

# 基于年降水、生长季降水和生长季蒸散的高寒草地水分利用效率

米兆荣<sup>1,3</sup> 陈立同<sup>1</sup> 张振华<sup>1</sup> 贺金生<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008; <sup>2</sup>北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871; <sup>3</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘要** 水分利用效率是深入理解生态系统碳、水循环间耦合关系的重要指标。以前研究青藏高原的水分利用效率多基于年降水量(*AP*)来分析, 但植物对水分的利用主要在生长季。该研究采用以*AP*、生长季降水量(*GSP*)和生长季蒸散量(*ET<sub>gs</sub>*)分别计算的年降水利用效率(*PUE<sub>a</sub>*)、生长季降水利用效率(*PUE<sub>gs</sub>*)和生长季水分利用效率(*WUE<sub>gs</sub>*), 分析了2000–2010年间青藏高原两种主要植被类型高寒草甸和高寒草原*PUE<sub>a</sub>*、*PUE<sub>gs</sub>*和*WUE<sub>gs</sub>*的差异及其与降水量、蒸散量和气温的关系。结果表明: (1)高寒草甸的*PUE<sub>a</sub>*、*PUE<sub>gs</sub>*均大于高寒草原, 但两种草地类型的*WUE<sub>gs</sub>*无显著差别, 这说明两种草地类型可能存在相似的内在的水分利用效率。(2)从年际动态来看, *PUE<sub>a</sub>*和*PUE<sub>gs</sub>*的波动范围相似, 而*WUE<sub>gs</sub>*的波动范围更大, 说明以蒸散为依据的*WUE<sub>gs</sub>*可能比*PUE<sub>a</sub>*和*PUE<sub>gs</sub>*更敏感, 因而可能更好地反映生态系统的水分利用能力。(3)高寒草甸和高寒草原的*PUE<sub>a</sub>*、*PUE<sub>gs</sub>*和*WUE<sub>gs</sub>*分别与*AP*、*GSP*和*ET<sub>gs</sub>*呈单调递减趋势, 表明3种水分利用效率均随降水量或蒸散量的增加而降低。高寒草原的3种水分利用效率中仅*WUE<sub>gs</sub>*随着气温的增加而增加, 而高寒草甸的3种水分利用效率均与气温无显著关系, 这说明相比高寒草甸, 高寒草原的水分利用效率对气温更加敏感。

**关键词** 高寒草甸, 高寒草原, 蒸散, 生长季降水, 降水利用效率

**引用格式:** 米兆荣, 陈立同, 张振华, 贺金生 (2015). 基于年降水、生长季降水和生长季蒸散的高寒草地水分利用效率. 植物生态学报, 39, 649–660. doi: 10.17521/cjpe.2015.0062

## Alpine grassland water use efficiency based on annual precipitation, growing season precipitation and growing season evapotranspiration

MI Zhao-Rong<sup>1,3</sup>, CHEN Li-Tong<sup>1</sup>, ZHANG Zhen-Hua<sup>1</sup>, and HE Jin-Sheng<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; <sup>2</sup>Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, and Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China; and <sup>3</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** Water use efficiency (*WUE*) is an important parameter to understand the coupling between the water, and carbon cycles of terrestrial ecosystems. Previous studies on the grassland ecosystem *WUE* on the Qinghai-Xizang Plateau mainly based on annual precipitation (*AP*). However, vegetation water use mainly occurs in growing season. Therefore, we aimed to explore the differences of ecosystem *WUE* between alpine meadow and alpine steppe, and the relationships between ecosystem *WUE* and environmental factors from 2000 to 2010, using annual precipitation use efficiency (*PUE<sub>a</sub>*), growing season precipitation use efficiency (*PUE<sub>gs</sub>*), growing season water use efficiency (*WUE<sub>gs</sub>*) based on *AP*, growing season precipitation (*GSP*) and growing season evapotranspiration (*ET<sub>gs</sub>*) respectively.

**Methods** Combining satellite-derived above-ground net primary productivity (*ANPP*), satellite-derived evapotranspiration and meteorological data from 2000 to 2010, we calculated *PUE<sub>a</sub>* (*ANPP* / *AP*), *PUE<sub>gs</sub>* (*ANPP* / *GSP*) and *WUE<sub>gs</sub>* (*ANPP* / *ET<sub>gs</sub>*) to find the differences of *PUE<sub>a</sub>*, *PUE<sub>gs</sub>* and *WUE<sub>gs</sub>* between alpine meadow and alpine steppe. Moreover, we explored the relationships between *PUE<sub>a</sub>*, *PUE<sub>gs</sub>* or *WUE<sub>gs</sub>* and precipitation (or evapotranspiration) or air temperature.

**Important findings** We found that (1) the *PUE<sub>a</sub>* and *PUE<sub>gs</sub>* of alpine meadow were higher than that of alpine

steppe, but there were no significant difference between  $WUE_{gs}$  of the two grassland types, indicating that there may be similar intrinsic water use efficiencies of the two grassland types. (2) The inter-annual variation of  $PUE_a$  and  $PUE_{gs}$  were similar while  $WUE_{gs}$  showed a larger fluctuation, implying that  $ET$ -based  $WUE_{gs}$  was more sensitive than precipitation-based  $PUE_a$  and  $PUE_{gs}$ , therefore  $WUE_{gs}$  is a better indicator of ecosystem water use efficiency than  $PUE_a$  or  $PUE_{gs}$ . (3) The  $PUE_a$ ,  $PUE_{gs}$  and  $WUE_{gs}$  were negatively correlated with  $AP$ ,  $GSP$  and  $ET_{gs}$  respectively, reflecting a consistency of the three water use efficiency measurements. In the alpine steppe, only  $WUE_{gs}$  was observed positively correlated with air temperature among the three measurements, but in the alpine meadow, no significant relationships between water use efficiency and air temperature was detected, suggesting that the  $WUE_{gs}$  of alpine steppe was more sensitive to air temperature than that of alpine meadow.

**Key words** alpine meadow, alpine steppe, evapotranspiration, growing season precipitation, precipitation use efficiency

**Citation:** Mi ZR, Chen LT, Zhang ZH, He JS (2015). Alpine grassland water use efficiency based on annual precipitation, growing season precipitation and growing season evapotranspiration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 649–660. doi: 10.17521/cjpe.2015.0062

全球气候变化是当今人类面临的一个严峻挑战, 其最主要特征是气候变暖和降水分配格局的变化(IPCC, 2013)。降水是大多数陆地生态系统水分的主要来源, 显著影响着植被的生长和生产, 尤其在干旱和半干旱地区(Webb *et al.*, 1983; Sala *et al.*, 1988; Huxman *et al.*, 2004)。水分利用效率( $WUE$ )作为陆地生态系统连接碳水循环的关键环节, 是深入理解生态系统碳水循环间耦合关系的重要指标(Le Houerou, 1984; Huxman *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2008; Yang *et al.*, 2010), 也是评估生态系统响应气候变化的一个有效的综合特征(Baldocchi, 1994; Bacon, 2004; Hu *et al.*, 2008; Beer *et al.*, 2009)。

生态系统 $WUE$ 是指生态系统消耗单位质量的水分所产生的干物质的量。由于学者们对生态系统 $WUE$ 的内涵理解不同以及研究目的和数据获取手段的差异, 采用的 $WUE$ 计算方法有所不同(胡中民等, 2009; 叶辉等, 2012)。在原位研究中采用的 $WUE$ , 多采用生态系统生产力与植被蒸腾的比值或生态系统生产力与生态系统蒸散的比值, 这两种比值分别反映了植物本身或生态系统的水分利用能力(Hu *et al.*, 2008; 胡中民等, 2009; Niu *et al.*, 2011)。而在区域尺度上, 现有研究普遍采用降水利用效率( $PUE$ ), 即生态系统地上净初级生产力与全年降水量的比值, 来研究生态系统 $WUE$ 的时空格局及其与其他因子的关系(Huxman *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2008, 2010; 胡中民等, 2009; Yang *et al.*, 2010)。已有研究表明 $PUE$ 随降水梯度的变化规律并不一致, 有研究认为生态系统 $PUE$ 随降水的增加会降低(Huxman *et al.*, 2004; Scanlon & Albertson,

