

# 干旱半干旱地区草地碳循环关键过程 对降雨变化的响应

彭 琴<sup>1</sup>, 齐玉春<sup>1</sup>, 董云社<sup>1</sup>, 何亚婷<sup>1</sup>, 刘欣超<sup>1</sup>, 孙良杰<sup>1</sup>, 贾军强<sup>1</sup>, 金 钊<sup>2</sup>

(1. 中国科学院理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院地球环境研究所, 西安 710075)

**摘 要:** 未来全球气候变化背景下, 全球或局部地区的降雨量及降雨时间分布将发生一定的变化。草地生态系统在全球碳收支中作用显著, 对气候变化的反馈起着重要的作用。但由于草地多处于干旱半干旱地区, 受到水分条件的限制, 对降雨变化响应敏感, 其碳源汇功能表现出很大的不确定性。为了更好地预测未来全球气候变化背景下草地的碳源汇功能及其对气候变化的进一步反馈, 有必要深入研究决定草地碳源汇功能的两大碳循环关键过程——净初级生产力和土壤呼吸对降雨变化的响应特征及机制。本文对国内外有关草地生产力和土壤呼吸如何对降雨量、降雨强度、降雨频率和间隔时间进行响应的相关研究成果进行了综述, 在此基础上指出了目前研究存在的不足, 并对未来相关的重点研究方向进行了探讨和展望。

**关 键 词:** 降雨; 草地; 净初级生产力; 土壤呼吸; 异养呼吸; 自养呼吸

## 1 引言

多个气候模型预测的结果一致显示, 未来气候变化背景下, 全球或局部地区的降雨格局将发生变化<sup>[1]</sup>。降雨在高纬和部分热带地区将增加, 而在部分亚热带和中低纬度地区将减少<sup>[2-3]</sup>; 许多地方的降雨强度和降雨时间分布(降雨频率和降雨间隔时间)变化将进一步增加, 出现较多的极端降雨事件<sup>[4-6]</sup>。降雨总量、降雨强度以及降雨时间变率的改变将会影响许多陆地生态系统的碳循环过程及碳源汇功能和大小<sup>[7-9]</sup>, 反过来, 这些陆地生态系统的碳循环过程及碳源汇功能和大小的改变又可能对气候系统产生强烈的反馈, 加剧或者减缓气候的变化<sup>[10-11]</sup>。

草地作为世界上分布最为广泛的陆地生态系统之一, 面积占到全球天然植被面积的32%<sup>[12]</sup>, 有机碳贮量占到陆地生态系统总碳贮量的1/3, 仅次于森林生态系统<sup>[13]</sup>, 因此, 尽管草地生态系统的碳通量速率非最高, 但它在全球碳收支中的贡献十分显著<sup>[14-17]</sup>, 对气候变化的反馈起着重要的作用<sup>[18-19]</sup>。

世界天然草地生态系统中的80%处于中纬度干旱半干旱地区<sup>[20-22]</sup>, 往往受到水分条件的限制, 相对于其他陆地生态系统而言, 其碳循环过程对降雨变化的响应更为敏感, 它所表现的弱源或者弱汇特征在降雨的扰动下容易发生方向性的逆转<sup>[23-25]</sup>, 从而使碳源汇功能表现出极大的不确定性<sup>[26]</sup>。为了减小草地生态系统碳源汇对降雨变化响应的不确定性, 准确预估未来全球气候变化背景下草地生态系统对气候变化的反馈特征, 迫切需要加强草地生态系统尤其是干旱半干旱地区草地生态系统碳循环过程对降雨变化响应特征的研究。草地净初级生产力(Net Primary Production, NPP)构成草地生态系统的净碳固定, 土壤呼吸(Soil Respiration, Rs)过程产生草地生态系统有机碳的净输出, 两者是决定草地生态系统碳源汇功能最为关键的两大碳过程<sup>[27-28]</sup>。目前, 国内外学者针对干旱半干旱地区草地碳循环这两大关键过程对降雨变化的响应已经开展了大量的研究, 本文将对这些研究结论和成果进行综述, 并指出研究中存在的不足, 在此基础上, 对

收稿日期: 2012-01; 修订日期: 2012-06.

基金项目: 国家自然科学基金项目(40973057, 41073061); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-EW-302); 农业部公益性行业科研专项(201203012)。

作者简介: 彭琴(1978-), 女, 湖北黄冈人, 助理研究员, 主要从事全球变化与陆地生态系统碳氮元素生物地球化学循环过程研究。E-mail: pengqin@igsnr.ac.cn

通讯作者: 董云社(1961-), 男, 陕西武功人, 研究员, 主要从事陆地表层生命元素环境生物地球化学循环研究。

E-mail: dongyus@igsnr.ac.cn

未来的重点研究方向进行展望,以期对量化描述草地碳循环过程对降雨的响应以及草地碳源汇功能的准确评估等研究提供参考。

## 2 草地生产力对降雨变化的响应

作为草地生态系统碳循环的基本过程,草地净初级生产力是草地生态系统与大气间进行碳素交换的主要途径,是植物光合作用碳固定的最终产物,体现着草地生态系统净碳蓄积的能力。关于草地生产力对降雨变化的响应国内外已经开展了较多的工作,内容主要涉及草地地上净初级生产力(ANPP)、地下净初级生产力(BNPP)以及草地净初级生产力在地上和地下的分配(根冠比)等对降雨量以及降雨强度、频率和时间间隔变化等的响应。

