

极端干旱对陆地生态系统的影响：进展与展望

周贵尧 周灵燕 邵钧炯 周旭辉*

华东师范大学生态与环境科学学院, 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241; 华东师范大学全球变化与生态预测研究中心, 上海 200241

摘要 作为地球表层重要的组成部分, 陆地生态系统是人类生存和发展的重要场所。21世纪以来, 气候变化导致干旱事件发生的强度、频度和持续时间显著增加, 对陆地生态系统带来深远的影响, 严重制约甚至威胁人类社会的可持续发展。因此, 开展极端干旱对陆地生态系统影响的研究并评估其生态风险效应, 是当前全球变化领域研究的重点问题。该文从植物生理生态过程、生物地球化学循环、生物多样性、以及生态系统结构和功能4个方面综述了极端干旱对陆地生态系统的影响, 并对当前的研究热点进行探讨, 深度剖析当前研究中存在的难点问题和未来可能的发展方向。该文以期为未来开展干旱对陆地生态系统影响的观测与预测研究提供参考, 为在未来干旱影响下加强陆地生态系统风险评估和管理提供新思路。

关键词 碳饥饿; 极端干旱; 生物多样性; 生态系统生产力; 碳循环

周贵尧, 周灵燕, 邵钧炯, 周旭辉 (2020). 极端干旱对陆地生态系统的影响: 进展与展望. 植物生态学报, 44, 515–525. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0317

Effects of extreme drought on terrestrial ecosystems: review and prospects

Zhou Gui-Yao, Zhou Ling-Yan, Shao Jun-Jiong, and Zhou Xu-Hui*

Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; and Research Center for Global Change and Ecological Forecasting, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract

As an important compartment of the Earth's surface, terrestrial ecosystems act as a vital harbor for human survival and development. Climate change significantly increased the frequency, intensity and duration of drought since the 21st century, which have marked impact on ecosystems, leading to serious restriction or even threat on the sustainable development of human beings. Therefore, developing integrative research on effects of drought on terrestrial ecosystems and assessing the associated ecological risk are impressive in global change field. This study reviewed the effects of drought on plant physiological and ecological processes, biogeochemical cycles, biodiversity, and ecosystem structure and functions in terrestrial ecosystems, and discussed current hotspot issues in this field as well as deeply analyzing the existing problems and the potential development direction. This study aims to provide some suggestions for the future observation, manipulative experiments, and modeling prediction on effects of drought on terrestrial ecosystems, and offer new insights to enhance risk assessment and management under drought.

Key words carbon starvation; extreme drought; biodiversity; ecosystem productivity; carbon cycle

Zhou GY, Zhou LY, Shao JJ, Zhou XH (2020). Effects of extreme drought on terrestrial ecosystems: review and prospects. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 515–525. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0317

联合国气候变化专门评估委员会(IPCC)第五次评估报告指出, 相较于过去, 全球近50年来干旱事件发生的频度、强度和持续时间显著增加, 并且这种趋势在未来有进一步扩大的迹象(IPCC, 2013)。2010年亚马孙地区发生的极端干旱事件, 导致该区域热带雨林生态系统碳净损失约2.2 Pg, 几乎占到

了全球森林生态系统一年的净碳吸收量, 引发了生态学家对于极端干旱生态效应问题(如树木死亡、养分物质循环)的广泛关注。自20世纪60年代开始, 中国东北部地区年降水量呈现逐渐减弱态势, 对区域甚至中国的碳平衡状态产生了重要影响(Piao *et al.*, 2009)。2009–2013年, 中国西南地区遭受连续干旱,

收稿日期Received: 2019-11-22 接受日期Accepted: 2020-02-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31930072、31600387和31600352)和博士后创新人才支持计划(BX20200133)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31930072, 31600387 and 31600352), and Postdoctoral Innovation Talents Program (BX20200133)。

* 通信作者Corresponding author (xhzhou@des.ecnu.edu.cn)

导致部分区域降水相较往年同期减少70%–90%，干旱范围和强度均突破历史均值(胡学平等, 2014)。与此同时，2013年长江中下游地区发生的百年一遇的极端干旱，持续时间长达2个月，气温高于同期约4.5 °C (Yuan *et al.*, 2016)。该区域高发的极端干旱并非偶发事件，往往是全球变暖背景下海温异常、拉尼娜事件持续时间增加以及副热带高压偏弱等多种气象和气候学综合作用的结果(严翼等, 2012)。

作为地球表层重要的组成部分，陆地生态系统是人类生存、活动和发展的重要场所(方精云等, 2018)。因此，干旱对陆地生态系统植物生理生态过程、生物地球化学循环、结构和功能、生物多样性等方面的影响，将制约甚至威胁人类社会的可持续发展(图1)。与此同时，干旱也将在器官、个体、种群、群落和生态系统等不同尺度上对陆地生态系统产生重要影响。作为核心和关键的生态因子，水分不仅能直接影响植物的光合作用等生理过程，也能通过调节植物-微生物之间关系，改变生态系统的群落组成，还能间接引发火灾、病虫害等强烈影响着陆地生态系统的结构与过程，最终重塑生态系统碳收支状况，从而影响生态系统服务与功能(Reichstein *et al.*, 2013)。过去几十年来，尽管人们开展了大量关于干旱对植物生理生态、生物地球化学

循环、生物多样性以及生态系统结构和功能影响方面的研究，但是由于生态系统的复杂性和时空异质性以及观测手段的多样性等问题，当前关于生态系统响应和适应极端干旱的认识尚不完整。本文拟就已开展的相关研究进行系统总结和剖析，探讨当前存在的问题及未来的发展方向，以期对深入理解极端干旱对生态系统的影响，以及进行干旱生态风险评估与管理提供新的思路。

1 极端干旱对植物生理生态过程的影响

极端干旱直接影响到植物的生长和发育，甚至导致其死亡。当前关于干旱对植物生理生态的影响，主要在于探讨碳水过程对干旱的响应，其中树木致死的内在机制是当前关注的核心和热点问题。“水力失衡”假说认为，干旱导致树木死亡可能来源于木质部导管栓塞引起的“土壤-植物系统”间的水力传输过程失衡；“碳饥饿”假说则认为，干旱诱发气孔关闭后导致光合作用减弱，使得没有足够的光合产物支撑植物的正常生理代谢过程，导致植物死亡(图2)(McDowell *et al.*, 2008)。近期的研究证据多数倾向于水力失衡是干旱致死的主因(Anderegg *et al.*, 2015; Rowland *et al.*, 2015)，但是由于非结构性碳水化合物在植物生长和防御等生理生态过程中所扮演

