

干旱区降水格局改变的生态效应及其复杂性

周朝彬¹, 陈刘生^{1*}, 牛攀新¹, 唐 诚¹, 杨小建²

(1. 石河子大学 农学院, 新疆 石河子 832000; 2. 涪陵区林业局, 重庆 408000)

摘 要: 全球气候变化下, 降水格局变化及其生态效应研究是加强认识干旱区水分循环与荒漠植物演替和适应等的关键。综述了干旱区降水格局变化对土壤水分分布和植物生长的影响, 分析了不同降水格局下前期土壤水分和养分条件、植物类型、根系分布、水分吸收模式、物候和年龄等对植物生长的影响, 指出由于干旱区降水格局变异性较大以及其生态效应受多因素影响, 干旱区降水格局变化的生态效应十分复杂。目前研究通常未考虑降水格局变化的季节变异以及非生长季降水的作用, 这可能会导致明显的偏差或错误。因此, 为更好预测干旱区降水格局变化的生态效应, 必须加强降水格局增加的季节差异对植物生长的影响研究, 并重视非生长季降水的作用。

关键词: 降水格局; 非生长季降水; 前期土壤水分; 植物类型; 根系分布; 土壤养分

中图分类号: S715.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 1001-7461(2012)03-0048-07

Ecological Effects of the Change of Precipitation Pattern and Its Complexity in Arid Regions

ZHOU Chao-bin¹, CHEN Liu-sheng^{1*}, NIU Pan-xin¹, TANG Cheng¹, YANG Xiao-jian²

(1. College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China;

2. Forestry Bureau of Fuling, Chongqing 408000, China)

Abstract: With the change of global climate, researches on the variation precipitation pattern and relative ecological effects have become important issues to further understand the water cycle and the succession, as well as adaptation of desert plants in arid regions. However, knowledge about the impact of precipitation pattern change on the soil water distribution and plant growth in arid areas is limited, and key processes and mechanism need clarification. The paper reviewed the impact on soil water distribution and plant growth of precipitation pattern change in arid areas, and analyzed the impact of antecedent soil water and nutrient conditions, plant types, root distributions, water uptake patterns, phenology and age on plant growth under different precipitation patterns. The paper also pointed out that, because the significant variation of precipitation patterns and its ecological effects were influenced by multiple factors in arid areas, the ecological effects were quite complex. Therefore, in order to better predict the ecological effects of precipitation pattern change in arid areas, we must address the research on plant growth with season variation when precipitation pattern change happens, and pay attention to the effects of non-growing season precipitation.

Key words: precipitation pattern; precipitation in non-growing season; antecedent soil water; plant type; root distribution; soil nutrient

全球气候变化下干旱区降水格局的改变引起了人们的强烈关注。干旱区降水稀少^[1], 一般由高频率、小于 5 mm 的小雨量降水组成, 但降水格局变异较大^[2-3]。随着温度升高, 气候变化导致降水增加,

收稿日期: 2011-05-13 修回日期: 2011-09-01

基金项目: 石河子大学高层次人才科研启动资金专项 (RCZX200907)。

作者简介: 周朝彬, 男, 讲师, 主要从事林业生态研究。E-mail: zhcbiscau@126.com

* 通讯作者: 陈刘生, 男, 副教授, 硕士生导师, 主要从事干旱区生物多样性保护研究。

干旱区将变成单次降水量增加、干旱间隔期延长的降水格局^[4]。水是干旱地区生态系统中植物生存最主要的限制因子^[2],植物最大可能地利用稀少而不规则的降水^[5]。降水格局的变化必将对植物的生长和更新产生显著影响^[6]。研究降水格局变化的生态效应对维护干旱地区生态平衡具有重要意义。

干旱区降水格局效应研究主要集中在降水大小和频率变化对土壤水分分布、物种组成和植物生长影响等方面^[6-8]。然而,未来降水格局改变的生态效应受多因素综合影响,除了降水量大小和频率外,降水强度、时期和持续时间,植物类型、根系分布特征、水分吸收模式、物候期和年龄,土壤养分和前期水分条件等均在降水格局对植物生长过程中起着不可忽略的作用,充分表明了降水格局对植物生长影响过程的复杂性。本文综述了干旱区降水格局变化对土壤水分分布和植物生长的影响,探讨了该过程中植物和土壤因子的作用,以期推动全球气候变化下降水格局改变的生态效应研究。

