2015-08-25 DOI: 10.3724/SP.J.1145.2014.12019 http://www.cibj.com/
应用与环境生物学报 *Chin J Appl Environ Biol* 2015, **21** (4): 700-709

极端干旱对内蒙古羊草草原水分平衡的影响*

康晓明[1] 崔丽娟[1] 郝彦宾[2**] 李 伟[1] 崔骁勇[2] 王艳芬[2]
[1]中国林业科学研究院湿地研究所, 湿地生态功能与恢复北京市重点实验室 北京 100091
[2]中国科学院大学生命科学学院 北京 100049

摘 要 频繁出现的极端干旱事件会使水分循环的关键过程发生改变, 进而显著影响生态系统的过程和功能. 为了定量分析极端干旱对半干旱草原水分平衡的影响, 利用内蒙古羊草(*Leymus chinensis*)草原生态系统通量观测站1978-2005年的气象数据、野外实测数据, 对基于过程的生物地球化学循环模型——DNDC(Denitrification-decomposition)进行参数化, 模拟羊草草原生态系统2004-2005年各水分通量(蒸散、蒸腾、蒸发)和水分平衡的动态变化过程, 分析极端干旱对蒸散、蒸腾、蒸发的影响. 通过与涡度相关实测数据对比发现: 参数化后的DNDC模型能够很好地模拟羊草草原生态系统的水分通量, 在峰值大小和时间动态上, 模拟值与实测值有较好的一致性($R^2 = 0.68$, $P < 0.0001$), 且实测和模拟结果都发现2005年的极端干旱使蒸散量显著降低($P < 0.0001$). 基于参数化后的DNDC模型对植物蒸腾和土壤蒸发也进行了定量分离, 发现与2004年相比, 极端干旱使年蒸腾量降低了57%, 年蒸散量降低了30%, 生态系统由水分盈余转为严重的水分亏缺, 进而使总初级生产力降低了73%, 影响生态系统的碳源/汇功能. 而且, 羊草草原生态系统水分平衡发生改变的降水阈值为20.8 mm/月. 本研究表明, 极端干旱显著改变了植被蒸腾和土壤蒸发对蒸散的相对贡献, 其对植被蒸腾的影响要远大于对土壤蒸发的影响. 图5 表1 参58

关键词 极端干旱; 羊草草原; 水分平衡; 蒸发/蒸腾; 涡度相关; DNDC模型
CLC Q149

Effects of extreme drought on the water balance of a *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia, China*

KANG Xiaoming[1], CUI Lijuan[1], HAO Yanbin[2**], LI Wei[1], CUI Xiaoyong[2] & WANG Yanfen[2]
[1]*Beijing Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry*, Beijing 100091, China
[2]*College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China

Abstract Potential changes in both the intensity and frequency of extreme drought events can alter the distribution and dynamics of water availability and subsequently affect biological processes at the ecosystem level. This research aimed to study the effects of extreme drought on the water balance for a *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia, China. In this study, a process-based biogeochemical model, Denitrification-decomposition (DNDC), together with eddy covariance (EC) technique, was modified and employed for the first time to simulate and interpret dynamics of water fluxes including evapotranspiration (ET), transpiration (T) and evaporation (E) and analyze the water balance for the targeted steppe during 2004–2005. Daily weather data of 1978–2005 in conjunction with soil properties and management practices for the very location were utilized to simulate the grass growth and water fluxes dynamics with DNDC. The modeled ET fluxes were compared with the eddy tower data. The results suggested that the seasonal patterns and magnitudes of simulated daily ET fluxes were basically in agreement with observations for the period of 2004–2005 ($R^2 = 0.68$, $P < 0.0001$), both showing that the extreme drought in 2005 significantly decreased ET fluxes for the targeted grassland ($P < 0.0001$). Then, DNDC quantitatively separated T and E from ET, and found that extreme drought substantially decreased the annual transpiration and evapotranspiration by 57% and 30%, respectively. That shifted the ecosystem from water surplus to severe water deficit, which decreased gross primary productivity by about 73% and affected the ecosystem carbon sink or source function. The precipitation threshold for shifting water surplus and deficit function was found to be 20.8 mm per month in *Leymus chinensis* steppe ecosystem. The results suggested that extreme drought significantly changes the relative contribution of vegetation transpiration to ET fluxes, and that the effects of extreme drought are much stronger on vegetation transpiration than on soil evaporation.

Keywords extreme drought; *Leymus chinensis* steppe; water balance; evaporation/transpiration; eddy covariance; DNDC model

收稿日期 Received: 2014-12-26 接受日期 Accepted: 2015-03-03
*国家自然科学基金项目(31300417)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(CAFYBB2014QB026)和国家自然科学基金项目(31170459)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (31300417), the National Nonprofit Institute Research Grant of CAFINT (CAFYBB2014QB026) and the National Natural Science Foundation of China (31170459)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: ybhao@ucas.ac.cn)

在干旱半干旱草原地区，水分是影响生态系统结构、功能和过程的重要环境因子[1]. 年际间的水分平衡决定了植物群落组成和生态系统生产力是否因水分胁迫而受影响及影响程度，从而决定着植物多样性、群落稳定性与生态系统生产力的动态特征[2]. 在水分平衡中，蒸散（Evapotranspiration，简称ET）包括土壤表面和植物体表面的水分蒸发，也包括植物体内部的水分蒸腾，是SPAC（Soil-Plant-Atmosphere-Continuum）系统中一个重要而复杂的过程，降落到地表的降水大部分会通过蒸发和蒸腾作用返回到大气中，在干旱半干旱地区更为明显. 因此，对蒸散的系统研究是揭示生态系统初级生产力形成机制和动态变化规律的一个重要方面. 同时，作为陆地生态系统水文循环的重要环节，蒸散既影响水量平衡和地表的热量平衡，又直接影响生态系统的生物地球化学循环，进而影响生态系统的其它功能过程，因而在很大程度上间接地影响全球的气候变化[3-4]. 因此，正确模拟蒸散随时间的动态变化，量化植被蒸腾和土壤蒸发对蒸散的贡献，有助于清楚地了解陆气相互作用机理，深入理解草原生态系统碳循环主要功能过程及其关键影响因子，从而更好地模拟草原生态系统碳收支的动态变化.

联合国政府间气候变化专门委员会（IPCC）公布的最新评估报告表明，过去50 年中，极端气候事件特别是极端干旱事件呈现不断增多增强的趋势[5-6]，未来极端事件将更加频繁[5, 7-8]. 频繁出现的极端干旱事件使得水分循环的关键过程发生改变，进而影响生态系统的碳、氮循环过程，反过来又会显著影响全球气候变化的趋势和强度[8-9]. 内蒙古草原处于干旱半干旱地区，是欧亚大陆草原的重要组成部分，地处国际地圈–生物圈计划（IGBP）和中国东北陆地样带（NECT）内，是全球变化最为敏感的区域[10]. 在这一地区，降水量低且时空变异大，水分是限制植物生长的主要因子[11-12]. 近几十年来，内蒙古草原气温急剧升高，降水量年际变化大且显著减少，呈现逐渐暖干化的趋势[8]. 在这种气候背景下，内蒙古草原发生干旱甚至极端干旱的频率和强度在逐年增加，改变了草原生态系统的水分平衡，加剧了生态系统的水分胁迫程度，显著影响植物的生长[13-15]、呼吸[1, 13, 16]和有机质的分解[17]，改变了陆地表面与大气之间的碳、水和能量通量[18-19]，同时减少了微生物呼吸可利用底物的供应[20]. 因此，一般来说，干旱对生态系统过程会产生负的影响.