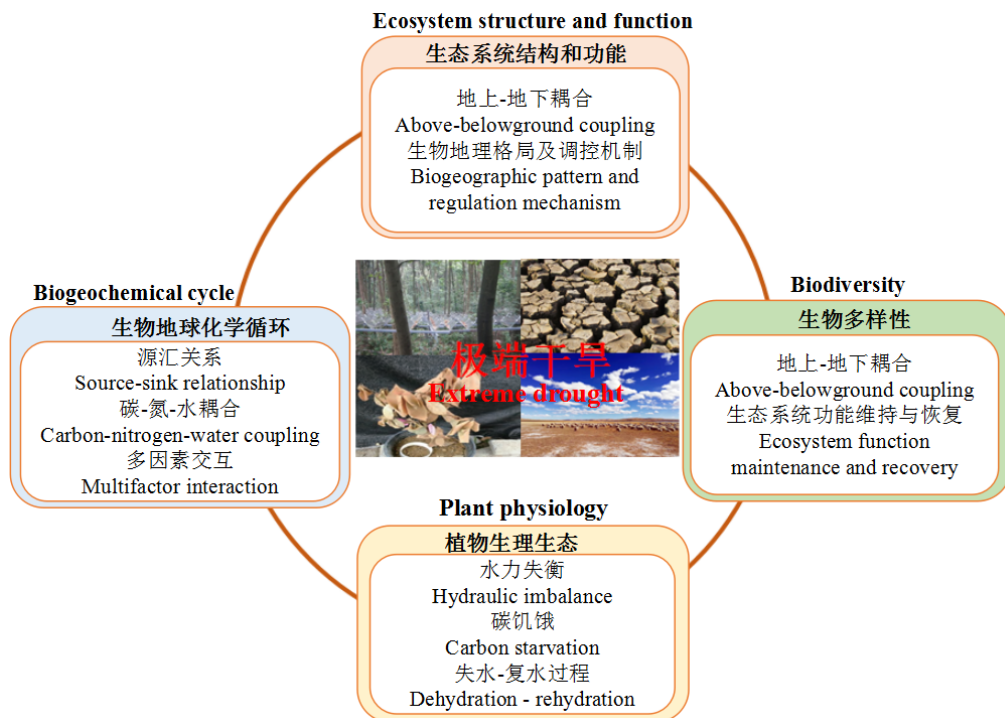


图1 干旱对生态系统影响研究的热点问题。

Fig. 1 Research hotspot issues of the effects of drought on ecosystems.

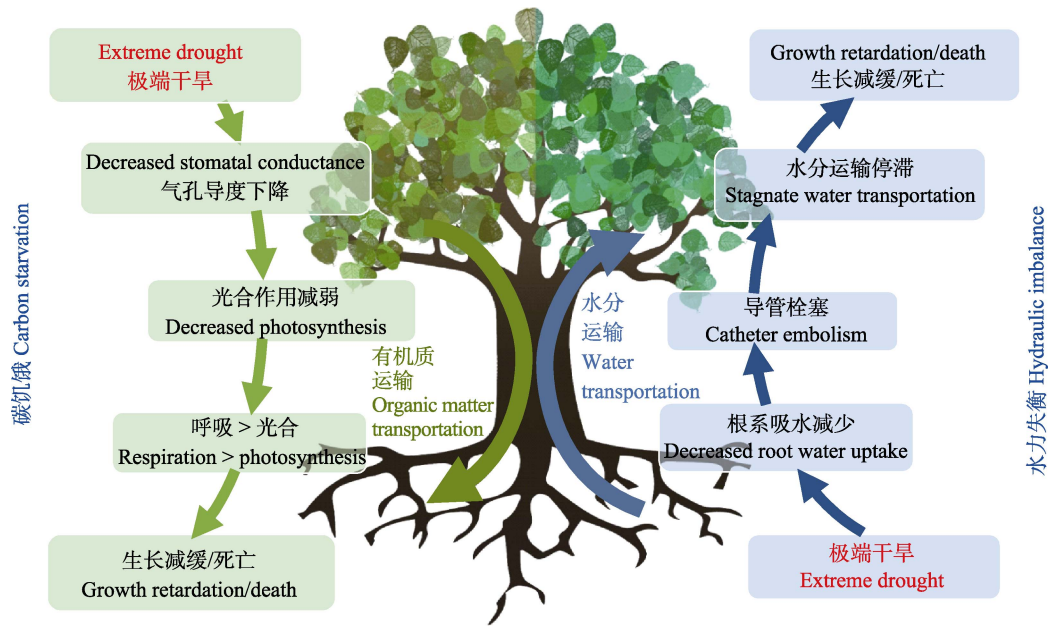


图2 干旱诱发的碳饥饿和水力失衡假说示意图。

Fig. 2 Schematic diagram of carbon starvation and hydraulic imbalance hypothesis in response to drought.

的复杂角色及其多变的时空动态, 目前关于植物非结构性碳水化合物富足的情况下是否实际上发生了碳饥饿事件, 尚未有明确的定论(McDowell & Sevanto, 2010)。与此同时, 不同植物气孔调节叶片水势的策略上的差异也使碳饥饿现象在不同物种中发生的可能性有很大差异(Martínez-Vilalta *et al.*, 2014; García-Forner *et al.*, 2017)。

干旱事件后植物的恢复过程也是当前生态学界广泛关注的另一个热点问题。植物碳水过程在干旱过后的恢复过程涉及“土壤-植物-空气”连续体中水力特征的恢复, 其核心是植物木质部水力导度的恢复。当前一些研究认为木质部导管一旦形成栓塞将无法恢复, 而另一些研究则认为当土壤水分恢复后的低蒸腾作用能够使水分重新注入栓塞化的导管中得到恢复, 或植物会长出新的导管以弥补损失的水力导度, 但这种恢复能力会随着干旱时间的持续加剧而逐渐降低(图3)(Sperry & Love, 2015)。另一方面, 植物的恢复还涉及植物激素的产生、氧化酶的调控、细胞膨压的恢复、气孔行为的改变、非结构碳水化合物的转运、新叶的生长等多个层次上的生理生态过程(Xu *et al.*, 2010; Yin & Bauerle, 2017)。但这些过程在各个层次上究竟起什么作用, 它们与最终植物的恢复表现有何关系, 目前还未得到完全的阐释。如何将多层次的过程整合到一个统一的理论框架中, 用以解释和模拟植物生理生态对干旱的响应和恢复

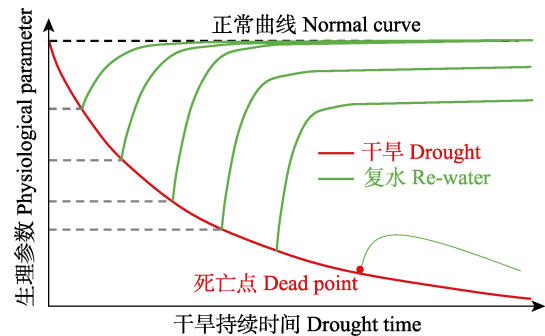


图3 植物在持续干旱和复水过程中生理参数的响应曲线。

Fig. 3 Response curves of physiological parameters during continuous drought and rehydration.