1 降水格局对土壤水分的影响

降水格局变化首先对土壤水分分布有影响。降水转变为径流、渗透和蒸发的比例取决于降水前的土壤水分条件、降水的量和频率、土壤特性和地形^[2,9-11]。大降水事件下水分可以渗透更深的土层,可补充更深土层含水量,且由于深层土壤受蒸发影响很微弱,因此生物有效性比小降水事件高^[12-13]。另外,降水频率也是影响土壤水分特征的重要因素,低频率的大降水事件比高频率的小降水事件能更好补充表层土壤水分^[6]。在干旱区,稀少的降水只能补充一定土层深度以内的水分。在北美的莫哈韦沙漠、索诺兰沙漠和奇瓦万沙漠中,由降水转化的各土壤水分主要贮存在表层 20 cm^[3]。

2 降水格局对植物生长的影响

2.1 ‘Two-layer’模型和 ‘Pulse-reserve’ 模型

降水是决定生态系统结构和功能的关键因子^[14]。早在 20 世纪 70 年代, H. WALTER (1971)^[15] 与 I. NOY-MEIR (1973)^[2] 分别提出了 ‘Two-layer’ 模型和 ‘Pulse-reserve’ 模型对干旱区降水格局和植物生长的关系进行解释。 ‘Two-layer’ 模型认为:草本植物和木本植物能共存是因为各自使用不同土壤深度水分。当降水量约为 200 mm · a⁻¹ 时,降水湿润表土层,水分主要被草本植物的根系吸收,但部分水分也可渗透到深层土壤,这部分水分则可能被木本植物的根系吸收,因此草本植物和

木本植物能共存。但当年降水量 > 200 mm 时,有利于深根性的木本植物生长;< 200 mm 时,有利于浅根性的草本植物生长^[15]。 ‘Two-layer’ 模型主要考虑了季节或长期降水对沙漠植物和群落的影响,但生长季节中单次降水如何影响植物生长, I. NOY-MEIR^[2] 的 ‘Pulse-reserve’ 模型回答了该问题。 ‘Pulse-reserve’ 模型描述了干旱荒漠生态系统的脉冲式降水创造间歇性有利条件,导致生态系统碳和能量的贮存过程;提出了植物个体对单次降水的反应,并预测只有在生物学上有意义的有效降水才能促进植物生长和生殖。模型的提出激发了广大研究者的浓厚兴趣,研究者对降水格局与植物生长关系进行了大量研究,但目前关于降水格局的作用过程及其机理尚不清楚,降水格局的生态效应仍存在较大的不确定性。

2.2 降水大小、频率和时期

不同降水格局直接影响降水向对植物有效的土壤水分的转换^[16],从而对植物生长产生影响。干旱区土壤水分极度匮乏,仅在偶尔降水输入时干旱才得到稍微缓解,生态系统的生态过程对降水反应尤其敏感^[17]。降水强烈影响生物种群的物种组成和生理特征^[12,18],年降水总量或季节降水总量和地上总净初级生产力显著正相关^[15,19-20]。已有关于随区域降水梯度变化下物种组成^[7,21-22]、地上初级生产力^[8,14,20,23-24]等方面的研究。人工模拟控制实验也表明降水对光合作用、叶片呼吸、植物生长、净初级生产力等有强烈影响^[7,25-27]。然而研究结果不尽一致,在另一些研究中,年降水总量仅能解释地上净初级生产力变异的 39%,降水总量均为 190 mm,总地上净初级生产力变异 75%^[6]。在小尺度区域相当大的地上净初级生产力变化并不能被年降水总量解释^[22,28]。此外,在半干旱的热带稀树草原地区,减少夏季降水或增加冬春降水对几种草本植物的生长和生物量无显著影响^[29]。

对于单次降水来说,小降水事件对植物生长和幸存的作用争议也较多。一些研究表明小于 5 mm 的降水提供了浅层土壤水分,可刺激草本植物生长^[30]。另有一些研究则认为表层几厘米土壤的根系分布很少^[31],小于 5 mm 的降水达不到植物根系^[32],以及强烈的蒸发损失^[33],对沙漠植物生长的作用十分有限^[3,34]。小降水可能对碳同化无作用,但小降水可减轻干旱胁迫,维持植物较低活性^[30],保持一定叶面积去利用大降水^[35]。降水间隔期的变化也影响干旱区植物的生长。等量的降水如果间隔期更短,土壤水分补充更好,植物生长期将更