近年来，涡度相关技术（Eddy covariance technology）已经在世界范围内被广泛用于测量植被与大气间碳、水和能量的交换[21]. 然而，这种方法对于天气和地形的要求较高，限制了其应用范围[22]，目前只能在相对较小的时空尺度上积累一些观测数据. 此外，在水分平衡方面，传统涡度相关技术可以直接测定生态系统蒸散的强度和季节变化，但无法解决区分土壤蒸发和植物蒸腾对生态系统蒸散贡献的难题. 而模型与涡度相关技术的耦合可以很好地弥补这些不足，可用于研究气候变化条件下草地生态系统的水分平衡. 在众多模型当中，DNDC（Denitrification-decomposition）模型已在中国等20多个国家得到了很好的检验和应用，并被广泛用于农业、森林、草原和湿地等多个生态系统N_2O、CH_4和 CO_2等温室气体排放的模拟研究[8, 23-26]，但对于蒸散及水分平衡方面的模拟研究较为缺乏.

本研究在全球气候变化背景下，选取内蒙古典型草原中具有植被和景观代表性的羊草草原作为研究对象，利用基于过程的生物地球化学循环模型（DNDC），结合涡度相关技术，模拟分析极端干旱对内蒙古羊草草原水分平衡的影响，量化植被蒸腾和土壤蒸发对蒸散的贡献以及该系统水分平衡发生改变的降水阈值，以期为准确预测羊草草原在气候变化下的发展趋势提供借鉴与依据.

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区域自然概况

研究地点（43°32′ N，116°40′ E）属于长期围封样地，位于内蒙古锡林河流域白音锡勒牧场境内的中国科学院草原生态系统定位研究站羊草草原永久试验样地. 该样地自1979年开始建立并开始围封，基本上没有放牧活动和人为干扰，面积400 m × 600 m，海拔为1 200 m，是全球变化研究中中国东北样带（NECT）的中心区域，以及中国生态研究网络（CERN）的重要研究基地. 这里发育了欧亚大陆典型草原中最具代表性的羊草（*Leymus chinensis*）草原，是锡林河流域面积最大、分布最广的草原. 气候属大陆性半干旱温带草原气候，年平均气温为–0.4 ℃，1978-2005年间的年均降水量为345.4 mm. 2004年全年降水量为394.5 mm，是个比较湿润的年份，植被生长较好. 而2005年全年降水量只有163.3 mm，植被生长受到抑制. 关于极端干旱的定义，Heddinghaus等（1991）认为当帕默尔干旱指数（PDSI）≤–4.0时为极端干旱[27]. 郝彦宾等（2010）指出，羊草草原研究区土壤含水量＜0.12 m^3 m^{-3}时可定义为极端干旱. 2005年研究区由于降水量非常少，土壤水分胁迫严重，20 cm土壤含水量在整个生长季几乎都＜0.12 m^3 m^{-3} [28]，且计算到的PDSI为–4.85，因此我们将2005年定义为极端干旱的年份. 研究区域冬春寒冷干燥，夏秋温暖湿润. 地带性土壤为栗钙土，有典型栗钙土和暗栗钙土两个亚类. 建群种为羊草、优势种为冰草（*Agropyron cristatum*）、大针茅（*Stipa grandis*）、糙隐子草（*Cleistogenes squarrosa*）和寸草苔（*Carex duriuscula*）. 丘陵相对高度为20-30 m，群落高度为50-60 cm，盖度为30%-40%，多雨年份可达60%-70%. 由于长期没有家畜啃食和踩踏，地表覆盖有大量凋落物.

1.2 数据来源及观测

羊草草原长期围封样地的碳通量观测站自2003年4月下旬开始进行连续观测，属于中国陆地生态系统通量观测网络（ChinaFLUX）. 通量测量设备主要包括一套开路涡度相关系统和一套常规气象要素测量系统. 涡度相关系统主要测量离地面2.2 m高的CO_2通量、潜热和感热通量，由一个开路远红外CO_2/H_2O气体分析仪（IRGA，LI 7500，LI-COR Inc. NE，USA）和一个三维超声波测风仪（CSAT3，Campbell Scientific，MS，USA）组成. 仪器采样频率为10 Hz，每半小时自动将平均值记录在数据采集器中（CR5000，Campbell Scientific）.

常规气象要素测量系统包括安装在离地面1.5 m的辐射测定仪（CNR-1，Kipp & Zonen，NY，USA）和光量子测定仪（LI190SB，Li-COR，Lincoln，NE，USA），用于测量净

表1 内蒙古羊草样地主要参数

Table 1 Parameters of the *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia, China

参数名称 Parameter	参数值 Value	单位 Unit	来源 Source
管理措施 Management	围封 Fence	-	实测 Observation
最高生物量（以C计） Maximum biomass production (C)	4500	kg hm^{-1} a^{-1}	实测 Observation
籽粒的比例 Grain fraction of biomass	0.02	-	实测 Observation
叶和茎的比例 Leaf and stem fraction of biomass	0.38	-	实测并微调 Observation slightly adjusted
根的比例 Root fraction of biomass	0.60	-	实测并微调 Observation slightly adjusted
需水量 Water requirement (water/dry matter)	220	kg/kg	参考文献[9], 微调Reference [9], Observation slightly adjusted
固氮系数 N fixation index	1.50	-	参考文献[9] Reference [9]
植物最大高度 Maximum grass height	0.5	m	实测 Observation
pH值 pH value	7.82	-	实测 Observation
田间持水量 Field capacity	0.66	(wfps, 0-1)	实测 Observation
萎蔫点 Wilting point	0.32	(wfps, 0-1)	实测 Observation
孔隙度 Porosity (0–1)	0.53	-	参考文献[9] Reference [9]

辐射和光合有效辐射. 同时在离地面1.5 m和2.5 m处测量温度、相对湿度（HMP45C, Vaisala, Woburn, MA, USA）和风速. 土壤温度（地面以下0.05 m, 0.10 m, 0.20 m, 0.5 m, 1.0 m）、土壤含水量（0.05 m, 0.2 m, 0.5 m, TDR, Campbell Scientific, Logan, UT, USA）、土壤热通量（0.05 m, HFP01, HUKESEFLUX, Delft, Netherlands），降水量等要素也同时监测. 每半小时输出一组平均值记录在数据采集器中（CR23X, Campbell Scientific, Logan, UT, USA）.

1.3 通量数据质量控制

为了减少因观测引起的不确定性，对数据进行了质量控制和处理. 首先，采用传统的WPL旋转对测定的30 min通量数据进行了校正，以消除地形倾斜对通量计算的影响，同时也校正了由于空气水热传输引起的CO_2和水汽密度波动造成的通量计算误差[29]. 剔除摩擦风速临界值u^*（本文选择0.15 m s^{-1}）以下的夜间观测数据，以保证涡度相关测定处于强湍流的条件下，消除在夜间大气较稳定时，涡度相关技术可能对碳水通量的低估. 由于降雨、仪器标定和故障等原因必然会导致数据缺失和一些异常点的出现. 通量数据经筛选后剩余的有效数据约占总数据量的80%. 之后对缺失数据采用线性内插法进行插补，短时段（小于2 h）的缺失数据采用线性内插法进行插补，较长时段的缺失数据插补主要采用了平均日变化方法[30]，具体处理过程见文献[11].

1.4 DNDC模型

DNDC模型最初是以分解作用和反硝化作用为主要过程，应用于农业生态系统土壤碳、氮、水生物地球化学循环的数值模拟[31-32]. DNDC的核心是一个土壤生物地球化学模型，能够与不同的植被模块进行整合从而模拟其它生态系统. 在过去的几十年间，DNDC模型不断发展和改进[24-25]，从模拟简单农田生态系统发展成为可以模拟几乎所有陆地生态系统的动态模拟模型[33-35].

DNDC模型是一个面向过程的土壤碳氮生物地球化学循环模型. 该模型由两部分组成：第一部分包含土壤气候、植物生长和有机质分解等3个子模型，用于根据输入的气象、土壤、植被、土地利用和各种管理数据模拟预测植物–土壤系统中诸多环境因子（如土壤温度、土壤湿度、pH、氧化还原点位）、水分通量（土壤蒸发、植物蒸腾）、植物生长和呼吸、有机质分解等的动态变化；第二部分包含硝化反应、脱氮反应和发酵反应等3个子模型，通过土壤环境因子来预测由土壤微生物活动驱动的CO_2、CH_4和N_2O等温室气体的排放[36].

