

DOI: 10.5846/stxb201506211251

邹慧, 高光耀, 傅伯杰. 干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展. 生态学报, 2016, 36(11): - .

Zou H, Gao G Y, Fu B J. The relationship between grassland ecosystem and soil water in arid and semi-arid areas: A review. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(11): - .

干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展

邹慧, 高光耀*, 傅伯杰

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

摘要: 研究干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系和相互作用机理对于揭示草地生态系统稳定性及其水土关键要素的变化过程具有重要意义。从不同界面、不同尺度综述了草地生态系统对土壤水分的影响及草地生态系统的响应与适应机制, 总结了草地生态系统与土壤水分关系模型研究的相关进展, 并分析了气候变化对草地生态系统和土壤水分关系的影响。草地生态系统通过影响水文过程和生态过程来影响土壤水分, 土壤水分在植物生长发育、形态、生理生态过程、种间关系、群落组成和结构以及草地生态系统功能等方面对草地生态系统产生影响; 充分揭示草地生态系统-土壤水分相互作用机理是模型研究的关键; 气候变化对草地生态系统植物与土壤水分关系具有重要影响。今后应加强以下研究: 1) 开展草地不同优势种和植物功能型与土壤水分关系的研究, 找出能反映植物对土壤水分响应的性状指标, 阈值响应点及适应机制; 2) 注重对不同时间和空间尺度上的转换和比较; 3) 加强个体、群体和生态系统尺度草地植物生长模型的研究及其与土壤-植被-大气水分传输模型的耦合; 4) 加强草地生态系统与土壤水分关系对气候变化响应的研究。

关键词: 草地生态系统; 土壤水分; 相互作用; 模型模拟; 干旱半干旱区

The relationship between grassland ecosystem and soil water in arid and semi-arid areas: A review

ZOU Hui, GAO Guangyao*, FU Bojie

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

Abstract: In arid and semi-arid areas, the interactions and relationships between grassland ecosystem and soil water are important for revealing the role of grasslands in regulating water balance and for predicting future grasslands in line with climate change and other important scientific issues. We reviewed the effects of grasslands on soil moisture, as well as the responses and adaptation mechanisms of grasslands to soil moisture, from different interfaces and on different scales. Further, we analyzed the modeling methods used to simulate the relationships between grasslands and soil moisture. The effects of climate change on the relationships between grasslands and soil moisture were also summarized, since this is currently a topic of high interest. The grasslands affect soil moisture by influencing both hydrological and ecological processes. Various vegetation factors influenced soil moisture on different spatial scales and different interfaces. Soil moisture directly affects individual plant morphology characteristics, especially the leaf, stomata, and roots, leading to changes in plant physiological and ecological processes such as photosynthesis, transpiration, and soil water absorption. Furthermore, soil moisture also changes the interspecific relationships between grass species, as well as the grassland community composition and structure, which ultimately affects the functions of the grassland ecosystem. The complexity of plant water transport in the soil-plant-atmosphere continuum (SPAC) system increases the difficulty of modeling research. A full

基金项目: 国家自然科学基金项目(41390462, 41471094)

收稿日期: 2015-06-21; 修订日期: 2015-10-30

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

understanding of the mechanisms involved in the interaction between vegetation and soil water is key to solving the problem. Revealing the responses of relationships between plants and soil water to climate change is conducive for the accurate prediction of the impact of climate change on grassland ecosystems in arid and semiarid regions. Based on the analysis of the present research, studies on the interactions between grasslands and soil water have mainly focused on the analysis of a one-way effect, and there are deficiencies in the coupling effects and feedback between grasslands and soil water. Finally, the following further studies are proposed: 1) investigating the relationship between soil water and the dominant species and plant functional types of the grasslands, especially the mechanisms of the interactions, the threshold response, and adaptation mechanisms of different species, and the plant traits indicators that can reflect the plant responses to soil moisture; 2) investigating the conversion and comparison of different temporal and spatial scales, and the study of grassland-soil water relationships on community, landscape, ecosystem, regional, and global scales; 3) investigating plant models on individual, community, and ecosystem scales, and their coupling with water transfer models among soil-vegetation-atmosphere systems for good prediction of future changes and plant distributions of grassland, and better modeling of soil moisture; and 4) investigating the effects of climate change on the relationships and feedback between grassland and soil water, especially the plant physiological and ecology characteristics related to soil moisture.

Key Words: grassland ecosystem; soil moisture; interactions; model simulation; arid and semi-arid areas

草地生态系统是干旱、半干旱地区的主要生态系统类型,具有对气候变化敏感、生产力年际波动大的特点,对区域生态系统的稳定起着关键作用。水分作为干旱、半干旱地区生态系统的主要限制因素,是控制生态系统结构的关键因素,其中土壤水是干旱半干旱草地生态系统植物水分的主要来源,是养分循环和流动的载体,在土壤-植被-大气系统物质与能量转化中起着核心和纽带的重要作用^[1]。土壤水分作为陆地水循环和水量平衡的一个重要组成部分,与草地生态系统之间存在相互影响的关系,综合反映了生态系统的水文过程和生态过程,研究干旱、半干旱地区草地与土壤水分的关系及其相互作用机理,对于揭示草地生态系统稳定性及其水土关键要素的变化过程具有重要意义,且有助于预测气候变化对草地生态系统的影响^[2]。

草地生态系统与土壤水分相互作用是一个多界面过程,包括植-气界面、土-根界面、土-气界面,主要表现为草地通过冠层、根系在降雨截留、入渗和土壤水分再分布、蒸散发等方面影响水量平衡来对土壤水分产生影响^[3]。同时,土壤水分作为干旱区植物生长最重要的条件,对草地植物个体的生长和生存,植物群落的分布、组成和结构,生态系统功能产生直接影响。本文在总结国内外已有研究的基础上,综述了干旱半干旱地区草地在不同界面对土壤水分的作用机理,以及草地在不同尺度对土壤水分的响应与适应机制,总结了草地生态系统与土壤水分关系模型研究的相关进展,并针对气候变化条件下生态系统响应等热点问题,分析了气候变化对土壤水分和草地生态系统关系的影响。