长^[2]。综合降水大小和频率来看,多次小量降水的效应和等量的一次大降水并不一致,后者将导致更深的渗透^[36],更大的径流^[37]以及更少的蒸发损耗^[30]。高频率、小降水的地上净初级生产力最低,而低频率的大降水量的最高^[6]。通常,年降水量和大降水事件高度相关,因此很难单独评价大降水事件对生态系统的影响^[6]。有研究表明,大降水并不一定意味着高的净生产力,一些小量降水适时发生,也可以导致相对高的生产力^[33]。从不同时期降水来说,冬季降水可更好补充土壤深层水分,因此比夏季降水对深根性植物更有利^[38]。由于老叶片弱于新叶片的光合能力^[39],因此,在叶面积变化很小情况下,后期的降水增加的光同化产物将低于前期。表明即使频率和数量相同,不同季节降水所起的作用可能会不同^[40]。目前,非生长季节降水变化对植物生长的影响报道极少。

2.3 根系

一般说来,草本植物根系分布浅^[41],主要利用浅表层土壤水;木本植物根系在土壤分布较深^[42],主要利用深层土壤水分。根系在土壤中不同深度分布差异导致的垂直资源分割,可最大程度减少邻体竞争,这也是‘Two-layer’模型成立的前提。然而植物根系对资源的竞争并不一定发生在垂直方向上。根系在垂直分布上相似但水平分布上有区别^[43],也可实现资源分割。J. BRISSON^[44]等发现,荒漠植物 *Larrea tridentata* 拥有发达的水平根系,以减少邻体植株的竞争压力。然而,有研究表明生活型不同的植物根系分布特征无区别,并由此认为不存在资源分割^[45]。在现实中,仅区分木本植物和草本植物根系分布特征是不够的。尽管同为木本植物,不同物种根系分布也有区别^[46-47]。另外,即使同一物种在不同立地条件下其根系分布格局也可能不同^[48]。由此可见,根系分布特征比 H. WALTER^[15] 的‘Two-layer’模型描述的更复杂。

一些荒漠植物具有同时利用浅表土壤水和深层地下水的力量^[49]。然而,对于稀少的、不连续的且无法预测的荒漠降水资源供应来说,植物有机体并不总是处于最佳吸收利用水资源的状态。荒漠浅表土层在夏季时炙热、干燥,植物在浅表土层可能不会保持很多完整的吸收根系^[50]。降水事件发生后,植物可能像平常一样保持很少吸收根在浅表土层或投资增加浅表根系以获得土壤水分资源^[51]。植物最大可能地利用稀少而不规则的降水^[5]的情况下,在生长和繁殖方式上形成了各自适应对策。迄今为止,在根系生长可塑性以及对水分的适应性方面的

理论研究还十分缺乏。

2.4 水分吸收模式

植物根系分布的多样性导致水分吸收模式的时空差异^[38-39],这也将对降水格局变化的生态效应产生影响。R. L. E. GEBAUER^[52]等采用稳定同位素研究了不同季节灌溉对 5 种灌木的影响,结果表明,5 种灌木在早春(5 月)仅利用不到 10% 的灌溉水,仅有 2 种灌木在夏季(7 月)显著利用了灌溉水,5 种灌木在夏末(9 月)则利用了大部分灌溉水。其他稳定同位素研究也证实了共存的木本植物的水分利用差异^[53-54]。但是, A. J. MIDWOOD^[46]等的研究表明,生长在德克萨斯稀树草原的灌木和乔木尽管根系分布特征不同,但却共同利用相同土壤深度的水分。

一些灌木树种具有利用不同水源的能力^[49,55]。S. SCHWINNING^[38]等的研究表明,科罗拉多州高原的 *Artemesia filifolia* 和 *Coleogyne ramossissima* 灌木在春季时利用深层土壤水分,当夏季深层土壤水分逐渐枯竭时,转而利用降水形成的浅表土壤水分。K. OGLE^[48]等的研究认为,奇瓦万沙漠 *Larrea tridentata* 利用浅表土层根系获取夏季降水形成的短暂的浅表土水分,利用深层土壤根系获取较稳定的、冬季融雪形成的水资源。