### 2.1 地上净初级生产力对降雨变化的响应

长期以来,地上净初级生产力与降雨量关系一直受到极大的关注。国内外研究者多利用降雨的自然空间梯度以及时间动态变化,建立降雨量与地上生产力之间的统计关系来探讨草地植被净初级生产力对降雨变化的响应<sup>[29-32]</sup>。多数相关研究表明,在较大的空间尺度上,草地地上净初级生产力的变异性与平均降雨量变化之间关系明显。如Zhou等<sup>[33]</sup>曾分析了沿中国东北样带降水梯度草地生态系统ANPP与降水量的相关关系,发现两者之间呈线性正相关。马文红等<sup>[34]</sup>在内蒙古半干旱草地,Zhou等<sup>[35]</sup>在美国南部大平原也得到了相同的结论。还有研究发现ANPP随年降雨量变化可呈指数<sup>[36-37]</sup>或对数<sup>[38]</sup>增加趋势。然而,尽管普遍认为年均降雨量与ANPP之间关系显著,但也有一些研究<sup>[39]</sup>认为,生长季或生长季前期的降雨量大小比年均降雨量对草地生产力的影响更为显著。同时,一些研究发现,降雨波动对草地地上初级生产力的影响可能是一段时间的累积效应,如王玉辉和周广胜<sup>[40]</sup>在对内蒙古羊草草地的研究发现,与该群落地上初级生产力关系最明显的实际上是前一年10月份至当年8月份的累积降雨量,两者呈显著的二次曲线关系。

除了年与季节性平均降雨量或者某段时间的累积降雨量对草地生产力产生影响外,降雨的强度与时间分布(降雨频率、降雨间隔时间)的变化也可能对草地生产力产生影响,这方面的研究很早就开

始得到关注<sup>[41-43]</sup>。自20世纪90年代起,尤其是近10年来,关于降雨强度和时间分布变化对草地净初级生产力等碳过程所产生的影响效应逐渐成为草地生态学家研究的焦点和热点<sup>[44-49]</sup>。相关的研究多采用控雨实验研究方法,主要包括小区灌溉、遮雨棚的建立等,以达到控制降雨的输入,人工模拟降雨强度、降雨频率和间隔时间变化等不同的处理组合。这些实验研究通常可以确定短时间尺度和小空间范围内降雨变化如何影响群落和生态系统生产力。研究结果显示,与大的时空尺度上降雨量往往是控制草地生产力的关键因子的结论不同,在相对较小的空间或者时间尺度上,降雨时间分布(单次降雨强度、降雨间隔时间)的变化往往对草地生产力的影响更为强烈。Thomey等<sup>[50]</sup>在一个干旱草地生态系统中研究了降雨总量相同但在季节内分配不同的两种降雨模式(间隔时间长的大降雨事件和间隔时间短的小降雨事件)对地上净初级生产力的影响,发现前者对ANPP增加的要幅度大于后者。Heisler-White等<sup>[51-52]</sup>在北美中部半干旱典型草原的研究也得出类似的结论,发现在保持生长季降雨总量不变、降雨间隔时间延长而单次降雨量增多的条件下,会使得地上净初级生产力显著增加,幅度可达30%。根系深度和蒸发作用是影响地上净初级生产力对降雨强度和降雨时间分布变化的响应特征<sup>[50, 53-55]</sup>。如在干旱地区,当较小的降雨事件发生时,蒸发作用使得降雨对生产力的激发效应很快消失,而当较大降雨事件发生时,水分更容易进入到深层土壤中,能够持续刺激到草地植物的生长,进而使得ANPP持续积累增加<sup>[56]</sup>。

需要特别指出的是,由于降雨对草地生产力形成的影响是间接通过土壤而实现的,加上植物自身的调节功能,这就使得草地生产力对降雨的响应可能在时间上会存在滞后效应。目前,滞后效应在南非、欧洲、巴塔哥尼亚、北美以及中国等地区的干旱半干旱草地生态系统中均有研究报道,草地生产力对多雨或者干旱变化的响应往往滞后1年甚至数年,最长的纪录长达7年之久<sup>[57-67]</sup>。多雨往往在1年或者多年后引起生物量的增加<sup>[68-70]</sup>。同样,干旱亦能引起随后年份中ANPP的减少,草地干旱的强度可能会决定响应滞后期的长短<sup>[71]</sup>。同时,在水分条件较好的草地中生产力对降雨响应滞后的时间比水分条件差的草地要长<sup>[65]</sup>。

另外,一些研究<sup>[72]</sup>认为植被对降雨变化的响应

滞后时间也可发生在月或季节的时间尺度上,这主要是由于植被生产力是单位时间内单位面积植物生产物质的积累,因此,它具有时间累积效应,某一时间段降水对植物生长造成的影响也许会在下一时间段得到补偿或抵消。

