

季节性雪被覆盖对植物群落的影响

吴 彦

(中国科学院成都生物研究所, 四川 成都 610041)

摘 要: 对雪被覆盖下光照、温度、水分状况、雪化学与养分特点, 不同雪被厚度梯度下植物群落的物种组成和分布特点, 雪生植物的生长发育和物候特征等方面的研究工作进行了综述, 从植物生态学的角度, 阐述了雪被生态学研究的发展方向。

关键词: 雪被; 植物群落; 全球变化; 生态因子; 雪被生态学

中图分类号: Q142.2

文献标识码: A

在南北半球的高纬度地区和中低纬度的高海拔地区, 大范围的存在着终年积雪或者季节性冰雪覆盖现象。在季节性的雪被覆盖地区, 雪被的覆盖与融化交替过程, 不仅直接影响着土壤水分、土壤温度、光照条件以及养分状况, 而且还影响着土壤动物、土壤微生物和地面草食动物和昆虫的活动节律, 直接或间接地对植物群落产生深刻的影响。雪生植物长期生长在比较严酷生境中, 在物候特征、繁殖对策、生长节律、生理生态等方面逐渐形成了一系列独特的适应机制^[1,2]。作为对全球变化最为敏感的生态系统之一, 全球气候变化迅速改变季节性雪被覆盖地区的雪被状况^[3]。这种变化不仅对雪生植物的多样性发育与维持、群落结构与功能产生直接影响, 而且也将对地球所有生态系统都产生潜在影响^[4], 例如许多学者已经注意到了青藏高原雪被厚度变化会明显影响到印度洋夏季季风和降水量^[5-7]。因此开展雪被对植物群落(生态系统)的影响研究, 已经成为生物圈对全球气候变化响应的重要研究方向。国际冰雪委员会于 1991 年专门成立了雪被生态学研究组(Snow Ecology Working Group)开展这方面的研究^[8]; 2001 年 H. G. Jones 等人合著的“Snow Ecology”正式出版, 推动了雪被生态学研究。本文从植物生态学的角度,

对雪被环境特点、雪被与土壤水分和养分循环关系、雪被与植物群落物种组成与分布、雪生植物的个体发育特征等方面进行了综述。

1 雪被环境特点

1.1 光照

光照是雪被热量的主要来源之一, 影响土壤的热量平衡和植物的生命活动。许多研究表明, 雪被对光线的反射和吸收特性与雪被本身的显微晶体结构和密度有关, 雪被层越是致密, 对太阳光线的吸收率越高^[9]。П. Коа 等人研究了不同雪被深度光照的变化情况, 初雪的密度一般在 0.1~ 0.15 g/cm³, 多为无定形片状结构, 对太阳光线的吸收率最大, 约为 30%~ 40% (大雪或暴雪时, 雪被对光线吸收率甚至高达 60%), 只有少部分的光线能够穿透到 15~ 16 cm 的雪层深度。随着雪被堆积时间的延长, 雪被的结构不断晶体化, 对光线的吸收也逐渐减少, 当雪被变为密度 0.20~ 0.25 g/cm³ 的中等颗粒晶体状时, 对光线的吸收率降低到 21%, 光线的穿透深度为 30~ 35 cm; 当雪被变为大颗粒晶体状时, 太阳光穿透深度为 40~ 50 cm; 当雪被变为冰状结构时, 太阳光可以穿透的深度达

收稿日期 (Received date): 2005- 03- 07; 改回日期 (Accepted): 2005- 07- 30。

基金项目 (Foundation item): 中科院成都生物所知识创新前沿课题, “十五”国家科技攻关课题 (2001BA606A- 05- 01) 和国家重点基础研究发展规划项目 (G2000046802- 05)。[The study was supported by the Innovation Program of Chengdu Institute of Biology, CAS, the State Key project of “Tenth Five year” Program (2001BA606A- 05- 01) and the State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G2000046802- 05)].

作者简介 (Biography): 吴彦 (1968-), 男, 四川安岳人, 副研究员。主要从事山地植物生态学研究。[Wu Yan was born in Anyue of province Sichuan in 1968, is now associate research professor in CIB/CAS. Research focuses are plant ecology of mountain ecosystems].

