, Pop E, Ahlquist L, Baldwin T. Plant phenological responses to a long-term experimental extension of growing season and soil warming in the tussock tundra of Alaska. *Global Change Biology*, 2015, 21(12): 4520-4532.
- [99] Christiansen C T, Haugwitz M S, Priemé A, Nielsen C S, Elberling B, Michelsen A, Grogan P, Blok D. Enhanced summer warming reduces fungal decomposer diversity and litter mass loss more strongly in dry than in wet tundra. *Global Change Biology*, 2017, 23(1): 406-420.
- [100] Gasarch E I, Seastedt T R. The consequences of multiple resource shifts on the productivity and composition of alpine tundra communities: inferences from a long-term snow and nutrient manipulation experiment. *Plant Ecology & Diversity*, 2015, 8(5/6): 751-761.
- [101] Kreyling J, Haei M, Laudon H. Absence of snow cover reduces understory plant cover and alters plant community composition in boreal forests. *Oecologia*, 2012, 168(2): 577-587.
- [102] Yang H J, Wu M Y, Liu W X, Zhang Z, Zhang N L, Wan S Q. Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 452-465.
- [103] Gong X Y, Chen Q, Lin S, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H. Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 2011, 340(1): 227-238.
- [104] Schmidt N M, Kristensen D K, Michelsen A, Bay C. High Arctic plant community responses to a decade of ambient warming. *Biodiversity*, 2012, 13(3/4): 191-199.
- [105] Björk R G, Molau U. Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2007, 39(1): 34-43.
- [106] Amagai Y, Kudo G, Sato K. Changes in alpine plant communities under climate change: dynamics of snow-meadow vegetation in northern Japan over the last 40 years. *Applied Vegetation Science*, 2018, 21(4): 561-571.
- [107] Shaw M, Harte J. Control of litter decomposition under simulated climate change in a subalpine meadow: The role of plant species and microclimate. *Ecological Applications*, 2001, 11(4): 1206-1223.
- [108] Gartner T B, Cardon Z G. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos*, 2004, 104(2): 230-246.
- [109] Saccone P, Morin S, Baptist F, Bonneville J M, Colace M P, Domine F, Faure M, Geremia R, Lochet J, Poly F, Lavorel S, Clément J C. The effects of snowpack properties and plant strategies on litter decomposition during winter in subalpine meadows. *Plant and Soil*, 2013, 363(1): 215-229.
- [110] Bernard L, Foulquier A, Gallet C, Lavorel S, Clément J C. Effects of snow pack reduction and drought on litter decomposition in subalpine grassland communities. *Plant and Soil*, 2019, 435(1): 225-238.
- [111] Blok D, Elberling B, Michelsen A. Initial stages of tundra shrub litter decomposition may be accelerated by deeper winter snow but slowed down by spring warming. *Ecosystems*, 2016, 19(1): 155-169.
- [112] Gavazov K S. Dynamics of alpine plant litter decomposition in a changing climate. *Plant and Soil*, 2010, 337(1): 19-32.
- [113] Venn S E, Thomas H J D. Snowmelt timing affects short-term decomposition rates in an alpine snowbed. *Ecosphere*, 2021, 12(3): e03393.
- [114] Brown P J, DeGaetano A T. A paradox of cooling winter soil surface temperatures in a warming northeastern United States. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 947-956.
- [115] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [116] Fierer N, Allen A S, Schimel J P, Holden P A. Controls on microbial CO<sub>2</sub> production: a comparison of surface and subsurface soil horizons. *Global Change Biology*, 2003, 9(9): 1322-1332.
- [117] Yi Y, Kimball J S, Rawlins M A, Moghaddam M, Euskirchen E S. The role of snow cover affecting boreal-arctic soil freeze-thaw and carbon dynamics. *Biogeosciences*, 2015, 12(19): 5811-5829.
- [118] Blankinship J C, Hart S C. Consequences of manipulated snow cover on soil gaseous emission and N retention in the growing season: a meta-analysis. *Ecosphere*, 2012, 3(1): 1-20.
- [119] Kurganova I, Lopes de Gerenyu V, Khoroshaev D, Blagodatskaya E. Effect of snowpack pattern on cold-season CO<sub>2</sub> efflux from soils under temperate continental climate. *Geoderma*, 2017, 304: 28-39.
- [120] Cleavitt N L, Fahey T J, Groffman P M, Hardy J P, Henry K S, Driscoll C T. Effects of soil freezing on fine roots in a northern hardwood forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38(1): 82-91.
- [121] Freppaz M, Williams M W, Seastedt T, Filippa G. Response of soil organic and inorganic nutrients in alpine soils to a 16-year factorial snow and N-fertilization experiment, Colorado Front Range, USA. *Applied Soil Ecology*, 2012, 62: 131-141.
- [122] Edwards A C, Scalenghe R, Freppaz M. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes: a review. *Quaternary International*, 2007, 162/163: 172-181.
- [123] Haei M, Rousk J, Ilstedt U, Öquist M, Bååth E, Laudon H. Effects of soil frost on growth, composition and respiration of the soil microbial

- decomposer community. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(10): 2069-2077.
