

荒漠生态系统小雨量降水的生态学效应

王亚婷¹, 陶红群¹, 张韬¹, 李元征², 党媛¹, 郭欣¹

(1. 成都市环境保护科学研究院, 四川成都 610072; 2. 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 综述了荒漠生态系统的降水模式, 小雨量降水事件对土壤水的影响以及植物对小雨量降水的生理响应和形态调整, 有助于进一步阐明荒漠生态系统小雨量降水对土壤和植物的生态学效应。

关键词 荒漠生态系统; 小雨量降水; 生态学效应

中图分类号 S181 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2016)36-0114-04

Ecology Effect of Desert Ecosystem Little Rainfall Precipitation

WANG Ya-ting, TAO Hong-qun, ZHANG Tao et al (Chengdu Academy of Environment Science, Chengdu, Sichuan 610072)

Abstract Precipitation patterns of desert ecosystem, the effect of the little rainfall precipitation events on soil water, and physiological response and form adjustment of plants to small rainfall precipitation were reviewed, which help to further clarify ecology effect of little rainfall on soil and plants.

Key words Desert ecosystem; Little rainfall precipitation; Ecology effect

降水特征是影响一个地区植被覆盖、农业生产的主要因素之一, 特别在干旱半干旱地区降水是植被可利用水源之一, 对区域水资源的时空分布、生态环境形成与演变起着决定性作用。关于降水模式的研究, 主要集中在从大尺度上考虑降雨量与季节性分配以及生态系统生物量之间的关系^[1-3], 而对于独立降水事件发生的具体时间、发生频率、量级大小以及降水强度的研究较少。近年来, 研究干旱半干旱地区植被与独立降水关系时开始关注独立降水事件, 特别是荒漠区小雨量的独立降水事件^[4-7]。

在干旱半干旱地区, 水分是植物生长的主要因子之一, 生态系统中的水分主要来自地下水和生长季节降水输入的土壤水分^[8]。大量适时的降水可以驱动许多重要的生态学过程, 如植物和土壤微生物区系可以利用较小量级的降水^[6]。小雨量降水(≤ 5 mm)在干旱半干旱地区占很大比例^[4-5, 9], 但研究认为5 mm以下的降水为无效降水^[10-13], 对其潜在的生态学关注较少。研究发现, 5 mm的降水对荒漠植物是有效的^[4, 14], 因此, 小雨量降水对于短期内缓解干旱区植物水分胁迫和维持植物生存有一定作用。笔者综述了荒漠生态系统的降水模式, 小雨量降水事件对土壤水的影响以及植物对小雨量降水的生理响应和形态调整, 有助于进一步阐明荒漠生态系统小雨量降水对土壤和植物的生态学效应。

1 荒漠生态系统的降水模式

1.1 单次降水发生频次 关于以水为主要限制因子的自然生态系统(干旱半干旱区的生态系统)与降水关系的研究, 大多考虑降水的年、季或月的平均。这些研究在降水总量及其季节分配与生态系统生产力、植物功能型组成之间建立了联系。自 Noy - Meir^[15] 提出“脉冲 - 储存模型”后, 研究者开始更多地关注独立降水事件, 对独立降水的量级大小、发生频率、发生的具体时间, 对干旱地区生态系统的生物学效应都

有不同程度的研究^[16-19]。特别是近年来, 对独立降水事件的研究也较多。

干旱半干旱地区以2~5 mm的小雨量降水为主^[20], 大部分夏季降水事件都是降雨量小且时间短的降水。在全球不同干旱半干旱地区都有类似的降水模式。在北美稀树草原, 5 mm以下的降水占总降水事件的70.0%^[4]。10 mm或10 mm以下的降水占总降水事件的83.0%^[21-22]。在古尔班通古特沙漠5 mm以下的降水占总降水事件的89.8%, 单次平均降雨量为2.19 mm^[23]。