2004; Yu *et al.*, 2004; Bai *et al.*, 2008), 但也有研究发现生态系统 $PUE$ 随降水的增加而增加(Hu *et al.*, 2010), 或生态系统 $PUE$ 随降水的增加呈单峰型趋势变化(Paruelo *et al.*, 1999; Yang *et al.*, 2010), 甚至生态系统 $PUE$ 随降水的增加无显著变化(Lauenroth *et al.*, 2000)。这种结果的不一致可能来源于植被本身水分利用能力、群落结构或生物地球化学因素的差别(叶辉等, 2012), 也可能是由于 $PUE$ 以全年降水量为衡量依据, 而生态系统对降水的利用主要集中在生长季(郭群等, 2013), 因此有必要从植被可利用降水的角度来分析生态系统的水分利用效率。同时, 生态系统实际的水分利用量是以蒸散量来衡量的, 因而 $WUE$ 用地上净初级生产力与蒸散量的比值来计算, 可能更能反映生态系统实际利用的水量产生干物质的能力(胡中民等, 2009)。涡度相关法的研究表明, 以蒸散为依据的 $WUE$ 在不同生态系统之间差别显著(Emmerich, 2007; Hu *et al.*, 2008; Monson *et al.*, 2010; Zhu *et al.*, 2013; Hamerlynck *et al.*, 2014; Shi *et al.*, 2014a)。而采用地上净初级生产力与生态系统蒸散量的比值作为生态系统 $WUE$ 的研究却发现 $WUE$ 在不同生态系统之间没有显著差别(Ponce-Campos *et al.*, 2013), 这说明除了 $PUE$ 之外, 有必要采用地上净初级生产力与蒸散量的比值来探讨生态系统的碳水耦合关系及其与气候因子的关系。

青藏高原作为世界“第三极”, 是气候变化的启动区和敏感区(Feng *et al.*, 1998; 郑度和李炳元, 1999; Liu & Chen, 2000; 郑度等, 2002; 姚檀栋和朱立平, 2006)。青藏高原高寒草地面面积达 $1.28 \times 10^6$

km<sup>2</sup> (谢高地等, 2003), 是我国主要的草地资源分布区, 主要包括高寒草甸和高寒草原两种植被类型 (周兴民, 2001)。已有研究表明, 高寒草甸的PUE大于高寒草原 (Hu *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2010; 叶辉等, 2012; 仇洁等, 2014)。整体上高寒草地PUE随降水呈单峰型变化趋势 (Yang *et al.*, 2010), 也有可能呈多峰型变化趋势 (叶辉等, 2012)。高寒草甸和高寒草原的PUE可能受物种丰富度的影响较大 (Yang *et al.*, 2010), 也可能高寒草地整体上在某些降水量区间主要受气温的影响, 某些降水量区间主要受降水的影响, 或主要受气温和降水量的共同作用 (叶辉等, 2012)。以上结果多用PUE的方法来探讨, 且计算PUE的降水数据多采用空间插值的办法, 其结果可能仍有一定的不确定性。涡度相关法的结果表明, WUE可能主要受气温或叶面积指数调控 (Hu *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2013)。这些研究多基于年降水量, 但植物主要利用的是生长季降水, 因此结果可能会存在一定的差异。

本研究采用以年降水量计算的降水利用效率 (PUE<sub>a</sub>)、以生长季降水量计算的降水利用效率 (PUE<sub>gs</sub>) 和以生长季的生态系统蒸散量计算的水分利用效率 (WUE<sub>gs</sub>) 来研究青藏高原两种草地类型的水分利用效率, 拟探讨以下两个问题: (1) 用3种方法计算的高寒草甸和高寒草原的生态系统水分利用效率差异如何? (2) 降水和气温如何影响两种植被类型的水分利用效率?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

青藏高原面积约  $2.5 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, 平均海拔约 4 500 m, 是世界上最高的高原, 被称为世界“第三极” (郑度和李炳元, 1999; 张懿锂等, 2002)。青藏高原气温低, 生长季平均气温在 5 至 15℃ 之间 (Tan *et al.*, 2010)。降水主要集中在 5 至 9 月, 空间上呈现从东南至西北逐渐递减的趋势。高寒草甸主要分布在青藏高原东南部, 其生境为寒冷半湿润环境, 建群种主要有高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*)、矮生嵩草 (*K. humilis*)、西藏嵩草 (*K. tibetica*) 等; 高寒草原主要分布在青藏高原中西部, 其生境为寒冷干旱半干旱环境, 建群种主要有紫花针茅 (*Stipa purpurea*)、羽柱针茅 (*S. subsessiliflora* var. *basiplumosa*)、青藏薹草 (*Carex moorcroftii*) 等 (周兴民等, 1987)。

### 1.2 遥感数据的获取与处理

归一化植被指数 (NDVI) 采用 16 天最大值法合成的 1 km 分辨率的 MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) MOD13A2 产品, 下载自美国地质调查局 (United States Geological Survey, USGS) 的数据库 (<http://e4ftl01.cr.usgs.gov/MOLT/>)。蒸散量数据采用逐月最大值法合成的 1 km 分辨率的 MOD16A2, 下载自美国 Montana 大学的 FTP 服务器 ([ftp://ftp.ntsug.umt.edu/pub/MODIS/NTSG\\_Products/](ftp://ftp.ntsug.umt.edu/pub/MODIS/NTSG_Products/))。MOD16 数据已在全球不同地区及不同生态系统进行了广泛的精度验证, 均有较好的估算精度 (孙志刚等, 2004; Sun *et al.*, 2007; Kim *et al.*, 2012; Matin & Bourque, 2013; Ruhoff *et al.*, 2013; 吴桂平等, 2013; Ramoelo *et al.*, 2014; Trambauer *et al.*, 2014; Yilmaz *et al.*, 2014; 位贺杰等, 2015), 且已有研究表明 MOD16 数据可以较好地反演我国的蒸散量 (贺添和邵全琴, 2014)。两种 MODIS 产品的时间范围均为 2000 年至 2010 年, 其中 MOD13A2 为每年 7 月底至 8 月初, MOD16A2 为每年 5 月至 8 月。两种产品均为正弦投影的 HDF 格式, 使用 MRT (MODIS Reprojection Tool), 将其拼接并转换为 WGS84/Albers Equal Area Conic 投影的 Tiff 格式的影像。运用 R 软件的 raster (2.3.12) 和 rgdal (0.9.1) 软件包, 将 Tiff 格式的影像逐景读入并提取对应采样点的像元值及质量控制信息, 并根据质量控制信息剔除不可靠的数据。

### 1.3 地上净初级生产力 NDVI 反演模型的建立

沿着 1 200 km 长、200 km 宽的高寒草地样带, 在植被均一、地势平坦的区域共选择了 40 个采样点。在 2006 年至 2009 年每年的 7 月底到 8 月初, 我们在每个采样点设置一个 10 m × 10 m 的样地, 沿样地的对角线设置 3 个小区, 并在每个小区内随机选择一个 1 m × 1 m 的样方, 将地上部分齐地面剪下, 并在 60℃ 烘箱内烘至恒质量并称量, 得到地上生物量 (AGB), 其值为地上净初级生产力 (ANPP) (Shi *et al.*, 2014b)。用对应的 MOD13A2 NDVI 值与地上净初级生产力建立经验模型 ( $AGB = 35.89e^{1.83 \times NDVI}$ ,  $R^2 = 0.32$ ,  $n = 81$ ,  $p < 0.001$ ), 用于气象站采样点的地上净初级生产力反演。

### 1.4 气象站采样点的选择

根据中国 1:100 万植被图, 在高寒草甸及高寒草原植被类型上各选取了 10 个气象站点作为气象数据的来源 (图 1; 表 1), 并在其周围 10 km 以内的地势