过程, 是进一步推进该研究领域的关键性问题。近年来, 有学者基于蒸腾作用与植物水势间的响应格局提出了植物水分的“供给-损失”理论, 并应用这一理论构建了植物水分循环模型用以解释在水分胁迫下以及水分胁迫消失后的水力特征、气孔行为、蒸腾作用的时空动态(Sperry & Love, 2015)。但是, “供给-损失”理论只是一种基于现象的描述性理论, 而不涉及真正的机理过程。同时, 还缺乏大量的个案研究验证该理论的普适性和通用性。

在植物个体水平上, 干旱通过降低土壤水分和养分的可利用性等途径来影响叶片和根系性状(Posch & Bennett, 2009; Zhou *et al.*, 2018)。干旱降低了叶片光合速率、气孔导度等可能会导致光合碳固定的减少, 导致植物分配到地下根系的生物量降低,

增加根系死亡率(张仁和等, 2011; Zhou *et al.*, 2018)。不同物种之间的叶片性状应对干旱的策略存在一定的差异。例如, 木麻黄属(*Casuarina*)的一种植物*Allocasuarina luehmannii*的气孔导度在干旱复水后能恢复到正常水平的60% (Posch & Bennett, 2009)。但菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的气孔导度、光合速率和蒸腾速率都显著降低, 并且其经干旱复水后的恢复能力会随着干旱天数的增加而逐渐降低(Miyashita *et al.*, 2005)。与此同时, 干旱胁迫下, 植物为了获取更多的水分和养分, 根系直径会变得越来越细, 同时其分布范围也会向更深处扩张(Chapman *et al.*, 2012; Fuentealba *et al.*, 2015)。植物较细的根系结构有助于降低植物共生真菌的依赖度, 同时也利于优化植物单位碳投资的获取养分的效率, 进而增强植物对干旱环境的适应与存活能力(Ma *et al.*, 2018)。与此同时, 为了应对干旱压力, 多元资源获取策略快速生长型植物往往具有更长的比根长(SRL)和更强的根氮吸收能力, 但其根碳含量和根寿命较低(Pérez-Ramos *et al.*, 2013)。干旱导致根系碳、氮化学计量关系的不对称变化, 将进一步改变根系分泌物中有机质的输入, 进而改变与菌根之间的共生关系(Fuchslueger *et al.*, 2014)。全球整合分析结果发现在全球尺度上干旱显著降低根系生物量, 这种负面效应主要来源于植物根系性状(如根长、根长密度、比根长、根直径)的改变(Zhou *et al.*, 2018)。

2 极端干旱对陆地生态系统生物地球化学循环过程的影响

中国区域与全球陆地生态系统的净初级生产力和净碳汇的时间动态都受到降水量的严重影响(Piao *et al.*, 2009)。大范围的极端干旱事件往往是导致某一区域生态系统生物地球化学循环发生巨大改变的驱动力。例如1983年在亚马孙地区出现的极端干旱事件释放了相当于该地区生态系统需要3–4年才能吸收获得的CO₂ (Potter *et al.*, 2001)。2003年夏季在欧洲地区发生的持续高温热浪天气极大地降低了该地区生态系统的生产力, 甚至提升了全球大气CO₂浓度的上升速率(Bevan *et al.*, 2014)。目前该领域的研究大多讨论碳循环和水循环过程对极端干旱的响应。由于氮循环在调控生态系统功能中的重要作用, 近年来在区域和全球尺度上干旱对生态系统碳-氮-水耦合过程的影响格局及其调控机制开始逐

渐受到关注。

区域和全球的生物地球化学循环对降水格局的响应方式除了在较大的空间尺度上反映了植物生理生态及生态系统结构与功能对降水的响应过程外, 另有其独特的复杂性。首先, 大规模大范围的持续干旱事件的发生往往由厄尔尼诺-南方涛动、太平洋北美涛动等大尺度的气候事件所驱动, 因而这些干旱事件对生物地球化学循环的影响不仅反映了局部的气候效应, 更与全球气候系统关系紧密(Piao *et al.*, 2009)。其次, 越来越频发的干旱事件还能够增加诸如森林火灾、生态系统病虫害等负面事件的发生强度和频度(Schlesinger *et al.*, 2016)。这些灾害事件本身难以有效控制特性使得它们的波及范围较广, 从而对区域甚至全球的生物地球化学循环造成极其深远的影响(Li *et al.*, 2014)。第三, 与植物个体和生态系统尺度的研究不同, 区域和全球尺度的研究无法开展统一降水受控实验, 因此很大程度上依赖于通过整合多尺度多来源的观测数据模拟和预测生物地球化学循环对降水格局的响应。

3 极端干旱对陆地生态系统结构和功能的影响

极端干旱对生态系统功能的影响主要表现在生产力、养分含量、凋落物分解等方面(Ciais *et al.*, 2005; Zhou *et al.*, 2009)。这种影响作用可以反应在个体、群落及生态系统等尺度上。近年来, 国内外在不同尺度上围绕极端干旱对生态系统结构和功能的影响开展了一系列研究(Piao *et al.*, 2009; Beier *et al.*, 2012)。例如, 华东师范大学于2013年7月依托浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 建立了大型森林生态系统干旱实验平台, 着重探讨极端干旱对森林生态系统结构和功能, 特别是地下碳过程影响的研究, 目前已取得系列研究成果(聂园园等, 2017; Bu *et al.*, 2018)。研究发现极端干旱显著降低亚热带森林生态系统微生物和凋落物的生物量, 同时导致微生物优势群落从细菌向真菌转移, 进而降低土壤有机碳的分解(聂园园等, 2017)。与此同时, 我们在北美大草原上的研究发现, 根系生物量和土壤碳含量与平均年降水量之间没有显著的相关性, 但土壤呼吸和茎生物量和年降水量之间存在显著的正相关关系, 而地上立枯物和表层凋落物生产量随着降水量的增加呈现先增加后降低的非线性