1 草地生态系统对土壤水分的影响

植被通过水分利用和消耗来影响土壤水分,在干旱半干旱地区,植被对土壤水分的影响一直是研究的热点。对于草地生态系统,研究较多的有草地植被覆盖度,草地类型,斑块结构,草地恢复和退化演替,草地不同封育年限等对土壤水分的影响^[4-5]。王根绪等^[6]研究了高寒草地对土壤水分的影响,结果表明草地的水源涵养功能明显,植被覆盖度与土壤水分之间具有显著的相关关系。斑块状格局是干旱半干旱草地最常见的景观类型,主要由裸地斑块,一年生草本斑块和多年生草本斑块以及稀疏的单株灌木组成^[7]。受草地群落结构及与冠层距离远近的影响,草地土壤水分在水平和垂直方向上,表现出明显的空间异质性^[8]。彭海英等^[9]分析了内蒙古典型草原区草地斑块和小叶锦鸡儿灌丛冠层降雨再分配、地表径流、土壤含水量的特点,研究表明裸地斑块是整个系统径流的“源”,而植被斑块是整个系统径流的“汇”,灌丛斑块较草地斑块能捕获更多水分。Pueyo 等^[10]研究了西班牙半干旱草地植物空间分布、组成结构对水分入渗能力,径流的影响,结果表明裸地斑

块土壤毛管水吸附能力和植被聚集体间呈负相关关系。

草地生态系统植被在恢复和退化演替过程中对土壤水分具有重要影响,且演替过程中物种之间存在对不同土层土壤水分利用的竞争关系,干扰和演替是导致草地异质性形成的一个重要因素^[11]。刘芳^[12]在内蒙古高原中部典型草原带的研究表明土壤贮水量、群落蒸散量以及耗水量随草地群落的退化而不断降低,可以作为衡量草地群落退化程度的指标。演替阶段不同,草地植物群落水分利用策略不同。李冬梅^[13]在黄土丘陵区的研究表明,植被在演替初期主要依靠相对充足的土壤水分累积生物量,其相关性较大;到演替后期土壤水分明显减少,植被利用土壤水分深度逐渐加深,植被对环境适应性更强,群落趋于稳定。放牧和封育是草地最主要的利用方式,在轻度放牧情况下,通常由于水分条件的改善而发生草甸化过程;而在重度放牧情况下,由于草地土壤持水能力下降而趋于荒漠化。

土壤水分是将气候、土壤和植被对水文过程的影响与水文过程对植被格局的动态影响综合起来的关键因子,它不仅反映了截留、径流、入渗、蒸发、渗漏、补给等多界面上的水文过程以及土壤水文性质,也反映了植物的水分利用状况、大气-植被-土壤相互作用模式等生态过程。界面不同,影响土壤水分的主要植被因素不同。

在植-气界面,草地冠层的形态和结构特征影响着冠层持水量和冠层导度,它们与微气象条件一起影响降雨分配,从而影响降雨对土壤水分的补给。有关草地冠层截留的植被性状的研究主要集中在叶面积指数、植物种类、冠层结构、地上生物量、凋落物等。Domingo 等^[14]研究了三种干旱区代表性植物的降雨截留特征,与灌木相比,草地单位冠层投影面积截留量较高,穿透雨速率和冠层排水速率较低,这可能是由于草地单位空间上生物量密度较大。余开亮等^[15]研究表明草本植物种类不同,叶单位面积吸附水量不同。在冠层截留和叶片水分吸收特性上,研究多集中在叶和茎的持水能力与叶面积、最大叶宽、叶长、茎表面积等形态指标的关系上,指标的普适性有待加强^[16]。Wang 等^[17]进一步分析了植物叶片粗糙度、表面自由能及粘附作用与叶片吸水能力的关系。

在土-根界面,植物所需的大部分水分是通过根系吸收土壤水分得到的,同时以分解根系的方式向土壤输送有机物^[18]。Volpe 等^[19]认为根系决定了植物系统土壤水分再分配和碳吸收。根系水力再分配作用(Hydraulic Redistribution)对生态系统水量平衡的影响逐渐受到重视,一般可分为根系吸水滞后冠层蒸腾效应、水力提升作用和干旱时的水分补偿作用^[20]。Burgess 等^[21]用根系液流观测法研究了茎枝和侧根对土壤水分再分布的影响。根系还是影响土壤大孔隙的数量、形态特征以及土壤优先流的一个重要因素^[22]。同时,草地根系、枯枝落叶层和生物结皮等构成的疏水性有机物会产生土壤斥水性。Mao 等^[23]认为根系对土壤斥水性的影响大于蜡质叶片。土壤斥水性会降低土壤入渗率及土壤贮水量,促进地表径流,并最终降低系统生产力^[24]。

在土-气界面,植被通过水分消耗和能量平衡来影响蒸散耗水量。研究表明,受可利用能量、冠层粗糙度、生理反应所需时间、土壤持水能力以及根系吸水深度的影响,典型热带草原一年生草本植物和木本植物表面显热和潜热交换存在明显差异^[25]。蒸腾作用作为一个植物生理过程,受许多植物因素如叶片结构和气孔特性的调节,研究干旱半干旱地区草地蒸散量对于研究水分胁迫条件下的蒸散发,以及土壤水动力学、植物耗水以及生态系统结构和过程之间的机制有重要意义。在草地蒸散量与土壤水分关系的研究上,张耀生等^[26]研究表明在祁连山北坡草地,与植被盖度不到 15%的荒漠草原相比,平均盖度 95%的草甸草原蒸散量与 0—20cm 土层土壤含水量的相关程度较高。Baldocchi 等^[25]、Kurc 等^[27]研究了半干旱地区草地和灌木地蒸散量的变化,结果表明植被蒸腾随土壤水分减少而减少,草地潜热通量高于灌木地;土壤蒸发速率和日蒸散量与表层土壤含水量呈显著相关,而与深层土壤含水量和根系分布层土壤平均含水量相关性较差。