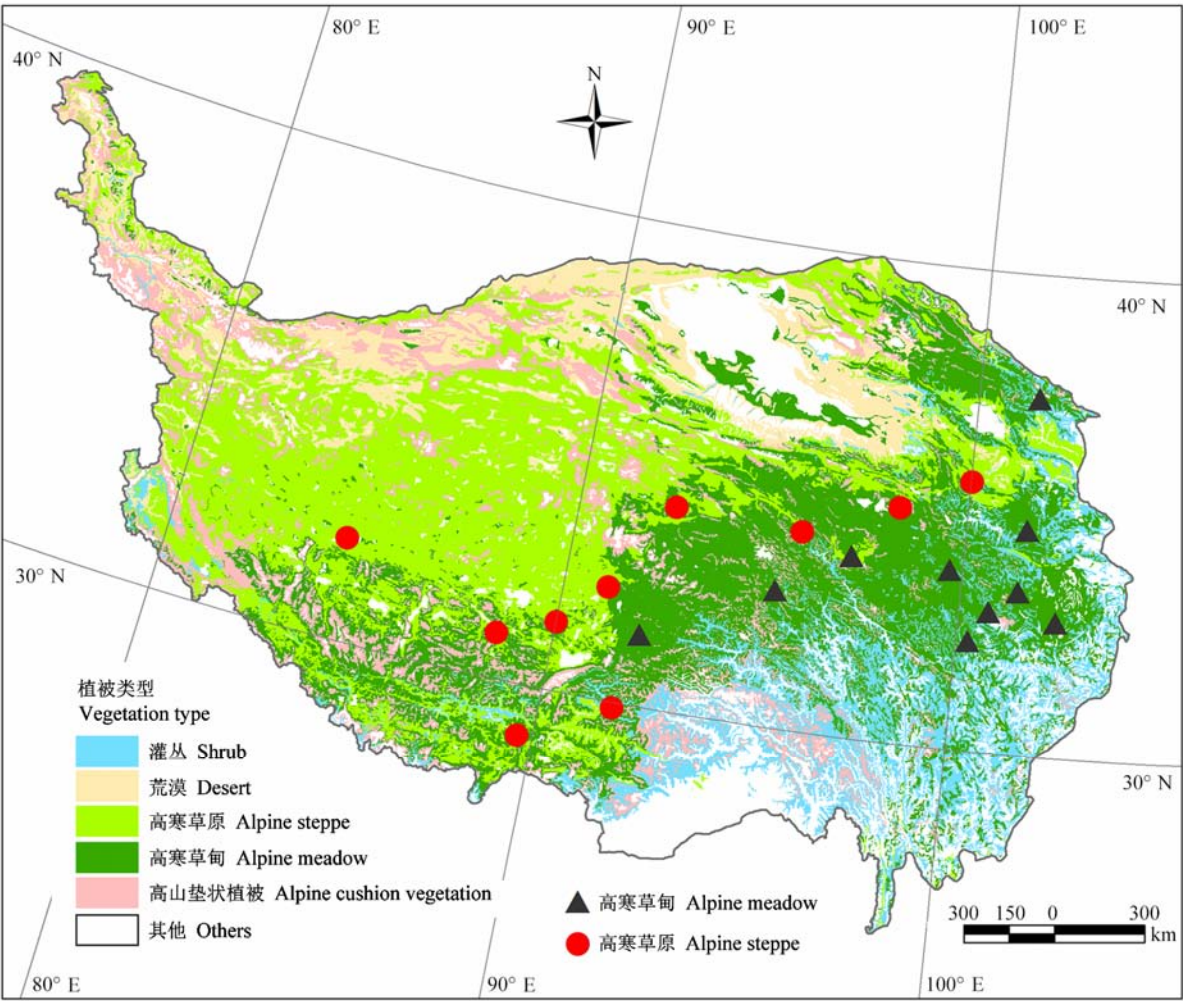


图1 气象站采样点分布图(基于1:100万中国植被图)(中国科学院中国植被图编辑委员会, 2001)。  
**Fig. 1** Distribution of the sampling meteorological stations based on the Vegetation Atlas of China (1:1 000 000) (Editorial Board of Vegetation Map of China, Chinese of Academy of Sciences, 2001).

相对平坦的地点作为地上净初级生产力的遥感采样点, 并提取其对应的MOD13A2和MOD16A2的像元值和质量控制信息, 并根据质量控制信息剔除不可靠的数据。气象数据来自中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn>)。

### 1.5 水分利用效率的计算

利用MOD13A2反演的地上净初级生产力与全年降水量(annual precipitation,  $AP$ )的比值, 作为 $PUE_a$ 。而反演的地上净初级生产力与以5月至8月降水量之和的生长季降水量(growing season precipitation,  $GSP$ )的比值, 作为 $PUE_{gs}$ 。将反演的地上净初级生产力与以5月至8月的蒸散量之和的生长季蒸散量( $ET_{gs}$ )的比值作为 $WUE_{gs}$ 。

### 1.6 数据分析

通过遥感数据的质量控制信息, 将不可靠的数据剔除。采用 $t$ 检验对高寒草甸和高寒草原两种草地类型的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 进行比较。采用简单线性回归或二次回归分别分析了3种水分利用率与降水和气温的关系。气象站示意图在ArcGIS 10.2.2中完成, 计算、统计分析和作图均采用R 3.1.2 (R Development Core Team, 2014)完成。

## 2 结果

### 2.1 高寒草甸和高寒草原的3种水分利用效率

2000–2010年11年间, 高寒草甸和高寒草原两种草地类型的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 均表现出较大

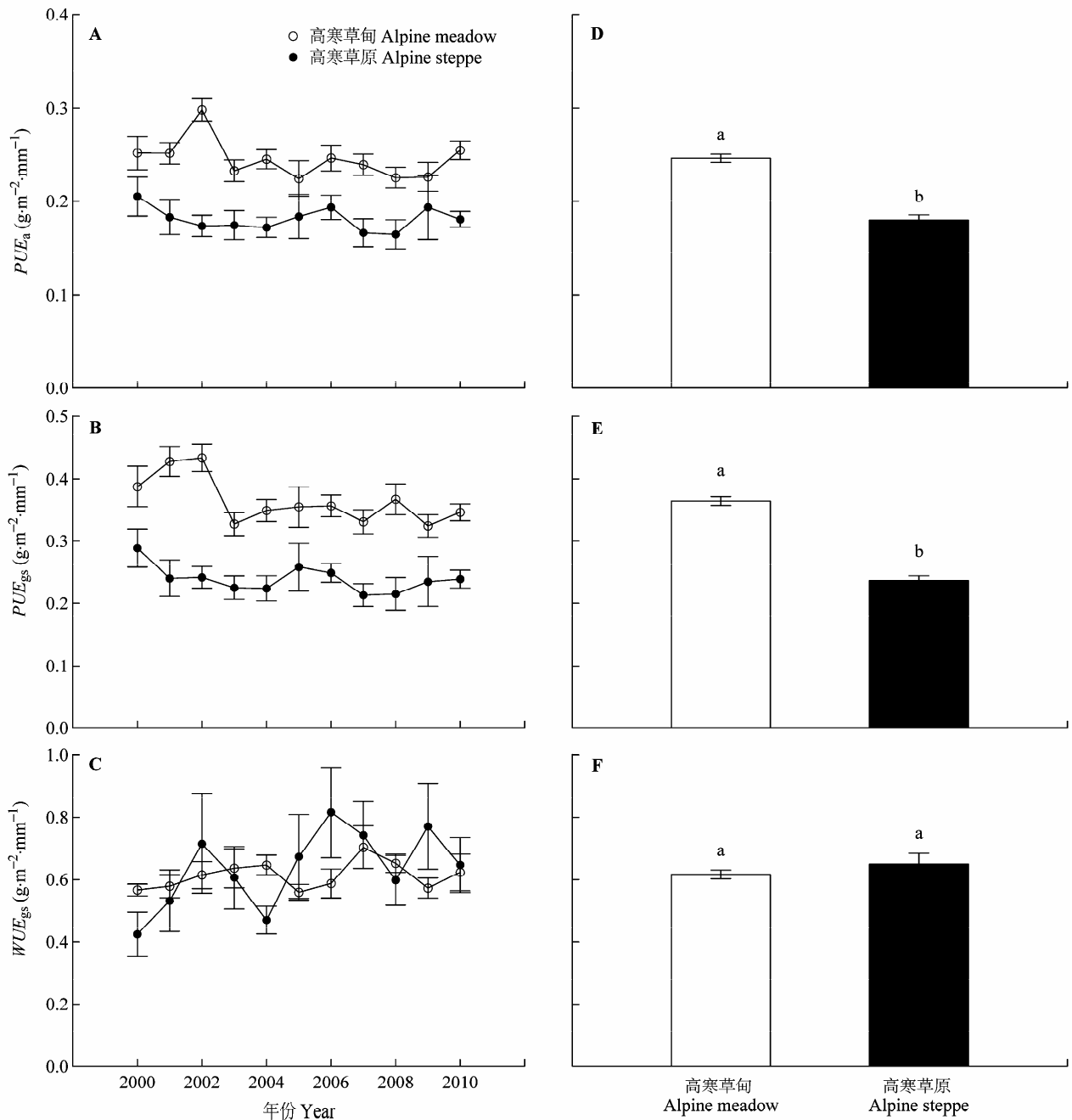
表1 气象站采样点基本信息  
Table 1 Basic information of the sampling meteorological stations

