

荒漠生态系统对大气 CO₂ 浓度 升高响应的干湿年差异

任会利^{1,2}, 李萍¹, 申卫军^{1,3*}, 任海¹, 杨帆^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. Nicholas School of the Environment and Earth Science & Department of Botany, Duke University, Durham, NC 27708-0340, USA)

摘要: 利用一个基于详细生理学过程的生态系统模型 PALS-FT, 通过模拟实验分析了美国亚利桑那州 (Arizona) 首府凤凰城 (Phoenix) 市西郊的 *Larrea tridentata* 荒漠生态系统在干湿年份(1988-2002年)对大气 CO₂ 浓度升高响应的差别。结果表明, 生态系统地上净初级生产力 (ANPP) 和土壤有机质年累积速率 (SOM) 均随大气 CO₂ 浓度升高而呈非线性 (湿年) 或线性 (正常年和干年) 增加; 所有年份的土壤 N 含量 (N_{soil}) 则呈非线性显著下降。ANPP 与 SOM 的绝对变化量总是湿年大于正常年和干年, 相对变化量则与所分析的 CO₂ 处理水平有关; N_{soil} 的绝对变化量和相对变化量均为湿年大于正常年和干年。不同功能型的植物 ANPP 对大气 CO₂ 浓度升高的绝对变化量均为湿年大于正常年和干年; 相对变化量则因具体植物功能型而异, 灌木和亚灌木为干年大于正常年和湿年, 一年生 C₃ 和 C₄ 草本均为湿年大于正常年和干年。因此, 无论是生态系统水平还是植物功能型 (或物种) 水平, 荒漠生态系统对未来大气 CO₂ 浓度升高的响应都将受降水格局的显著影响。

关键词: 荒漠生态系统; PALS-FT 模型; 大气 CO₂; 降水格局

中图分类号: Q948.115

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2006)05-0389-08

Difference of Desert Ecosystem Responses to Elevated Atmospheric CO₂ Concentration between Dry and Wet Years

REN Hui-li^{1,2}, LI Ping¹, SHEN Wei-jun^{1,3*}, REN Hai¹, YANG Fan^{1,2}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Nicholas School of the Environment and Earth Science & Department of Botany, Duke University, Durham, NC 27708-0340, USA)

Abstract: Simulation experiments were undertaken to analyze the difference of *Larrea tridentata* desert ecosystem in Phoenix, USA responses to elevated atmospheric CO₂ concentration between dry and wet years. A physiological-based ecosystem model, PALS-FT was used in the simulation analysis. Aboveground net primary productivity (ANPP) and annual accumulation rate of soil organic matter (SOM) increased nonlinearly with increasing [CO₂] in wet years, but linearly in normal and dry years, while N content in soil (N_{soil}) decreased nonlinearly with increasing [CO₂] in all types of years. The absolute changes of ANPP and SOM were always larger in wet years than in normal and dry years, and the relative changes of them were dependent greater on the [CO₂] level of interest rather than on year types (i.e., wet, normal, and dry years). However, both the absolute and relative changes of N_{soil} were always larger in wet years than in normal and dry years. The absolute changes of ANPP in different plant

收稿日期: 2005-12-05 接受日期: 2006-06-27

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30570274, 30100021); 广东省科技计划项目 (2005B33302012) 资助

* 通讯作者 Corresponding author

functional types (PFTs) responding to elevated $[CO_2]$ were larger in wet years than in normal and dry years, but the relative changes varied also PFT-specifically. Shrub and subshrub FTs showed larger responses in dry years, whereas C_3 and C_4 annuals showed larger responses in wet years. Therefore, responses of desert ecosystems to a future elevated CO_2 would be markedly influenced by precipitation patterns.

Key words: Desert ecosystem; PALS-FT model; Atmospheric CO_2 ; Precipitation pattern

大气 CO_2 浓度升高是全球变化研究的主要内容之一。 CO_2 浓度升高可能对净初级生产者—植物产生直接影响,因为植物通过光合作用固定大气中的 CO_2 ,形成初级生产;植物的初级生产又是其他一系列生态系统过程,如生物地球化学循环、营养级关系等的物质和能量基础^[1]。干旱与半干旱区占世界总陆地面积的约 1/3,20%的世界总人口居住、生活在这里^[2]。研究荒漠生态系统对未来环境变化的响应,对于认识干旱区生态系统的基本功能过程,实现干旱区生态系统管理和持续发展具有重要意义。