2 土壤水分对草地生态系统的影响

受降水和植被耗水的影响,土壤水分表现出明显的季节变化,一般可分为缓慢消耗期、大量损耗期、相对稳定期和恢复期,同时受立地条件的影响,土壤水分在水平和垂直方向上均表现出明显的空间变异性,在垂直

方向上,表层土壤水分对降水有一定响应,深层土壤对降水的响应微弱。土壤水分对草地的影响按研究尺度可分为个体尺度,群体尺度,生态系统尺度,不同尺度上研究对象和侧重点不同。个体尺度侧重局部各个生理过程的整体反映,同时还可以用来进行个体间的差异比较;群落尺度侧重群落间不同物种的竞争及互利作用,群落组成和结构及空间分布格局的变化;而生态系统尺度则侧重于土壤水分对结构、过程以及功能的影响。

2.1 个体尺度

在个体尺度上,研究主要集中在土壤水分对植物的吸水、蒸腾、光合等生理过程的影响,土壤水分对植物个体的生长发育,特别是种子萌发、非木质化组织(如叶片、根和茎)和生物量的影响,以及土壤水分对植物个体水分利用效率的影响上。土壤水分对种子萌发的影响决定了物种在干旱条件下存活几率。余群等^[28],Fay等^[29]开展了不同土壤水分含量对草地种子萌发,幼苗生长及最终生物量影响的研究,植株生长和最终的生物量对土壤水分的响应比种子萌发更明显。土壤水分与植物的生长发育有密切关系,植物可以通过调节自身生理和形态特征以适应土壤水分的变化^[30]。植物首先通过根系吸收土壤水分,然后水分通过叶片气孔向大气蒸腾水汽,形成土壤-植被-大气系统水分传输过程,当根系吸水满足不了蒸腾失水的需求时,气孔开度减小或关闭。大部分中生和旱生植物都可以通过关闭气孔来适应午间叶片过度蒸腾或低水势的土壤环境,在干旱期,土壤水分为植物茎流速率的决定因素^[31]。叶片是植物进行光合和蒸腾的重要代谢器官,研究表明叶片性状比其他植物性状更具有指示作用,常用的指标有叶片含水量、总叶面积、比叶面积、叶的质地等^[32]。叶水势是植物根系吸收水分及水分从植物体向外扩散的关键因素,随着土壤水势降低,根系的吸水速率下降,叶片水势的也会随之降低,研究表明植物叶片渗透势与根系分布深度呈极显著负相关,而叶片渗透势与含水量呈显著正相关^[33]。根系是植物水分和营养物质吸收的主要器官,受土壤水分和质地的影响,植物根系生物量垂直分布与其对应的土壤含水量有明显相反的关系,水分亏缺会刺激根系向土壤深层生长,根长增加,根冠比增大,复水后存在补偿作用^[34-35]。在草本植被的不同演替阶段土壤含水量均是影响其细根垂直分布的关键因素^[36]。

光合作用是植物生长和产量形成的生理基础,蒸腾作用是伴随光合作用过程的植物体水分散失的过程,当土壤水分不足时,气孔为蒸腾作用和光合作用的主要影响因素^[37]。李林芝等^[38]研究了呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性,干旱胁迫降低了呼伦贝尔草甸草原植被的光合生产能力,从而可能导致草地生产力大幅下降。Xu等^[39]研究了内蒙古锡林浩特欧亚草原两种草本植物光合性能对土壤水分梯度的响应,结果表明光合生理参数对土壤水分存在阈值响应点,种类不同,响应点不同。张淑勇等^[40]提出分析植物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率等生理参数对土壤水分的响应规律,建立基于光合生理参数的土壤水分有效性及生产力分级。水分利用效率(WUE)指植被光合作用生产的干物质与蒸散作用所消耗的水分之比,它反映了植被光合生产过程与耗水特性之间的关系,以及植物适应和忍耐干旱的能力。植物种类不同,如不同植物光合型(C3、C4、CAM),水分利用效率不同。

2.2 群落尺度

在群落尺度上,研究主要包括群落结构、群落物种多样性、群落演替和稳定性,它们对于草地生态系统的结构、功能与组成具有重要意义。在干旱半干旱地区,土壤水分与草地群落分布格局、各物种种间关系、及主要优势种在干旱下维持群落的作用均有密切联系,是限制群落生产力和物种多样性的重要因子。随着土壤水分的变化,草地群落结构发生变化,演替趋势明显。张志南等^[41]研究表明黄土高原半干旱区天然草地群落地上生物量、凋落物质量与土壤含水量呈显著正相关,物种多样性和物种丰富度均随着土壤含水量的增加而增加,植物功能群受土壤水分的影响,表现为禾本科和豆科随着土壤含水量的增加而增加,而杂类草相反。大部分干旱半干旱区地形地貌复杂,不同立地土壤水分条件差异明显。Moeslund等^[42]分析了地形湿度指数对欧洲258个半自然草地植物多样性的影响,结果表明地形对植物多样性的影响显著,特别是受土壤湿度的影响。不同物种在空间格局上的分布的反映了各个物种之间的交互作用,在群落结构功能研究中占很重要的地位,赵成章等^[43]研究了石羊河高寒草地甘肃臭草单一优势种群斑块发育过程中的种群小尺度点格局和土壤水分