采样点 Site	经度 (°E)	纬度 (°N)	海拔 Altitude (m)	草地类型 Grassland type	年平均气温 Mean annual temperature (°C)	生长季气温 Growing season temperature (°C)	年降水量 Mean annual precipitation (mm)	生长季降水量 Growing season precipitation (mm)	生长季蒸散量 Growing season evapotranspiration (mm)	地上生物量 Aboveground biomass (g·m <sup>-2</sup> )
门源回族自治县	101.62	37.45	3 244	高寒草甸	2.02	11.17	522.9	343.2	213.9	149.2
Menyuan Huizu Autonomous County				Alpine meadow						
那曲县	92.12	31.49	4 613	高寒草甸	0.33	8.03	481.6	363.6	130.1	129.4
Nagqu County				Alpine meadow						
杂多县	95.32	32.87	4 219	高寒草甸	1.80	9.45	536.1	389.3	214.7	121.7
Zadoi County				Alpine meadow						
清水河镇	97.13	33.79	4 433	高寒草甸	-3.29	5.34	532.1	379.2	228.9	138.2
Qingshuihe Town				Alpine meadow						
达日县	99.68	33.74	4 147	高寒草甸	0.14	8.01	563.4	396.0	255.9	149.4
Darlag County				Alpine meadow						
河南蒙古族自治县	101.58	34.70	3 520	高寒草甸	0.42	8.75	564.7	365.8	246.8	144.5
Henan Mongolian Auto-nomous County				Alpine meadow						
久治县	101.47	33.40	3 889	高寒草甸	1.76	8.97	707.8	469.0	262.7	140.0
Jiuzhi County				Alpine meadow						
班玛县	100.76	32.95	3 858	高寒草甸	3.81	10.78	626.8	419.9	252.6	151.1
Baima County				Alpine meadow						
色达县	100.31	32.31	3 942	高寒草甸	1.06	8.65	646.7	456.0	244.6	136.5
Sêrtar County				Alpine meadow						
红原县	102.49	32.82	3 608	高寒草甸	2.46	9.45	687.2	421.6	289.7	153.7
Hongyuan County				Alpine meadow						
兴海县	100.03	35.60	3 286	高寒草原	2.18	10.99	399.5	297.0	153.3	76.9
Xinghai County				Alpine steppe						
改则县	84.44	32.15	4 863	高寒草原	1.28	10.02	203.0	168.4	38.7	51.9
Gêrzê County				Alpine steppe						
班戈县	90.02	31.43	4 715	高寒草原	0.53	7.58	313.9	247.2	70.2	55.2
Baigoin County				Alpine steppe						
安多县	91.12	32.35	4 723	高寒草原	-1.39	6.31	491.9	385.6	94.7	55.2
Amdo County				Alpine steppe						
申扎县	88.61	30.95	4 678	高寒草原	1.08	8.21	393.2	322.0	72.6	55.0
Xainza County				Alpine steppe						
墨竹工卡县	91.77	29.88	3 824	高寒草原	7.39	13.48	555.2	425.8	134.9	88.7
Marzhokunggar County				Alpine steppe						
江孜县	89.63	28.94	4 448	高寒草原	6.32	12.13	260.9	206.5	58.0	45.4
Gyangzê County				Alpine steppe						
沱沱河	92.48	34.24	4 541	高寒草原	-2.68	5.98	340.4	270.5	155.5	52.5
Tuotuo He				Alpine steppe						
曲麻莱县	95.78	34.15	4 193	高寒草原	-0.89	7.30	434.4	312.9	199.9	84.2
Qumarlêb County				Alpine steppe						
玛多县	98.22	34.91	4 311	高寒草原	-2.35	6.06	340.6	240.9	186.8	64.3
Madoi County				Alpine steppe						

的波动(图2A、2B、2C)。两种草地类型的 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 在11年中的变化趋势基本一致(图2A、2B)。 $WUE_{gs}$ 的波动趋势则较 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 有较大不同,其波动范围也比 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 大(图2C),而且高寒草原的 $WUE_{gs}$ 波动范围明显大于高寒草甸(图2C)。

根据 $t$ 检验的结果,2000–2010年11年间,高寒草

甸的平均 $PUE_a$ 为 $0.25\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ ,显著大于高寒草原的 $0.18\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ (图2D)。高寒草甸的平均 $PUE_{gs}$ 为 $0.36\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ ,显著大于高寒草原的 $PUE_{gs}$ ( $0.24\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ )(图2E)。不同于 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ ,高寒草原的平均 $WUE_{gs}$ 为 $0.65\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ ,高寒草甸的平均 $WUE_{gs}$ 为 $0.62\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$ ,二者没有显著差