- [124] Chen L X, Chen Z, Jia G D, Zhou J, Zhao J C, Zhang Z Q. Influences of forest cover on soil freeze-thaw dynamics and greenhouse gas emissions through the regulation of snow regimes: a comparison study of the farmland and forest plantation. *The Science of the Total Environment*, 2020, 726: 138403.
- [125] Jasper Wubs E R, Woodin S J, Stutter M I, Wipf S, Sommerkorn M, van der Wal R. Two decades of altered snow cover does not affect soil microbial ability to catabolize carbon compounds in an oceanic alpine heath. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 101-104.
- [126] Zhao J B, Peichl M, Nilsson M B. Long-term enhanced winter soil frost alters growing season CO<sub>2</sub> fluxes through its impact on vegetation development in a boreal peatland. *Global Change Biology*, 2017, 23(8): 3139-3153.
- [127] Shibata H, Hasegawa Y, Watanabe T, Fukuzawa K. Impact of snowpack decrease on net nitrogen mineralization and nitrification in forest soil of northern Japan. *Biogeochemistry*, 2013, 116(1): 69-82.
- [128] Herrmann A, Witter E. Sources of C and N contributing to the flush in mineralization upon freeze-thaw cycles in soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(10): 1495-1505.
- [129] 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.
- [130] 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.
- [131] Xu W Y, Prieme A, Cooper E J, Mörsdorf M A, Semenchuk P, Elberling B, Grogan P, Ambus P L. Deepened snow enhances gross nitrogen cycling among Pan-Arctic tundra soils during both winter and summer. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 160: 108356.
- [132] Bokhorst S, Phoenix G K, Bjerke J W, Callaghan T V, Huyer-Brugman F, Berg M P. Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna: shift in community composition explained by traits not taxa. *Global Change Biology*, 2012, 18(3): 1152-1162.
- [133] Hao C, Chen T W, Wu Y G, Chang L, Wu D H. Snow microhabitats provide food resources for winter-active Collembola. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 143: 107731.
- [134] Bokhorst S, Metcalfe D B, Wardle D A. Reduction in snow depth negatively affects decomposers but impact on decomposition rates is substrate dependent. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 62: 157-164.
- [135] Convey P, Abbandonato H, Bergan F, Beumer L T, Biersma E M, Bråthen V S, D'Imperio L, Jensen C K, Nilsen S, Paquin K, Stenkewitz U, Svoen M E, Winkler J, Müller E, Coulson S J. Survival of rapidly fluctuating natural low winter temperatures by High Arctic soil invertebrates. *Journal of Thermal Biology*, 2015, 54: 111-117.
- [136] Dollery R, Hodkinson I D, Jónsdóttir I S. Impact of warming and timing of snow melt on soil microarthropod assemblages associated with *Dryas*-dominated plant communities on Svalbard. *Ecography*, 2006, 29(1): 111-119.
- [137] Buckeridge K M, Grogan P. Deepened snow alters soil microbial nutrient limitations in Arctic birch hummock tundra. *Applied Soil Ecology*, 2008, 39(2): 210-222.
- [138] 李慧, 陈冠雄, 张颖, 张成刚. 分子生物学方法在污染土壤微生物多样性研究中的应用. *土壤学报*, 2004, 41(4): 612-617.
- [139] Neufeld J D, Mohn W W. Unexpectedly high bacterial diversity in Arctic tundra relative to boreal forest soils, revealed by serial analysis of ribosomal sequence tags. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(10): 5710-5718.
- [140] Zinger L, Shahnava B, Baptist F, Geremia R A, Choler P. Microbial diversity in alpine tundra soils correlates with snow cover dynamics. *The ISME Journal*, 2009, 3(7): 850-859.
- [141] Semenova T A, Morgado L N, Welker J M, Walker M D, Smets E, Geml J. Compositional and functional shifts in Arctic fungal communities in response to experimentally increased snow depth. *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, 100: 201-209.
- [142] Morgado L N, Semenova T A, Welker J M, Walker M D, Smets E, Geml J. Long-term increase in snow depth leads to compositional changes in Arctic ectomycorrhizal fungal communities. *Global Change Biology*, 2016, 22(9): 3080-3096.
- [143] Tseng C H, Tang S L. Marine microbial metagenomics: from individual to the environment. *International Journal of Molecular Sciences*, 2014, 15(5): 8878-8892.
- [144] Ravin N V, Mardanov A V, Skryabin K G. Metagenomics as a tool for the investigation of uncultured microorganisms. *Russian Journal of Genetics*, 2015, 51(5): 431-439.
- [145] Cong J, Liu X D, Lu H, Xu H, Li Y D, Deng Y, Li D Q, Zhang Y G. Analyses of the influencing factors of soil microbial functional gene diversity in tropical rainforest based on GeoChip 5.0. *Genomics Data*, 2015, 5: 397-398.
- [146] Zhu Y G, Johnson T A, Su J Q, Qiao M, Guo G X, Stedfeld R D, Hashsham S A, Tiedje J M. Diverse and abundant antibiotic resistance genes in Chinese swine farms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(9): 3435-3440.