## 2.2 地下净初级生产力对降雨变化的响应

在草地生态系统中,地下净初级生产力是草地植被生物量碳蓄积的重要组成部分。与地上部分相比,这部分生产力所占据的比例更大,它一般比地上部分高2~5倍<sup>[73]</sup>,因此地下净初级下生产力在决定草地总初级生产力大小以及确定草地植被碳源汇功能上具有更为重要的作用。虽然地下净初级生产力在草地生态系统碳循环中起着关键作用,但目前关于它对降雨变化的响应研究还十分有限,采用的研究方法较为单一,多是沿着自然降雨梯度进行的,研究内容也主要集中在降雨量变化对地下生产力的影响,而关于人工模拟可控制降雨量以及降雨强度和时间变化对地下生产力形成,以及生产力在地上和地下的分配比例的研究则十分匮乏。并且,就目前已有的研究结论来看,地下生产力对降雨量变化的响应较地上部分的响应更为复杂,并具有较大的不一致性。如陈佐忠等<sup>[74]</sup>对我国内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原地下生物量与降水量的研究发现,年度降水量与每年的地下生物量之间呈明显线性正相关关系。Bakker等<sup>[75]</sup>和Qaderi等<sup>[76]</sup>的研究中也有类似的结论。然而,另有一些研究则发现,草地地下生物量或者生产力与年降水量之间会呈现负相关关系<sup>[77-82]</sup>。

此外,根生物量或者地下净初级生产力也可能并不受降雨变化的影响<sup>[83-86]</sup>。降雨量变化对草地地下生产力影响之所以存在较大争议,一个重要的原因可能是随着降雨量的变化植物受到的干旱胁迫程度并不一致,使得植物将物质和能量分配到地上和地下的比例也发生不同的变化,从而引起降雨量与地下生产力之间的关系出现多种可能性。例如在干旱的季节,随着降雨量的减少,植物可能更多的将物质和能量分配到地下以利于植物根系获取更多的水分来满足生长的需要,从而引起降雨量与生产力之间呈现负相关关系<sup>[80-82]</sup>。而在水分胁迫并不是十分显著的时候,降雨量变化可能不会引起地下生产力明显的变化<sup>[83-86]</sup>。

此外,导致结论不一致的另一个重要原因则是

因为忽略了降雨量在不同季节之间的分配差异,以及降雨量变化的影响效应具有对降雨间隔时间存在依赖性所致。由于植物生理需水量存在着季节性差异,降雨量的季节分配差异引起水分供给的季节性变化将会使得地下生物量的增长或者光合产物的地上地下分配比例发生不同的变化<sup>[54,73,87]</sup>。

## 3 草地土壤呼吸对降雨变化的响应

土壤呼吸主要包括植物根系自养呼吸和地下微生物异养呼吸<sup>[88]</sup>。草地生态系统中碳素主要(约89.4%)贮存在地下土壤碳库中,因此通过土壤呼吸作用向大气释放CO<sub>2</sub>,既是草地生态系统土壤碳输出同时也是整个生态系统碳输出的主要途径<sup>[28-89]</sup>。降雨引起的土壤CO<sub>2</sub>通量变化是决定草地生态系统碳源汇功能的重要因子<sup>[90]</sup>。

### 3.1 土壤总呼吸对降雨变化的响应

降雨量、降雨强度和降雨时间分布的变化,可通过影响土壤中微生物的活动、根系生长需水量、土壤含水量及土壤温度等来影响土壤呼吸。在较大的空间区域或者较长的时间尺度上,降雨量通常是预测土壤呼吸时空变异性的主要因子,两者往往具有显著的相关关系。如在全球尺度上,不同类型草地土壤呼吸与年降雨量呈二次函数关系<sup>[91]</sup>。在美国俄克拉荷马州的温带草原,土壤呼吸随着年均降雨量的增加而呈现线性增加<sup>[35]</sup>。董云社等<sup>[92]</sup>在比较内蒙古锡林河流域4种草地群落(贝加尔针茅草原、羊草草原、大针茅草原和克氏针茅草原)土壤呼吸时发现,土壤呼吸量沿着降水梯度递减。在小的时空尺度上,降雨量对于土壤呼吸的作用效应则较为复杂。多数研究表明,短期降雨量或者降雨强度增加可能会强烈地激发土壤呼吸,尤其是在较为干旱的生态系统或者干湿交替生态系统中的比较干旱季节。在土壤湿润后的短期(通常在1~3天)内,土壤呼吸速率可以迅速达到峰值,峰值的大小往往比降雨前增加50%~1000%<sup>[49,93-94]</sup>。峰值持续的时间则在2~6天<sup>[49,95-99]</sup>,也有的持续2周左右,甚至还有少数研究发现这种现象持续30天之久<sup>[100]</sup>。而有的研究结论则认为降雨不会刺激土壤呼吸通量,恰恰相反,降雨后土壤呼吸迅速减小<sup>[48,101]</sup>,尤其是在强降雨后土壤温度变低,或者强降雨使得土壤的空隙被雨水填满,减少了CO<sub>2</sub>排放的通路,从而使得土壤呼吸或者CO<sub>2</sub>通量被显著抑制<sup>[102-103]</sup>。



除降雨量和降雨强度外,降雨的频率或降雨时间间隔的变化对于土壤呼吸的影响效果也十分显著。降雨频率或降雨时间间隔通过影响土壤干湿交替频率或土壤干旱与湿润持续的时间和程度来扰动土壤呼吸变化模式。有研究指出,降雨激发的土壤呼吸增量与雨前土壤干旱时间成正比<sup>[104]</sup>。在干旱时期部分土壤微生物或根系死亡,使得呼吸底物数量增加,当土壤重新湿润后这些底物可能被充分利用,从而显著增加了土壤呼吸<sup>[105-106]</sup>。然而,如果降雨频率低,两次降雨间隔的时间过长则可能会导致植物新根的生长减少进而减少有机质底物的积累,那么降雨激发的土壤呼吸也可能会减少。如Harper等<sup>[48]</sup>在美国堪萨斯州Konza草原的人工控制实验结果显示,降雨间隔延长50%与降雨量减少30%对土壤呼吸影响的效应基本上是接近的,两者分别使土壤呼吸降低了13%和8%。