基于土壤气候和植物生长子模型，DNDC以日为时间步长模拟土壤环境因子、土壤蒸发、植物生长和植物蒸腾等的动态变化. DNDC利用每日气象数据及土壤–植被条件来计算土壤剖面各层的温度、pH及Eh，并根据植物的吸水量和水分胁迫程度计算植物的蒸腾量，然后利用Priestley-Taylor公式计算土壤潜在蒸散量和蒸发量，模拟土壤间水分的交换和传输，进而计算土壤剖面各层的湿度. 同时，根据植物生理特征参数、日辐射、气温、土壤湿度、土壤氮量和管理（如施肥、浇水、犁地、收割、草地放牧、森林采伐等）来计算光合作用、自养呼吸、光合产物分配、水分及N吸收，从而达到预测植物的生长和发育的目的.

DNDC通过最大生物量、生物量在籽粒、叶片、根和茎的分配比例、C/N、有效积温、需水量和固氮能力等6个参数来对草原植物进行界定. 之后，通过每日的气象、土壤数据驱动DNDC模拟土壤的环境条件及植物的生长. 一旦发生任何温度、水分或者N胁迫，生物量产量将随之减少. DNDC需要的输入数据包括：日气象数据（最高、最低温和降水量）、植物生理特征参数、土壤理化性质参数（如土壤质地、粘粒含量、土壤容重、田间持水量、萎蔫点）和草地管理措施. 基于长期的观测数据，对样地主要参数进行设定（表1）. 此外，收集研究样地1978-2005年的实测气象数据来支持模型模拟. 同时利用内蒙古羊草围封样地通量观测站2004-2005年的实测蒸散数据在各个时间尺度上对模型模拟结果进行验证.

为了更好地定量评估模拟值与观测值之间的一致性，选择以下3个指标进行模型验证评价：决定系数（R^2，公式(1)），均方根误差（RMSE，公式(2)）和相对平均偏差（RMD，公式(3)）.

$$R^2 = \left(\frac{\sum (O_i - \overline{O})(P_i - \overline{P})}{\sqrt{\sum (O_i - \overline{O})^2 \sum (P_i - \overline{P})^2}} \right)^2 \quad (1)$$

$$\mathrm{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n} (P_i - O_i)^2}{n}} \quad (2)$$

$$\mathrm{RMD} = \frac{100}{\overline{O}} \sum_{i=1}^{n} \frac{P_i - O_i}{n} \quad (3)$$

式中, O_i和 P_i分表代表实测值和模型模拟值. $\overline{O}$和$\overline{P}$分别表示实测值和模拟值的平均值. n是观测次数.

1.5 水分平衡量计算和数据处理

研究地点位于锡林河南岸熔岩台地上, 地下水位较深(>10 m), 降水是该地区唯一的水分补给来源, 在有植被覆盖的情况下, 地表径流和深层土壤水分补给都很少, 水分收支中的地表径流(出、入)和地下水补给可以忽略不计, 群落蒸散是草原水分平衡过程中最重要的输出部分[37]. 另外, 羊草草原分布于半干旱栗钙土地区, 降水量小, 土壤剖面中常有钙积层阻隔水分下渗, 水分渗透深度一般为40-50 cm左右. 因此, 除了个别多雨年份之外, 土壤水分下渗的支出也可以忽略不计[38]. 因此, 本研究中假设生态系统没有水分径流(出和入), 日水分平衡量(DWB)是日降水量(P)和日蒸散量(ET)之间的差值[39], 正值代表水分盈余, 负值代表水分亏缺, 即:

$$DWB = P - ET \quad (4)$$

为了表征植被及生态系统的水分盈亏, 对日水分平衡量在年尺度上进行了累积加和计算. 我们假设当累积DWB降低时会产生水分胁迫. 由于地表径流导致的水分损失没有计算和考虑在内.

数据处理和分析主要利用Excel和标准统计软件SPSS 13.0完成, 数据作图主要利用Origin 9.0完成. 回归分析检验环境因子与各水分通量的相关关系及其相关性显著水平, 显著差异性水平设置为$P < 0.05$.

2 结果与分析

2.1 模型验证

模型准确模拟了内蒙古羊草草原蒸散的季节和年际动态. DNDC模型通过水分和温度环境因子的驱动, 很好地模拟了土壤温度和含水量的动态变化, 从而准确地捕捉到了羊草草原生态系统水分通量的动态变化, 模型模拟值与实测值无论是在量级上还是在变化趋势上都具有很好的一致性(图1a). 对日蒸散的模拟值和实测值进行回归分析和残差分析发现, 模拟结果与实测结果具有极显著的相关性(R^2 = 0.68, P < 0.0001), 均方根误差(RMSE)和相对平均偏差(RMD)分别为0.45%和1.70%(图1). DNDC模型也很好地再现了2004和2005年生长季的两个蒸散高峰. 此外, 月累计蒸散量模拟值与实测值在量级以及变化趋势上基本保持一致, R^2为0.88(N = 24, P < 0.0001), 均方根误差(RMSE)和相对平均偏差(RMD)分别为9.87%和19.21%. 上述结果表明, DNDC模型在不同时间尺度上都能够较好地根据降水和温度的变化再现羊草草原生态系统的水分动态, 从而较好地模拟羊草草原生态系统的蒸散变化.

2.2 极端干旱对水分通量的影响

DNDC模型不仅能够模拟蒸散的季节动态, 而且能够将蒸散分离, 模拟出植被蒸腾和土壤蒸发的动态变化, 量化蒸腾和蒸发对蒸散的相对贡献. 图2是模型模拟到的蒸散、植被蒸腾和土壤蒸发的季节和年际变化. 与2004年相比, 2005年的水分胁迫指数显著降低(P < 0.0001), 在生长季盛期几乎为0, 处于极端干旱的状态, 使植物生长受到严重的水分胁迫, 总初级生产力(GPP)降低了73%(以C计, 从369.7到97.7 g

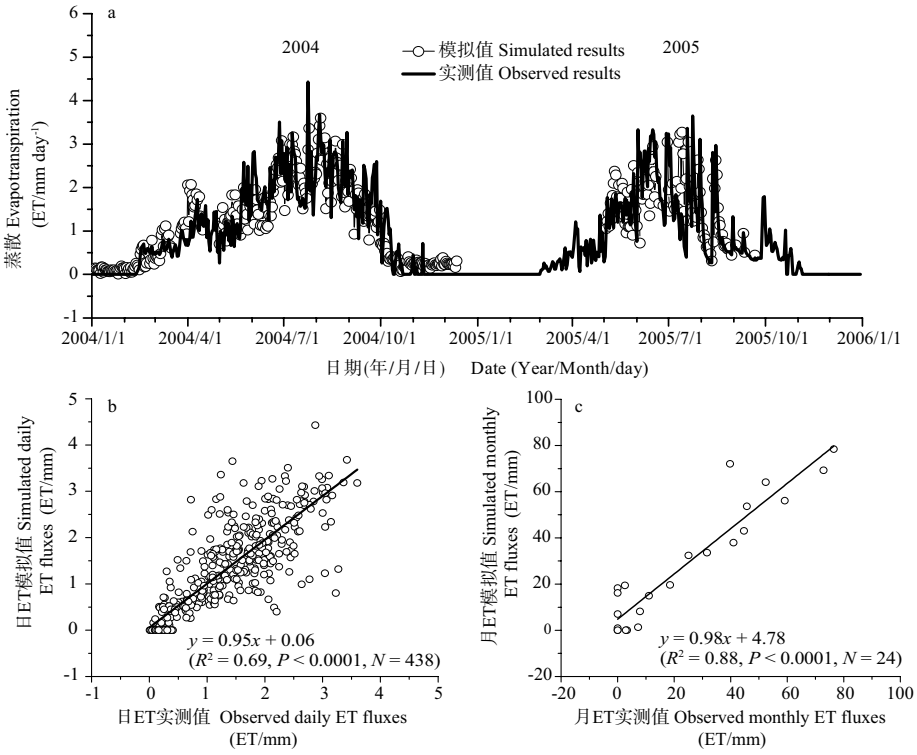


图1 2004-2005年内蒙古羊草草原生态系统蒸散(ET)模型模拟值与实测值比较.