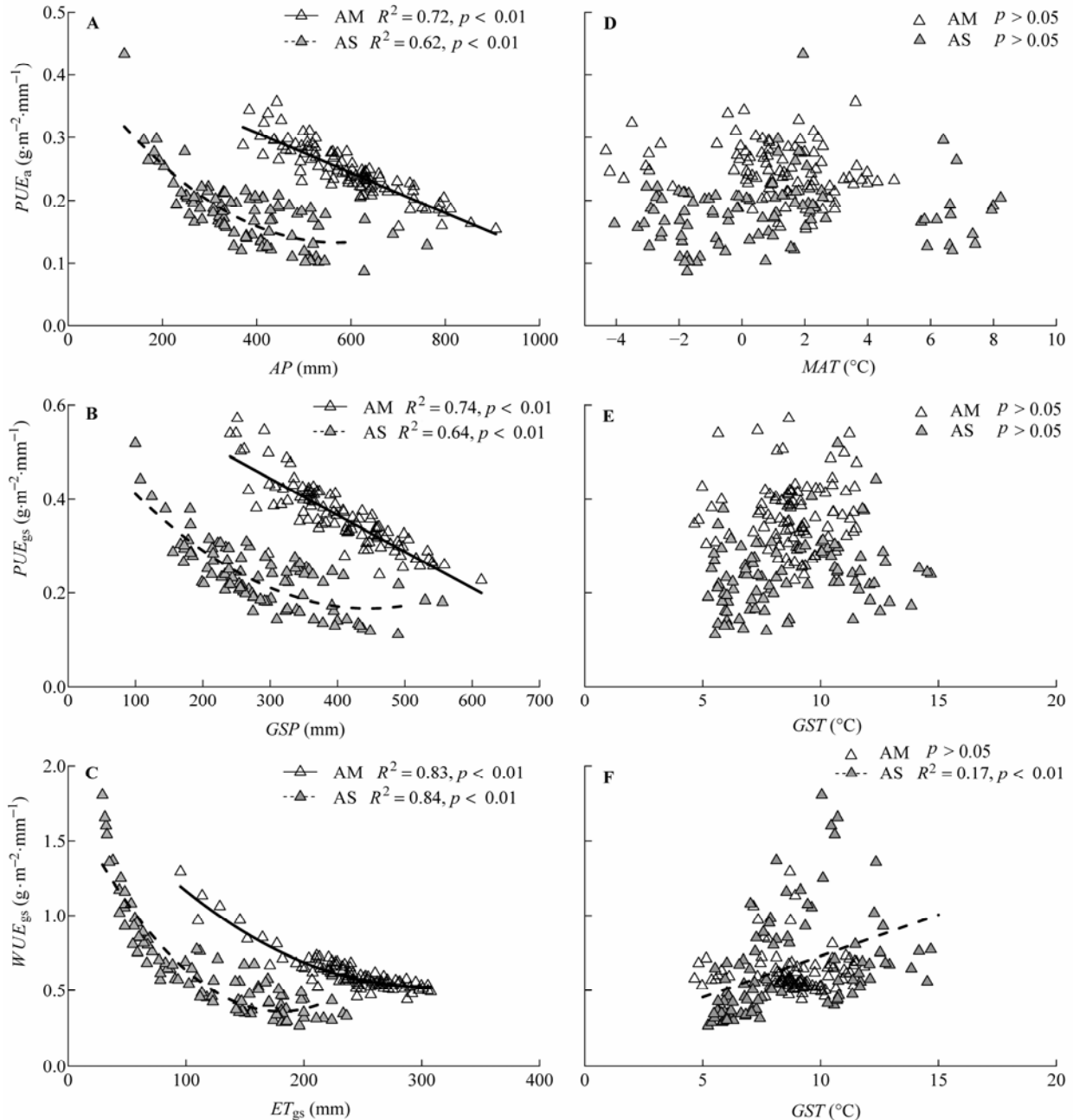
**图2** 2000–2010年高寒草原与高寒草甸的年降水利用效率( $PUE_a$ ), 生长季降水利用效率( $PUE_{gs}$ )和生长季水分利用效率( $WUE_{gs}$ )的 annual 变化(A, B, C)及其差异(D, E, F)(平均值 $\pm$ 标准误差)。  
**Fig. 2** The inter-annual variations (A, B, C) and differences (D, E, F) of annual precipitation use efficiency ( $PUE_a$ ), growing season precipitation use efficiency ( $PUE_{gs}$ ) and growing season water use efficiency ( $WUE_{gs}$ ) between alpine meadow and alpine steppe during 2000–2010 (mean  $\pm$  SE).

异(图2F)。

## 2.2 水分利用效率与降水和气温的关系

随着降水量或蒸散量的增加, 高寒草甸和高寒

草原的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 均呈单调下降趋势, 即随 $AP$ 、 $GSP$ 和 $ET_{gs}$ 的增加而降低(图3A, 3B, 3C)。两种植被类型 $WUE_{gs}$ 与 $ET_{gs}$ 的斜率低于 $PUE_a$ 与 $AP$ 的斜



**图3** 2000–2010年高寒草甸与高寒草原的年降水利用效率( $PUE_a$ ), 生长季降水利用效率( $PUE_{gs}$ )和生长季水分利用效率( $WUE_{gs}$ )与降水量、蒸散量和气温的关系。**A**,  $PUE_a$ 与年降水量( $AP$ )的关系。**B**,  $PUE_{gs}$ 与生长季降水量( $GSP$ )的关系。**C**,  $WUE_{gs}$ 与生长季蒸散量( $ET_{gs}$ )的关系。**D**,  $PUE_a$ 与年平均气温( $MAT$ )的关系。**E**,  $PUE_{gs}$ 与生长季气温( $GST$ )的关系。**F**,  $WUE_{gs}$ 与 $GST$ 的关系。AM, 高寒草甸; AS, 高寒草原。

**Fig. 3** The relationships between annual precipitation use efficiency ( $PUE_a$ ), growing season precipitation use efficiency ( $PUE_{gs}$ ) and growing season water use efficiency ( $WUE_{gs}$ ), and precipitation, evapotranspiration and air temperature. **A**, The relationship between  $PUE_a$  and annual precipitation ( $AP$ ). **B**, The relationship between  $PUE_{gs}$  and growing season precipitation ( $GSP$ ). **C**, The relationship between  $WUE_{gs}$  and growing season evapotranspiration ( $ET_{gs}$ ). **D**, The relationship between  $PUE_a$  and mean annual temperature ( $MAT$ ). **E**, The relationship between  $PUE_{gs}$  and mean growing season temperature ( $GST$ ). **F**, The relationship between  $WUE_{gs}$  and mean  $GST$ . AM, alpine meadow; AS, alpine steppe.



率,也低于 $PUE_{gs}$ 与 $GSP$ 的斜率(图3A, 3B, 3C)。

高寒草甸的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 与气温均无显著相关关系(图3D, 3E, 3F)。高寒草原的 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 也与气温无显著相关关系,而高寒草原的 $WUE_{gs}$ 与生长季温度(growing season temperature,  $GST$ )存在显著的正相关关系( $R^2 = 0.17$ ,  $p < 0.01$ ) (图3D, 3E, 3F)。

### 3 讨论

#### 3.1 高寒草甸和高寒草原3种水分利用效率的差异

在2003–2010年,高寒草甸和高寒草原的 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 波动趋势基本一样,这表明 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 在反映植被的降水利用效率上具有相似的敏感性。而 $WUE_{gs}$ 的波动趋势则较 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 有较大差别,而且其波动范围也比 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 大。其中高寒草原的 $WUE_{gs}$ 比高寒草甸波动范围更大,这可能是因为高寒草原处于较为干旱的区域,而高寒草甸处于较为湿润的区域,因而高寒草原对环境变化的响应可能比高寒草甸更为敏感(Zhong *et al.*, 2010; 王常顺等, 2013),也可能是因为 $WUE_{gs}$ 反映的是生态系统损耗单位质量的蒸散水分所产生干物质的能力。由于 $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 反映的是在一定降水量内植物产生干物质的能力,而降水不一定全部以蒸散形式散失(图4),因而,与 $PUE_a$ 和 $PUE_g$ 相比, $WUE_{gs}$ 也许能更真实地反映植被的水分利用能力。

高寒草甸和高寒草原的 $PUE_a$ 值与Yang等(2010)和Hu等(2010)在青藏高原高寒草地的 $PUE_a$ 值比较接近,而高寒草原的 $PUE_a$ 值小于叶辉等(2012)和仇洁等(2014)的结果,这可能是由于研究方法的不同造成的。叶辉等(2012)和仇洁等(2014)的研究均是通过模型模拟的净初级生产力来计算 $PUE_a$ ,而我们的研究是通过地上净初级生产力来计算 $PUE_a$ 。高寒草甸的 $PUE_a$ 显著大于高寒草原,这与Yang等(2010)、Hu等(2010)、叶辉等(2012)和仇洁等(2014)的研究结果一致。同时,我们发现高寒草甸的 $PUE_{gs}$ 也大于高寒草原,这可能是由于青藏高原降水的季节分配比较稳定,因而 $PUE_{gs}$ 的结果与 $PUE_a$ 的结果相似。然而我们发现高寒草甸与高寒草原的 $WUE_{gs}$ 没有显著差异。这与Ponce-Campos等(2013)的研究结果一致,即不同植被类型可能对水分的利用具有内在的趋同性。高寒草甸和高寒草原的 $WUE_{gs}$ 无显著差异,可能是因为 $WUE_{gs}$ 是通过地上净初级生产力与蒸散得