2.5 植物物候和年龄

J. F. REYNOLDS^[33]等的研究表明,降水仅能补充奇瓦万沙漠浅表土壤水分,这对于资源的垂直分割方式十分不利。但不同植物种可错开水分利用时期以避免竞争。即除了采用资源分割方式达到物种间的共存外,不同的物候期是另外一种重要方式^[33,56]。植物个体在不同年龄阶段对水分利用也有影响。通常成年植株根系分布较深,可更有效利用水分^[57]。但幼苗根系如果生长迅速,则也有水分利用优势。如 *Prosopis glandulosa* 在幼苗期根系加长生长迅速,也可避免邻近植物的竞争^[58-59]。

2.6 前期土壤水分

前期土壤水分可加大或减弱降水事件对植物生长的作用。然而很多研究忽略了前期土壤水分的作用^[3,60]。R. A. GOLLUSCIO^[60]等发现由于前期土壤水分(30~60 cm)作用,巴塔哥尼亚干草原的灌木并不对大降水产生显著响应,仅在土壤相对较干旱时灌木才对大降水有响应。

植物功能类型、前期土壤水分和降水格局的交互作用,导致土壤含水量和植物生长在年和季节的高度变异^[3]。干旱区降水格局和植物生长关系远比‘Two-layer’模型和‘Pulse-reserve’模型描述的复

杂^[3,61],由于未考虑木本植物根系生长的可塑性以及降水的时期和数量,一些野外观测试验和‘Two-layer’模型不一致^[62];‘Pulse-reserve’模型则忽略了前期土壤水分的影响,且主要应用于 1 年生植物。对于这 2 个模型来说,均没有考虑木本植物根系生长的可塑性。为此,K. OGLE 等建立了‘Threshold-delay’模型^[62]。

2.7 ‘Threshold-delay’模型

K. OGLE^[62]等的‘Threshold-delay’模型:

$$y_t = k y_{t-1} + \delta_t \tag{1}$$

$$\delta_t = \text{Min}[y_{\text{max}} \times (1 - k), \delta_t^* \times (1 - \frac{y_{t-1}}{y_{\text{max}}})] \tag{2}$$

$$\delta_t^* = \begin{cases} \frac{\delta_{\text{max}}}{R^u - R^L} (R_{t-\tau} - R^L) & R^L < R_{t-\tau} < R^u \\ 0 & R_{t-\tau} < R^L \\ \delta_{\text{max}} & R_{t-\tau} \geq R^u \end{cases} \tag{3}$$

式中, y_t 和 y_{t-1} 分别为时间 t 和 $t-1$ 时的兴趣变量,此处以光合速率为例, δ_t 为有效降水事件引起的光合速率增量,为当 y_{t-1} 为 0 时的光合速率, k 为无有效降水时光合速率降低速率, y_{max} 为潜在最大光合速率, δ_{max} 为有效降水引起的最大光合速率, τ 为光合反应时滞, R^L 和 R^U 分别为光合反应的最小、最大降水阈值。

模型考虑了降水阈值、植物反应时滞、资源分割和植物功能型策略等因素,干旱区脉冲式降水量有最高和最低 2 个阈值。以光合速率指标(y_t)为例,降水阈值超过最低时(R^L),植物光合速率开始增加,当降水阈值超过最高时(R^U),如光合速率不再提高。在脉冲式降水的干旱间隔期,光合速率逐渐下降(k)。脉冲式降水再次发生时,光合速率增加(δ_t)。如果前期光合速率(y_{t-1})接近 y_{max} ,脉冲式降水对植物光合速率的刺激作用就小。这表明前期光合速率水平明显影响植物对脉冲式降水事件的反应^[63]。植物反应时滞(τ)指降水发生至植物光合有反应的这段时期,植物反应时滞可能是由于降水发生后,需要一段时间才能渗透入土壤中根系分布深度,根区湿润后也需一段时间根系才能吸收水分、产生生理反应^[64]。

‘Threshold-delay’模型肯定了降水格局对植物生长的影响过程中外界因素的重要性。然而,该模型也未涉及到土壤结构类型和养分变化。

2.8 土壤类型和养分

土壤类型不同,其孔隙大小和分布有差异,对降水量的转化有影响。同样大小的降水量,在粗糙土壤上可能渗透更深,从而被深根性植物所利用;而结构紧密的土壤上则可能不被深根性植物所用^[65]。

土壤养分中氮被认为是干旱、半干旱地区仅次于水分影响植物生长的重要限制因素^[66-67],和土壤水分共同限制了沙漠生态系统的初级生产力^[66,68-69]。气候变化导致降水格局的改变,这将影响干旱区氮转化^[70],从而对植物生长有影响。因此,研究氮转化特征是认识荒漠区降水格局变化效应的关键。