Fig. 1 Comparisons between simulated and observed evapotranspiration (ET) for a *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia during 2004-2005.

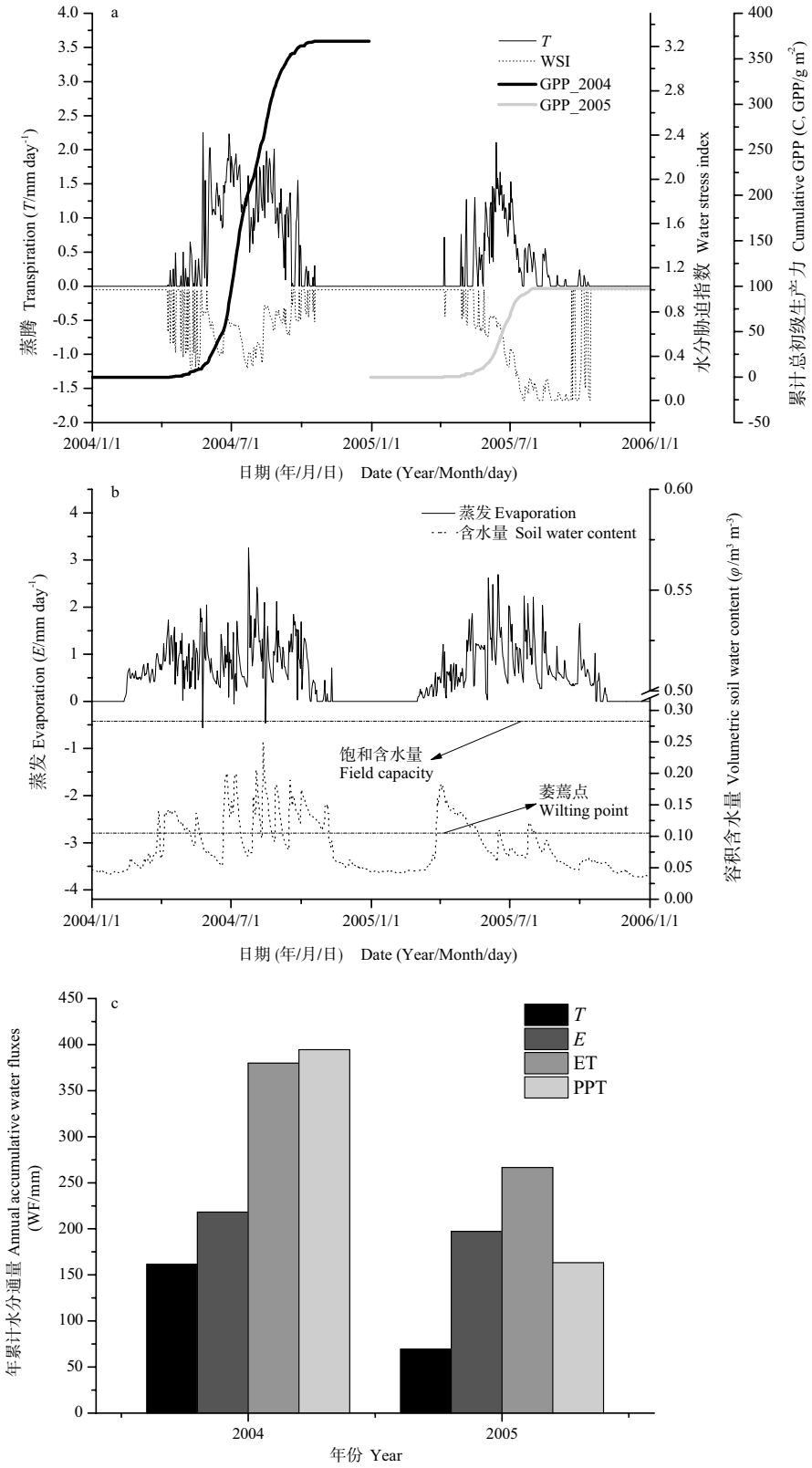


图2 2004-2005年DNDC模型模拟内蒙古羊草草原生态系统蒸腾（*T*）、蒸发（*E*）、蒸散（ET）、水分胁迫指数（WSI）和实测土壤含水量（SWC）的季节和年际动态. 其中水分胁迫指数：1为没有水分胁迫，0为严重的水分胁迫.

Fig. 2 Seasonal and annual dynamics of simulated transpiration (*T*), evaporation (*E*), evapotranspiration (ET), water stress index (WSI) by DNDC model and observed soil water content (SWC) for a *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia, China during 2004–2005. Water stress index: 1, no stress; 0, severe stress.

m^{-2} a^{-1}), 8月份植物已经出现了大面积的枯黄和萎蔫现象, 植物生长期缩短, 从而也导致2005年的植物蒸腾量显著降低, 8月中旬之后植物蒸腾量几乎为0(图2a). 2005年降水量减少导致的极端干旱使土壤含水量和蒸发量都显著降低, 土壤处于水分亏缺的状态(图2b).

在年际尺度上, 2004年由于降水量较好, 年蒸散量达到了379.9 mm, 低于当年降水量(394.5 mm), 且最大蒸散量出现在7月下旬(图2c, 图1a). 其中年蒸腾量为161.6 mm, 年蒸发量为218.3 mm, 占年蒸散的比例分别为43%和57%. 2005年则是一个极端干旱的年份, 降水严重不足(163.3 mm), 植物受到严重的水分胁迫, 年蒸腾量只有69.4 mm, 年蒸发量为197.2 mm, 分别占到了年蒸散量(266.6 mm)的26%和74%. 2005年的极端干旱导致羊草草原生态系统的年蒸散量降低了30%, 年蒸腾量降低了57%, 植被蒸腾对蒸散的贡献量也显著降低(图2c). 可见, 极端干旱对植物蒸腾的影响要明显大于对土壤蒸发的影响.

2.3 极端干旱对水分平衡的影响

极端干旱显著影响羊草草原生态系统的水分平衡. 2004年由于降水量大于蒸散量, 尤其是8月份的几次大的降雨, 使羊草草原生态系统总体表现出水分盈余的状态, 年累积水分平衡量达到了14.6 mm. 从年累积水分平衡量的变化来看, 在1-4月份以及8月中旬一次大的降雨(44.4 mm)之后, 生态系统基本表现为水分盈余, 而4月至8月中旬生态系统一直处于水分亏缺的状态, 尤其是在6月20日和7月29日出现了两个水分亏缺的峰值, 水分平衡量分别为–75.9和–57.7 mm(图3a). 2005年降水严重不足, 降水量低于蒸散量, 自4月份之后生态系统一直表现出水分亏缺的状态, 整个生长季的水分胁迫程度非常严重, 尤其从7月份之后水分平衡量基本保持在–90 mm以下, 年累积水分平衡量达到–103.3 mm(图3b).