变化趋势(Zhou *et al.*, 2009)。在内蒙古典型草原生态系统中也发现, 年降水量或季节性降水量与植被生产力呈现线性关系(Bai *et al.*, 2004), 但是在更大尺度上也可能会出现非线性关系(Luo *et al.*, 2017)。陆地生态系统功能对干旱响应的敏感性差异主要受到植物生长潜力、物种组成以及资源可利用性等因素的共同影响(Beier *et al.*, 2012)。在水限制区域, 降水的增加会通过解除水分对微生物和植物生长的压力, 进而刺激土壤碳的排放过程; 反之, 干旱可以通过降低土壤水分, 增加含水量较高区域土壤的通透性, 进而刺激土壤呼吸的排放(Knapp *et al.*, 2015)。此外, 由于不同物种的光合作用策略以及对水分响应敏感性的差异, 干旱可能还会引起群落结构的改变, 如C₃和C₄优势物种相对丰度的变化(龚春梅等, 2009; Maestre *et al.*, 2016)。

在生态系统尺度上, 极端干旱对生态系统结构与功能的影响受到了广泛关注。极端干旱可能通过改变不同大小树木的密度, 或是改变物种间的相互作用来影响森林生态系统的群落结构与生物多样性(Zhao & Running, 2010; Elmendorf *et al.*, 2015; McIntyre *et al.*, 2015)。植物群落结构及多样性的改变, 以及干旱造成的水分胁迫都能够极大地影响森林生产力(Maestre *et al.*, 2016), 进而影响其生态系统服务功能。然而, 当前关于极端干旱对森林生态系统结构与功能的影响主要集中于地上生产力的研究, 而对地下过程干旱敏感性的研究较少。一般而言, 在极端干旱背景下, 生态系统土壤的异养呼吸及碳周转速率会下降, 可能与微生物活性的下降有关(Zhou *et al.*, 2019a)。但从生态系统整体角度而言, 关于地上与地下生产力对极端干旱的响应是否具有同步性和对称性, 地上-地下耦合过程对极端干旱的反馈调节机制等, 仍是亟待系统深入研究的热点难点问题。

过去大量模型和野外控制实验均表明干旱事件会通过改变“植物-土壤-微生物”系统之间的生物地球化学循环过程, 直接或间接地调控生态系统养分(如碳、氮、磷等)循环过程(Piao *et al.*, 2009; 聂园园等, 2017)。但是由于实验观测和模型模拟两种方法的目的不完全一致, 使得大量关于生态系统功能的实验数据很难被模型直接采用, 而模型的模拟结果也很少作为产生科学假说的工具来有效指导实验研究(Piao *et al.*, 2009; Taylor *et al.*, 2017)。与此同时,

多模型间的相互比较研究和数据-模型间的比对研究结果均显示, 当前人们对生态系统功能与干旱事件相互反馈的认识存在极大的不确定性(Ciais *et al.*, 2005; Bond-Lamberty *et al.*, 2018)。为了减小这种不确定性, 一方面有必要利用实验数据评估和改进生态系统模型在模拟和预测生态系统过程上的性能, 从而减小模型间的不确定性(Zhou *et al.*, 2019b)。另一方面, 对于导致模型间不确定性的关键生态系统过程, 需要建立起不同区域之间相互协作的多尺度和多层次实验网络, 同时在各个生态系统类型中获取具有统一标准、由统一方法获得的实验数据, 从而进一步约束模型进而达到有效生态预测(Taylor *et al.*, 2017)。

4 极端干旱对生物多样性的影响

极端干旱主要通过调控生态系统中物质循环和能量流通, 以及改变物种间的相互作用来引起生物多样性的改变(Elmendorf *et al.*, 2015)。在不同的水热条件下, 植物之间相互作用关系, 养分的生物地球化学循环过程等存在差异, 从而驱动生物多样性分布的空间异质性(图4)(Bardgett & van der Putten, 2014; Taylor *et al.*, 2017)。干旱通过对植物的生长、繁殖和物候的调节, 进而改变群落内物种间相互作用来影响和调控地上生物多样性(Zhao & Running, 2010)。与此同时, 干旱还可以通过改变生态系统物质循环和养分流通影响地下过程, 如对微生物(细菌、真菌、放线菌、古菌等)多样性、土壤动物(线虫、蚯蚓等)多样性产生重要影响, 并进一步调控地上-地下生物多样性之间的关系(Bardgett & van der Putten, 2014; McIntyre *et al.*, 2015)。但是, 相较于地上多样性而言, 由于测定手段有限以及地下过程的复杂性, 当前人们在区域和全球尺度上就干旱对地下生态系统生物多样性的影响, 以及地上-地下生物多样性之间的协同进化关系的认知尚存争议(徐炜等, 2016)。这种争议很大程度来源于地上、地下生物多样性对干旱响应的机制不同, 以及与植物-土壤等的复杂互馈过程(Bardgett & van der Putten, 2014)。因此, 优化当前测定分析技术以及开展更大尺度、有针对性的研究, 是解决这一问题的有效途径。

生物多样性如何调控生态系统功能仍然是当前生态学家研究的重点和热点之一(徐炜等, 2016;



图4 不同水热条件下的生物多样性。图片A到D分别由杨菁、周贵尧、陈志荣和刘慧颖提供。

Fig. 4 Biodiversity under different precipitation temperateness conditions. Photos from A to D were taken by YANG Jing, ZHOU Gui-Yao, CHEN Zhi-Rong and LIU Hui-Ying, respectively.

Eisenhauer *et al.*, 2018)。过去关于干旱背景下生物多样性对生态系统功能影响的研究多集中在站点尺度,但由于土壤养分、植被等生物和非生物因素对干旱响应的差异(Maestre *et al.*, 2016),对区域甚至更大尺度上生物多样性的影响及相关驱动机制的仍知之甚少。与此同时,干旱可能会导致地上地下生产力下降、养分循环失衡,进而改变生态系统的多功能性(Eisenhauer *et al.*, 2018)。但是这种变化是否会带来地上地下生物多样性和生态系统关系的同步改变以及相关驱动机制的变化,当前对其的认识仍不清楚(Maestre *et al.*, 2016)。这些知识盲区将在一定程度上导致未来模型在精确模拟和尺度推绎过程中存在很大的不确定性。因此,未来开展更大尺度的干旱对生物多样性和生态系统功能关系影响的样带实验,进一步修正和完善相关理论基础,减少模型结构自身带来的不确定性,最大程度地改进模型关于干旱对生物多样性影响预测的准确性,是解决这一瓶颈问题的重要和关键手段(Bardgett & van der Putten, 2014; Eisenhauer *et al.*, 2018)。