同生产力对降雨变化的响应存在着滞后效应相似,土壤呼吸对于降雨变化的响应也出现一定程度的滞后。如Cable等<sup>[107]</sup>和Xu等<sup>[108]</sup>亦发现土壤呼吸在湿润年份后的干燥时期增加。Chen等<sup>[109]</sup>研究发现,我国内蒙古草原的土壤呼吸对降水脉动事件的响应出现在降水脉动事件的后1天。Xu等<sup>[98]</sup>研究表明,在美国加州地中海气候区,降水脉动和呼吸响应之间呈指数关系的时间延滞。

### 3.2 土壤根系自养呼吸和微生物异养呼吸对降雨变化的响应

目前,关于降雨格局的变化所引起的土壤干湿交替对土壤呼吸动态的影响还存在很大的不确定性,这在很大程度上源于土壤呼吸的各组分对降雨响应存在着不一致性。土壤呼吸各组分主要来源于根系自养呼吸和土壤微生物异养呼吸(凋落物分解和土壤有机质分解)。由于植物的根系和微生物两者的性质、所处的环境以及对底物的利用相差很大<sup>[110]</sup>,因此对降雨响应也存在着较明显的差异。研究表明,微生物群落主要分布在土壤表层,从而,微生物异养呼吸对少量降雨(单次降雨量<5 mm,甚至<2 mm)往往能够进行快速响应,响应时间大约为1小时至数小时<sup>[111-112]</sup>。根系自养呼吸主要依赖于植物地上部分的光合作用<sup>[113]</sup>,同时它分布的土层比微生物更深,因此通常只有较大的降雨事件(单次降雨量>5 mm)发生时,雨水易于渗透到深层土壤中被植物吸收利用,进而激发植物的光合吸收过程才能够增加植物的根系及自养呼吸作用<sup>[109,114-115]</sup>。与微

生物异养呼吸相比,自养呼吸对降雨事件的响应通常较慢,需要数小时到数天的时间<sup>[55-56]</sup>。由于微生物异养呼吸和根系自养呼吸对降雨响应的快慢不一致,通常前者峰值出现的时间比后者峰值出现得时间要早1~2天<sup>[109]</sup>,因此,在降雨响应的早期,异养呼吸对生态系统呼吸的贡献较大,而在后期,自养呼吸的作用则更为突出。此外,研究表明,当单次降雨量超过10 mm时,自养呼吸还决定着土壤呼吸响应所持续的时间<sup>[109]</sup>。

## 4 问题与展望

综上所述,干旱半干旱地区草地净初级生产力与土壤呼吸对降雨的响应研究目前已取得了较大进展,特别是在大的空间尺度上,生产力与土壤呼吸对降雨量变化的响应研究已经非常广泛和深入,这对于准确估计全球变化背景下草地碳源汇状况具有十分重要的意义。但同时,由于降雨过程和大小在时空尺度上的多变性和生态系统对降雨变化响应存在着延迟效应,使得研究降雨变化对生态系统净初级生产力和土壤呼吸的影响较为困难,还有诸多问题有待进一步深入研究,主要有以下几方面:

(1) 有关地上净初级生产力对降雨时间和地下净初级生产力对降雨量和降雨时间分布如何响应的研究均不充分。在针对地上净初级生产力对降雨变化响应的研究中,更多地集中在地上生产力与年或者季节降雨量的关系探讨上。相比较而言,较大程度上忽略了地上净初级生产力对降雨时间分布(降雨频率和降雨间隔时间)变化的响应;对于地下净初级生产力而言,同样缺乏其对降雨时间分布(降雨强度、频率和持续时间)变化响应的相关研究,并且与地上部分相比,地下净初级生产力对降雨量变化的响应更具争议性。这些恰恰是导致目前草地碳源汇功能不确定的重要原因之一。

(2) 准确区分土壤呼吸不同组分(根系自养呼吸和微生物异养呼吸),并完善其对降雨响应的生物物理化学机制的研究较为薄弱。由于土壤呼吸两个主要组分(根系自养呼吸和微生物异养呼吸)对降雨变化表现出不同的响应模式,在响应时间和程度上存在着较大的差异,使得土壤总呼吸对降雨响应存在较大的不一致性。同时土壤呼吸及其各组分对降雨变化的响应机制十分复杂。

(3) 缺乏长期的定位观测来支撑降雨变化引起的草地生态系统关键碳过程响应的滞后效应研究。降雨变化与草地生态系统响应之间关系复杂,降雨事件所引发的草地净初级生产力和土壤呼吸响应通常会出现滞后效应,这种滞后效应往往持续1年甚至数年,短期的研究无法捕捉到准确的信息。

(4) 在不同的时间或者空间尺度上,草地净初级生产力和土壤呼吸作用对降雨的响应特征区别较大,简单地将不同的时空尺度上的响应规律加以扩展,会导致对未来降雨变化条件下草地碳源汇功能的错误预测。