2.4 水分通量与温度、降水的关系

降水是自然生态系统水分输入的唯一来源, 对草原生态系统的水分通量和水分平衡具有重要的影响. 分别对2年的月水分通量及水分平衡量与月降水量进行回归分析发现, 月蒸腾量、蒸发量、蒸散量和净水分平衡量均与月降水量呈极显著的线性正相关关系, R^2值在0.22-0.77之间, $P < 0.0001$ (图4). 其中, 降水对植物蒸腾的影响要更加明显(图4a和

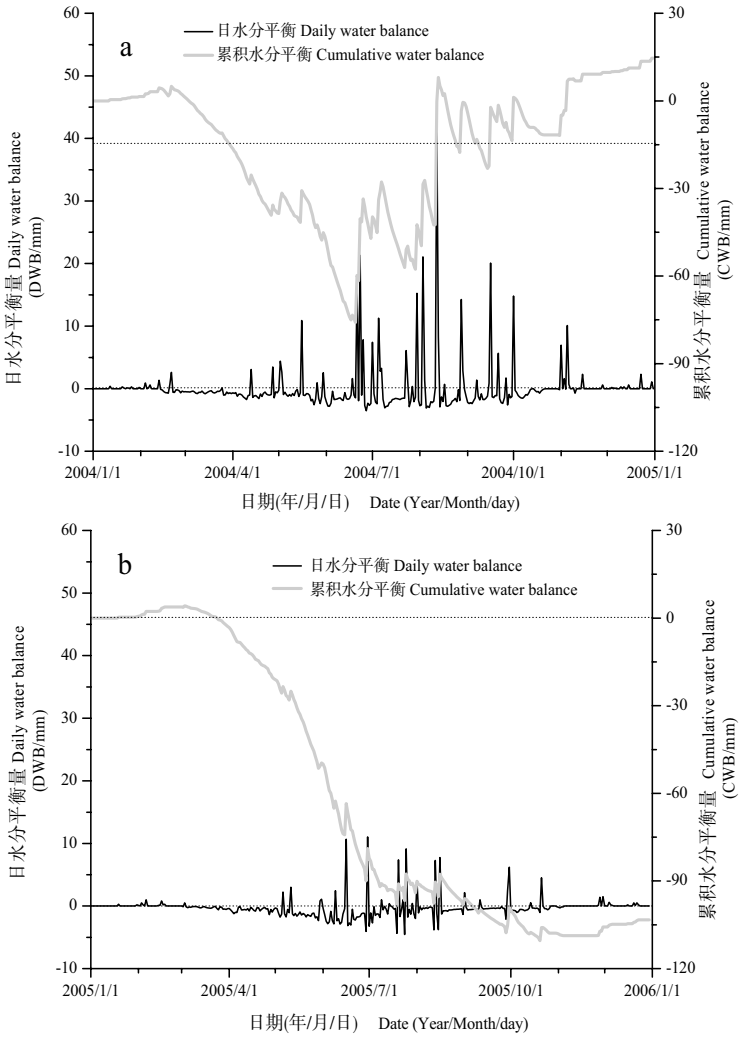


图3 2004年(a)和2005年(b)内蒙古羊草草原生态系统日水分平衡量(DWB)和累计水分平衡量(CWB)的季节动态.

Fig. 3 Seasonal variation in daily net water balance (DWB) and cumulative net water balance (CWB) for an *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia, China in 2004 (a) and 2005 (b).

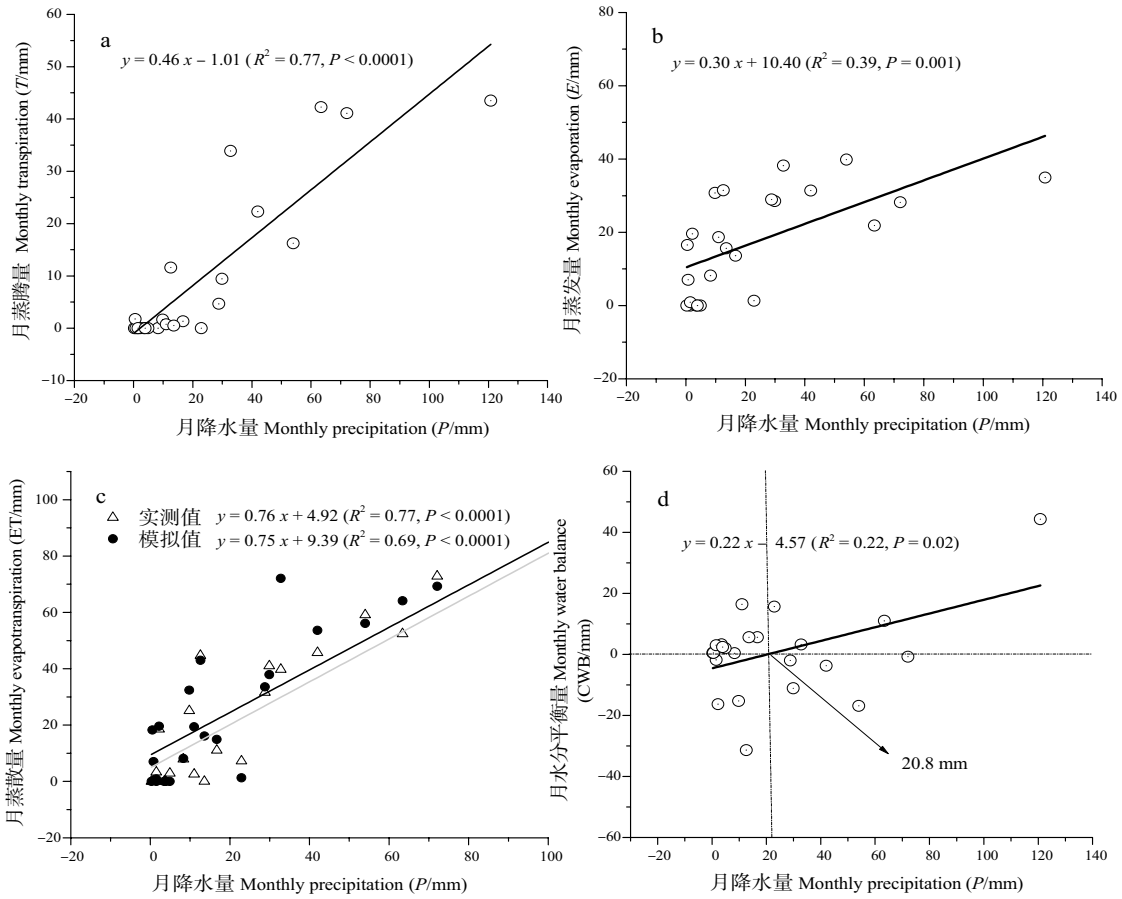


图4 内蒙古羊草草原月蒸腾量(a)、蒸发量(b)、蒸散量(c)和水分平衡量(d)与实测月降水量之间的关系.
Fig. 4 Relationships of observed monthly precipitation to monthly transpiration (a), evaporation (b), evapotranspiration (c), and water balance (d) for an *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia, China in 2004 and 2005.

b). 月蒸散量的模拟值和实测值都与月降水量有很好的相关关系, R^2值分别为0.77和0.69(图4c). 20.8 mm/月是引起生态系统水分平衡改变的一个阈值, 当月降水量>20.8 mm时, CWB > 0, 羊草草原生态系统处于水分盈余的状态; 当月降水量<20.8 mm时, 生态系统则表现出水分亏缺, 产生水分胁迫, 抑制植物生长(图4d).

温度影响植物的生长、蒸腾和土壤的蒸发, 对生态系统水分平衡也有重要影响. 回归分析结果表明, 月蒸腾量和蒸发量均与月平均气温具有很好的正相关关系, R^2值分别为0.56($P < 0.0001$)和0.80($P < 0.0001$), 温度对土壤蒸发的影响要更加明显(图5a和b). 月蒸散量的实测值和模拟值都与月均温呈现出极显著的正相关关系, R^2值分别为0.66($P < 0.0001$)和0.79($P < 0.0001$), 但是温度与各水分通量之间表现为极显著的非线性关系, 而降水量则表现为极显著的线性关系(图4, 图5), 月均温与月水分平衡量没有明显的相关关系.

3 讨论与结论

极端干旱显著影响植被蒸腾和土壤蒸发对蒸散的相对贡献. 在干旱半干旱草原地区, 精确区分生态系统蒸散组分土壤蒸发和植物蒸腾是解析生态系统生态水文过程与机制以及构建和验证生态系统水循环模型的客观需要[40]. 本研究利用DNDC模型对内蒙古羊草草原的各水分通量进行了模拟, 模型模拟蒸散值与实测蒸散值在量级和变化趋势上都具有很好的一致性($R^2 = 0.68$, $P < 0.0001$). 更为重要的是模型还量化了植被蒸腾和土壤蒸发对生态系统蒸散的相对贡献. 模拟结果表明, 内蒙古羊草草原植物蒸腾对蒸散的贡献要小于土壤蒸发的贡献, 且2005年的极端干旱使植物蒸腾对蒸散的贡献由43%降到了26%. 宋炳煜等(1995)用土柱称重法对典型草原群落蒸发蒸腾进行了实验观测, 发现蒸腾大约占到了蒸散量的41% [38], 间接验证了我们的结果. Nouvellon等(2000)用Penman-Monteith双层模型模拟了美国亚利桑那州矮草草原蒸散过程, 发现植被蒸腾占蒸散的20% [41]. 而美国科罗拉多州草原, 年降水量的68%-78%用于植被蒸腾[42]. 王永芬等(2008)利用VIP模型模拟了内蒙古草原的蒸散过程, 发现植物蒸腾量占蒸散量的43%-57% [2], 略高于本研究的结果. 而内蒙古羊草草原蒸腾对蒸散的贡献则明显高于亚利桑那州矮草草原, 但低于科罗拉多州草原, 这可能与研究区域气候带的差异有关, 而群落的水分状况也是影响蒸发、蒸腾差异的一个重要因素.