1.2 小降水事件对总降雨量的贡献 荒漠生态系统中小雨量降水不仅发生频率高, 且这部分降水对总降雨量的贡献持续增加。小雨量降水对降水总量的贡献变化很小, 而大雨量降水对降水总量的贡献在年际间变化较明显^[9]。在巴塔哥尼亚草原, 从 ≤ 5 mm的降水获得的水分在22年中几乎保持不变, 从 ≥ 10 mm的降水获得的降水总量以20~170 mm/a变化^[21]。

2 土壤水在小降水事件影响下的变化

2.1 小雨量降水转变为土壤水的过程 对植物与土壤微生物有效的水分并非简单的降水输入^[16]。在大尺度上驱动独立降水事件的时间和量级以及单次降水转变为对植物和其他有机物有效土壤水的过程十分复杂。土壤深度、土壤结构、土壤剖面、有机质含量、积雪深度、积雪再分配、植被类型、土壤表面理化性质等均可以影响有效土壤水分布的垂直和水平异质性^[23], 降水及融雪或渗透到其他土层或产生表面径流^[24-27]。此外, 这些因素还会影响有效土壤水在水平与垂直方向上分布的异质性。

降水到达干旱土壤表面后转变为土壤水。从生物学角度看, 2个重要的土壤水脉冲观点: 土壤水势能够达到促进生物活性的深度; 土壤水势维持在与生物活性有关的水平所持续的时间^[6]。这2种特征都描述了单次降水的特征, 如大雨量降水通常影响更深的土壤深度并持续更长的时间。

2.2 降水事件可影响的土壤深度 降水能够达到的土层深度在很多方面都有重要的生态学意义, 包括降水在植物蒸腾

作者简介 王亚婷(1981-), 女, 甘肃武威人, 工程师, 博士, 从事植物生态学研究。

收稿日期 2016-09-14

与土壤蒸发之间的分配^[28-29]。小雨量降水只能影响最表层几厘米的土壤,而大部分土壤水分由于高温和低根系密度而直接蒸发,随着土层深度的增加,蒸发和水汽扩散率下降而植物对水分的吸收率逐渐增加^[30]。因此,降水达到的土层越深,留在土壤中的水分越多。

降水能够达到的土层深度与土壤类型以及降雨量密切相关,单次降水持续的时间也与气候、植被类型有关^[5]。在特定的气候条件与植被类型下,降雨量越大,到达地面的降水越多,则单次降水持续的时间越久。在科罗拉多高原沙面,1 mm 降水输入可增加 2~20 mm 的降水输入量^[28]。在北美矮草原,盛夏时节 5 mm 的降水可增加表层 5 cm 土壤的水势并持续 2 d^[4]。一场暴雨可影响 100 cm 土层深度并持续几周^[20]。由于冬季蒸发量少且气候较湿润,土壤水在冬季可以持续更长的时间。另外,植被类型和密度的变化会引起土壤水分蒸发蒸腾损失总量的变化,进而影响降水持续的时间^[31]。

2.3 小降水事件转变为有效土壤水的影响因素 单次降水的起止最终由降水的利用者和维持更高的代谢率决定^[31]。因此,单次降水事件对于不同利用者持续的时间不同。对于在土壤表面生存的有机物,到达土壤表面的降水再分配情况直接受土壤表层水分状况的影响,降水持续的时间通常较短,而对于高等植物,单次降水在植物根系周围的土壤水势低于植物能够吸收的水平时才结束^[32]。降水开始对不同有机物的影响也不同,因为有效土壤水只是生理活动的必要非充分条件^[33]。如在寒冷早春,光周期或温度比有效水更易于限制土壤表层生理活性。

当单次降水发生频繁而蒸发量很低时,土壤水可以在每次降水间积累,由此引起土壤水向更深的土层入渗^[34]。随着入渗深度的增加以及持续时间的延长。最普遍发生的高阶单次降水是季节降水,较普通的单次降水是冬雨季或夏雨季。这 2 种单次降水出现在降水输入量大于蒸发量的季节^[35]。