降水促进土壤氮淋溶和反硝化作用发生,导致氮损失。小降水事件导致氮损失量低,因此,小降水量可以制造更多有效氮供给植物^[70],而大降水事件则可导致氮损失量增加^[71]。同时,降水能刺激荒漠土壤中的氮挥发^[72]。由淋溶、反硝化和氮挥发作用导致生态系统中潜在的氮损失对养分有效性和初级生产力具有长期作用^[73]。干旱区生态系统占陆地表面积 40%^[74],不同降水格局下氮转化以及水氮交互作用对植物生长的影响方面的研究仍很缺乏^[70]。

3 展望

全球气候变化背景下,干旱区降水格局变化及其生态效应所引发的关注正不断增加。已有的研究多从单方面研究降水格局的生态效应,导致研究结果出现偏差或错误。2002 年在美国德州举行的“干旱、半干旱生态系统脉冲式降水利用”(Precipitation Pulse Use in Arid and Semi-Arid Ecosystems)研讨会上,提出了干旱区脉冲式降水生态效应未来研究主要方向,其中就包括降水格局、土壤养分和其他因子间关系的研究^[7]。K. OGLE^[62]等也强调,干旱区降水格局和植物生长关系研究中,尚需针对不同生态系统、不同植物种和年龄、不同土壤养分条件下进一步深入研究降水时期、频率和降水量对植物生长的影响。因此,深入研究植物和土壤等因素的作用机制是正确理解降水格局变化对植物生长过程影响的关键,如植物功能型、物候、土壤养分和物理结构等。

对我国 21 世纪降水格局变化分析表明,干旱地区降水在不同季节增加有差异,冬春两季增加最多^[75]。因此,在降水格局变化研究中,考虑降水变化的季节差异将更有实际意义。在降水处理设置时,至少不应均匀设置降水。另外,非生长季降水对土壤水分补充更好^[38],对生长季土壤水分分布、物种组成和植物生长具有重要作用^[76-77]。但非生长季降水变化的作用机理尚不清楚。有待进一步研究非生长季降水变化的生态效应,明确非生长季节降水对于植物休眠、生长、繁殖以及适应性的作用机制,以客观认识全球气候变化下降水格局改变对植物生