针对目前的研究状况及以上所存在的这些问题,未来需要从以下4个方面进一步开展相关研究:

(1) 加强降雨强度、频率和持续时间变化对地上和地下净初级生产力的影响研究,同时通过利用自然降雨梯度和人工降雨模拟实验以及两者相结合等多种研究方法,减少降雨量的变化对草地地下生产力影响的不确定性。

(2) 改进完善土壤呼吸不同组分的区分方法。在此基础上,深入地探讨不同情境下(包括不同的植物群落结构和微地貌等条件下)微生物和根系对降雨响应的生物、物理以及化学机制,揭示土壤呼吸对降雨的响应过程,进而更为准确地预测土壤呼吸对降雨变化的响应趋势。

(3) 增加长期的定位观测研究,来探讨滞后效应的规律和机制,或以空间代替时间来研究生产力和土壤呼吸对降雨格局可能变化的响应。

(4) 进一步在不同尺度上揭示草地净初级生产力与土壤呼吸对降雨变化的响应规律并且阐明其响应机制,尽量标准化定位观测实验方法,同时将定位观测实验与数学模型研究以及与RS、GIS等技术相结合,通过跨尺度的对比研究以及不同时空尺度效应研究来寻找不同尺度之间的推绎关系,在此基础上探讨响应规律和机制如何在不同时空尺度之间进行转换。

## 参考文献

- [1] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. New York, USA: Cambridge University Press, 2007.
- [2] IPCC. Climate Change and Water. Cambridge, UK and New York, USA: Cambridge University Press, 2008.
- [3] 吴绍洪, 赵宗慈. 气候变化和水的最新科学认知. 气候变化研究进展, 2009, 5(3): 125-133.
- [4] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, et al. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. Science, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [5] Karl T R, Trenberth K E. Modern global climate change. Science, 2003, 302(5651): 1719-1723.
- [6] Allan R P, Soden B J. Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes. Science, 2008, 321(5895): 1481-1484.
- [7] Huxman T E, Cable J M, Ignace D D, et al. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: The role of native versus non-native grasses and soil texture. Oecologia, 2004, 141(2): 295-305.
- [8] Huxman T E, Snyder K A, Tissue D, et al. Precipitation pulses and carbon fluxes in semiarid and arid ecosystems. Oecologia, 2004, 141(2): 254-268.
- [9] Chapin F S, McFarland J, McGuire A D, et al. The changing global carbon cycle: Linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. Journal of Ecology, 2009, 97(5): 840-850.
- [10] 贾丙瑞, 周广胜. 北方针叶林对气候变化响应的研究进展. 地球科学进展, 2009, 24(6): 668-674.
- [11] 杨昕, 王明星. 陆面碳循环研究中若干问题评述. 地球科学进展, 2001, 16(3): 427-435.
- [12] Adams J M, Faire H, Faire-Richard L et al. Increases in terrestrial carbon storage from the last glacial maximum to the present. Nature, 1990, 348(6303): 711-714.
- [13] Schuman G, Janzen H, Herrick J. Soil carbon dynamics and potential carbon sequestration by rangelands. Environmental Pollution, 2002, 116(3): 391-396.
- [14] Fan S, Gloor M, Mahlman J, et al. A large terrestrial carbon sink in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models. Science, 1998, 282(5388): 442-446.
- [15] Hunt J E, Kelliher F M, McSeveny T M, et al. Long-term carbon exchange in a sparse, seasonally dry tussock grassland. Global Change Biology, 2004, 10(10): 1785-1800.
- [16] Sims P L, Bradford J A. Carbon dioxide fluxes in a southern plains prairie. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 109(2): 117-134.
- [17] Sundquist E T. The global carbon-dioxide budget. Science, 1993, 259(5103): 934-941.
- [18] Taylor J A, Lloyd J. Sources and sinks of atmospheric CO<sub>2</sub>. Australian Journal of Botany, 1992, 40(4-5): 407-418.
- [19] Shen W, Jenerette G D, Hui D, et al. Effects of changing precipitation regimes on dryland soil respiration and C pool dynamics at rainfall event, seasonal and interannual scales. Journal of Geophysical Research, 2008, 113: G03024.