极端干旱显著改变羊草草原生态系统的水分平衡, 生态

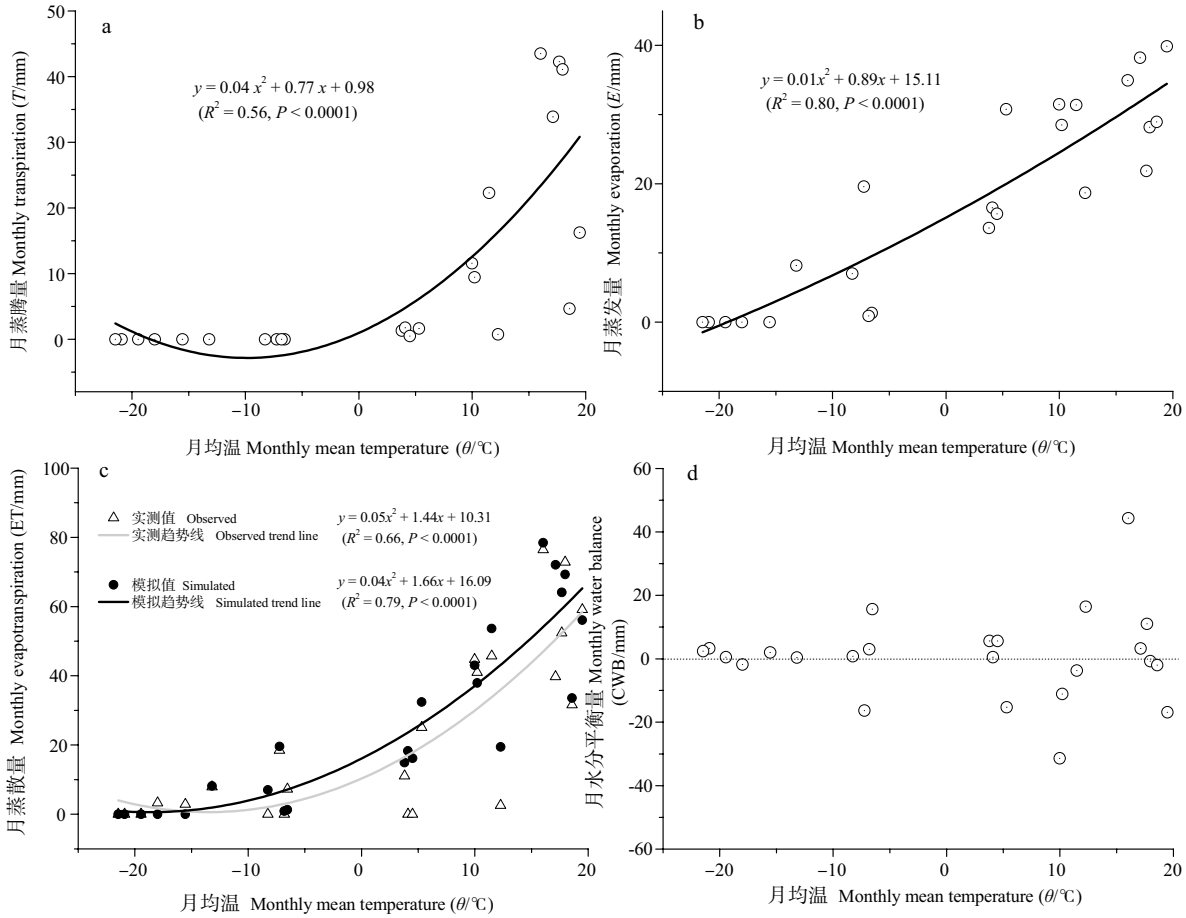


图5 内蒙古羊草草原月蒸腾量(a)、蒸发量(b)、蒸散量(c)和水分平衡量(d)与实测月均温之间的关系.
Fig. 5 Relationships of observed monthly mean air temperature to monthly transpiration (a), evaporation(b), evapotranspiration (c), and water balance (d) for an *L. chinensis* steppe in Inner Mongolia, China in 2004 and 2005.

系统由水分盈余转为严重水分亏缺, 且对植被蒸腾的影响要远大于对土壤蒸发的影响. 与2004年相比, 2005年的极端干旱使年蒸腾量降低了57%, 年蒸发量仅仅降低了10%(图2). 极端干旱引起的水分胁迫导致植物生长受到抑制, 生物量和叶面积明显降低, 植物物候期缩短, 植物蒸腾量显著降低. 而且, 极端干旱事件可能导致植物个体的大量死亡[43-44], 尤其在植物生长盛期发生的极端干旱事件, 可引起植物大面积的枯黄、萎蔫和凋落, 提前结束生长季[2, 9]. 干旱引起的土壤水分供给减少和植物蒸腾需求增加的矛盾导致植物体内水分失衡, 进而出现木质部栓塞和空穴, 水分运输受阻, 其生命代谢受到影响, 进而导致个体的死亡[45], 植物物候期发生明显改变[46]. 牟成香等(2013)通过野外控制实验模拟分别发生在植物生长季初期和旺期的百年一遇极端干旱事件, 研究了青藏高原高寒草甸植物群落的开花物候对极端干旱的响应, 发现极端干旱事件对植物物候产生的生态效应强烈, 会显著提前半花期, 从而适应不利的干旱胁迫[47]. 此外, 极端干旱对土壤蒸发影响较小, 可能是由于研究地点处于围封状态下, 地面上的凋落物会阻止部分降水的下渗, 土壤蒸发保持一个相对稳定的状态, 使得蒸散的变化主要体现在蒸腾上, 即使是极度干旱的2005 年, 生长季降水只有126 mm, 蒸发也没有明显降低, 因为大部分降水被土壤表面的凋落物截获或者只能润湿土壤表层, 很快会通过蒸发而损失掉[48].

降水变化导致的水分亏缺是世界范围内, 尤其是在干旱和半干旱地区, 限制草原生产力和微生物活动的重要因素[49-51]. 干旱能够显著改变植物叶面积的季节发展模式并且能够改变植物的生理机能, 从而影响生态系统的碳吸收能力, 甚至引起生态系统由碳汇向碳源的变化[52-53]. Dong等(2011)在吉林松嫩草原利用两年的通量观测数据分析发现, 春季干旱显著降低了植物蒸腾、总的生态系统蒸散和净水分平衡量, 进而影响植物生长, 使总初级生产力降低了28%, 生态系统水分利用效率降低了24%[54]. Bowling等(2010)利用涡度相关技术对美国多年生草原生态系统的5年观测结果表明, 干旱显著降低生态系统的蒸散量, 导致总初级生产力和生态系统呼吸显著降低, 最终减弱了生态系统的固碳能力[55]. 其中, 极端干旱对生态系统呼吸的影响主要与地下微生物过程对水分胁迫的响应有关. 与土壤碳、氮有效性密切相关的微生物活动对土壤水分变化非常敏感, 在极端干旱条件下, 微生物数量减少, 活性变弱, 土壤碳、氮的矿化率与通量均明显下降[56-57]. 本研究通过两年的通量观测结果也发现, 极端干旱能够通过改变生态系统的水分平衡关系进而显著影响植物生长和总初级生产力(图2), 显著降低生态系统呼吸, 甚至使生态系统由碳源转变为碳汇[9]. 可见, 草原生产力与水分平衡关

系密切，不论是在自然状态还是在人为干扰强烈的条件下，植物生长都受水分平衡的极大影响. 例如，周广胜等（1996）在中国东北样带的研究表明，净生产力随着降水量的减少而降低，说明降水不足是限制此区域植物生长的主要因素[58].