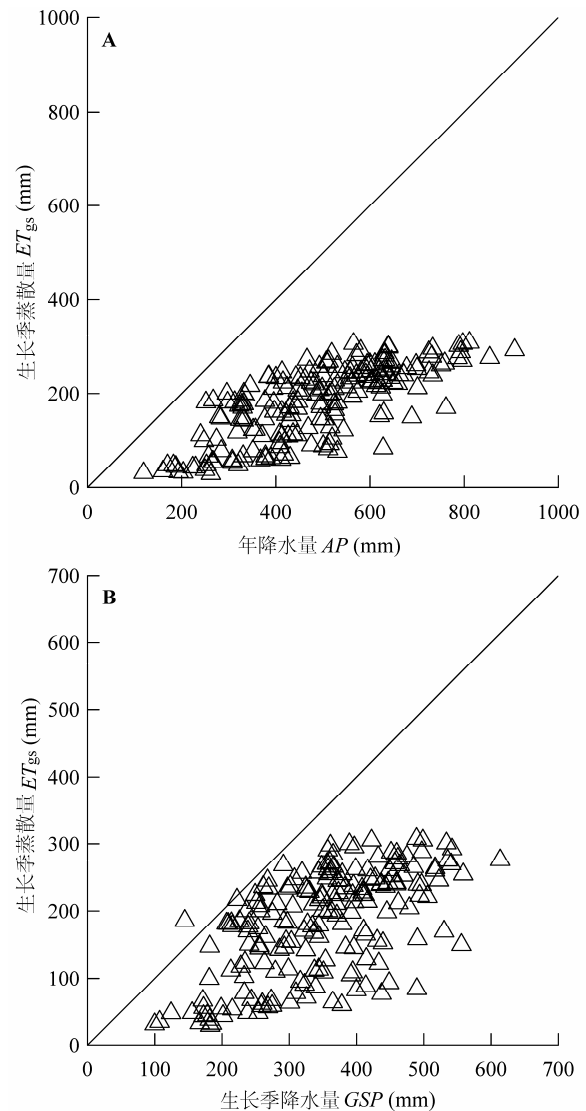


图4 生长季蒸散量( $ET_{gs}$ )与年降水量( $AP$ ) (A)和生长季降水量( $GSP$ ) (B)的关系(图中斜线为1:1线)。

Fig. 4 The relationships between growing season evapotranspiration ( $ET_{gs}$ ) and annual precipitation ( $AP$ ) (A) and growing season precipitation ( $GSP$ ) (B). The diagonal line is 1:1 line.

出的水分利用效率,去除了 $AP$ 和 $GSP$ 中可能以渗流或地表径流流失而不能被植被利用的部分(图4),因而能更好地反映生态系统真实的水分利用特性。

#### 3.2 高寒草甸和高寒草原3种水分利用效率与降水和气温关系的比较

高寒草甸和高寒草原的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 均分别随 $AP$ 、 $GSP$ 和 $ET_{gs}$ 的增加而降低。本研究中高寒草甸 $PUE_a$ 随 $AP$ 的增加而降低,与Yang等(2010)发现的高寒草甸的 $PUE_a$ 随降水增加而降低的结果相一致,也与Bai等(2008)在内蒙古草地上的结果相一致,即在一个特定的生态系统中, $PUE_a$ 随降水的



增加而降低。本研究发现高寒草原的 $PUE_a$ 随降水增加而降低, 这与Yang等(2010)发现的高寒草原 $PUE_a$ 随降水增加而增加的结果不同, 也与闫巍等(2006)用涡度相关法发现的 $WUE$ 随降水的增加而增加的结果不一致。我们的结果与多数研究结果相一致, 即生态系统 $WUE$ 与降水量呈负相关(王庆伟等, 2010)。在相对湿润的地区, 降水的增多增加了土壤含水量和空气湿度, 导致植物的气孔导度增大, 进一步增加了植物蒸腾, 从而降低了 $WUE$  (Farquhar *et al.*, 1982)。而在相对干旱的地区, 植物趋向于对水分更保守地利用, 以降低水分亏缺带来的影响, 因而维持较高的 $WUE$ 来适应水分胁迫(蒋高明和董鸣, 2000; 陈拓等, 2003; Ogaya & Penuelas, 2003)。在高寒草地, 降水量增加一方面可以提高土壤水分含量, 提高生产力, 另一方面可能形成地表径流或渗流, 也有可能使得重要的土壤养分因淋溶而散失, 从而对植物的生长产生限制, 进而降低了植物利用水分的能力(叶辉等, 2012)。这种不同的机制尚不完全明确, 还有待进一步研究。此外, 植物叶片的 $\delta^{13}C$ 值是一种可靠的植物水分利用效率的指示值(Peterson & Fry, 1987; Ehleringer & Cooper, 1988)。大量研究表明: 越干旱的地方, 植物的 $\delta^{13}C$ 越高, 而越湿润的地方, 植物的 $\delta^{13}C$ 越低, 这说明植物的水分利用效率随降水的增加而降低(Stewart *et al.*, 1995; 苏波等, 2000; 王国安和韩家懋, 2001; 陈世苹等, 2003, 2004; 陈拓等, 2003)。这也支持了我们的研究结果。本研究中,  $WUE_{gs}$ 与 $ET_{gs}$ 的斜率低于 $PUE_a$ 与 $AP$ 的斜率, 也低于 $PUE_{gs}$ 与 $GSP$ 的斜率, 表明以往采用降水的方法得出的生态系统水分利用效率可能低估了生态系统真实水分利用效率对水分变化的敏感性。

我们发现高寒草原的 $WUE_{gs}$ 随温度的升高而升高, 这与Loader等(1995)发现的 $WUE$ 随温度升高而升高的结果相一致。温度的升高可能导致光合的增加幅度大于蒸散的增加幅度, 因而导致 $WUE$ 的升高。我们还发现高寒草甸的 $WUE_{gs}$ 与 $GST$ 无显著相关关系, 这说明高寒草甸对温度的变化不敏感, 而高寒草原可能更容易受到温度变化诱导的水分波动的影响。而Zhu等(2013)的研究发现, 高寒草甸的 $WUE$ 与气温呈显著正相关, 这可能与采用的日均值数据有关。

## 4 结论

高寒草甸的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 均大于高寒草原, 但两种草地类型的 $WUE_{gs}$ 无显著差别, 这说明两种草地类型可能对水分的利用具有内在的趋同性。从年际动态来看,  $PUE_a$ 和 $PUE_{gs}$ 的波动范围相似, 而 $WUE_{gs}$ 的波动范围则更大, 说明以蒸散为依据的 $WUE_{gs}$ 比以年降水量为依据的 $PUE_a$ 和以 $GSP$ 为依据的 $PUE_{gs}$ 更加敏感, 因而可能更真实地反映生态系统的水分利用能力。高寒草甸和高寒草原的 $PUE_a$ 、 $PUE_{gs}$ 和 $WUE_{gs}$ 分别与 $AP$ 、 $GSP$ 和 $ET_{gs}$ 呈显著的负相关关系, 均呈单调递减趋势, 说明3种水分利用效率均随水分的增加而降低。高寒草原的3种水分利用效率中,  $WUE_{gs}$ 随着气温的增加而增加, 而高寒草甸的3种水分利用效率均与气温无显著相关关系, 这说明高寒草原的水分利用效率比高寒草甸水分利用效率对全球气候变化(尤其是变暖)更加敏感。

**基金项目** 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050404)和国家自然科学基金(31200306)。

**致谢** 感谢北京大学城市与环境学院宋维民博士对本研究提出的宝贵建议。

## 参考文献

- Bacon MA (2004). *Water Use Efficiency in Plant Biology*. Blackwell Publishing, Oxford. 1–26.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Baldocchi D (1994). A comparative study of mass and energy exchange rates over a closed  $C_3$  (wheat) and an open  $C_4$  (corn) crop: II.  $CO_2$  exchange and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*, 67, 291–321.
- Beer C, Ciais P, Reichstein M, Baldocchi D, Law BE, Papale D, Soussana JF, Ammann C, Buchmann N, Frank D, Gianelle D, Janssens IA, Knohl A, Köstner B, Moors E, Rouspard O, Verbeeck H, Vesala T, Williams CA, Wohlfahrt G (2009). Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level. *Global Biogeochemical Cycles*, 23, GB2018.
- Chen SP, Bai YF, Han XG (2003). Variations in composition and water use efficiency of plant functional groups based on their water ecological groups in the Xilin River Basin. *Acta Botanica Sinica*, 45, 1251–1260. (in English with Chinese abstract) [陈世苹, 白永飞, 韩兴国 (2003). 内蒙古锡林河流域植物功能群组成及其水分利用效率的变化——依水分生态类群划分. 植物学报, 45, 1251–

1260.]