3 荒漠区植被对降水的响应与适应

3.1 荒漠植物对小降水事件的生理响应 降水变化直接影响植物水分代谢的各个环节,同时直接或间接地影响不同水平上的其他生理与生态过程^[1,36]。小雨量及短时间的降水可以激发表层土壤微生物的生理速率,大雨量降水以及长时间的降水可以激发有机物的生理响应过程,首先是土壤无脊椎动物,然后是高等植物^[37]。

研究表明,不同功能型植物的光合作用对降水变化的响应有所差异。生理水平上对降水条件改变的响应差异,势必通过个体的改变而影响不同功能型荒漠区植物之间的竞争关系^[38]。在荒漠地区,降雨量和潜在蒸发量反差巨大,长期的干旱使荒漠区植物在生理和形态上形成了一系列对水分匮乏的适应特性和调节能力^[39]。荒漠区植物的生理活动仍受水分有效性的严格制约^[40]。降水变化将改变荒漠地区直接降水及地下水的供应状态,并影响荒漠区植物的生理活动。近几年研究者探讨了降雨量和发生频率对生态系统中

不同植物组分光合作用和呼吸活动的影响,以及这些影响怎样塑造生态系统尺度的响应^[41-43]。

不同物种或地理区域对降水的响应可能存在不同长度的时滞现象。进一步研究显示其他生态系统过程也可能受到可变降雨量级的支配。如 2 mm 的小降水事件能影响微生物的活动并导致土壤硝酸盐含量上升^[44]和短期的降解脉冲^[45]。3 mm 的单次降水可以提高高等植物固定碳的速率或者提高净碳吸收速率^[7,9]。25 mm 的单次降水可以促进荒漠植物发芽^[46],1~6 mm 的降水可以影响荒漠植物的水分和光合生理^[23,47]。

一年生的浅根植物、草本植物的水分吸收率不仅与根系有关,还与呼吸速率有关。对于具有高的光合能力和极大的叶片导度的植物^[48],一旦生理调节发生,就可以从单次降水中迅速吸收水分。

3.2 植物对小降水事件的形态适应 在干旱半干旱地区,水分主要来自于地下水和生长季节降水输入的浅层土壤水分,降水的季节和年际变化会影响植物物种和功能类型的分布^[17]。降水的季节性影响植物群落的组成结构和生产力以及优势种的用水方式,植物对降水变化的响应具有较大的差异性。

水分可利用性通常与植物的用水策略有关,而植物的用水策略又取决于植物功能型(如根系结构)、土壤特征和特定生境^[49]。在陆地生态系统中,根系结构是植物用水策略的重要决定因素之一,在干旱区生态系统中,不同功能型植物具有特殊的根系形态特征,通过不同途径避免干旱胁迫^[49]。在干旱条件下,根系与土壤水接触,植物可能将较多的同化产物用于新根的产生从而增加根的吸水面积,而根毛的增加则有助于维持根与土壤的紧密接触。植物种子萌发比营养生长更需要小雨量降水,特别是木本植物。

Sala 等^[4,20]认为小雨量降水事件(<5 mm)可以刺激干旱半干旱地区草本植物的生长,这些小雨量降水事件可以为不同功能型植物提供浅层的水环境,表层土壤根系比深层土壤根系能更有效地吸收小雨量降水。但也有研究认为小雨量降水不能到达植物根系^[50-51]。

小雨量降水影响浅层土壤水的变化,对于根系主要分布在上层土壤的草本植物而言,在有效小雨量降水后会作出生理响应^[4,24,46]。Chesson 等^[17]比较了肉质植物与一年生、多年生浅根植物对单次降水的利用,肉质植物具有浅而广泛的根系,在单次降水后迅速吸收浅层土壤水分。