到 50~ 60 cm, 光线的吸收系数降到 10% 以下。雪被对太阳光线的反射率与雪被的湿度、洁净程度(色泽)有关, 干燥清洁的雪被在太阳直射时反射率最高可以达到 90%~ 97%, 湿润和深色的雪被光线的反射率有时甚至低于 30%^[9]。此外光线的反射率还与太阳照射角度有关。

不同波段的太阳辐射穿透雪被的能力不完全相同。总的来说, 波长越短光线的穿透能力越强。雪中光谱主要波段集中在 450~ 700 nm 间, 峰值为 475 nm^[10], 在厚度 < 1 m 的湿润雪层下面, 入射有效光合辐射仍有 1% 以上。太阳辐射(尤其是光合有效辐射)对雪被的穿透性能对于雪生植物来说是十分重要的, 它可以保障植物维持生理活动, 有利于植物种子萌发、地下组织的萌芽和光合作用, 以便充分利用短暂的夏季进行生长发育, 尤其是对于那些短寿命植物来说是十分有利的。有些植物甚至在冰雪融化前就已经形成了绿枝、芽, 甚至花的现象^[11, 12]。

雪被对紫外线有很高的反射效率, 在雪场附近的紫外线反射量是无雪地区的好几倍, 尤其是在高海拔地区, 雪附近生长的植物接受的剂量可能变得很大。因此许多雪生植物都有对超强紫外线辐射的适应机制, 例如 *Ranunculus adoneus* 从雪被中长出时, 植物茎因为花青素的形成而突然变成红色, 并在曝露于阳光下几天之后变为绿色, 有效的屏蔽了紫外线的辐射, 紫外线对植物表皮层的透射率也从雪下的 13% 降到 5% 以下; 许多高山植物, 如 *Polygonum davisiae*、*Polygonum bistortoides* 和 *Acomastylis rossii* 也有类似的现象。

1.2 温度

雪被是一种多孔介质, 它能够通过融化、升华和晶体黏合等方式贮存和释放大量的能量, 作为一个巨大的能量缓冲介质为某些生物体在雪被中的生活提供了机会^[13]。雪被具有很高的绝热能力, 根据测定, 密度为 0.1g/cm³ 的干燥雪绝热效果高于等深土壤的 6 倍。雪被的绝热性取决于雪层厚度、晶体结构和表层雪密度。在冬季和初春比较寒冷的季节, 随着雪深度的增加温度逐渐升高, 土壤底层温度高于表层。例如在海拔 2 400 m 的阿尔卑斯山上, 11 月中旬到 12 月中旬, 50 cm 深的雪被底层温度为 0℃ 左右, 30 cm 深处为 -5℃, 20 cm 深处的温度为 -8℃; 在极地和副极地地区的温度梯度甚至达到 50℃/m 以上。另外渗透到土壤中

的水在冻结过程中, 会释放大量的能量引起上层土壤增温。春季当气温上升时, 由于从大气输入到雪被中的能量高于从冻土中吸收的能量, 此时的土层温度随着深度的变化出现逆转, 土壤表层温度高于底层, 大气温度高于雪内温度。与极地雪被相比, 高山地区雪被受风的影响比较大, 风积硬冰层和松软雪层相互交替使得雪层均匀性比较差, 高山雪场的风积底层在冬季往往不容易冻结, 有利于保持土壤中生物体的生命活动。

雪被的另一个温度效应是使得温度的变化不是那么剧烈, 例如 Pomeroy 等对雪被厚度为 20 cm 的一个松林温度日变化的观测资料显示, 当同期地面气温变化幅度为 -1℃~ -40℃ 时, 在雪深 5 cm 处的雪温变化幅度为 -6℃~ -26℃, 而在雪深为 15 cm 处的雪温变化幅度明显减少, 为 -7℃~ -13℃^[14]。这说明雪被对环境温度剧烈变化具有明显的缓冲性能, 可以防止土壤的低温冻结, 保护植物根系免遭冻害。但进入春季以后, 随着气温的升高, 雪被对植物生境温度的影响是另外一个特点。根据 Bell 的观测, 无雪的寒漠和蒿草草甸群落温度比空气温度高 12℃~ 15℃, 而在雪堆附近受冷空气的排放和雪堆冷水的影响, 雪堆下部温度相对较低, 土层升温缓慢, 雪堆附近植物根围的温度比叶围低很多, 直到 6 月中旬才升至 0℃ 以上, 要比无雪的寒漠生境晚了 6 个星期, 相应的推迟了植物的物候^[15, 16]。