特征,结果表明在斑块形成、扩散、稳定阶段,表现出不同的对应关系,植物种群对土壤水分响应的异质性是其格局形成和演变的环境基础。

土壤水分的垂直分布影响植被对水分的利用,使得各物种形成不同的生态位适应性,如种间水分共享或种间水分竞争。Young 等^[44]分析了入侵植物黄矢车菊(*Centaurea solstitialis*)和 2 种多年生草本植物根系分布和土壤水分之间的关系,在湿润年(年降水量 594mm)黄矢车菊根系分布与一年生禾草相似,根系分布在浅层,而在干旱年(年降水量 242mm)则与深根系多年生草本相似,黄矢车菊对草地生态系统的影响主要在水平根系生长期,且主要取决于土壤水分。Ferrante 等^[45]研究了阿根廷巴塔哥尼亚(*Patagonia*)南部半干旱草原植物水分利用策略,与草本相比,小灌木的根系既能深扎,也能侧向生长。当前干旱半干旱草原生态系统正在发生的灌木入侵引起了学者的关注,一般认为这是草灌竞争关系发生变化而引起的^[46]。Kidron^[47]研究了美国奇瓦瓦沙漠(*Chihuahuan Desert*)灌草结合与土壤水分之间的关系,结果表明,灌草结合以及灌木下的土壤含水量较高,这与当前普遍认为的它们之间的强竞争性相矛盾,甚至表现为互利的关系;同时,土壤含水量与不同研究地点的强相关性说明草地变少的原因可能是夏季土壤水分不足引起的。

2.3 生态系统尺度

在生态系统尺度上,土壤水分变化改变草地生态系统的结构和过程进而影响生态系统服务功能^[48]。根据草原生态系统的特点,反映生态系统属性的指标主要有生物多样性、净初级生产力(NPP)、生态系统净气体交换(NEE)、土壤呼吸等,其中,净初级生产力(NPP)是草地生态系统能量和物质流动的基础,对于准确评估草地生态系统功能具有重要意义。土壤水分有效性调节着草地生产力水平并对植物多样性和生产力关系产生显著影响^[49]。一般来说,在干旱半干旱地区,随着土壤旱化,土壤退化,甚至形成土壤干层的现象,草地植被覆盖度降低和初级生产力降低,生物多样性减少,草地出现退化。当前估算草地生产力主要是采用遥感技术,张丹等^[50]提出了一种改进土壤水分生态动力学模型思路,根据土壤含水量和生物量的关系,建立稳定的,较少依赖于非遥感数据的模型。Manusch 等^[51]使用 LPJ-GUESS 模型比较了瑞士干旱区 98 个站点年净初级生产力和碳吸收的差异,土壤有机碳的空间异质性与受地形因子影响的土壤含水量有一定的关系,这可能是由于土壤水分引起了物种组成,根系生物量和结构的变化,从而使得有机碳的吸收和固定量发生变化。通常,将总初级生产力与蒸腾或者蒸散的比值称为水分利用率(WUE),即为生态系统尺度上的 WUE_{eco} ,是深入理解生态系统碳-水耦合关系的重要指标。Flanagan 等^[52]采用碳氧稳定同位素法和涡度相关法,计算了加拿大北部草原叶片尺度和生态系统尺度水分利用效率,结果表明叶片尺度计算出来的水分利用效率比生态系统尺度高 2—3 倍,可能是没有考虑根呼吸产生的碳损失和土壤蒸发产生的水分损失。

3 草地生态系统与土壤水分关系模型研究

植被和土壤水分相互作用的复杂性和不确定性,一直是陆面模型研究中的重点和难点。土壤水分是综合气候、土壤以及植被对水分平衡的响应和水分对植被动态影响的关键变量,对土壤水分动态在不同时空尺度上的模拟和预测对生态过程和水文过程研究至关重要^[53]。土壤水分动态的模拟方法主要分为确定性方法和随机性方法。确定性方法是把土壤水分变化作为确定性过程,主要包括概念性模型(水量平衡模型)和机理性模型(水分传输模型)。确定型模型以水量平衡方程和 SPAC 系统为基础,常见的模型有 WAVES、LEACHM、HYDRUS、RZWQM、SWAP 等。随机性模型从降水随机模式在土壤-植被-大气非线性系统中的传播出发,通过降水随机性产生不同的土壤水分变异模型,并分析这些模式如何影响生态系统结构和功能^[54-55]。

植物水分关系是土壤-植物-大气连续体(SPAC)理论的重要研究内容,由于植物本身的水分吸收运输以及蒸腾等具体过程还尚未明确,如植物遭受干旱的主要部位是根,而最早反应的部位是叶片气孔,加之复杂形态学生理学响应以及多样性的植物种类,SPAC 中植物水分传输这一环节的不确定性和复杂性最大^[56],因此学者开展了有针对性的研究,如根土水文学模型 R-SMWS,气孔导度模型 Jarvis、BWB-Leuning-Yin 等。冯金朝等^[57]从植物生长与水分平衡的关系入手,初步建立了沙地植被参数化和 SPAC 水分传输综合模型,模拟了植

被结构影响冠层能量平衡过程,探讨了植物状态参数、生理参数与蒸发蒸腾的相互关系。在 SPAC 系统水量平衡过程中,植被与土壤水分相互作用涉及降水、蒸发和径流等水文过程以及根系吸水、蒸腾等生态过程,需要对土壤、植被和大气中水量平衡各个环节的物理特征和生理生态过程进行详细的研究。余冬立^[58], Xia^[59] 分别采用 SWAP 模型、SWCCV 模型,进行了黄土高原典型植被覆盖下 SPAC 系统水量平衡模拟,为土壤水分植被承载力研究提供参考。遥感和地理信息空间技术的发展也为土壤水分数值模拟带来了新的发展, Sánchez 等^[60] 采用水量平衡法结合植被参数对半干旱区样地尺度土壤水分进行了估算。随着陆面过程模型的发展,SPAC 水分传输模型逐渐向 SVAT 模型发展,常见的有 Coup-Model、SHAW、RHESSys 等^[61]。