耐旱的一年生植物和浅根的多年生草本比肉质植物更能有效利用小雨量降水,因为这些植物具有较低的水势,可以从水势更低的土壤中吸收水分^[52]。草本植物对小雨量降水的短期响应使得其通过利用小雨量降水在生境中维持生长优势。

对于高等植物,根系分布的深度可能会限制植物对小雨量降水的响应。如浅根植物对大的降水和小雨量降水的响应可能差异较小,因为无论是大量级的降水还是小雨量降水都影响浅层土壤含水量,浅根植物对这 2 种量级降水的响应

大致相同。

3.3 小雨量降水对植物用水策略的影响 在干旱半干旱地区,如果单次降水是比稳定的深层土壤水更为重要的环境水资源,则最理想的植物表现型将倾向于能够最大限度地利用单次降水,即典型的浅根系,小根冠比,高叶片导度,且气孔对植物水分状态具有高度敏感性。若深层土壤水更为重要,则植物表现型将倾向于能够最大限度地利用深层土壤水的适应。即典型的深根系,大根冠比,较低的叶片导度和低的气孔敏感度。较小降水仅对浅根植物有利,而较大降水则可能是2类植物皆可利用的水源。

水资源分割的双层假设模型^[53]是最早关于不同功能型植物用水策略的经典案例。木本和草本植物在萨王纳地区可以很好地共生是因为它们利用不同深度土层的水分。双层模型的一个主要观点是不同功能型植物对水资源的分割。草本植物的根系主要分布在上层土壤,而木本植物的根系分布在下层土壤。季节性降水特性决定大尺度上的群落结构,在萨王纳地区共生的草本和木本植物依赖大量的夏季降水。根系垂直分层将水资源竞争最小化,这是在于干旱半干旱地区草本和灌木共生的主要原因。双层模型强调的是降水对荒漠植物和群落季节性和长期性的作用。基于此理论,草本植物被认为根系分布较浅,而灌木根系则分布在较深的土层。这种平衡使得草本和灌木可以在一个生境共生,并使竞争最小化。

多数学者认为植物根系在垂直方向上对水资源的分割使得不同功能型植物在干旱半干旱地区能够共生^[54-55]。在水分缺乏的生境中,灌木和木本植物具有长而发达的主根,深入土壤以利用深层土壤水,而草本植物则具有较浅的根系以吸收表层土壤水为主^[56-57]。草本植物由于根系分布在上层土壤,可以利用表层土壤水,因此,草本植物的根系分布特点更有利于直接利用小雨量降水,对于木本植物,除可以利用深层地下水外,还可以通过茎流的方式利用降水。降水到达林冠层时,一部分保留在植物表面,直接蒸发造成截流损失,其余以2种形式进入群落内部:从群落冠层滴落下来或者从冠层空隙处直接落下来的穿透水;沿着茎干流下来到达土壤的茎流。以茎流形式到达树干基部的雨水会沿树干很快渗入土壤中。因为茎流水分下渗较深,减少了蒸发损失,增加了水分对植物的有效性。这对于干旱地区的群落更加重要,许多植物的形态结构有利于增加茎流^[58]。

灌木的用水方式并不是单一的,如在古尔班通古特沙漠,多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)的吸收根多分布在接近地下水位的土层中,因此,此类植物多以利用地下水为主,而琵琶柴(*Reaumuria songonica*)的根系分布在0.7 m以上的土层中,基本不利用地下水^[37]。梭梭(*Haloxyion ammodendron*)50%以上的侧根分布在0.2~0.5 m土层中,1.0~3.0 m土层中有极少量侧根分布,即梭梭以表层土壤水为主,但在极端干旱时也可以利用地下水^[38]。观察鄂尔多斯3种主要荒漠植物长芒草(*S tipa bungeana*)、油蒿(*Artemisia ordosia*)和老瓜头(*Cynanchum komarovii*)对夏季单次降水的利用后,发现