2 对土壤水分和养分的影响

雪被是土壤水分的重要贮存库。在春季当植物开始生长时, 雪被逐渐融化渗透到土壤中, 保障了植物生长需要, 这对于夏季气候相对干燥地区的植物生长是十分有利的。例如在高山雪场, 在雪堆上方由于很少有融水灌溉, 土壤增温迅速, 土壤也比较干燥; 在雪堆以下的土壤因为有融水的持续灌溉和淋洗而相对湿润^[17]。雪融化过程中融水通常沿着水平冰层和垂直冰指流动, 流速的变化幅度很大(在 3~ 150 cm/h) 且主要受温度影响, 午后太阳直射温度最高时流速最快, 后半夜和清晨最慢。一般来说, 伴随着雪被的逐渐融化, 土壤水分在整个夏季总体上呈现出不断下降的趋势。根据 IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) 的预测, 随着全球气候变暖, 雪被融化的季节性将变得

不明显,融水的春季地表径流量将会减少,更多的通过渗透方式进入土壤,也许有利于改善季节性雪被覆盖地区土壤的水分状况^[18]。

通常认为雪是一种缺乏营养的介质,养分含量比较低。但雪中仍然含有 Ca、Mg、K、N、P 等许多化学元素以及有机酸、重金属等,其化学组成决定于气团所捕获的有机质、雪沉降的海拔高度以及降雪期间的气候条件^[19,20]。另外通过气体吸附、尘土沉降、生物碎屑的沉降等途径在雪被中积聚了部分养分,尤其是在较低部位的雪堆常常会沉积风成的矿物质和有机物质。在春季雪被融化后,雪融水会把这些养分一部分带入到土壤中,另一部分则通过径流而流失。例如在北方森林中雪盖层融化的几个星期内融水能够排放 2~4 kg/hm² N 到森林中^[21]。Bowman 的研究显示,通过雪融水方式输入到干草甸群落中的氮占大气输入氮的 5%~20%,雪融水输入到雪堆群落的氮占 43%~150%^[22]。由于雪被下层土壤的硝化作用有可能得到加强,融水中的 N 素以 NO₃⁻ 为主,也有部分以 N₂O 气态方式从土壤向大气排放而损失。由于雪融水长期淋洗,雪堆地区土壤一般都趋于酸性并缺乏养分。

雪被还通过调节养分的分解来影响土壤养分状况。雪被下面土壤相对暖和,冬季植物凋落物和死亡根系也会发生分解。其分解速率与雪层厚度及土壤含水量有关,在中等潮湿的雪堆下, *Acrostylylis* 和 *Salix* 的落叶在 2 a 时间内分别分解了 35% 和 70%,而同期干燥雪堆下面两种凋落物的分解率分别为 25% 和 50%^[23]。有观测表明在冬季大部分时间土壤能够持续排放 CO₂ 和 N₂O,尤其是 N₂O 的释放通量有时甚至高于生长季节^[24]。这些连续产生的温室气体弥漫于雪盖中,CO₂ 浓度的体积分数随着雪剖面梯度的变化速率为每米 1.8~2.5 × 10⁻³, N₂O 为 1.5 × 10⁻⁵, CH₄ 为 5 × 10⁻⁷^[25,26]。因此也许目前低估了季节性雪被覆盖地区冬季温室气体的释放通量^[4]。

3 对物种组成与群落结构的影响

人们很早就注意到了雪被与植被分布的现象,但真正对雪被梯度变化对物种组成与群落结构的影响开展研究,始于上世纪 30 年代,前苏联在这方面积累了不少资料^[27-30]。1/2 世纪以来,在新西伯