在植物生长模型和植物生理生态模型方面,植物与土壤水分关系也一直是研究的热点,如光合-蒸腾、叶面积指数、生物量对水分胁迫的响应等。在干旱半干旱草地生态系统,Choler 等^[62] 采用耦合了植被覆盖度和土壤水分的非线性水文生态模型对半干旱草地叶片动态变化进行了模拟。Manzoni 等^[63] 通过优化气孔导度模型模拟了土壤水分动态变化条件下碳吸收量。Pueyo 等^[64] 利用植被空间格局时空异质性与土壤水分之间的关系,模拟了草地植被扩散和空间组织过程。

建立土壤水分动态-植被生长的耦合模型对于理解草地生态系统与土壤水分相互作用机制具有十分重要的作用。最常用的模型建立方法就是将植物生长模型与 SVAT 模型耦合发展生态最优性模型等^[65]。如基于植物生长的最优性原则所建立的随机土壤水动力模型^[66]、以植被生产最大化为最优性假设所建立的光合作用、土壤-植被-大气连续体、水量平衡相耦合的生态最优性模型^[67]、以植被维持根系需水成本最低为最优性假设所建立的土壤水分与根系动态的耦合模型^[68] 等。在耦合模型的建立过程中,对于水分受限的干旱半干旱区,最大化水资源利用和最小化水胁迫往往是植被-水文耦合模型构建的重要原则^[69]。

4 气候变化对草地生态系统与土壤水分关系的影响

在未来全球气候变化背景下,对于全球气候变暖,CO₂ 浓度升高,降雨类型改变达成了普遍的共识,气候变化是目前全球最为关注的环境问题之一,显著影响着水分平衡以及植被的生产力。

气候变化会改变降雨类型,一般表现为降雨频率和总量减少,而单次降雨量增加,干旱持续时间延长,以及极端降雨事件发生概率增加。土壤水分和平均年降水量是影响草地生产力变化的决定因素,降水总量和降水格局的变化会对草原生态系统产生显著影响。在极端降水与极端干旱交替作用下,土壤表层水分波动增大,极端降水事件使得水分能够向土壤更深层次渗透,有效地降低蒸发损失,延长土壤有效水的供给时间^[70],但同时也会增大径流损失的风险;而极端干旱事件主要导致土壤水分亏缺,植物水分胁迫,地上净初级生产力下降,从而加剧了土地退化的风险。此外,气候变化的其他因素,如受温度升高影响的蒸散作用将进一步增加水分胁迫的作用^[71]。Brilli 等^[72] 研究了叶片尺度和生态系统尺度草地二氧化碳和水气交换量对土壤水分动态变化的响应,结果表明无论是室内水分调亏试验还是野外,二氧化碳和水气交换量对干旱的响应均不敏感,仅在室内当极端干旱且持续一段时间才会受到影响,说明目前气候变化引起的干旱对生态系统二氧化碳和水气交换尚未产生实质影响。在草地生态系统,降水的有效性不仅与降雨格局、土壤持水能力有关,植被对土壤水分的响应也是降雨类型改变对草地生态系统重要的作用机制之一。植物种类不同,对变化的响应不同,当将来气候变化发生时,不同的反应机制可能会带来不同的物种竞争结果和水分利用方式。Albert 等^[73] 研究了不同类型植被叶片光合特性、C、N 含量,以及植被盖度和生物量随土壤水分的变化,结果表明,干旱时草本会提高光合能力,而灌木则会降低气孔导度,维持地上生物量。

CO₂ 浓度升高是气候变化影响植物与土壤水分关系的另一个重要方面,主要表现在使得植物光合速率变化,呼吸作用受抑制,气孔导度减小,土壤水分和叶水势提高,水分利用效率增加,植物体内 C/N 平衡、生长调节物质的改变等。群落内植物间对资源原有的竞争关系也会受到影响,不同光合途径(C3、C4 及 CAM)及不同植被类型的植物随 CO₂ 浓度发生的上述指标的变化在长期反应与短期反应方面具有很大差异^[74]。Lecain 等^[75] 研究了 CO₂ 浓度升高对 C3 和 C4 草本植物光合作用的影响,结果表明植物与土壤水分关系对 CO₂ 浓度

升高的响应不同可能是导致光合作用响应不同的原因。Nelson 等^[76]采用开顶式气室法研究了 CO₂ 浓度提高条件下,美国半干旱区短禾草(*shortgrass*)和土壤水分之间的关系,结果表明 CO₂ 浓度升高不仅提高了水分利用效率,而且还促进了水分下渗以及深层土壤水分储存,更有利于深根系植物的生长。

5 问题与展望

对于干旱半干旱地区草地生态系统,土壤水是一种非常重要的水资源,它将气候、土壤和植被对水文过程的影响与水文过程对植被格局的动态影响综合起来,它不仅反映了截留、径流、入渗、蒸发、渗漏、补给等多界面上的水文过程以及土壤水文性质,也反映了植物的水分利用状况、大气-植被-土壤相互作用模式等生态过程。土壤水分与草地生态系统之间存在复杂的相互作用关系,是陆面模型研究中的难点。本文从不同界面,不同尺度分析了草地生态系统与土壤水分相互关系,研究工作取得了一定的进展,但由于生态系统本身的复杂性,应着重加强以下几个方面的研究:

(1) 不同优势种和植物功能型与土壤水分关系的研究。

以往的研究大多从同质性生境中单个或两个物种角度去分析土壤水分对植物性状的影响,没有考虑多物种的共存机制,包括物种的不同适应策略,以及种内和种间的竞争关系,关于植物-土壤水分相互作用机制对物种组成、植物群落空间结构和动态变化影响的研究相对较少,而自然草地具有较高的物种多样性。因此,有必要在多物种混合的自然草地群落中,开展不同优势种和植物功能型与土壤水分关系的研究,建立全面的植物功能性状与土壤水分之间的联系,找出能反映植物对土壤水分响应的性状指标,阈值响应点及适应机制。