综上所述，本研究利用2年的实测蒸散通量数据对模型进行验证，发现DNDC模型在不同时间尺度上都能够较好地模拟内蒙古羊草草原生态系统蒸散的变化，同时对植物蒸腾和土壤蒸发进行了定量分离. 通过两年数据的比较，发现2005年的极端干旱显著降低了植物蒸腾、土壤蒸发和生态系统蒸散，进而降低了总初级生产力. 而且，极端干旱显著改变了植被蒸腾和土壤蒸发对蒸散的相对贡献，其对植被蒸腾的影响要远大于对土壤蒸发的影响，且羊草草原生态系统水分平衡发生改变的降水阈值为20.8 mm/月. 然而，本研究在计算水分平衡量时参照了前人的一些研究，没有将地表径流考虑进来，因此会产生一些不确定性，希望在以后的工作中再进行深入研究. 此外，本研究的工作主要是在没有人类扰动的围封样地进行，下一步工作将考虑人类活动的影响，在更大的时间尺度上来模拟研究人类活动（如放牧、刈割等）对蒸散及碳收支的影响，以便深入了解人类活动对草原水文循环和碳循环的影响机制.

参考文献 [References]

1 Hao YB, Wang YF, Mei XR, Huang XZ, Cui XY, Zhou XQ, Niu HS. CO_2, H_2O and energy exchange of an Inner Mongolia steppe ecosystem during a dry and wet year [J]. *Acta Oecol,* 2008, **33**: 133-143

2 王永芬, 莫兴国, 郝彦宾, 郭瑞萍, 黄祥忠, 王艳芬. 基于VIP模型对内蒙古草原蒸散季节和年际变化的模拟[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (5): 1052-1060 [Wang YF, Mo XG, Hao YB, Guo RP, Huang XZ, Wang YF. Simulating seasonal and interannual variations of ecosystem evapotranspiration and its components in Inner Mongolia steppe with VIP model [J]. *J Plant Ecol*, 2008, **32** (5): 1052-1060]

3 Wilson KB, Baldocchi DD. Seasonal and interannual variability of energy flux over a broadleaved temperate deciduous forest in North America [J]. *Agric For Meteorol*, 2000, **100**: 1-18

4 Gentine P, Entekhabi D, Chehbouni A, Boulet G, Duchemin B. Analysis of evaporative fraction diurnal behavior [J]. *Agric For Meteorol*, 2007, **143**: 13-29

5 IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. Cambridge, United Kingdom and New York, NY: Cambridge University Press, 2007

6 Kreyling J, Wenigmann M, Beierkuhnlein C, Jentsch A. Effects of extreme weather events on plant productivity and tissue die-back are modified by community composition [J]. *Ecosystems*, 2008, **11**: 752-763

7 Smith MD. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research [J]. *J Ecol*, 2011, **99**: 656-663

8 Glaser B, Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C. Soil-moisture change caused by experimental extreme summer drought is similar to natural inter-annual variation in a loamy sand in Central Europe [J]. *J Plant Nutr Soil Sc*, 2013, **176**: 27-34

9 Kang XM, Hao YB, Li CS, Cui XY, Wang JZ, Rui YC, Niu HS, Wang YF. Modeling impacts of climate change on carbon dynamics in a steppe ecosystem in Inner Mongolia, China [J]. *J Soil Sediment*, 2011, **11**: 562-576

10 张新时, 高琼, 杨莫安, 周广胜, 倪健, 王权. 中国东北样带的梯度分析及其预测[J]. 植物学报, 1997, **39** (9): 785-799 [Zhang XS, Gao Q, Yang MA, Zhou GS, Ni J, Wang Q. A gradient analysis and prediction on the Northeast China Transect (NECT) for global change study [J]. *Acta Bot Sin*, 1997, **39** (9): 785-799]

11 Hao YB, Wang YF, Huang XZ, Cui XY, Zhou XQ, Wang SP, Niu HS, Jiang GM. Seasonal and interannual variation in water vapor and energy exchange over a typical steppe in Inner Mongolia, China [J]. *Agric For Meteorol*, 2007, **146** (1-2): 57-69

12 Hao YB, Kang XM, Wu X, Cui XY, Liu WJ, Zhang H, Li Y, Wang YF, Xu ZH. Is frequency or amount of precipitation more important in controlling CO_2 fluxes in a 30-year-old fenced and moderately grazed temperate steppe? [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2013, **171**: 63-71

13 Jentsch A, Kreyling J, Elmer M, Gellesch E, Glaser B, Grant K, Hein R, Lara M, Mirzae H, Nadler SE. Climate extremes initiate ecosystem-regulating functions while maintaining productivity [J]. *J Ecol*, 2011, **99**: 689-702

14 Royer PD, Cobb NS, Clifford MJ, Huang CY, Breshears DD, Adams HD, Villegas JC. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications [J]. *J Ecol*, 2011, **99**: 714-723

15 Kolb T, Dore S, Montes-Helu M. Extreme late-summer drought causes neutral annual carbon balance in southwestern ponderosa pine forests and grasslands [J]. *Environ Res Lett*, 2013, **8** (1): 015015

16 Sotta ED, Veldkamp E, Schwendenmann L, Guimarães BR, Paixão RK, Ruivo MLP, Lola da Costa AC, Meir P. Effects of an induced drought on soil carbon dioxide (CO_2) efflux and soil CO_2 production in an Eastern Amazonian rainforest, Brazil [J]. *Global Change Biol*, 2007, **13** (10): 2218-2229

17 Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model [J]. *Nature*, 2000, **408** (6809): 184-187

18 Adams HD, Macalady AK, Breshears DD, Allen CD, Stephenson NL, Saleska SR, Huxman TE. Climate-induced tree mortality: earth system consequences [J]. *Eos TransAm Geophys Union*, 2010, **91** (17): 153

19 Sanaullah M, Chabbi A, Rumpel C Kuzyakov Y. Carbon allocation in grassland communities under drought stress followed by 14C pulse labeling [J]. *Soil Biol Biochem*, 2012, **55**: 132-139

20 Hartley IP, Armstrong AF, Murthy R, Barron-Gafford G, Ineson P, Atkin OK. The dependence of respiration on photosynthetic substrate supply and temperature: integrating leaf, soil and ecosystem measurements [J]. *Global Change Biol*, 2006, **12** (10): 1954-1968

21 Leuning R, Cleugh HA, Zegelin SJ, Hughes D. Carbon and water fluxes over a temperate Eucalyptus forest and a tropical wet/dry savanna in Australia: measurements and comparison with MODIS remote sensing estimates [J]. *Agric For Meteorol*, 2005, **129** (3-4): 151-173

22 Baldocchi D, Falge E, Gu LH, Olson R, Hollinger D, Running S, Anthoni P, Bernhofer C, Davis K, Evans R, Fuentes J, Goldstein A, Katul G, Law B, Lee XH, Malhi Y, Meyers T, Munger W, Oechel W, U KTP, Pilegaard K, Schmid HP, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities [J]. *B Am Meteorol Soc*, 2001, **82** (11): 2415-2434

23 Li C, Narayanan V, Harriss RC. Model estimates of nitrous oxide emissions from agricultural lands in the United States [J]. *Global Biogeochem Cy*, 1996, **10** (2): 297-306

24 Stange F, Butterbach-Bahl K, Papen H, Zechmeister-Boltenstern S, Li CS, Aber J. A process-oriented model of N_2O and NO emissions from forest soils 2. Sensitivity analysis and validation [J]. *J Geophys Res*, 2000, **105** (D4): 4385-4398

25 Xu-Ri, Wang YS, Zheng XH, Ji BM, Wang MX. A comparison between measured and modeled N_2O emissions from Inner Mongolian semi-arid grassland [J]. *Plant Soil*, 2003, **255** (2): 513-528