长的影响机制。

参考文献：

- [1] SMITH R E, SCHREIBER H A. Point processes of seasonal thunderstorm rainfall. 2. Rainfall depth probabilities[J]. Water Resources Research, 1974, 10(3): 418-426.
- [2] NOY-MEIR I. Desert ecosystems: environment and producers [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973(4): 25-51.
- [3] REYNOLDS J F, KEMP P R, OGLE K, *et al.* Modifying the ‘pulse - reserve’ paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses[J]. Oecologia, 2004, 141(2): 194-210.
- [4] IPCC. Climate Change 2007: the physical science basis, summary for policy makers[M]. IPCC WGI fourth assessment report, 2007.
- [5] WIEGAND K, JELTSCH F, WARD D. Analysis of the population dynamics of Acacia trees in the Negev desert, Israel with a spatially-explicit computer simulation model[J]. Ecological Modelling, 1999, 117(2): 203-224.
- [6] HEISLER-WHITE J L, KNAPP A K, KELLY E F. Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland[J]. Oecologia, 2008, 158(1): 129-140.
- [7] WELTZIN J F, TISSUE D T. Resource pulses in arid environments: patterns of rain, patterns of life[J]. New Phytologist, 2003, 157(2): 171-173
- [8] ZERIHUN A, MONTAGU K D, HOFFMANN M B, *et al.* Patterns of below- and above-ground biomass in *Eucalyptus populnea* woodland communities of northeast Australia along a rainfall gradient[J]. Ecosystems, 2006, 9(4): 501-515.
- [9] LUDWIG J A, TONGWAY D, HODGKINSON K, *et al.* Landscape ecology: function and management[J]. Principles from Australia’s rangelands. CSIRO, Collingwood, 1997.
- [10] 周朝彬, 胡庭兴, 武卫国, 等. 不同牧草在四种土壤上的生长状况及其对土壤含水量的影响[J]. 四川农业大学学报, 2007, 25(4): 406-409.
- ZHOU C B, HU T X, WU W G, *et al.* Growth of different herbages on four types of soil and influence to water retention [J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2007, 25(4): 406-409. (in Chinese)
- [11] 常宗强, 王金叶, 常学向, 等. 祁连山林区土壤水分与降水的关系分析[J]. 西北林学院学报, 2001, (增 1): 22-25.
- CHANG Z Q, WANG J Y, CHANG X X, *et al.* Analysis on relation of soil water and precipitation of forest area in Qilian Mountains[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2001, (Supp. 1): 22-25. (in Chinese)
- [12] SALA O E, LAUENROTH W K, PARTON W J. Long-term soil water dynamics in the shortgrass steppe[J]. Ecology, 1992, 73(4): 1175-1181.
- [13] PARTON W J, LAUENROTH W K, SMITH F M. Water loss from a shortgrass steppe[J]. Journal of Agricultural Meteorology, 1981, 24: 97-109.
- [14] EPSTEIN H E, BURKE I C, LAUENROTH W K. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the US Great Plains[J]. Ecology, 2002, 83(2): 320-327.
- [15] WALTER H. Natural savannahs as a transition to the arid zone. In: Ecology of tropical and subtropical vegetation[M]. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971: 238-265.
- [16] LOIK M E, BRESHEARS D D, LAUENROTH W K, *et al.* Climatology and ecohydrology of precipitation pulses in arid and semiarid ecosystems of the western USA[J]. Oecologia, 2004, 141: 269-281.
- [17] BACHMAN S, HEISLER-WHITE J L, PENDALL E, *et al.* Elevated carbon dioxide alters impacts of precipitation pulses on ecosystem photosynthesis and respiration in a semi-arid grassland[J]. Oecologia, 2010, 162(3): 791-802.
- [18] CHESSON P, GEBAUER R L, SCHWINNING S, *et al.* Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semiarid environments [J]. Oecologia, 2004, 141(2): 236-253.
- [19] ROSENZWEIG M L. Net primary productivity of terrestrial communities: predictions from climatological data[J]. American Naturalist, 1968, 102(923): 67-74.
- [20] SALA O E, PARTON W J, JOYCE L A, *et al.* Primary production of the central grassland region of the United States [J]. Ecology, 1988, 69: 40-45.
- [21] EPSTEIN H E, LAUENROTH W K, BURKE I C, *et al.* Ecological responses of dominant grasses along two climatic gradients in the great plains of the United States[J]. Journal of Vegetation Science, 1996, 7(6): 777-788.
- [22] KNAPP A K, SMITH M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production[J]. Science, 2001, 291(5503): 481-484.
- [23] BURKE I C, LAUENROTH W K, PARTON W J. Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands [J]. Ecology, 1997, 78(6): 1330-1340.
- [24] ZHOU X H, TALLEY M, LUO Y Q. Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern Great Plains, USA [J]. Ecosystems, 2009, 12(8): 1369-1380.
- [25] KNAPP A K, FAY P A, BLAIR J M, *et al.* Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland[J]. Science, 2002, 298(5601): 2202-2205.
- [26] YAHDIJIAN L, SALA O, AUSTIN A. Differential controls of water input on litter decomposition and nitrogen dynamics in the Patagonian steppe[J]. Ecosystems, 2006, 9(1): 128-141.
- [27] ZOU T, LI Y, XU H, *et al.* Responses to precipitation treatment for *Haloxylyon ammodendron* growing on contrasting textured soils[J]. Ecology Research, 2010, 25(1): 185-194.
- [28] LAUENROTH W K, SALA O E. Long-term forage production of north American shortgrass steppe[J]. Ecological Applications, 1992, 2(4): 397-403.
- [29] PERKINS S R, OWENS M K. Growth and biomass alloca-