(2) 不同时间和空间尺度上研究的转换和比较。

研究尺度不同,研究对象和结果存在很大的差异。在空间上,个体尺度侧重局部各个生理过程的整体反映,同时还可以用来进行个体间的差异比较;群落尺度侧重群落间不同物种的竞争及互利作用,群落组成和结构及空间分布格局的变化;而生态系统尺度则侧重于结构、过程以及功能的影响。土壤水分作用于叶片性状,从而改变不同物种生长状态,进而引起种间关系、群落物种组成,乃至生态系统能量流动和物质循环的变化。从个体水平的研究过渡到群落水平和生态系统水平,应注重建立不同研究尺度之间的联系,以实现不同时间和空间尺度上的转换和比较。

(3) 个体、群体和生态系统尺度草地植物生长模型及其与土壤-植被-大气水分传输模型的耦合。

建立土壤水分动态-植被生长的耦合模型对于理解草地生态系统与土壤水分相互作用机制具有十分重要的作用,将植物生长模型与 SVAT 模型耦合发展生态最优性模型具有广阔的应用前景。在不同的时空尺度,植物对土壤水分受限的响应不同,应加强个体、群体和生态系统尺度草地植物生长模型的研究及其与土壤-植被-大气水分传输模型的耦合,以实现对未来植被类型和分布变化的预测,更好的模拟土壤水分的变化。

(4) 气候变化影响下草地生态系统与土壤水分的响应关系。

气候变化引起的干旱半干旱地区土地退化是全球正在面对的难题,了解气候变化如何影响水资源可利用量和植被覆盖度是解决这一问题的关键。气候变化引起大气降水和土壤水分改变,进而影响与植被生长相关的其它过程,如凋落物的分解,养分循环,以及植被的更新与生存、群落演替的速度和方向、初级生产力等。在水分受限的干旱半干旱地区,土壤水分和植被存在强烈的相互作用关系,以往的研究主要集中在气候变化对水分或植被单方面的影响上,而关于气候变化对植被及土壤水分的耦合关系的研究较少,两者之间相互作用关系的研究需要加强。

参考文献 (References):

- [1] 于贵瑞,王秋凤,于振良. 陆地生态系统水-碳耦合循环与过程管理研究. 地球科学进展, 2004, 19(5): 831-839.
- [2] 李小雁. 干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制. 中国科学: 地球科学, 2011, 41(12): 1721-1730.
- [3] 刘昌明,孙睿. 水循环的生态学方面: 土壤-植被-大气系统水分能量平衡研究进展. 水科学进展, 1999, 10(3): 251-259.
- [4] 易湘生,李国胜,尹衍雨,王炳亮. 黄河源区草地退化对土壤持水性影响的初步研究. 自然资源学报, 2012, 27(10): 1708-1719.