5 极端干旱与其他生物和非生物因子对生态系统的综合效应

在自然生态系统中,干旱事件并不是独立存在

的,往往伴随着其他气候因子(如增温、氮沉降)和人类活动(如放牧、森林砍伐)的同时发生(图5)。过去的研究表明,干旱与其他生物和非生物因素的综合效应,对陆地生态系统的生物地球化学循环、植物生理生态、生物多样性和生态系统功能等方面都会产生重要影响。例如,Zhou等(2019a)研究表明,干旱能够显著降低土壤呼吸和生态系统呼吸,但是这种负效应在一定程度上能够被增温所缓解。这可能是因为增温能够促进土壤氮的矿化作用,增加土壤氮的可利用性,进而缓解干旱导致的土壤氮含量降低(Melillo *et al.*, 2011)。与此同时,干旱与氮沉降、增温、CO₂浓度升高在调控草原生态系统呼吸过程中存在明显的交互作用,这种作用主要以加和效应为主,而非协同和拮抗作用(Zhou *et al.*, 2019a)。在草原生态系统中,当干旱和放牧活动相伴发生时,干旱对生态系统地上和地下碳过程的影响,在一定程度上被放牧活动所主导(Zhou *et al.*, 2019b)。这种作用主要来源于植被生物量和地下养分资源对于干旱的响应滞后于放牧活动。因此,未来在评估干旱对生态系统的影响时,应当充分考虑干旱和其他因素的综合效应。

当前在评估干旱和多因子的综合效应的时候,多数研究关注于不同因子之间对生态系统的短期效

应, 实验周期往往小于5年, 但是由于生态系统对不同气候变化因子(如增温)的响应会随着时间的改变产生适应过程, 干旱因子的加入是否会改变这种进程尚不清楚。不同的人类活动情景, 例如放牧对生态系统功能和生物地球化学循环过程的影响存在显著的强度效应(Zhou *et al.*, 2017)。干旱对生态系统的影响是否会随着放牧强度的不同而存在差异, 以及这些差异是否会随着环境(如群落结构、草原类型、温度梯度)等的改变而改变仍不清楚。与此同时, 当前多数干旱和气候因子的交互实验关注于2-3个因子对生态系统的作用, 但是近期的研究表明, 随着干扰因子的增加, 生态系统的响应过程, 如土壤特性、微生物多样性、土壤呼吸等均会发生方向性变化(Rillig *et al.*, 2019), 但干旱对生态系统的效应是否会随着因子数的叠加而发生急剧改变仍不清楚。地球系统模型如何整合这些作用过程和调控机

制, 用以进一步改进生态系统响应极端干旱的预测, 也是未来研究的一个重要方向。因此, 全方位的捕捉干旱与其他生物和非生物因子对生态系统过程的综合效应, 是加强和完善未来干旱生态风险认知、管理和规划的重要前提(图5)。

6 模型在极端干旱生态效应研究中的应用及存在的问题

目前, 国内外围绕干旱对生态系统过程影响已开展了大量的模型模拟研究。其中模拟生态系统对极端干旱的响应以及干旱后的恢复过程一直是该领域的重点和难点, 存在很大的不确定性(Mencucciniet *al.*, 2015)。首先, 由于模型对植被、地表和土壤的诸多水文过程的模拟能力较低(Tron *et al.*, 2015), 限制了对土壤干旱的发生时间和强度的预测准确性。同时, 植被对于干旱胁迫具有强烈的生