- tion of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality[J]. *Plant Ecology*, 2003, 168(1): 107-120.
- [30] SALA O E, LAUENROTH W K. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions[J]. *Oecologia*, 1982, 53(3): 301-304.
- [31] FRANCO A C, NOBEL P S. Influence of root distribution and growth on predicted water uptake and interspecific competition[J]. *Oecologia*, 1991, 82(2): 151-157.
- [32] DOUGHERTY R L, LAUENROTH W K, SINGH J S. Response of a grassland cactus to frequency and size of rainfall events in a north American shortgrass steppe[J]. *Journal of Ecology*, 1996, 84(2): 177-183.
- [33] REYNOLDS J F, KEMP P R, TENHUNEN J D. Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: a modeling analysis[J]. *Plant Ecology*, 2000, 150(1-2): 145-159.
- [34] 王亚婷, 唐立松. 古尔班通古特沙漠不同生活型植物对小雨量降雨的响应[J]. *生态学杂志*, 2009, 28(6): 1028-1034.
- WANG Y T, TANG L S. Responses of different life-form plants in Garbantunggut Desert to small rainfall events[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(6): 1028-1034. (in Chinese)
- [35] YAN S, WAN C, SOSEBEE R E, *et al.* Responses of photosynthesis and water relations to rainfall in the desert shrub creosote bush (*Larrea tridentata*) as influenced by municipal biosolids[J]. *Journal of Arid Environments*, 2000, 46(4): 397-412.
- [36] SCHWINNING S, SALA O E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 211-220.
- [37] WAINWRIGHT J, MULLIGAN M, THOMES J. Plants and water in drylands. In: BAIRD A J, WILBY R L (eds) *Eco-hydrology: plants and water in terrestrial and aquatic environments*[M]. London: Routledge, 1999: 78-126.
- [38] SCHWINNING S, DAVIS K, RICHARDSON L, *et al.* Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau[J]. *Oecologia*, 2002, 130(3): 345-355.
- [39] CHABOT B F, HICKS D J. The ecology of leaf life spans[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13: 229-259.
- [40] HUXMAN T E, SNYDER K A, TISSUE D, *et al.* Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 254-268.
- [41] FORSETH I N, EHLENGER J R, WERK K S, *et al.* Field water relations of Sonoran Desert annuals[J]. *Ecology*, 1984, 65(5): 1436-1444.
- [42] SCHENK H J, JACKSON R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in waterlimited ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 480-494
- [43] LE ROUX X, BARIAC T, MARIOTTI A. Spatial partitioning of the soil water resource between grass and shrub components in a west African humid savanna[J]. *Oecologia*, 1995, 104(2): 147-155
- [44] BRISSON J, REYNOLDS J F. The effect of neighbors on root distribution in a creosotebush (*Larrea tridentata*) population[J]. *Ecology*, 1994, 75(6): 1693-1702.
- [45] MONTAÑA C, CAVAGNARO B, BRIONES O. Soil water by coexisting shrubs and grasses in the Southern Chihuahuan Desert, Mexico[J]. *Journal of Arid Environments*, 1995, 31(1): 1-13.
- [46] MIDWOOD A J, BOUTTON T W, ARCHER S R, *et al.* Water use by woody plants on contrasting soils in a savanna parkland: assessment with $\delta^2\text{H}$ and $\delta^{18}\text{O}$ [J]. *Plant and Soil*, 1998, 205: 13-24.
- [47] BASSIRIRAD H, TREMMEL D C, VIRGINIA R A, *et al.* Short-term patterns in water and nitrogen acquisition by two desert shrubs following a simulated summer rain[J]. *Plant Ecology*, 1999, 145(1): 27-36.
- [48] OGLE K, WOLPERT R L, REYNOLDS J F. Reconstructing plant root area and water uptake profiles[J]. *Ecology*, 2004, 85(7): 1967-1978.
- [49] DODD M B, LAUENROTH W K, WELKER J M. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community[J]. *Oecologia*, 1998, 117(4): 504-512.
- [50] HECKATHORN S A, DELUCIA E H, ZIELINSKI R E. The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 101: 173-182.
- [51] COMSTOCK J, EHLENGER J R. Canopy dynamics and carbon gain in response to soil water availability in *Encelia frutescens* Gray, a drought-deciduous shrub[J]. *Oecologia*, 1986, 68(2): 271-278.
- [52] GEBAUER R L E, EHLENGER J R. Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community[J]. *Ecology*, 2000, 81(5): 1415-1424.
- [53] LIN G, PHILLIPS S L, EHLENGER J R. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on the Colorado Plateau[J]. *Oecologia*, 1996, 106(1): 8-17.
- [54] WILLIAMS D G, EHLENGER J R. Intra- and interspecific variation for summer precipitation use in pinyon-juniper woodlands[J]. *Ecological Monographs*, 2000, 70(4): 517-537.
- [55] EVANS R D, EHLENGER J R. Water and nitrogen dynamics in an arid woodland[J]. *Oecologia*, 1994, 99(3-4): 233-242.
- [56] ROUPSARD O, FERHI A, GRANIER A, *et al.* Reverse phenology and dry-season water uptake by *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. in an agroforestry parkland of Sudanese west Africa[J]. *Functional Ecology*, 1999, 13(4): 460-472.
- [57] DONOVAN L A, EHLENGER J R. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community[J]. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 289-297.
- [58] BROWN J R, ARCHER S. Water relations of a perennial

grass and seedling versus adult woody plants in a subtropical savanna Texas[J]. *Oikos*, 1990, 57(3): 366-374.