- [5] 万素梅, 贾志宽, 韩清芳, 杨宝平. 黄土高原半湿润区苜蓿草地土壤干层形成及水分恢复. 生态学报, 2008, 28(3): 1045-1051.
- [6] 王根绪, 沈永平, 钱鞠, 王军德. 高寒草地植被覆盖变化对土壤水分循环影响研究. 冰川冻土, 2003, 25(6): 653-659.
- [7] 傅伯杰. 地理学综合研究的途径与方法: 格局与过程耦合. 地理学报, 2014, 69(8): 1052-1059.
- [8] Asbjornsen H, Goldsmith G R, Alvarado-Barrientos M S, Rebel K, Van Osch F P, Rietkerk M, Chen J Q, Gotsch S, Tobón C, Geissert D R, Gómez-Tagle A, Vache K, Dawson T E. Ecohydrological advances and applications in plant-water relations research: a review. *Journal of Plant Ecology*, 2011, 4(1/2): 3-22.
- [9] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 内蒙古典型草原小叶锦鸡儿灌丛化对水分再分配和利用的影响. 生态学报, 2014, 34(9): 2256-2265.
- [10] Pueyo Y, Moret-Fernández D, Saiz H, Bueno C G, Alados C L. Relationships between plant spatial patterns, water infiltration capacity, and plant community composition in semi-arid Mediterranean ecosystems along stress gradients. *Ecosystems*, 2013, 16(3): 452-466.
- [11] Alados C L, ElAich A, Papanastasis V P, Ozbek H, Navarro T, Freitas H, Vrahnakis M, Larrosi D, Cabezudo B. Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling*, 2004, 180(4): 523-535.
- [12] 刘芳. 典型草原带不同类型植物群落蒸散量与 CO₂ 吸收量的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2004.
- [13] 李冬梅, 焦峰, 雷波, 张哲. 黄土丘陵区不同草本群落生物量与土壤水分的特征分析. 中国水土保持科学, 2014, 12(1): 33-37.
- [14] Domingo F, Sánchez G, Moro M J, Brenner A J, Puigdefábregas J. Measurement and modelling of rainfall interception by three semi-arid canopies. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91(3/4): 275-292.
- [15] 余开亮, 陈宁, 余四胜, 王刚. 物种组成对高寒草甸植被冠层降雨截留容量的影响. 生态学报, 2011, 31(19): 5771-5779.
- [16] Wohlfahrt G, Bianchi K, Cernusca A. Leaf and stem maximum water storage capacity of herbaceous plants in a mountain meadow. *Journal of Hydrology*, 2006, 319(1/4): 383-390.
- [17] Wang H X, Shi H, Li Y Y, Wang Y H. The effects of leaf roughness, surface free energy and work of adhesion on leaf water drop adhesion. *PLoS One*, 2014, 9(9): e107062.
- [18] 吴健. 草地早熟禾根系生长过程及吸水动态研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [19] Volpe V, Marani M, Albertson J D, Katul G. Root controls on water redistribution and carbon uptake in the soil - plant system under current and future climate. *Advances in Water Resources*, 2013, 60: 110-120.
- [20] Javaux M, Schröder T, Vanderborght J, Vereecken H. Use of a three-dimensional detailed modeling approach for predicting root water uptake. *Vadose Zone Journal*, 2008, 7(3): 1079-1088.
- [21] Burgess S S O, Bleby T M. Redistribution of soil water by lateral roots mediated by stem tissues. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(12): 3283-3291.
- [22] 田香姣, 程金花, 杜士才, 李乾坤, 张欣, 魏虎伟. 重庆四面山草地土壤大孔隙的数量和形态特征研究. 水土保持学报, 2014, 28(2): 292-296.
- [23] Mao J F, Nierop K G J, Damsté J S S, Dekker S C. Roots induce stronger soil water repellency than leaf waxes. *Geoderma*, 2014, 232-234: 328-340.
- [24] Chau H W, Biswas A, Vujanovic V, Si B C. Relationship between the severity, persistence of soil water repellency and the critical soil water content in water repellent soils. *Geoderma*, 2014, 221-222: 113-120.
- [25] Baldocchi D D, Xu L K, Kiang N. How plant functional-type, weather, seasonal drought, and soil physical properties alter water and energy fluxes of an oak - grass savanna and an annual grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004 123(1/2): 13-39.
- [26] 张耀生, 黄德青, 赵新全, 赵双喜. 祁连山北坡草地潜在蒸散量研究. 安徽农业科学, 2008, 36(20): 8403-8405, 8435-8435.
- [27] Kure S A, Small E E. Dynamics of evapotranspiration in semiarid grassland and shrubland ecosystems during the summer monsoon season, central New Mexico. *Water Resources Research*, 2004, 40(9): W09305.
- [28] 余群, 张寒丽, 柴琦, 李章杰, 唐世杰. 不同土壤含水量对草地早熟禾出苗及根系的影响. 草业科学, 2013, 30(9): 1338-1343.
- [29] Fay P A, Schultz M J. Germination, survival, and growth of grass and forb seedlings: effects of soil moisture variability. *Acta Oecologica*, 2009, 35(5): 679-684.
- [30] 于晓娜, 赵杰, 祁瑜, 黄永梅, 龚吉蕊. 羊草和紫花苜蓿生长特征及光合特性对不同土壤水分的响应. 生态学报, 2014, 34(21): 6067-6075.
- [31] 李思静, 查天山, 秦树高, 钱多, 贾昕. 油蒿(*Artemisia ordosica*) 茎流动态及其环境控制因子. 生态学杂志, 2014, 33(1): 112-118.
- [32] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [33] 刘美珍, 蒋高明, 李永庚, 牛书丽, 高雷鸣. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征. 生态学报, 2004, 24(7): 1465-1471.
- [34] February E C, Higgins S I. The distribution of tree and grass roots in savannas in relation to soil nitrogen and water. *South African Journal of Botany*, 2010, 76(3): 517-523.