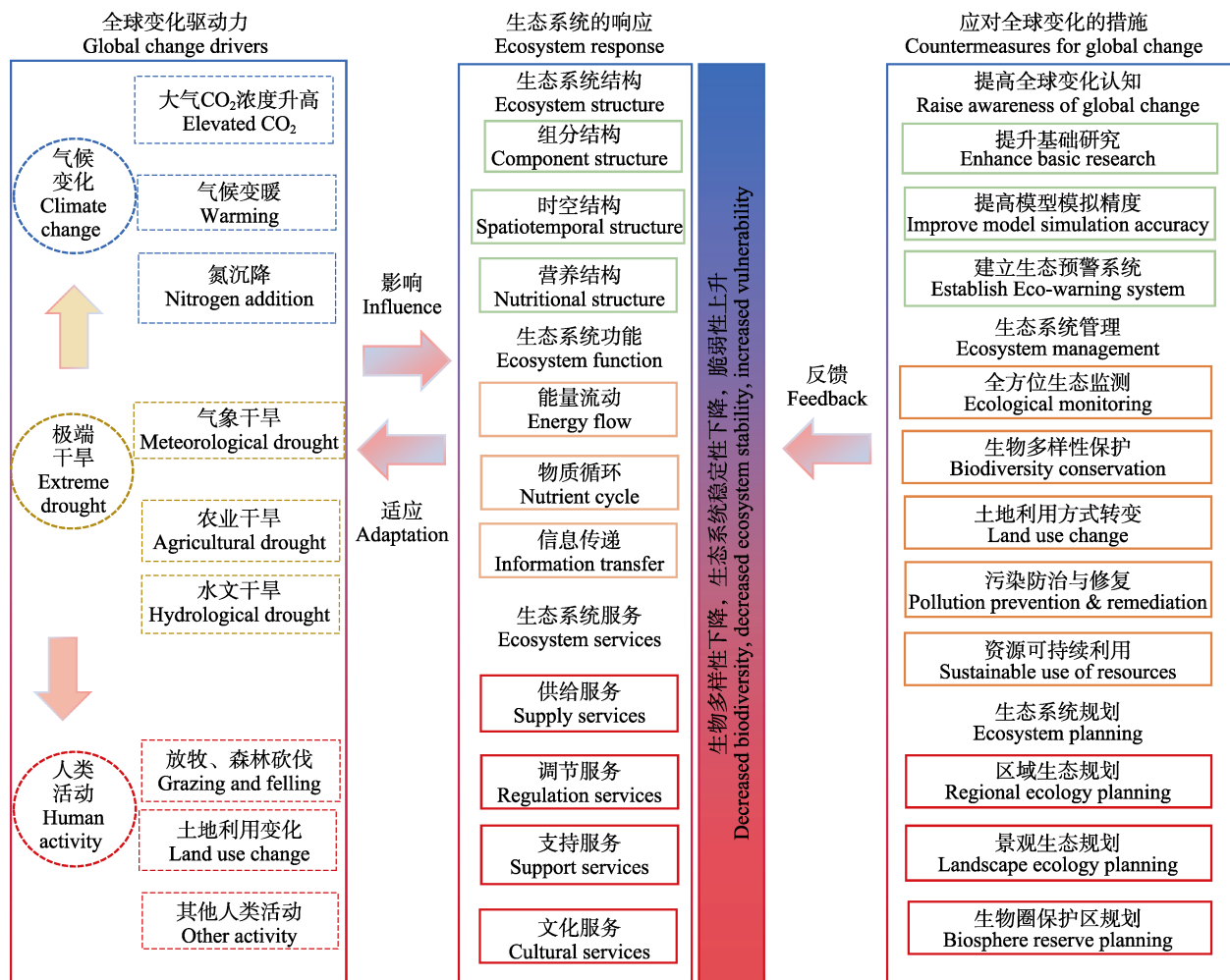


图5 干旱与其他生物和非生物因素对生态系统的综合效应及风险应对。

Fig. 5 Integrated effects and risks of drought and other biotic and abiotic factors on ecosystems.

物调节机制(如根系交互、地上和地下过程的耦合),并且这种调节机制在不同生长季和区域表现出极大的差异,这些都增加了模型对生态系统过程的干旱响应方式和强度的模拟难度(Warren *et al.*, 2015)。例如,早在1996年Mahfouf等比较了14个陆地生态系统模型对于夏季作物蒸腾速率的模拟精度,发现只有一半的模型模拟值在观测值的不确定性范围之内。时隔22年,研究者在比较6个主流的生态系统模型对于土壤湿度的模拟能力时,仍然发现所有模型均不能模拟生长季内平均土壤湿度的年际变化(Hu *et al.*, 2018)。在对植被的干旱响应的模拟方面,目前的模拟结果也不尽如人意。Galbraith等(2010)研究表明,在亚马孙森林的截雨实验导致生物量减少了20%–30%。相似地, Powell等(2013)利用两个大尺度实验结果检验了5个生态系统模型,发现所有模型均不能准确反映因干旱导致的地上生物量降低的趋势。

在模拟植物响应土壤干旱过程中,确定不同植物气孔导度在干旱时的变化特征(等水植物还是非等水植物)处于首要位置(Klein, 2014)。植物的气孔调节方式存在着明显的地区差异,如在湿润地区,气孔对于干旱的响应敏感,植物多为等水调节方式(Zhou *et al.*, 2013)。然而在目前的模型中,参数主要按照植被类型区分,假设在不同水分区域的同一植被类型对干旱的响应方式相同,忽略了生物对干旱的调节响应差异势必会造成区域模拟的系统偏差(Mencuccini *et al.*, 2015)。除了地上部分的模拟偏差外,在植物地下部分的模拟中,目前的生态系统模型往往采用静态的根廓线方法(即不同土层的根系生物量随着深度呈现递减趋势,并且在同一植被类型中根系的分布格局相同)来模拟地下根系(Jackson *et al.*, 1996),忽略了根系随着水分的变化特征,无法准确模拟根系动态,在一定程度上高估了干旱对植被的影响。最近的一些研究采用根系随水分变化的经验方程,对根系生长的动态模拟进行了改进,但对于根系的生物调节机制方面的模拟仍然非常欠缺。因此,构建随水分条件变化的动态根模型也是提高干旱响应模拟准确性的关键(Warren *et al.*, 2015)。

7 结论与展望

极端干旱是制约21世纪社会经济可持续发展的

重要因素。极端干旱对生态系统的植物生理生态过程,生物地球化学循环,结构、组成和功能以及生物多样性等方面产生了重要影响。生态系统的改变将在一定程度上对气候变化产生反馈,从而减缓或者加速气候变化进程。本文系统总结了过去实验观测和模型模拟等手段在干旱对生态系统影响方面的最新研究结果,探讨了当前的研究热点、难点和前沿问题。从某种意义上说,该领域研究尚处于初级阶段,很多机制和理论仍需进一步完善。例如,极端干旱造成树木死亡的机制究竟是“水力失衡”还是“碳饥饿”或者由两者共同调控?当前区域和全球尺度上“碳-氮-水”耦合的格局和调控机制是什么?这种耦合关系是否会随着驱动力的变化而发生改变?地上-地下生态系统功能对干旱的响应是否具有同步性和对称性?干旱是否能够引起地上-地下生物多样性的同步变化以及干旱如何调控生物多样性与生态系统功能间的关系?干旱与其他诸多因子如何共同驱动生态系统结构和功能的变化?这些潜在的变化格局是否会随着外界因素的改变而发生转移?

因此,未来开展极端干旱对生态系统影响的研究依然面临着巨大的挑战,在一些迫切需要解决的问题上仍需系统深入研究。我们预测本研究领域未来发展方向包括:

(1)新技术的更新与应用。通过生物标志物技术、宏基因组测序分析技术、同位素质谱分析技术、机器学习技术、激光雷达和卫星遥感技术等先进分析手段,从微观到宏观尺度上探讨干旱对生态系统影响格局及其驱动机制,完善和建立新的生态理论知识体系。

(2)建立极端干旱生态效应试验网络。建立、健全多尺度、多层次的复杂干旱实验网络体系,实现区域甚至全球的联网观测研究,采用高标准的方式获取第一手观测数据。与此同时,系统开展干旱和其他气候变化因子及人类活动对生态系统结构、功能和服务的复杂影响过程的研究,并解析其驱动机制,在此基础上制定和完善相关应对策略,从而整体降低干旱对生态系统影响的风险。

(3)实验-模型的融合。有针对性地开展大量对地实验观测,深入探究生物地球化学循环过程的机理,重点阐明地球表层系统关键生态过程。同时结合实验观测数据,提炼普适性规律,指导生态模型的构建;在此基础上,整合已开展的野外观测和控制实

验的数据, 利用数据融合的技术手段, 优化模型参数, 提高模型预测的准确性和精确性; 加强对陆地生态系统关键过程的机理性认识, 在重点科学问题上取得突破。

(4)建立新型实验数据共享平台, 探索有效的成果共享机制。从不同层面上建立多元化、网络式共享平台, 落实不同层级数据共享政策, 使得中国生态实验和模型科学家能够便捷有效地获取数据资源, 深层次推动实验领域与模型领域的合作研究。