- [20] 李博, 雍世鹏, 李瑶, 等. 中国的草原. 北京: 科学出版社, 1990.
- [21] 阳含熙, 李飞. 生态系统浅说. 北京: 清华大学出版社, 2002.
- [22] 王永明, 韩国栋, 赵萌莉, 等. 草地生态水温过程研究若干进展. 中国草地学报, 2007, 29(3): 98-103.
- [23] Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 2005, 437(7058): 529-533.
- [24] Aires L M I, Pio C A, Pereira J S. Carbon dioxide exchange above a Mediterranean C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland during two climatologically contrasting years. *Global Change Biology*, 2008, 14(3): 539-555.
- [25] Nagy Z, Pintér K, Czóbel S Z, et al. The carbon budget of semiarid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2007, 121(1-2): 21-29.
- [26] Baldocchi D, Falge E, Gu L, et al. FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, 82(11): 2415-2434.
- [27] 于贵瑞. 全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积. 北京: 气象出版社, 2003: 43-132.
- [28] 韩士杰, 董云社, 蔡祖聪, 等. 中国陆地生态系统碳循环的生物地球化学过程. 北京: 科学出版社, 2008.
- [29] Sala O E, Parton W J, Joyce L A, et al. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, 69(1): 40-45.
- [30] Lauenroth W K, Burke I C, Paruelo J M. Patterns of production and precipitation-use efficiency of winter wheat and native grasslands in the central Great Plains of the United States. *Ecosystems*, 2000, 3(4): 344-351.
- [31] Epstein H E, Burke I C, Lauenroth W K. Regional patterns of decomposition and primary production rates in the US Great Plains. *Ecology*, 2002, 83(2): 320-327.
- [32] McCulley R L, Burke I C, Nelson J A, et al. Regional patterns in carbon cycling across the Great Plains of North America. *Ecosystems*, 2005, 8(1): 106-21.
- [33] Zhou G, Wang Y, Jiang Y, et al. Carbon balance along the Northeast China Transect (NECT-IGBP). *Science China: Series C*, 2002, 45(Supp.): 18-29.
- [34] 马文红, 杨元合, 贺金生, 等. 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. 中国科学: C 辑, 2008, 38(S): 84-92.
- [35] Zhou X H, Tallev M, Luo Y Q. Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern Great Plains, USA. *Ecosystems*, 2009, 12(8): 1369-1380.
- [36] Le Houérou H N. Rain use efficiency: A unifying concept in arid land ecology. *Journal of Arid Environments*, 1984, 7(3): 213-247.
- [37] 胡中民, 樊江文, 钟华平, 等. 中国温带草地地上生产力沿降水梯度的时空变异性. 中国科学: D 辑, 2006, 36(12): 1154-1162.
- [38] Huxman T E, Smith M D, Fay P A, et al. Convergence across biomes to common rain-use efficiency. *Nature*, 2004, 429(6982): 651-654.
- [39] 常骏, 王忠武, 李怡, 等. 内蒙古三种草地植物群落地上净初级生产力与水热条件的关系. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2010, 41(6): 689-694.
- [40] 王玉辉, 周广胜. 内蒙古羊草草原植物群落地上初级生产力时间动态对降水变化的响应. 生态学报, 2004, 24(6): 1140-1145.
- [41] Went F W, Westergaard M. Ecology of deserts plants. Part 3. Development of plants in the Death Valley National Monument, California. *Ecology*, 1949, 30(1): 26-38.
- [42] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave-Desert. *Ecosystem Ecology*, 1974, 55(1): 856-863.
- [43] Sala O E, Lauenroth W K. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, 1982, 53(3): 301-304.
- [44] Goldberg D, Novoplansky A. On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, 1997, 85(4): 409-418.
- [45] Knapp A K, Fay P A, Blair J M, et al. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 2002, 298(5601): 2202-2205.
- [46] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R. Dominant cold desert shrubs do not partition warm season precipitation by event size. *Oecologia*, 2003, 136(2): 252-260.
- [47] Sher A A, Goldberg D E, Novoplansky A. The effect of mean and variance in resource supply on survival of annuals from Mediterranean and desert environments. *Oecologia*, 2004, 141(2): 353-62.
- [48] Harper C W, Blair J M, Fay P A, et al. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO<sub>2</sub> flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 2005, 11(2): 322-334.
- [49] Sponseller R A. Precipitation pulses and soil CO<sub>2</sub> flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 426-436.
- [50] Thomey M L, Collins S L, Vargas R, et al. Effect of precipitation variability on net primary production production and soil respiration in a Chihuahuan Desert grassland. *Global Change Biology*, 2011, 17(4): 1505-1515.
- [51] Heisler-White J L, Knapp A K, Kelly E F. Increasing precipitation event size increases aboveground net primary productivity in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 2008, 158(1): 129-140.