26 Kang XM, Hao YB, Cui XY, Chen H, Li CS, Rui YC, Tian JQ, Kardol P, Zhong L, Wang JZ, Wang YF. Effects of grazing on CO_2 balance in a semi-arid steppe: field observations and modeling [J]. *J Soil Sediment*, 2013, **13**: 1012-1023

27 Heddinghaus TR, Sabol P. A review of the palmer drought severity index and where do we go from here? Proceedings of the Seventh Conference on Applied Climatology [C]. Bos-ton, MA: American Meteorological Society, 1991: 246

28 郝彦宾, 王艳芬, 崔骁勇. 干旱胁迫降低了内蒙古羊草草原的碳累积[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (8): 898-906 [Hao YB, Wang YF, Cui XY. Drought stress reduces the carbon accumulation of the *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia, China [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2010, **34** (8): 898-906]

29 Webb EK, Pearman GI, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water-vapor transfer [J]. *Q J Roy Meteorol Soc,* 1980, **106** (447): 85-100

30 Falge E, Baldocchi D, Olson R, Anthoni P, Aubinet M, Bernhofer C, Burba G, Ceulemans R, Clement R, Dolman H, Granier A, Gross P, Grunwald T, Hollinger D, Jensen NO, Katul G, Keronen P, Kowalski A, Lai CT, Law BE, Meyers T, Moncrieff H, Moors E, Munger JW, Pilegaard K, Rannik U, Rebmann C, Suyker A, Tenhunen J, Tu K, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange [J]. *Agric For Meteorol*, 2001, **107** (1): 43-69

31 Li CS, Frolking S, Frolking TA. A model of nitrous-oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity [J]. *J Geophys Res,* 1992a, **97**: 9759-9776

32 Li CS, Frolking S, Frolking TAA model of nitrous-oxide evolution from soil driven by rainfall events: 2. model applications [J]. *J Geophys Res*, 1992b, **97**: 9777-9783

33 Hsieh CI, Leahy P, Kiely G, Li CS. The effect of future climate perturbations on N_2O emissions from a fertilized humid grassland [J]. *Nutr Cycl Agroecosys,* ,2005, **73**: 15-23

34 Kesik M, Bruggemann N, Forkel R, Kiese R, Knoche R, Li CS, Seufert G, Simpson D, Butterbach-Bahl K. Future scenarios of N_2O and NO emissions from European forest soils [J]. *J Geophys Res*, 2006, **111** (G2): 527-540

35 Li CS, Aber J, Stange F, Butterbach-Bahl K, Papen H. A process–oriented model of N_2O and NO emissions from forest soils: 1. Model development [J]. *J Geophys Res*, 2000, **105**: 4369-4384

36 Li CS. Selenium deficiency and endemic heart failure in China: A case study of biogeochemistry for human health [J]. *Ambio*, 2007, **36**: 90-93

37 盖煜, 邓晓东, 南志刚. 内蒙古干草原羊草群落水分平衡及水分利用对策[J]. 内蒙古气象, 2004 (1): 26-30

38 宋炳煜. 草原区不同植物群落蒸发蒸腾的研究[J]. 植物生态学报, 1995, **19** (4): 319-328 [Song BY. Studies on evapotranspiration from different plant communities in steppe region of Inner Mongolia [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1995, **19** (4): 319-328]

39 Hussaina MZ, Grünwaldb T, Tenhunena JD, Li c YL, Mirzaea,d H, Bernhoferb C, Otienoa D, Dinha NQ, Schmidta,e M, Wartingera M, Owena K. Summer drought influence on CO_2 and water fluxes of extensively managed grassland in Germany [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2011, **141**: 67-76

40 Zhang SC, Wen XF, Wang JL, Yu GR, Sun XM. The use of stable isotopes to partition evapotranspiration fluxes into evaporation and transpiration [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (4): 201-209

41 Nouvellon Y, Rambal S, Seen DL, Moran MS, Lhomme JP, Bégué A, Chehbouni AG, KerrY. Modelling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes [J]. *Agr Forest Meteorol,* 2000, **100**: 137-153

42 Ferretti DF, Pendall E, Morgan JA, Nelson JA, Lecain D, Mosier AR. Partitioning evapotranspiration fluxes from a Colorado grassland using stable isotopes: Seasonal variations and ecosystem implications of elevated atmospheric CO_2 [J]. *Plant Soil*, 2003, **254**: 291-303

43 Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogée J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003 [J]. *Nature,* 2005, **437**: 529-533

44 Gitlin AR, Sthultz CM, Bowker MA, Stumpf S, Paxton KL, Kennedy K, Munoz A, Bailey JK, Whitham TG. Mortality gradients within and among dominant plant populations as barometers of ecosystem change during extreme drought [J]. *Conserv Biol,* 2006, **20**: 1477-1486

45 Davis SD, Ewers FW, Sperry JS, Portwood KA, Crocker MC, Adams GC. Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure [J]. *Am J Bot*, 2002, **89**: 820-828

46 Bernal M, Estiarte M, Peñuelas J. Drought advances spring growth phenology of the Mediterranean shrub Erica multiflora [J]. *Plant Biol*, 2011, **13**: 252-257

47 牟成香, 孙庚, 罗鹏, 王志远, 罗光荣. 青藏高原高寒草甸植物开花物候对极端干旱的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2013, **19** (2): 272-279 [Mou CX, Sun G, Luo P, Wang ZY, Luo RG. Flowering responses of alpine meadow plant in the Qinghai-Tibetan Plateau to extreme drought imposed in different periods [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2013, **19** (2): 272-279]

48 Sala OE, Lauenroth WK. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions [J]. *Oecologia*, 1982, **53**: 301-304

49 Knapp A, Briggs J, Koelliker J. Frequency and extent of water limitation to primary production in a mesic temperate grassland [J]. *Ecosystems*, 2001, **4** (1): 19-28

50 牛海山, 旭日, 宋炳煜. 羊草种群的水分利用动态[J]. 草地学报, 2000, **8**: 226-232 [Niu HS, Xu R, Song BY. Water use dynamic of *Leymus chinensis* population [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2000, **8**: 226-232]

51 蔺万煌. 干旱胁迫下5种三叶草的生长和生理反应[J]. 应用与环境生物学报, 2011, **17** (4): 580-584 [Lin WH. Growth of five species of *Trifolium* and their physiological responses to drought stress [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2011, **17** (4): 580-584]

52 Miranda AC, Miranda HS, Lloyd J, Grace J, Francey RJ, Mcintyre JA, Meir P, Riggan P, Lockwood R, Brass J. Fluxes of carbon, water and energy over Brazilian cerrado: an analysis using eddy covariance and stable isotopes [J]. *Plant Cell Environ*, 1997, **20**: 315-328

53 Welker JM, Brown KB, Fahnestock JT. CO_2 flux in Arctic and alpine dry tundra: Comparative field responses under ambient and experimentally warmed conditions [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 1999, **31**: 272-277

54 Dong G, Guo J, Chen J, Sun G, Gao S, Hu LJ, Wang YL. Effects of spring drought on carbon sequestration, evapotranspiration and water use efficiency in the Songnen meadow steppe in northeast China [J]. *Ecohydrology*, 2011, **4** (2): 211-224

55 Bowling DR, Bethers-Marchetti S, Lunch CK, Grote EE, Belnap J. Carbon, water, and energy fluxes in a semiarid cold desert grassland during and following multiyear drought [J]. *J Geophys Res (2005–2012)*, 2010, **115** (G4): 2393-2401

56 Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems [J]. *Oecologia*, 2004, **141**: 221-235

57 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[J]. 植物生态学报, 2014, **38** (9): 1008-1018 [Zhang B, Zhu JJ, Liu HM, Pan QM. Effects of extreme rainfall and drought events on grassland ecosystems [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2014, **38** (9): 1008-1018]

58 周广胜, 张新时. 全球气候变化的中国自然植被的净第一性生产力研究[J]. 植物生态学报, 1996, **20** (1): 11-19 [Zhou GS, Zhang XS. Study on NPP of natural vegetation in China under global climate change [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 1996, **20** (1): 11-19]