参考文献

- Anderegg WRL, Schwalm C, Biondi F, Camarero JJ, Koch G, Litvak M, Ogle K, Shaw JD, Shevliakova E, Williams AP, Wolf A, Ziaco E, Pacala S (2015). Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models. *Science*, 349, 528–532.
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bardgett R, van der Putten W (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Beier C, Beierkuhnlein C, Wohlgemuth T, Penuelas J, Emmett B, Körner C, Boeck H, Christensen J, Leuzinger S, Janssens A, Hansen K (2012). Precipitation manipulation experiments—Challenges and recommendations for the future. *Ecology Letters*, 15, 899–911.
- Bevan S, Los S, North P (2014). Response of vegetation to the 2003 European drought was mitigated by height. *Biogeosciences*, 11, 2897–2908.
- Bond-Lamberty B, Bailey VL, Chen M, Gough C, Vargas R (2018). Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades. *Nature*, 560, 80–83.
- Bu X, Gu X, Zhou X, Zhang M, Guo Z, Zhang J, Zhou X, Chen X, Wang X (2018). Extreme drought slightly decreased soil labile organic C and N contents and altered microbial communities in a subtropical evergreen forest. *Forest Ecology and Management*, 429, 18–27.
- Chapman N, Miller AJ, Lindsey K, Whalley W (2012). Roots, water, and nutrient acquisition: Let's get physical. *Trends in Plant Science*, 17, 701–710.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogée J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, De Noblet N, Friend A, Friedlingstein P, Grünwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival J, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana J, Sanz M, Schulze E, Vesala T, Valentini R (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529–533.
- Eisenhauer N, Hines J, Isbell F, van der Plas F, Hobbie S, Kazanski C, Lehmann A, Liu M, Lochner A, Rillig M, Vogel M, Kally Worm A, Reich P (2018). Plant diversity maintains multiple soil functions in future environmental. *eLife*, 7, e41228. DOI: 10.7554/eLife.41228.
- Elmendorf SC, Henry GH, Hollister RD, Hollister RD, Fosaa AM, Gould WA, Hermanutz L, Hofgaard A, Jónsdóttir IS, Jorgenson JC, Lévesque E, Magnusson B, Molau U, Myers-Smith IH, Oberbauer SF, Rixen C, Tweedie CE, Walker MD (2015). Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 112, 448–452.
- Fang JY, Zhu JL, Shi Y (2018). The responses of ecosystems to global warming. *Chinese Science Bulletin*, 63, 136–140. [方精云, 朱江玲, 石岳 (2018). 生态系统对全球变暖的响应. 科学通报, 63, 136–140.]
- Fuchslueger L, Bahn M, Fritz K, Hasibeder R, Richter A (2014). Experimental drought reduces the transfer of recently fixed plant carbon to soil microbes and alters the bacterial community composition in a mountain meadow. *New Phytologist*, 201, 916–927.
- Fuentealba MP, Zhang J, Kenworthy K, Erickson J, Kruse J, Trenholm L (2015). Transpiration responses of warm-season turfgrass in relation to progressive soil drying. *Scientia Horticulturae*, 198, 249–253.
- Galbraith D, Levy PE, Sitch S, Huntingford C, Cox P, Williams M, Meir P (2010). Multiple mechanisms of Amazonian forest biomass losses in three dynamic global vegetation models under climate change. *New Phytologist*, 187, 647–665.
- Garcia-Forner N, Biel C, Savé R, Martínez-Vilalta J (2017). Isohydric species are not necessarily more carbon limited than anisohydric species during drought. *Tree Physiology*, 37, 441–455.
- Gong CM, Ning PB, Wang GX, Liang ZS (2009). A review of adaptable variations and evolution of photo synthetic carbon assimilation pathway in C₃ and C₄ plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 206–221. [龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 梁宗锁 (2009). C₃和C₄植物光合途径的适应性变化和进化. 植物生态学报, 33, 206–221.]
- Hu XP, Wang SG, Xu PP, Shang KZ (2014). Analysis on causes of continuous drought in Southwest China during 2009–2013. *Meteorological Monthly*, 40, 1216–1229. [胡学平, 王式功, 许平平, 尚可政 (2014). 2009–2013年中国西南地区连续干旱的成因分析. 气象, 40, 1216–1229.]
- Hu ZM, Shi H, Cheng KL, Wang YP, Piao SL, Li Y, Zhang L, Xia JY, Zhou L, Yuan WP, Running S, Li LH, Hao YB, He NP, Yu Q, Yu GR (2018). Joint structural and physiological control on the interannual variation in productivity