长芒草和老瓜头主要利用10 mm以下降水形成的浅层土壤水源,而油蒿则主要利用深层土壤水^[19]。小雨量降水对灌木种子萌发及早期的营养生长有积极作用。

在不同物种间或者同一物种内,植物根系结构变化很大。此外,植物对所利用水分的深度也随着生长阶段的不同而变化。对于深根植物,在其发芽期或幼苗期利用的则是浅层土壤水。即使同一种植物,根系活动也因生长地点的不同而有很大差异。此外,根系的异质性和根系密度也会影响植物对不同尺度单次降水的响应^[59]。

4 展望

干旱半干旱区域降水模式的研究仍停留在单次降水发生的频次以及不同量级降水事件占总降水事件的比重,对于小雨量降水的聚集发生情况和单次大雨量降水的分析较少,尤其是短时间小雨量降水的聚集发生可能具有与单次大雨量降水同等重要的生态效应。

Noy - Meir^[15]提出脉冲 - 存储模型后,大量研究开始关注独立降水事件的重要性。尽管对独立降水事件在荒漠生态系统中的生态效应研究有了长足的发展,但降水到达地面进入土壤后的运动过程仍需大量研究,特别需要长期的土壤水数据。目前缺乏大尺度长期(5年以上)的土壤水数据,通过积累足够的数据,能够可靠地评估土壤水中的脉冲输入和脉冲之间的关系。由于试验方法的局限性,仍欠缺0~0.5 cm表层土壤生物结皮活性的长期研究。不仅需要了解土壤水的垂直分布情况,同样需要研究土壤水如何随时间变化,土壤水在水平方向上变化,以及降水从木本植物的冠层到草本植物到生物结皮再到土壤表层的运动过程。

目前研究仍停留在植物是否会对小雨量独立降水事件发生生理响应,但对于不同量级降雨所能影响的生理活动研究仍不足,降水量级和持续时间对不同生活型植物的作用以及可以影响的生理活动不同,当降雨量变大、降水时间变长后,降水可能影响更多的有机质,特别是高等植物。同时小雨量降水可以促进植物种子萌发,植物萌发时所需的雨量比维持生长所需的雨量小很多,特别是木本植物。

参考文献

- [1] LEHOUEIROU H N. Rain use efficiency: A unifying concept in arid-land ecology[J]. Journal of arid environment, 1984, 7(3): 213 - 247.
- [2] AKINREMI O O, MCGINN S M, CUTFORTH H W. Precipitation trends on the Canadian prairies[J]. Journal of climate, 1999, 12(10): 2996 - 3003.
- [3] 张志才, 陈喜, 王文, 等. 贵州降雨变化趋势与极值特征分析[J]. 地球与环境, 2007, 35(4): 352 - 356.
- [4] SALA O E, LAUENROTH W K. Small rainfall events: An ecological role in semiarid regions[J]. Oecologia, 1982, 53(3): 301 - 304.
- [5] 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.
- [6] SCHWINNING S, SALA O E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems[J]. Oecologia, 2004, 141(2): 211 - 220.
- [7] LEHOUEIROU S, SALA O E, LOIK M E. Thresholds, memory, and seasonality: Understanding pulse dynamics in arid/semi-arid ecosystems[J]. Oecologia, 2004, 141(2): 191 - 193.
- [8] EHLERINGER J R, PHILLIPS S L, SCHUSTER W S F, et al. Differential utilization of summer rains by desert plants[J]. Oecologia, 1991, 88(3): 430 - 434.
- [9] LOIK M E, BRESHEARS D D, LAUENROTH W K, et al. A multi-scale perspective of water pulses in dryland ecosystems: Climatology and eco-