利亚对北极冻原雪场雪深与植被发育关系进行了研究,发现随着雪层厚度的不断增加,不仅植物生长节律发生变化,植物物种组成和群落结构也发生明显的更替^[30]。在浅雪场生境(宽谷的顶部,厚度 < 10 cm),以垫状的草本植物为主,盖度 15%~35%,主要分布着 *Potentilla emarginata*, *Androsace triflora*, *Deschampsia brevifolia* 和 *Festuca brevifolia* 等植物。在中等厚度雪场(宽谷的上部,厚度 10~40 cm),灌木 *Salix polaris* 成为该生境的指示植物,它与 *Luzula confusa* 构成中等厚度雪场的主要优势种,是该地带的气候顶级群落;此外还分布有一些早熟禾、毛茛等草本植物。当雪层厚度 30~100 cm 时(宽谷的阳、阴坡),阳坡的雪到 06~17 完全融化,阴坡要到 06~25,与浅雪场生境相比,阳坡的生长期少 15~20 d,阴坡要少 25 d 左右,优势种为 *Alopecurus alpinus*, *Oxyria digyna* 等,盖度 55%~65%。当雪被厚度达到 100~150 cm 时(宽谷的山脚),深厚的雪层覆盖使得土壤和植物免受寒冷的影响,但因生长季节过于短暂使得这类生境的物种显得十分贫乏,零星分布的是那些在浅雪场因为寒冷而根本无法生长的雪生植物,例如 *Cetraria hiascens*, *Phippsia algida*, *Saxifraga foliolosa* 等。1/2 世纪对乌兰格力岛南坡的植物群落结构进行了研究,该地区的植物分布根据雪被厚度和密度的不同可分为 7 种类型。在浅而硬的雪层往往因为冻土层深厚,植物多呈马赛克状稀疏分布;随着雪层厚度增加到 60~70 cm 时,植物盖度和地下草皮层厚度达到最大值,盖度约 70%~95%;雪层厚度再增加则盖度逐渐下降。苔藓层通常具有很高的持水性能,可以反映季节性雪被覆盖地区融水的水贮量。当雪融水贮量在 0~70 mm 范围内,苔藓盖度随着雪层厚度急剧增加(从 0 增加到 30%),随着雪融水贮量的增加,部分地段的苔藓盖度因为受有花植物荫蔽作用的影响而下降,但整体上呈现不断上升的趋势,当雪融水贮量增加到 180 mm 时(相当于 35~40 cm 雪层厚度),苔藓层盖度最高可以达到 90%,随着雪融水贮量的继续增加苔藓层盖度开始下降^[27]。

有关植被沿着雪被梯度变化的研究还有很多^[31,32],在欧洲, Braun 等人研究阿尔卑斯山中部 9 种高山植被类型中,有 4 种直接与雪被厚度有关,另有两种植被类型与雪融水多少有关;在美国, Walker 等人在对多尼特山脉植物区系的研究

中发现, 某些物种对雪深度的选择性不是很严格, 例如羽叶花 (*Acomastylis rossii*) 在 0~ 400 cm 的雪梯度范围内都能分布。但多数植物对雪深有一定的要求, 在某个最佳雪深范围内个体数量最丰富。例如垫状指甲草 (*Paronychia pulvinata*) 最合适的雪深度为 25 cm, 超过 50 cm 则几乎不能生长; 但湿地苔草 (*Carex pyrenaica*) 却只出现在雪深度超过 400 cm 的深雪层^[33]。通过植被沿雪梯度变化的研究, 不同的学者将这些变化规律总结为中间地形梯度、生态水文梯度和高山复合坡度模型等各种变化模式。

造成物种组成和群落结构随雪深度变化的原因是多方面的, 其中雪的厚度决定了植物生长期的长短、水分和养分状况等, 雪场附近光照、风、温度等变化比较剧烈, 以及小型哺乳动物的扰动等, 都对植物群落的结构和物种组成产生影响。

4 对植物生长发育的影响

在高山和高纬度的季节性积雪地区, 雪被梯度影响植物生长和发育所必需的有效积温, 因而它是决定植物生长周期的最重要因素之一。雪层越薄融化的时间越早, 该生境的局部小气候相对暖和, 植物的生长季节较长; 雪层厚的地方融化时间比较晚, 植物生长季节很短, 因此在这些地块可能会成为没有植被发育的裸地。