- in a temperate grassland: a data-model comparison. *Global Change Biology*, 24, 2965–2979.
- IPCC (2013). Climate change 2013: the physical science basis. In: *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389–411.
- Klein T (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28, 1313–1320.
- Knapp AK, Hoover DL, Wilcox KR, Avolio ML, Koerner SE, La Pierre KJ, Loik ME, Luo YQ, Sala OE, Smith MD (2015). Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: implications for climate change experiments. *Global Change Biology*, 21, 2624–2633.
- Li F, Bond-Lamberty B, Levis S (2014). Quantifying the role of fire in the Earth system—Part 2: Impact on the net carbon balance of global terrestrial ecosystems for the 20th century. *Biogeosciences*, 11, 1345–1360.
- Luo YQ, Jiang LF, Niu SL, Zhou XH (2017). Nonlinear responses of land ecosystems to variation in precipitation. *New Phytologist*, 214, 5–7.
- Ma ZQ, Guo DL, Xu XL, Lu MZ, Bardgett RD, Eissenstat DM, McCormack ML, Hedin LO (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555, 94–97.
- Maestre FT, Eldridge DJ, Soliveres S, Kéfi S, Delgado-Baquerizo MF, Bowker MA, García-Palacios PG, Gaitán J, Gallardo A, Lázaro R, Berdugo M (2016). Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 47, 215–237.
- Mahfouf JF, Ciret C, Ducharne A, Irannejad P, Noilhana J, Shao Y, Thornton P, Xue Y, Yang ZL (1996). Analysis of transpiration results from the RICE and PILPS workshop. *Global and Planetary Change*, 13, 73–88.
- Martínez-Vilalta JM, Poyatos R, Aguadé D, Retana J, Mencuccini M (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204, 105–115.
- McDowell NG, Sevanto S (2010). The mechanisms of carbon starvation: How, when, or does it even occur at all? *New Phytologist*, 186, 264–266.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yeepez EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719–739.
- Mcintyre PJ, Thorne JH, Dolanc CR, Flint AL, Kelly M, Ack-erly DD (2015). Twentieth-century shifts in forest structure in California: denser forests, smaller trees, and increased dominance of oaks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 1458–1463.
- Melillo JM, Butler S, Johnson J, Mohan J, Steudler P, Lux H, Burrows E, Bowles F, Smith R, Scott L, Vario C, Hill T, Burton A, Zhou YM, Tang J (2011). Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 9508–9512.
- Mencuccini M, Minunno F, Salmon Y, Martínez-Vilalta J, Hölttä T (2015). Coordination of physiological traits involved in drought-induced mortality of woody plants. *New Phytologist*, 208, 396–409.
- Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K (2005). Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 53, 205–214.
- Nie YY, Zhou GY, Shao JJ, Zhou LY, Liu RQ, Zhai DP, Zhou XH (2017). Effects of simulating drought on soil microbial biomass and community structure in subtropical forest. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 56, 97–105. [聂园园, 周贵尧, 邵钧炯, 周灵燕, 刘瑞强, 翟德苹, 周旭辉 (2017). 模拟干旱对亚热带森林土壤微生物生物量及群落结构的影响. 复旦大学学报(自然科学版), 56, 97–105.]
- Pérez-Ramos IM, Volaire F, Fattet M, Blanchard A, Roumet C (2013). Tradeoffs between functional strategies for resource use and drought-survival in Mediterranean rangeland species. *Environmental and Experimental Botany*, 87, 126–136.
- Piao SL, Fang JY, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1013.
- Posch S, Bennett LT (2009). Photosynthesis, photochemistry and antioxidative defence in response to two drought severities and with re-watering in *Allocasuarina luehmannii*. *Plant Biology*, 11, 83–93.
- Potter C, Klooster S, Carvalho CR, Genovese VB, Torregrosa A, Dungan J, Bobo M, Coughlan J (2001). Modeling seasonal and interannual variability in ecosystem carbon cycling for the Brazilian Amazon region. *Journal of Geophysical Research*, 106, 10423–10446.
- Reichstein M, Bahn M, Ciais P, Frank D, Mahecha MD, Seaveiratne SI, Zscheischler J, Beer C, Buchmann N, Frank DC, Papale D, Rammig A, Smith P, Thonicke K, Velde M, Vicca S, Walz A, Wattenbach M (2013). Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 500, 287–295.
- Rillig MC, Ryo M, Lehmann A, Aguilar-Trigueros CA, Buchert S, Wulf A, Iwasaki A, Roy J, Yang GW (2019).

- The role of multiple global change factors in driving soil functions and microbial biodiversity. *Science*, 366, 886–890
- Rowland L, Da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty PCE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, Ferreira LV, Malhi Y, Grace J, Mencuccini M, Meir P (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 528, 119–122.
- Schlesinger WH, Dietze MC, Jackson RB, Phillips RP, Rhoades CC, Rustad LE, Vose JM (2016). Forest biogeochemistry in response to drought. *Global Change Biology*, 22, 2318–2328.
- Sperry JS, Love DM (2015). What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytologist*, 207, 14–27.
- Taylor PG, Cleveland CC, Wieder WR, Sullivan BW, Doughty CE, Dobrowski SZ, Townsend AR (2017). Temperature and rainfall interact to control carbon cycling in tropical forests. *Ecology Letters*, 20, 779–788.
- Tron S, Perona P, Gorla L, Schwarz M, Laio F, Ridolfi L (2015). The signature of randomness in riparian plant root distributions. *Geophysical Research Letters*, 42, 7098–7106.
- Warren JM, Hanson PJ, Iversen CM, Kumar J, Walker AP, Wulfschleger SD (2015). Root structural and functional dynamics in terrestrial biosphere models—Evaluation and recommendations. *New Phytologist*, 205, 59–78.
- Xu W, Ma ZY, Jin X, He JS (2016). Biodiversity and ecosystem multifunctionality: advances and perspectives. *Biodiversity Science*, 24, 55–71. [徐炜, 马致远, 井新, 贺金生 (2016). 生物多样性与生态系统多功能性: 进展与展望. 生物多样性, 24, 55–71.]
- Xu ZZ, Zhou GS, Shimizu H (2010). Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling and Behavior*, 5, 649–654.
- Yan Y, Xiao F, Du Y, Ling F, Li XD, Li YZ (2012). Monitoring droughts in the five provinces along the middle-lower reaches of the Yangtze River during spring/summer 2011 using AVCI. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 21, 1154–1159. [严翼, 肖飞, 杜耘, 凌峰, 李晓冬, 李元征 (2012). 利用植被状态指数距平监测2011年长江中下游5省春、夏干旱. 长江流域资源与环境, 21, 1154–1159.]
- Yin JJ, Bauerle TL (2017). A global analysis of plant recovery performance from water stress. *Oikos*, 126, 1377–1388.
- Yuan WP, Cai WW, Chen Y, Liu SG, Dong WJ, Zhang HC, Yu GR, Chen ZQ, He HL, Guo WD, Liu D, Liu SM, Xiang WH, Xie ZH, Zhao ZH, Zhou GM (2016). Severe summer heatwave and drought strongly reduced carbon uptake in Southern China. *Scientific Reports*, 6, 18813. DOI: 10.1038/srep18813.
- Zhang RH, Zheng YJ, Ma GS, Zhang XH, Lu HD, Shi JT, Xue JQ (2011). Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1303–1311. [张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全 (2011). 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 31, 1303–1311.]
- Zhao MS, Running SW (2010). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329, 940–943.
- Zhou GY, Luo Q, Chen YJ, Hu JQ, He M, Gao J, Zhou LY, Liu HY, Zhou XH (2019a). Interactive effects of grazing and global change factors on soil and ecosystems respiration in grassland ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 56, 2007–2019.
- Zhou GY, Luo Q, Chen YJ, He M, Zhou LY, Frank D, He YH, Fu YL, Zhang BC, Zhou XH (2019b). Effects of livestock grazing on grassland carbon storage and release override impacts associated with global climate change. *Global Change Biology*, 25, 1119–1132.
- Zhou GY, Zhou XH, He YH, Shao JJ, Hu ZH, Liu RQ, Zhou HM, Bai SH (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 23, 1167–1179.
- Zhou GY, Zhou XH, Nie YY, Bai SH, Zhou LY, Shao JJ, Cheng WS, Wang J, Hu FQ, Fu YL (2018). Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: evidence from a synthesis of global field trials. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2589–2599.
- Zhou SG, Duursma RA, Medlyn BE, Kelly JWE, Prentice IC (2013). How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 182, 204–214.
- Zhou XH, Talley M, Luo YQ (2009). Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern Great Plains. *Ecosystems*, 12, 1369–1380.

责任编辑: 陈保冬 编辑: 赵航