- Chen SP, Bai YF, Han XG, An JL, Guo FC (2004). Variations in foliar carbon isotope composition and adaptive strategies of *Carex korshinskyi* along a soil moisture gradient. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 515–522. (in Chinese with English abstract) [陈世苹, 白永飞, 韩兴国, 安吉林, 郭富存 (2004). 沿土壤水分梯度黄囊苔草碳同位素组成及其适应策略的变化. 植物生态学报, 28, 515–522.]
- Chen T, Yang MX, Feng HY, Xu SJ, Qiang WY, He YQ, An LJ (2003). Spatial distribution of stable carbon isotope compositions of plant leaves in the north of the Tibetan Plateau. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 25, 83–87. (in Chinese with English abstract) [陈拓, 杨梅学, 冯虎元, 徐世健, 强维亚, 何元庆, 安黎哲 (2003). 青藏高原北部植物叶片碳同位素组成的空间特征. 冰川冻土, 25, 83–87.]
- Editorial Board of Vegetation Map of China, Chinese of Academy of Sciences (2001). *1: 1000000 Vegetation Atlas of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植被图编辑委员会 (2001). 1:100万中国植被图集. 科学出版社, 北京.]
- Ehleringer JR, Cooper TA (1988). Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 76, 562–566.
- Emmerich WE (2007). Ecosystem water use efficiency in a semiarid shrubland and grassland community. *Rangeland Ecology & Management*, 60, 464–470.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 9, 121–137.
- Feng S, Tang MC, Wang DM (1998). New evidence for the Qinghai-Xizang (Tibet) Plateau as a pilot region of climatic fluctuation in China. *Chinese Science Bulletin*, 43, 1745–1749.
- Guo Q, Hu ZM, Li XR, Li SG (2013). Effects of precipitation timing on aboveground net primary productivity in Inner Mongolia temperate steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 4808–4817. (in Chinese with English abstract) [郭群, 胡中民, 李轩然, 李胜功 (2013). 降水时间对内蒙古温带草原地上净初级生产力的影响. 生态学报, 33, 4808–4817.]
- Hamerlynck EP, Scott RL, Cavanaugh ML, Barron-Gafford G (2014). Water use efficiency of annual-dominated and bunchgrass-dominated savanna intercanopy space. *Ecophysiology*, 7, 1208–1215.
- He T, Shao QQ (2014). Spatial-temporal variation of terrestrial evapotranspiration in China from 2001 to 2010 using MOD16 products. *Journal of Geo-Information Science*, 16, 979–988. (in Chinese with English abstract) [贺添, 邵全琴 (2014). 基于MOD16产品的我国2001–2010年蒸发时空间格局变化分析. 地球信息科学学报, 16, 979–988.]
- Hu ZM, Yu GR, Fan JW, Zhong HP, Wang SQ, Li SG (2010). Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 842–851.
- Hu ZM, Yu GR, Fu YL, Sun XM, Li YN, Shi PL, Wang YF, Zheng ZM (2008). Effects of vegetation control on ecosystem water use efficiency within and among four grassland ecosystems in China. *Global Change Biology*, 14, 1609–1619.
- Hu ZM, Yu GR, Wang QF, Zhao FH (2009). Ecosystem level water use efficiency: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 1498–1507. (in Chinese with English abstract) [胡中民, 于贵瑞, 王秋凤, 赵风华 (2009). 生态系统水分利用效率研究进展. 生态学报, 29, 1498–1507.]
- Huxman TE, Smith MD, Fay PA, Knapp AK, Shaw MR, Loik ME, Smith SD, Tissue DT, Zak JC, Weltzin JF, Pockman WT, Sala OE, Haddad BM, Harte J, Koch GW, Schwinning S, Small EE, Williams DG (2004). Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429, 651–654.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jiang GM, Dong M (2000). A comparative study on photosynthesis and water use efficiency between clonal and non-clonal plant species along the Northeast China Transect (NECT). *Acta Botanica Sinica*, 42, 855–863. (in English with Chinese abstract) [蒋高明, 董鸣 (2000). 沿中国东北样带(NECT)分布的若干克隆植物与非克隆植物光合速率与水分利用效率的比较. 植物学报, 42, 855–863.]
- Kim HW, Hwang K, Mu QZ, Lee SO, Choi M (2012). Validation of MODIS 16 global terrestrial evapotranspiration products in various climates and land cover types in Asia. *KSCE Journal of Civil Engineering*, 16, 229–238.
- Lauenroth WK, Burke IC, Paruelo JM (2000). Patterns of production and precipitation-use efficiency of winter wheat and native grasslands in the central Great Plains of the United States. *Ecosystems*, 3, 344–351.
- Le Houerou HN (1984). Rain use efficiency: A unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7, 213–247.
- Liu XD, Chen BD (2000). Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 20, 1729–1742.
- Loader NJ, Switsur VR, Field EM (1995). High-resolution stable isotope analysis of tree rings, implications of “microdendroclimatology” for palaeoenvironmental research. *The Holocene*, 5, 457–460.

- Martin MA, Bourque CP-A (2013). Assessing spatiotemporal variation in actual evapotranspiration for semi-arid watersheds in northwest China: Evaluation of two complementary-based methods. *Journal of Hydrology*, 486, 455–465.
- Monson RK, Prater MR, Hu J, Burns SP, Sparks JP, Sparks KL, Scott-Denton LE (2010). Tree species effects on ecosystem water-use efficiency in a high-elevation, subalpine forest. *Oecologia*, 162, 491–504.
- Niu SL, Xing XR, Zhang Z, Xia JY, Zhou XH, Song B, Li LH, Wan SQ (2011). Water-use efficiency in response to climate change, from leaf to ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 17, 1073–1082.
- Ogaya R, Peñuelas J (2003). Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: Photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 137–148.
- Paruelo JM, Lauenroth WK, Burke IC, Sala OE (1999). Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient. *Ecosystems*, 2, 64–68.
- Peterson BJ, Fry B (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 293–320.
- Ponce-Campos GE, Moran MS, Huete A, Zhang YG, Bresloff C, Huxman TE, Eamus D, Bosch DD, Buda AR, Gunter SA, Scalley TH, Kitchen SG, McClaran MP, McNab WH, Montoya DS, Morgan JA, Peters DPC, Sadler EJ, Seyfried MS, Starks PJ (2013). Ecosystem resilience despite large-scale altered hydroclimatic conditions. *Nature*, 494, 349–352.
- Qiu J, Zhang H, Shen WS (2014). Spatial characteristics of precipitation use efficiency on the Qinghai-Tibet Plateau from 1982 to 2007. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 53, 126–133. (in Chinese with English abstract) [仇洁, 张慧, 沈渭寿 (2014). 青藏高原1982–2007年植被降水利用效率空间格局特征分析. 复旦学报(自然科学版), 53, 126–133.]
- Ramoelo A, Majozi N, Mathieu R, Jovanovic N, Nickless A, Dzikiti S (2014). Validation of global evapotranspiration product (MOD16) using flux tower data in the African savanna, South Africa. *Remote Sensing*, 6, 7406–7423.
- Ruhoff AL, Paz AR, Aragao LEOC, Mu Q, Malhi Y, Collischonn W, Rocha HR, Running SW (2013). Assessment of the MODIS global evapotranspiration algorithm using eddy covariance measurements and hydrological modeling in the Rio Grande basin. *Hydrological Sciences Journal*, 58, 1658–1676.
- Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, Lauenroth WK (1988). Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69, 40–45.
- Scanlon TM, Albertson JD (2004). Canopy scale measurements of CO<sub>2</sub> and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Global Change Biology*, 10, 329–341.
- Shi H, Li LH, Eamus D, Cleverly J, Huete A, Beringer J, Yu Q, van Gorsel E, Hutley L (2014a). Intrinsic climate dependency of ecosystem light and water-use-efficiencies across Australian biomes. *Environmental Research Letters*, 9, 104002.
- Shi Y, Wang YH, Ma YL, Ma WH, Liang CZ, Flynn DFB, Schmid B, Fang JY, He JS (2014b). Field-based observations of regional-scale, temporal variation in net primary production in Tibetan alpine grasslands. *Biogeosciences*, 11, 2003–2016.
- Stewart GR, Turnbull MH, Schmidt S, Erskine PD (1995). <sup>13</sup>C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: A biological integrator of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 51–55.
- Su B, Han XG, Li LH, Huang JH, Bai YF, Qu CM (2000). Responses of  $\delta^{13}\text{C}$  value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of Northeast China Transect. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 648–655. (in Chinese with English abstract) [苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 白永飞, 渠春梅 (2000). 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, 24, 648–655.]
- Sun ZG, Wang QX, Ouyang Z (2004). Validation of the feasibility of MOD16 algorithm for estimating crop field vapor flux in North China Plain. *Acta Geographica Sinica*, 59, 49–55. (in Chinese with English abstract) [孙志刚, 王勤学, 欧阳竹 (2004). MODIS水汽通量估算方法在华北平原农田的适应性验证. 地理学报, 59, 49–55.]
- Sun ZG, Wang QX, Ouyang Z, Watanabe M, Matsushita B, Fukushima T (2007). Evaluation of MOD16 algorithm using MODIS and ground observational data in winter wheat field in North China Plain. *Hydrological Processes*, 21, 1196–1206.
- Tan K, Ciais P, Piao SL, Wu XP, Tang YH, Vuichard N, Liang S, Fang JY (2010). Application of the ORCHIDEE global vegetation model to evaluate biomass and soil carbon stocks of Qinghai-Tibetan grasslands. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, GB1013.
- Trambauer P, Dutra E, Maskey S, Werner M, Pappenberger F, van Beek LPH, Uhlenbrook S (2014). Comparison of different evaporation estimates over the African continent. *Hydrology and Earth System Sciences*, 18, 193–212.
- Wang CS, Meng FD, Li XE, Jiang LL, Bai L, Wang SP (2013). Responses of alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau to climate change: A mini review. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1587–1595. (in Chinese with English abstract) [王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 姜丽丽, 白玲, 汪诗平 (2013). 青藏高原草地生态系统对气候变化的响应. 生态学杂志, 32, 1587–1595.]
- Wang GA, Han JM (2001). Relations between  $\delta^{13}\text{C}$  values of C<sub>3</sub> plants in northwestern China and annual precipitation. *Chinese Journal of Geology*, 36, 494–499. (in Chinese)