4.1 物候和发育的影响

雪被覆盖会对植物的物候产生延迟现象。融雪较晚的洼地植物春季推迟返青, 秋季衰老延迟。

А. В. Давыдов 对俄罗斯曲格茨基半岛东南部的一个沟谷的南北坡的植被与雪层厚度之间的关系进行过研究。当北坡的积雪厚度达到 4~ 5 m 时, 对灌木植物的物候产生了严重影响, 要么完全不能开花, 要么只开花而不能结实; 在南坡雪深 1~ 2 m 时, 6 月中旬开始融化, 植物的营养生长没有受到明显的影响, 但对开花和结实有所延迟; 当雪深度在 2~ 6 m 时, 植物的各物候阶段的间隔明显缩短; 当雪层超过 6 m 时植物开花和结实受到了严重影响^[34]。

П. Кока 将东普里艾利布鲁斯一个谷底及周围雪堆附近的植物生长发育节律划分为早春开花植物、春季开花植物、夏季开花植物、冬绿植物和常绿植物等 5 种类型, 不同类型的植物其发育的季节性动态差异明显。早花植物一般在初春开花, 如 *Merens-*

dera trigyna, 分布于雪层厚度适中、光照比较好的生境, 既有较长的生长期又有雪融水的滋润。这类植物在雪被覆盖的情况下生长和发育仍然十分活跃。在 8 月底 9 月初就已经完成了繁殖器官的形成与生长, 以后的 2~ 3 个月 (10 月、11 月甚至 12 月) 花芽能够顺利的完成其最后的生殖阶段并最终形成成熟的花粉和子房。从夏季开始一直到冬季初期土壤冻结前, 早花植物一直在进行营养器官的生长和营养物质在茎、块茎和根里面的积累。春季开花植物, 如 *Primula macrocalyx*、*Taraxacum stevenii* 等, 在冬天前花芽与花序已初步形成, 花粉和子房的发育在冬天仍将继续, 但只有到春季雪被融化以后, 花粉和胚珠才发育成熟。夏季开花植物, 如 *Carex tristis*、*Carex obtusata*、*Festuca supina*、*Poa alpina* 等, 对积雪覆盖的时间长短比雪层厚度更为敏感, 这类植物的繁殖器官一般在早春雪融化时, 甚至是雪完全融化后才开始发育。冬绿植物, 如 *Oxalis acetosella*、*Luzula pilosa* 等, 一般 3 月生长开始活跃, 花序开始增长, 花蕾开始变粗, 4 月甚至更晚才进入减数分裂阶段, 进入冬天花才最终发育完全。常绿植物 (如 *Rhododendron caucasicum*) 则很特殊, 生境不是很固定, 生长发育节律受地形影响比较大。在冬季基本处于休眠状态, 一旦低温和水分条件好转, 生长发育过程马上开始活跃。与冬绿植物的季节节律有些接近, 只有到夏秋季节花蕾才最终形成, 成熟的花粉和子房在整个冬季几乎没有什么变化, 当第二年积雪完全融化以后胚珠才开始形成^[35]。关于雪生植物越冬、生长和开花结实的研究报道还很多^[1, 38], 许多植物都具有在融化后迅速出叶和开花, 甚至在雪下开花, 其实是对雪场生境植物生长期短暂的一种适应机制。适当深度的雪层覆盖有利于植物生长和繁殖, 这在其他的研究资料也得到了证实^[2, 36]。

4.2 生物量

雪被对植物生物量的影响与雪融水的灌溉有关, 尤其对于高山和北极地区干燥的夏季气候来说, 雪被逐渐融化渗透到土壤中有利促进植物生长。Billings 等人研究了怀俄明州梅迪新鲍山的一个高山雪场 (海拔 3 350 m) 雪被对土壤水分、植物生长和生产力的影响。结果显示在雪堆下方湿润草甸的产量和初级生产力都要比雪堆上面的干草地群落高很多; 在融化比较晚的地块, 平均初级生产力为 $6.0 \text{ g/m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ 总产量是 128 g/m^2 , 而该雪堆