- hydrology of the western USA[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 269–281.
- [10] TIAN Y, SU D R, LI F M, et al. Effect of rainwater harvesting with ridge and furrow on yield of potato in semiarid areas[J]. *Field crops research*, 2003, 84(3): 385–391.
- [11] 王国宏, 张新时. 从生态地理背景论草地畜牧业产业在黄土原农业可持续发展中的战略地位[J]. *生态学报*, 2003, 23(10): 2017–2026.
- [12] 徐炳成, 山仑, 黄瑾. 黄土丘陵区不同立地条件下沙棘光合生理日变化特征比较[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(6): 949–953.
- [13] YOO S H, CHOI J Y, JANG M W. Estimation of design water requirement using FAO Penman-Monteith and optimal probability distribution function in South Korea [J]. *Agricultural water management*, 2008, 95(7): 845–853.
- [14] 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.
- [15] NOY-MEIR I. Desert ecosystems: Environment and producers[J]. *Annual review of ecology & systematics*, 1973, 4(67): 25–51.
- [16] AUSTIN A T, YAHDJIAN L, STARK J M, et al. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221–235.
- [17] CHESSON P, GEBAUER R L, SCHWINNING S, et al. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 236–253.
- [18] BATES J D, SVEJCAR T, MILLER R F, et al. The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation[J]. *Journal of arid environments*, 2006, 64(4): 670–697.
- [19] CHENG X, AN S, LI B, et al. Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in northwestern China[J]. *Plant ecology*, 2006, 184(1): 1–12.
- [20] SALA O E, LAUENROTH W K, PARTON W J, et al. Water status of soil and vegetation in a shortgrass steppe[J]. *Oecologia*, 1981, 48(3): 327–331.
- [21] 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.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 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[J]. *Ecosystems*, 2008, 11(6): 961–979.
- [25] 陈建锋, 杨晓俊. 降雨径流的机制分析[J]. *地下水*, 2007, 29(1): 3–4.
- [26] 李毅, 邵明安. 间歇降雨和多场次降雨条件下黄土坡面土壤水分入渗特性[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1511–1516.
- [27] 魏雅芬, 郭柯, 陈吉泉. 降雨格局对库布齐沙漠土壤水分的补充效应[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1346–1355.
- [28] SCHILLER G, COHEN Y. Water balance of *Pinus halepensis* Mill. afforestation in an arid region [J]. *Forest ecology & management*, 1998, 105(1): 121–128.
- [29] SCHWINNING S, STARR B I, EHLERINGER J R. Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size[J]. *Oecologia*, 2003, 136(2): 252–260.
- [30] RYEL R J, LEFFLER A J, PEEK M S, et al. Water conservation in *Artemisia tridentata* through redistribution of precipitation [J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 335–345.
- [31] 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[J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 295–305.
- [32] JENERETTE G D, SCOTT R L, HUXMAN T E. Whole ecosystem metabolic pulses following precipitation events [J]. *Functional ecology*, 2008, 22(5): 924–930.
- [33] ANDERSON J E, MCNAUGHTON S J. Effects of low soil temperature on transpiration, photosynthesis, leaf relative water content, and growth among elevationally diverse plant populations [J]. *Ecology*, 1973, 54(6): 1220–1233.
- [34] BRESHEARS D D, BARNES F J. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: A unified conceptual model [J]. *Landscape ecology*, 1999, 14(5): 465–478.
- [35] GAO Q, REYNOLDS J F. Historical shrub-grass transitions in the northern Chihuahuan Desert: Modeling the effects of shifting rainfall seasonality and event size over a landscape gradient [J]. *Global change biology*, 2003, 9(10): 1475–1493.
- [36] XU H, LI Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events [J]. *Plant & soil*, 2006, 285(1): 5–17.
- [37] SMITH S D, MONSON R K, ANDERSON J E. *Physiological ecology of North American desert plants* [M]. New York: Springer-Verlag, 1997.