[59] BROWN J R, ARCHER S. Shrub invasion of grassland: Recruitment is continuous and not regulated by herbaceous biomass or density[J]. *Ecology*, 1999, 80(7): 2385-2396.

[60] GOLLUSCIO R A, SALA O E, LAUENROTH W K. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe [J]. *Oecologia*, 1998, 115(1-2): 17-25.

[61] BURKE I C, LAUENROTH W K, VINTON M A, *et al.* Plant-soil interactions in temperate grasslands [J]. *Biogeochemistry*, 1998, 42(1-2): 121-143.

[62] OGLE K, REYNOLDS J F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 282-294.

[63] SCHWINNING S, STARR B I, EHLEINGER J R. Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size[J]. *Oecologia*, 2003, 136(2): 252-260.

[64] PASSIOURA J B. Water transport in and to roots[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1988, 39: 245-265.

[65] FRAVOLINI A, HULTINE K R, BRUGNOLI E, *et al.* Precipitation pulse use by an invasive woody legume: the role of soil texture and pulse size[J]. *Oecologia*, 2005, 144(4): 618-627.

[66] HOOPER D U, JOHNSON L. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: responses to geographical and temporal variation in precipitation[J]. *Biogeochemistry*, 1999, 46(1-3): 247-293.

[67] LEBAUER D S, TRESEDER K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed[J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.

[68] KRUEGER-MANGOLD J, SHELEY R, ENGEL R, *et al.* Identification of the limiting resource within a semi-arid plant association[J]. *Journal of Arid Environments*, 2004, 58(2): 309-320.

[69] RAO L E, ALLEN E B. Combined effects of precipitation and nitrogen deposition on native and invasive winter annual production in California deserts[J]. *Oecologia*, 2010, 162(4): 1035-1046.

[70] YAHDJIAN L, SALA O E. Size of precipitation pulses controls nitrogen transformation and losses in an arid Patagonian ecosystem[J]. *Ecosystems*, 2010, 13(4): 575-585.

[71] MCCALLEY C K, SPARKS J P. Abiotic gas formation drives nitrogen loss from a desert ecosystem [J]. *Science*, 2009, 326(5954): 837-840.

[72] MCCALLEY C K, SPARKS J P. Controls over nitric oxide and ammonia emissions from Mojave Desert soils[J]. *Oecologia*, 2008, 156(4): 871-881.

[73] HOWARTH R, BILLEN G, SWANEY D, *et al.* Regional nitrogen budgets and riverine N & P fluxes for the drainages to the North Atlantic Ocean: natural and human influences [J]. *Biogeochemistry*, 1996, 35(1): 75-139.

[74] REYNOLDS J F, SMITH D M S, LAMBIN E F II, *et al.* Global desertification: building a science for dryland development[J]. *Science*, 2007, 316(5826): 847-851.

[75] 许岭隆, 黄晓莹, 张 勇, 等. 中国 21 世纪气候变化情景的统计分析[J]. *气候变化研究进展*, 2005, 1(2): 80-83.

XU L L, HUANG X Y, ZHANG Y, *et al.* Statistical analyses of climate change scenarios over China in the 21st century [J]. *Advances in Climate Change Research*, 2005, 1(2): 80-83. (in Chinese)

[76] 王雪芹, 蒋 进, 雷加强, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物分布及其沙面稳定意义[J]. *地理学报*, 2003, 58(4): 598-605.

WANG X Q, JIANG J, LEI J Q, *et al.* Distribution of ephemeral plants and their significance in dune stabilization in Gurbantunggut Desert[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2003, 58(4): 598-605. (in Chinese)

[77] 王雪芹, 张元明, 蒋进, 等. 古尔班通古特沙漠南部沙垄水分动态—兼论积雪融化和冻土变化对沙丘水分分异作用[J]. *冰川冻土*, 2006, 28(2): 262-268.

WANG X Q, ZHANG Y M, JIANG J, *et al.* Variation pattern of soil water content in longitudinal dune in the southern part of Gurbantunggut Desert: How snow melt and frozen soil change affect the soil moisture[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2006, 28(2): 262-268. (in Chinese)