上方植物群落的生产力和总产量仅为 $2.5 \text{ g/m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$ 和 36.2 g/m^2 , 土壤水分可能是影响雪堆上下部植被生物量差异的重要原因^[31]。叶片长度与叶片数量与植物生长活跃期的土壤雪融水含量有关^[2]; 雪被厚度少的生境不仅植被的盖度低, 而且生物量也不高, 根据 $\frac{1}{2}$ 在北极冻原的资料, 在少雪地块垫状禾草冻原群落的地上生物量为 $1\ 190 \text{ kg/hm}^2$ (风干重), 地下为 $2\ 600 \text{ kg/hm}^2$, 而同一地区雪被覆盖比较深的斑点状禾草-矮灌-苔藓冻原群落盖度 $50\% \sim 70\%$, 地上和地下生物量分别为 $1\ 850 \text{ kg/hm}^2$ 和 $5\ 110 \text{ kg/hm}^2$, 几乎是前者的两倍^[30]。此外, Walker 等人对科罗拉多州尼沃特山一个雪场研究也显示, 随着雪被梯度变化植物群落类型依次为寒漠群落、干燥草原、潮湿草甸和湿地草甸等, 生物量也相应的逐渐增加, 分别为 164 g/m^2 、 197 g/m^2 、 218 g/m^2 、 214 g/m^2 , 这 4 种群落产量对土壤水分都比较敏感^[37]。

另一方面, 雪被厚度和融化时间决定了雪生植物生长季节, 从而影响植物的生物量。例如上述 Walker 等人在科罗拉多州尼沃特山的研究工作中发现, 在雪堆本身附近, 由于雪融化时间较晚, 大大缩短了植物的生长期, 植物群落的产量最低, 仅为 113 g/m^2 , 土壤水分不再是产量的限制因子, 而是产量对生长季长度更为敏感^[37]。

5 问题与展望

综上所述, 尽管人们早就认识到了“瑞雪兆丰年”这样的自然想象, 但真正从一门学科 (比如雪被生态学) 的角度进行系统研究, 还处于起步阶段。目前大多是采用地植物学调查方法进行的一次性非连续观测资料。固定样地定位观测是今后的发展方向, 例如美国的尼沃特山和图利克湖两个地方 10 a 前开始了雪栅栏改变雪况实验、反射布荫蔽试验以及红外线加热实验等定位研究; 俄罗斯高加索 $\frac{1}{2}$ 高山生态站也于 2000 年开始了类似的实验研究。全球气候变化会改变高纬度和高海拔地区雪被状况。这种雪被状况的改变在大尺度上将会导致大气循环方式的改变和水文循环的变化。但就雪被生态系统本身来说, 雪被状况的改变必将对土壤微生物、土壤动物和植被以及养分循环都将产生明显的影响。雪被作为一个综合的生态因子, 它与植物生态系统的相互关系需要从以下几方面开展深入研

究:

1. 雪被生境环境特点。雪场环境因子变化比较剧烈, 不同的研究区域变化也很大。目前关于雪被下层 (包括土壤层) 和地表附近的光照、温度、水分等生态因子的变化规律的资料还很不系统和完善。有必要借助现代实验设备, 对雪场内部和外部生境的重要生态因子进行定量、系统和持续观测。这方面的基础数据, 对于开展雪被生态学来说是最重要的。

2. 雪生植物的地理分布。早期的有关研究积累了一些有关不同的雪被状况下植被类型和物种分布特点的资料, 但多是零星的局部区域的植物群落描述, 缺乏从植物地理学的角度对雪生植物群落类型和重要物种的分布区的详细研究。

3. 雪生植物个体发育特征。雪生植物长期生长于比较严酷生境中, 具有一些比较特殊的个体发育特征, 有必要从个体生态学的角度, 系统深入的研究某些关键植物的物候、繁殖对策、生长节律, 这有利于阐明这类植物对极端环境的适应机制。