- [35] 牛海, 李和平, 赵萌莉, 韩雄, 董晓红. 毛乌素沙地不同水分梯度根系垂直分布与土壤水分关系的研究. 干旱区资源与环境, 2008, 22(2): 157-163.
- [36] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同演替阶段草地植被细根垂直分布特征与土壤环境的关系. 生态学报, 2006, 26(11): 3740-3748.
- [37] 李熙萌, 冯金朝, 周芸芸, 朱发厅. 水分对科尔沁沙地差不嘎蒿气体交换特性的影响. 中国沙漠, 2012, 32(3): 744-749.
- [38] 李林芝, 张德罡, 辛晓平, 闫玉春, 杨桂霞, 李瑾, 王旭. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性. 生态学报, 2009, 29(10): 5271-5279.
- [39] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of photosynthetic capacity to soil moisture gradient in perennial rhizome grass and perennial bunchgrass. BMC Plant Biology, 2011, 11: 21.
- [40] 张淑勇, 夏江宝, 张光灿, 周泽福. 黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级. 生态学报, 2014, 34(10): 2519-2528.
- [41] 张志南, 武高林, 王冬, 邓蕾, 郝红敏, 杨政, 上官周平. 黄土高原半干旱区天然草地群落结构与土壤水分关系. 草业学报, 2014, 23(6): 313-319.
- [42] Moeslund J E, Arge L, Bøcher P K, Dalgaard T, Ejrnæs R, Odgaard M V, Svenning J C. Topographically controlled soil moisture drives plant diversity patterns within grasslands. Biodiversity and Conservation, 2013, 22(10): 2151-2166.
- [43] 赵成章, 高福元, 石福习, 任珩, 盛亚萍. 高寒退化草地甘肃臭草种群分布格局及其对土壤水分的响应. 生态学报, 2011, 31(22): 6688-6695.
- [44] Young S L, Kyser G B, Barney J N, Claassen V P, DiTomaso J M. Spatio-temporal relationship between water depletion and root distribution patterns of *Centaurea Solstitialis* and two native perennials. Restoration Ecology, 2010, 18(S2): 323-333.
- [45] Ferrante D, Oliva G E, Fernández R J. Soil water dynamics, root systems, and plant responses in a semiarid grassland of Southern Patagonia. Journal of Arid Environments, 2014, 104: 52-58.
- [46] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 干旱半干旱区草原灌丛化研究进展. 草业学报, 2014, 23(2): 313-322.
- [47] Kidron G J, Gutschick V P. Soil moisture correlates with shrub - grass association in the Chihuahuan Desert. Catena, 2013, 107: 71-79.
- [48] 白永飞, 黄建辉, 郑淑霞, 潘庆民, 张丽霞, 周华坤, 徐海量, 李玉霖, 马健. 草地和荒漠生态系统服务功能的形成与调控机制. 植物生态学报, 2014, 38(2): 93-102.
- [49] 王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 姜丽丽, 汪诗平. 草地植物生产力主要影响因素研究综述. 生态学报, 2014, 34(15): 4125-4132.
- [50] 张丹, 苏涛, 王鹏新. 基于生物量的土壤水分动力学模型研究进展. 干旱区研究, 2011, 28(2): 235-241.
- [51] Manusch C, Bugmann H, Wolf A. Sensitivity of simulated productivity to soil characteristics and plant water uptake along drought gradients in the Swiss Alps. Ecological Modelling, 2014, 282: 25-34.
- [52] Flanagan L B, Farquhar G D. Variation in the carbon and oxygen isotope composition of plant biomass and its relationship to water-use efficiency at the leaf-and ecosystem-scales in a northern Great Plains grassland. Plant, Cell & Environment, 2014, 37(2): 425-438.
- [53] 刘鹤, 赵文智. 基于土壤水分动态随机模型的土壤湿度概率密度函数研究进展. 水科学进展, 2006, 17(6): 894-904.
- [54] Rodríguez-Iturbe I, Porporato A. Ecohydrology of Water-Controlled Ecosystems: Soil Moisture and Plant Dynamics. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- [55] 胡健, 吕一河. 土壤水分动态随机模型研究进展. 地理科学进展, 2015, 34(3): 389-400.
- [56] 王卫锋. 植物整体水分平衡的生理生态调控机制研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [57] 冯金朝, 刘立超, 张景光, 肖洪浪. 干旱地区植被影响沙地水分传输机理及其参数化. 中国沙漠, 2000, 20(2): 201-206.
- [58] 余冬立, 邵明安, 俞双恩. 黄土高原典型植被覆盖下 SPAC 系统水量平衡模拟. 农业机械学报, 2011, 42(5): 73-78.
- [59] Xia Y Q, Shao M A. Soil water carrying capacity for vegetation: A hydrologic and biogeochemical process model solution. Ecological Modelling, 2008, 214(2/4): 112-124.
- [60] Sánchez N, Martínez-Fernández J, González-Piqueras J, González-Dugo M P, Baroncini-Turricchia G, Torres E, Calera A, Pérez-Gutiérrez C. Water balance at plot scale for soil moisture estimation using vegetation parameters. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 166-167: 1-9.
- [61] Flerchinger G N, Cooley K R. A ten-year water balance of a mountainous semi-arid watershed. Journal of Hydrology, 2000, 237(1/2): 86-99.
- [62] Choler P, Sea W, Briggs P, Raupach M, Leuning R. A simple ecohydrological model captures essentials of seasonal leaf dynamics in semi-arid tropical grasslands. Biogeosciences, 2010, 7(3): 907-920.
- [63] Manzoni S, Vico G, Palmroth S, Porporato A, Katul G. Optimization of stomatal conductance for maximum carbon gain under dynamic soil moisture. Advances in Water Resources, 2013, 62: 90-105.
- [64] Pueyo Y, Kefi S, Alados C L, Rietkerk M. Dispersal strategies and spatial organization of vegetation in arid ecosystems. Oikos, 2008, 117(10): 1522-1532.
- [65] 杨大文, 雷慧闽, 丛振涛. 流域水文过程与植被相互作用研究现状评述. 水利学报, 2010, 41(10): 1142-1149.

- [66] Rodríguez-Iturbe I. Ecohydrology: A hydrologic perspective of climate-soil-vegetation dynamics. *Water Resources Research*, 2000, 36(1): 3-9.
- [67] Van Der Tol C, Meesters A G C A, Dolman A J, Waterloo M J. Optimum vegetation characteristics, assimilation, and transpiration during a dry season: 1. Model description. *Water Resources Research*, 2008, 44(3): W03421.
- [68] Schymanski S J, Sivapalan M, Roderick M L, Beringer J, Hutley L B. An optimality-based model of the coupled soil moisture and root dynamics. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2008, 12(3): 913-932.
- [69] Caylor K K, Scanlon T M, Rodríguez-Iturbe I. Ecohydrological optimization of pattern and processes in water-limited ecosystems: a trade-off-based hypothesis. *Water Resources Research*, 2009, 45(8): W08407.
- [70] 张彬, 朱建军, 刘华民, 潘庆民. 极端降水和极端干旱事件对草原生态系统的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 1008-1018.
- [71] Tietjen B, Jeltsch F. Semi-arid grazing systems and climate change: a survey of present modelling potential and future needs. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44(2): 425-434.
- [72] Brilll F, Hörtnagl L, Hammerle A, Haslwanter A, Hansel A, Loreto F, Wohlfahrt G. Leaf and ecosystem response to soil water availability in mountain grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(12): 1731-1740.
- [73] Albert K R, Kongstad J, Schmidt I K, Ro-Poulsen H, Mikkelsen T N, Michelsen A, Van Der Linden L, Beier C. Temperate heath plant response to dry conditions depends on growth strategy and less on physiology. *Acta Oecologica*, 2012, 45: 79-87.
- [74] 彭晓邦, 张硕新. 大气 CO₂ 浓度升高对植物某些生理过程影响的研究进展. *西北林学院学报*, 2006, 21(1): 68-71.
- [75] Lecain D R, Morgan J A, Mosier A R, Nelson J A. Soil and plant water relations determine photosynthetic responses of C₃ and C₄ grasses in a semi-arid ecosystem under elevated CO₂. *Annals of Botany*, 2003, 92(1): 41-52.
- [76] Nelson J A, Morgan J A, LeCain D R, Mosier A R, Milchunas D G, Parton B A. Elevated CO₂ increases soil moisture and enhances plant water relations in a long-term field study in semi-arid shortgrass steppe of Colorado. *Plant and Soil*, 2004, 259(1): 169-179.