- [52] Heisler-White J L, Blair J M, Kelly E F, et al. Contingent productivity responses to more extreme rainfall regimes across a grassland biome. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 2894-2904.
- [53] Williams D G, McPerson G R, Weltzin J F. Stress in wild-land plants: Implications for ecosystem structure and function//Pessarakli M. *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York, USA: Marcel Dekker Inc., 1999: 907-929.
- [54] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 480-494.
- [55] Ogle K, Reynolds J F. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: Integrating functional types, pulses, thresholds and delays. *Oecologia*, 2004, 141(2): 282-294.
- [56] Schwinning S, Sala O E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 211-220.
- [57] Cable D R. Influence of precipitation on perennial grass production in the semidesert Southwest. *Ecology*, 1975, 56(4): 981-986.
- [58] Webb W, Szarek S, Lauenroth W, et al. Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology*, 1978, 59(6): 1239-1247.
- [59] Smoliak S. Influence of climatic conditions on the production of *Stipa-Bouteloua* prairie over a 50-year period. *Journal of Range Management*, 1986, 39(3): 100-103.
- [60] Gibbens R P, Beck R F. Changes in grass basal area and forb densities over a 64-year period on grassland types of the Jornada experimental range. *Journal of Range Management*, 1988, 41(3): 186-192.
- [61] Lauenroth W K, Sala O E. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 1992, 2(4): 397-405.
- [62] Dunnett N P, Willis A J, Hunt R, et al. A 38-year study of relations between weather and vegetation dynamics in road verges near Bibury, Gloucestershire. *Journal of Ecology*, 1998, 86(4): 610-623.
- [63] O'Connor T G, Haines L M, Snyman H A. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology*, 2001, 89(5): 850-860.
- [64] Schwinning S, Sala O E, Loik M E, et al. Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 191-193.
- [65] Wiegand T, Snyman H A, Kellner K, et al. Do grasslands have a memory: Modeling phytomass production of a semiarid South African grassland. *Ecosystems*, 2004, 7(3): 243-258.
- [66] 袁文平, 周广胜. 中国东北样带三种针茅草原群落初级生产力对降水季节分配的响应. *应用生态学报*, 2005, 16(4): 605-609.
- [67] 李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. *高原气象*, 2004, 23(4): 558-567.
- [68] Snyman H A, Fouché H J. Production and water-use efficiency of semi-arid grasslands of South Africa as affected by veld conditions and rainfall. *Water SA*, 1991, 17(4): 263-268.
- [69] Oesterheld M, Loreti J, Semmartin M, et al. Inter annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(1): 137-142.
- [70] Hansen C L, Wright J R, Smith J P, et al. Use of historical yield data to forecast range herbage production. *Journal of Range Management*, 1982, 35(5): 614-616.
- [71] Yahdjian L, Sala O E. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*, 2006, 87(4): 952-962.
- [72] 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 1-8.
- [73] Milchunas D G, Lauenroth W K. Belowground primary production by carbon isotope decay and long-term root biomass dynamics. *Ecosystems*, 2001, 4(2): 139-150.
- [74] 陈佐忠, 黄德华, 张鸿芳. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下生物量与降雨量关系模型探讨//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究. 2集. 北京: 科学出版社, 1988.
- [75] Bakker M R, Augusto L, Achat D L. Fine root distribution of trees and understory in mature stands of maritime pine (*Pinus pinaster*) on dry and humid sites. *Plant and Soil*, 2006, 286(1): 37-51.
- [76] Qaderi M M, Kurepin L V, Reid D M. Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate changes: Temperature, carbon dioxide and drought. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(4): 610-721.
- [77] 王妮, 彭书时, 方精云. 中国北方天然草地的生物量分配及其对气候的响应. *干旱区研究*, 2008, 25(1): 90-97.
- [78] Wang R Z, Ripley E A, Zu Y G, et al. Demography of reproductive and biomass allocation of grassland and dune *Leymus chinensis* on the Songnen Plain, north-eastern China. *Journal of Arid Environments*, 2001, 49(3): 289-299.
- [79] Wang R Z, Gao Q, Chen Q S. Effects of climatic change on biomass and biomass allocation in *Leymus chinensis* (Poaceae) along the North-east China Transect (NECT). *Journal of Arid Environments*, 2003, 54(4): 653-665.

- [80] Hui D, Jackson R B. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: A synthesis of field data. *New Phytologist*, 2005, 169(6): 58-93.
- [81] Fiala K, Tuma I, Holub P. Ecosystem-effect of manipulated rainfall on root production and plant belowground dry mass of different grassland ecosystems. *Ecosystems*, 2009, 12(6): 906-914.
- [82] Peek M S, Leffler A J, Hipps L, et al. Root turnover and relocation in the soil profile in response to seasonal soil water variation in a natural stand of Utah juniper (*Juniperus osteosperma*). *Tree Physiology*, 2006, 26(11): 1469-1476.
- [83] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, et al. large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [84] Wang L, Niu K C, Yang Y H, et al. Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2010, 53(7): 851-857.
- [85] Santantonio D, Hermann R K. Standing crop, production and turnover of fine roots on dry, moderate and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Annals of forest science*, 1985, 42(2): 113-142.
- [86] Pietikäinen J, Vaijärvi E, Ilvesniemi H, et al. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO<sub>2</sub> across a moisture gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, 29(8): 1197-1203.
- [87] Mokany K, Raison R J, Peokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [88] Bond-Lamberty B, Wang C K, Gower S T. A global relationship between the heterotrophic and autotrophic components of soil respiration? *Global Change Biology*, 2004, 10(10): 1756-1766.
- [89] 耿元波, 董云社, 齐玉春. 草地生态系统碳循环研究进展. *地理科学进展*, 2004, 23(3): 74-81.
- [90] Shim J H, Pendall E, Morgan J A, et al. Wetting and drying cycles drive variations in the stable carbon isotope ratio of respired carbon dioxide in semi-arid grassland. *Oecologia*, 2009, 160(2): 321-333.
- [91] Wang W, Fang J Y. Soil respiration and human effects on global grasslands. *Global and Planetary Change*, 2009, 67(1): 20-28.
- [92] 董云社, 齐玉春, 刘纪远, 等. 不同降水强度 4 种草地群落土壤呼吸通量变化特征. *科学通报*, 2005, 50(5): 473-480.
- [93] Fierer N, Schimel J P. A proposed mechanism for the pulse in carbon dioxide production commonly observed following the rapid rewetting of a dry soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2003, 67(3): 798-805.
- [94] Holt J A, Hodgen M J, Lamb D. Soil respiration in the seasonally dry tropics near Townsville. North Queensland. *Australian Journal of Soil Research*, 1990, 28(5): 737-745.
- [95] Medina E, Zelwer M. Soil respiration in tropical plant communities//Golley P M, Golley F B. *Proceedings of the Second International Symposium of Tropical Ecology*. Athens, Georgia: University of Georgia Press, 1972: 245-269.
- [96] Clein J, Schimel J P. Reduction in microbial activity in birch litter due to drying and rewetting events. *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, 26(3): 403-406.
- [97] Franzluebbers A J, Stuedemann J A, Schomberg H H, et al. Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology and Biochemistry*, 2000, 32(4): 469-478.
- [98] Xu L, Baldocchi D D, Tang J. How soil moisture, rain pulses, and growth alter the response of ecosystem respiration to temperature. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, 18: GB4002.
- [99] Norton U, Mosier A R, Morgan J A, et al. Moisture pulses, trace gas emissions and soil C and N in cheat grass and native grass-dominated sagebrush-steppe in Wyoming, USA. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40(6): 1421-1431.
- [100] Casals P, Lopez-Sangil L, Carrara A, et al. Autotrophic and heterotrophic contributions to short-term soil CO<sub>2</sub> efflux following simulated summer precipitation pulses in a Mediterranean dehesa. *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, 25: GB3012.
- [101] Liu X, Wan S, Su B, et al. Responses of soil CO<sub>2</sub> efflux to water manipulation in a tallgrass prairie ecosystem. *Plant and Soil*, 2002, 240(2): 213-223.
- [102] 吴琴, 曹广民, 胡启武, 等. 矮嵩草草甸植被-土壤系统 CO<sub>2</sub> 的释放特征. *资源科学*, 2005, 27(2): 96-102.
- [103] Bouma T J, Bryla D R. On the assessment of root and soil respiration for soils of different textures: Interactions with soil moisture contents and soil CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant and Soil*, 2000, 227(1-2): 215-221.
- [104] Fierer N, Schimel J P. Effects of drying-rewetting frequency on soil carbon and nitrogen transformations. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(6): 777-787.
- [105] van Gestel M, Merckx R, Vlassak K. Microbial biomass responses to soil drying and rewetting: The fate of fast- and slow-growing microorganisms in soils from different climates. *Soil Biology and Biochemistry*, 1993, 25(1): 109-123.
- [106] Halverson L J, Jones T M, Firestone M K. Release of in-