4. 雪生植物生理生态。雪生植物不仅有一系列独特的个体发育特征以适应多变的外部环境, 在生理生态方面可能也存在一定的适应机制。可以从光合特性、水分利用效率、低温抗性生理以及某些生物酶的活性等方面开展生理生态研究。

5. 雪被生态系统物质循环。作为一个特殊类型的生态系统, 雪被生态系统的物质循环特征有待认识。其中包括在降雪与融化过程中, 某些重金属元素和有机残留物质的迁移、沉积过程以及土壤层在对这些污染物质进行净化 (或被污染) 过程中的生态作用需要阐明。此外, 有研究表明雪被覆盖有利于土壤下层的微生物活动, 冬季大部分时间土壤能够持续排放 CO_2 和 N_2O , 土壤呼吸活动比预期的要高许多, 尤其是 N_2O 的释放通量有时甚至高于生长季节 (Brooks *et al.*, 1997)。因此, 研究雪被覆盖状况下包括 CO_2 和 N_2O 在内的温室气体排放机制是很有必要的, 因为仅北半球每年被雪被覆盖的陆地面积就达一半以上。

6. 对全球变化的响应。作为对全球变化最为敏感的生态系统之一, 雪被生态系统对全球变化响应是一个值得高度重视的研究课题。气温升高可能会使雪被融化时间提前、积雪减少, 这不仅会植物的生长发育, 而且将对包括水文状况和物质循环在内的生态系统结构与功能产生影响。高山季节性雪

[27] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 1980, 65: 1719~ 1733.

[28] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 1993, 78 (1): 45~ 58.

[29] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 2002, 20, 118~ 124.

[30] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 1961, 210~ 230.

[31] Billings, W. D. & Bliss, L. C. An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity [J]. *Ecology*, 1959, 40: 388~ 397.

[32] Bums, S. J. & Tonkint, P. J. Soil-geomorphic models and the spatial distribution and development of alpine soils [A]. In *Space and Time in Geomorphology* [C], Thom, C. E. (Ed.). Allen and Unwin, London, 1982, 25~ 43.

[33] Walker, D. A., Halfpenny, J. C., Walker, M. D. & Westman, C. Long-term studies of snow-vegetation interactions [J]. *Biol Sci.*, 1993. 43: 287~ 301.

[34] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 1961, 131~ 136.

[35] 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才, 李 德 有, 王 志 才. 1/2⁰ 年 尺 度 上 的 雪 盖 对 于 高 山 草 甸 生 态 系 统 的 影 响 [J]. 生 态 学 报, 1961, 147~ 162.

[36] Inouye, D. W. & McGuire, A. D. Effects of snow pack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae): implications for climate change [J]. *Am. J. Bot.*, 1991, 78: 997~ 1001.

[37] Walker, M. D., Webber, P. J., Arnold, E. H. & Ebert-May, D. Effects of interannual climate variation on aboveground phytomass in alpine vegetation [J]. *Ecology*, 1994, 75: 393~ 408.

[38] Galen, C. & Stanton, M. L. Responses of snowbed plant species to changes in growing-season length [J]. *Ecology*, 1995. 74: 1546~ 1557.

Effects of Seasonal Snow Cover on Plant Community

WU Yan

(Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract: There is an old saying in Chinese: the more snow, the more harvest. But the scientific study of snow-the snow ecology (the science researching the relationship between plant in snow-covered ecosystem and the environment) —where the snow was researched as a synthetic ecological factor, was started in recent years. The snow cover induced the redistribution of ecological factors such as light, heat, water, nutrients and, consequently, had a special effect on the plant growing in snow-covered environment. The snow-cover ecosystem is one of the most sensitive ecosystem to the global climatic change. The changes of snow condition not only affect the plant physiological and ecological process, but also affect the ecological structure and function which include the water system and material recycling system. This paper reviewed 1) the characters of light, temperature, water condition, snow chemistry and nutrient distributing in snow-covered system, 2) the research progress of species composition and distributing characteristic in different snow gradient, 3) the research progress of growth, develop characters of snow-cover plant. Furthermore, we discussed the research direction of snow ecology on the plant ecological theory.

Key words: snow cover; plant community; global change; ecological factor; snow ecology