- with English abstract) [王国安, 韩家懋 (2001). 中国西北C<sub>3</sub>植物的碳同位素组成与年降雨量关系初探. *地质科学*, 36, 494–499.]
- Wang QW, Yu DP, Dai LM, Zhou L, Zhou WM, Qi G, Qi L, Ye YJ (2010). Research progress in water use efficiency of plants under global climate change. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 3255–3265. (in Chinese with English abstract) [王庆伟, 于大炮, 代力民, 周莉, 周旺明, 齐光, 齐麟, 叶雨静 (2010). 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. *应用生态学报*, 21, 3255–3265.]
- Webb WL, Lauenroth WK, Szarek SR, Kinerson RS (1983). Primary production and abiotic controls in forests, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology*, 64, 134–151.
- Wei HJ, Zhang YF, Zhu N, Wang PT, Yu Y (2015). Spatial and temporal characteristic of ET in the Weihe River Basin based on MOD16 data. *Journal of Desert Research*, 35, 414–422. (in Chinese with English abstract) [位贺杰, 张艳芳, 朱妮, 王鹏涛, 喻元 (2015). 基于MOD16数据的渭河流域地表实际蒸散发时空特征. *中国沙漠*, 35, 414–422.]
- Wu GP, Liu YB, Zhao XS, Ye C (2013). Spatio-temporal variations of evapotranspiration in Poyang Lake Basin using MOD16 products. *Geographical Research*, 32, 617–627. (in Chinese with English abstract) [吴桂平, 刘元波, 赵晓松, 叶春 (2013). 基于MOD16产品的鄱阳湖流域地表蒸散发时空分布特征. *地理研究*, 32, 617–627.]
- Xie GD, Lu CX, Xiao Y, Zheng D (2003). The economic evaluation of grassland ecosystem services in Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Mountain Science*, 21, 50–55. (in Chinese with English abstract) [谢高地, 鲁春霞, 肖玉, 郑度 (2003). 青藏高原高寒草地生态系统服务价值评估. *山地学报*, 21, 50–55.]
- Yan W, Zhang XZ, Shi PL, Yang ZL, He YT, Xu LL (2006). Carbon dioxide exchange and water use efficiency of alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. *Journal of Natural Resources*, 21, 756–767. (in Chinese with English abstract) [闫巍, 张宪洲, 石培礼, 杨振林, 何永涛, 徐玲玲 (2006). 青藏高原高寒草甸生态系统CO<sub>2</sub>通量及其水分利用效率特征. *自然资源学报*, 21, 756–767.]
- Yang YH, Fang JY, Fay PA, Bell JE, Ji CJ (2010). Rain use efficiency across a precipitation gradient on the Tibetan Plateau. *Geophysical Research Letters*, 37, L15702.
- Yao TD, Zhu LP (2006). The response of environmental changes on Tibetan Plateau to global changes and adaptation strategy. *Advances in Earth Science*, 21, 459–464. (in Chinese with English abstract) [姚檀栋, 朱立平 (2006). 青藏高原环境变化对全球变化的响应及其适应对策. *地球科学进展*, 21, 459–464.]
- Ye H, Wang JB, Huang M, Qi SH (2012). Spatial pattern of vegetation precipitation use efficiency and its response to precipitation and temperature on the Qinghai-Xizang Plateau of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1237–1247. (in Chinese with English abstract) [叶辉, 王军邦, 黄玫, 齐述华 (2012). 青藏高原植被降水利用效率的空间格局及其对降水和气温的响应. *植物生态学报*, 36, 1237–1247.]
- Yilmaz MT, Anderson MC, Zaitchik B, Hain CR, Crow WT, Ozdogan M, Chun JA, Evans J (2014). Comparison of prognostic and diagnostic surface flux modeling approaches over the Nile River basin. *Water Resources Research*, 50, 386–408.
- Yu GR, Wang QF, Zhuang J (2004). Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: Application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *Journal of Plant Physiology*, 161, 303–318.
- Zhang YL, Li BY, Zheng D (2002). A discussion on the boundary and area of the Tibetan Plateau in China. *Geographical Research*, 21, 1–8. (in Chinese with English abstract) [张懿锂, 李炳元, 郑度 (2002). 论青藏高原范围与面积. *地理研究*, 21, 1–8.]
- Zheng D, Li BY (1999). Progress in studies on geographical environments of the Qinghai-Xizang Plateau. *Scientia Geographica Sinica*, 19, 295–302. (in Chinese with English abstract) [郑度, 李炳元 (1999). 青藏高原地理环境研究进展. *地理科学*, 19, 295–302.]
- Zheng D, Lin ZY, Zhang XQ (2002). Progress in studies of Tibetan Plateau and global environmental change. *Earth Science Frontiers*, 9, 95–102. (in Chinese with English abstract) [郑度, 林振耀, 张雪芹 (2002). 青藏高原与全球环境变化研究进展. *地学前缘*, 9, 95–102.]
- Zhong L, Ma YM, Salama MS, Su ZB (2010). Assessment of vegetation dynamics and their response to variations in precipitation and temperature in the Tibetan Plateau. *Climatic Change*, 103, 519–535.
- Zhou XM (2001). *Chinese Kobresia Meadow*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周兴民 (2001). 中国嵩草草甸. 科学出版社, 北京.]
- Zhou, XM, Wang, ZB, Du Q (1987). *The Vegetation of Qinghai*. Qinghai People's Press, Xining. (in Chinese) [周兴民, 王质彬, 杜庆 (1987). 青海植被. 青海人民出版社, 西宁.]
- Zhu XJ, Yu GR, Wang QF, Hu ZM, Han SJ, Yan JH, Wang YF, Zhao L (2013). Seasonal dynamics of water use efficiency of typical forest and grassland ecosystems in China. *Journal of Forest Research*, 19, 70–76.

责任编辑: 赵平 责任编辑: 王威