- tracellular solutes by four soil bacteria exposed to dilution stress. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 4(5): 1630-1637.
- [107] Cable J M, Ogle K, Williams D G, et al. Soil texture drives responses of soil respiration to precipitation pulses in the Sonoran Desert: Implications for climate change. *Ecosystems*, 2008, 11(6): 961-979.
- [108] Xu Z, Zhou G, Shimizu H. Are plant growth and photosynthesis limited by predrought following rewetting in grass? *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(13): 3737-3749.
- [109] Chen S, Lin G, Huang J, et al. Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Global Change Biology*, 2009, 15(10): 2450-2461.
- [110] Luo Y, Zhou X. *Soil Respiration and the Environment*. London: Elsevier, 2006.
- [111] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, et al. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221-235.
- [112] Kurc S A, Small E E. Soil moisture variations and ecosystem scale fluxes of water and carbon in semiarid grassland and shrubland. *Water Resources Research*, 2007, 43(6): W06416.
- [113] Högborg P, Nordgren A, Buchmann N, et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411(6839): 789-792.
- [114] 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. *Oecologia*, 2004, 141(2): 194-210.
- [115] Muldavin E H, Moore D I, Collins S L, et al. Above-ground net primary production dynamics in a northern Chihuahuan Desert ecosystem. *Oecologia*, 2008, 155(1): 123-132.

## Responses of Carbon Cycling Key Processes to Precipitation Changes in Arid and Semiarid Grassland Ecosystems: A review

PENG Qin<sup>1</sup>, QI Yuchun<sup>1</sup>, DONG Yunshe<sup>1</sup>, HE Yating<sup>1</sup>, LIU Xinchao<sup>1</sup>, SUN Liangjie<sup>1</sup>, JIA Junqiang<sup>1</sup>, JIN Zhao<sup>2</sup>

(1. Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China;

2. Institute of Earth Environment, CAS, Xi'an 710075, China)

**Abstract:** Climate models predict that the amounts and the timing of precipitation will change in the future, both globally and regionally. Given the sensitivity of grassland to water availability in arid and semiarid areas, the variability of precipitation will undoubtedly influence the net primary production (NPP) and soil respiration (Rs), the two most key processes of carbon cycles in these ecosystems. And then, it can change the carbon budget of grassland. Thus, in order to better predict the function of carbon budget of grassland in future precipitation scenario, it is crucial to investigate the responses of the two key processes (NPP and Rs) to precipitation changes in arid and semiarid grassland ecosystems. This paper reviews research progress at home and abroad on how NPP and Rs respond to precipitation changes, points out the areas for improvement and discusses about the topics where more focus is needed in the future: (1) Study of the effects of precipitations intensity, frequency and interval on the responses of NPP, especially below ground NPP; (2) By better categorizing the components of soil respiration and studying the temporal and spatial variability of NPP and Rs, further explore the mechanism of their responses to the changing precipitation regimes; (3) Long term in-situ field research on the "lagged effects" of the responses of NPP and Rs to climate change.

**Key words:** precipitation changes; grassland; net primary production; soil respiration; heterotrophic respiration; autotrophic respiration

本文引用格式:

彭琴, 齐玉春, 董云社, 等. 干旱半干旱地区草地碳循环关键过程对降雨变化的响应. 地理科学进展, 2012, 31(11): 1510-1518.