- [38] XU H, LI Y, XU G Q, et al. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation [J]. *Plant cell & environment*, 2007, 30(4): 399–409.
- [39] RODRIGUEZ-ITURBE I, D'ODORICO P, PORPORATO A, et al. On the spatial and temporal links between vegetation, climate, and soil moisture [J]. *Water resources research*, 1999, 35(12): 3709–3722.
- [40] LAWLOR D W, CORNC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant cell & environment*, 2002, 25(2): 275–294.
- [41] GROISMAN P Y, EASTERLING D R. Variability and trends of total precipitation and snowfall over the United States and Canada [J]. *Journal of climate*, 1994, 7(1): 184–205.
- [42] LAIO F, PORPORATO A, FERNANDZ-ILLESAS C P, et al. Plants in water-controlled ecosystems: Active role in hydrologic processes and response to water stress: IV. Discussion of real cases [J]. *Advances in water resources*, 2001, 24(7): 745–762.
- [43] KÖCHY M, WILSON S D. Semiarid grassland responses to short-term variation in water availability [J]. *Plant ecology*, 2004, 174(2): 197–203.
- [44] CUI M Y, CALDWELL M M. A large ephemeral release of nitrogen upon wetting of dry soil and corresponding root responses in the field [J]. *Plant and soil*, 1997, 191(2): 291–299.
- [45] BEATLEY J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems [J]. *Ecology*, 1974, 55(4): 856–863.
- [46] 吴玉, 郑新军, 李彦. 不同功能型原生荒漠植物对小降雨的光合响应[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(10): 2591–2597.
- [47] FLANAGAN L B, EHLERINGER J R, MARSHALL J D. Differential uptake of summer precipitation among cooccurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland [J]. *Plant cell & environment*, 1992, 15(7): 831–836.
- [48] SPERRY J S, HACKE U G, OREN R, et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply [J]. *Plant cell & environment*, 2002, 25(2): 251–263.
- [49] NOBEL P S. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, agave deserti [J]. *Plant physiology*, 1976, 58(4): 576–582.
- [50] WEAVER T. Distribution of root biomass in well-drained surface soils [J]. *American midland naturalist*, 1982, 107(2): 393–395.
- [51] FRANCO A C, NOBEL P S. Interactions between seedlings of agave deserti and the nurse plant *hilaria rigida* [J]. *Ecology*, 1988, 69(6): 1731–1740.
- [52] WALTER H. Natural savannahs as a transition to the arid zone, ecology of tropical and subtropical vegetation, Oliver and Boyd [M]. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971: 238–365.
- [53] SHMIDA A, ELLNER S. Coexistence of plant species with similar niches [J]. *Vegetatio*, 1984, 58(1): 29–55.
- [54] BURROWS B, KNUDSON R J, CLINE M G, et al. Quantitative relationships between cigarette smoking and ventilatory function [J]. *American review of respiratory disease*, 1977, 115(2): 195–205.
- [55] POLLEY H W, TISCHLER C R. Viewpoint: Atmospheric CO₂, soil water, and shrub/grass ratios on rangelands [J]. *J Range Manage*, 1997, 50(3): 278–284.
- [56] GIBBENS R P, LENZ J M. Root systems of some Chihuahuan Desert plants [J]. *Journal of arid environments*, 2001, 49(2): 221–263.
- [57] LUDWIG F, DAWSON T E, PRINS H H T, et al. Below-ground competition between trees and grasses may overwhelm the facilitative effects of hydraulic lift [J]. *Ecology letters*, 2004, 7(8): 623–631.
- [58] KURZ W A, KIMMINS J P. Analysis of some sources of error in methods used to determine fine root production in forest ecosystems: A simulation approach [J]. *Canadian journal of forest research*, 2011, 17(8): 909–912.
- [59] ERICSSON T, MOURIKIS S, COHEN J B. Clustering in Fe-Mo alloys [J]. *Journal of materials science*, 1970, 5(10): 901–908.