早期的研究推测干旱区生态系统可能会是所有陆地生态系统类型中对 CO_2 浓度升高响应最敏感的类型,因为大气 CO_2 浓度升高可降低叶片气孔导度,从而提高植物的水分利用效率,所以 CO_2 浓度升高可从一定程度上缓解干旱区植物的水分胁迫^[3-4]。据此假说,荒漠植物对 CO_2 增加的响应在干旱的年份或季节比相对较湿润的年份应更强烈、更敏感^[5]。然而,近年来在美国内华达州(Nevada)莫哈维荒漠(Mojave Desert)的 FACE 实验(Free Air CO_2 Enrichment,野外空气 CO_2 增加实验)表明,尽管 CO_2 浓度增加使一些建群种(如 *Larrea tridentata*)的气孔导度下降或保持不变,但干旱胁迫期间土壤湿度、光合产量、地上部分净初级生产力(ANPP)的增加并不显著^[6-12],也即 FACE 实验研究表明 CO_2 浓度增加并未显著提高植物的水分利用效率。

FACE 实验对 CO_2 浓度增加的一般处理是突增,如直接从 $370 \mu mol mol^{-1}$ 增加到 $560 \mu mol mol^{-1}$ 。这样就无法判断生态系统或植物对 CO_2 增加的响应是线性的还是非线性的,并且 FACE 实验非常昂贵,长期实验往往需要大量的人力和物力,一般来说只能控制有限的因子。模拟模型可在一定程度上补充野外实验研究的这些限制,并且已经成为研究生态系统及植物对全球变化响应的主要手段之一^[13-14]。本研究的主要目的就是利用一个基于详细生理学过程的生态系统模型—PALS-FT (Patch Arid Land Simulator-Functional

Types),通过模拟实验来分析荒漠生态系统对 CO_2 浓度增加的响应是否在干旱年份比湿润年份更敏感、更强烈。

1 研究区概况

本研究利用一个位于美国亚利桑那州(Arizona)首府凤凰城(Phoenix)市西郊的 *Larrea tridentata* 荒漠生态系统作为主要模拟对象。凤凰城位于斯诺兰荒漠(Sonoran Desert)的中西部(N $33^\circ 37' 05''$, W $112^\circ 27' 35''$),年降水量 221.7 mm,年均温 $22.2^\circ C$,年均最高温达 $30.2^\circ C$,年均最低温 $13.7^\circ C$,极端干旱炎热;海拔高度 407 m,土壤类型为粗砂壤,一般土层深约 0.8–1.5 m,粘粒(12.6%)和土壤有机质(0.23%)含量低。由于荒漠植被保护较好,覆盖率达 10%–30%。*Larrea* 群落是主要的植物群落类型之一。除常绿灌木 *Larrea tridentata* 是主要的建群种外,还有亚灌木 *Ambrosia deltoidea* 以及草本植物(包括一年生 C_3 、 C_4 草本,非禾本科草本,多年生草本植物) *Pleuraphis rigida*, *Tridens pulchellus*, *Bahia absinthifolia* 等。

2 研究方法

2.1 PALS-FT 模型介绍

PALS-FT 是一个基于详细植物生理学过程的生态系统模型,可用于模拟灌木或草本植物占优势的荒漠生态系统的碳(C)、氮(N)、水(H_2O)循环过程。PALS-FT 模型中包含了 6 种北美荒漠中常见的功能型(functional type)植物:灌木、亚灌木、一年生 C_3 植物、一年生 C_4 植物、多年生草本和非禾本科草本。功能型植物主要指能利用相同资源、对干扰具有相同或相似响应机制的植物种类^[15]。为了简化模型,PALS-FT 模型中 6 种功能型植物的确定主要基于植物的生活型和光合作途径。PALS-FT 模型包括 4 个亚模型:驱动变量与表层能量平衡亚模型、水分循环与土壤水运动亚模型、植物生产亚模型和营养循环亚模型。模型中共包含 1 000 多个变

量和参数。主要的输入变量有气候驱动因子、植物生理生态参数、土壤理化性状参数等等;主要的输出变量有净初级生产力(NPP)、蒸散、冠层盖度、土壤有机质、土壤N含量、土壤含水量等等。PALS-FT模型最初是由美国杜克(Duke)大学 James F. Reynolds 教授开发,用于模拟美国赤华荒漠(Chihuahuan Desert; 美国三大荒漠之一)的主要生态系统过程^[16-20]。后广泛用于研究北美荒漠生态系统的关键生态过程及其对环境变化的响应,如赤华荒漠生态系统对气候变化的响应^[17]、降水量变化对冠层蒸腾和土壤水动态的影响^[18]、干扰对草原-荒漠转化的影响^[21]、植物生长对于旱区“脉冲”型降水(precipitation pulses)的响应^[22]。

PALS-FT模型已被参数化和修改用于模拟斯诺兰荒漠生态系统ANPP的长期动态^[23]。PALS-FT模型的输入参数可归为两类:一类是针对具体研究点的参数(site-specific parameters),另一类是植物生理生态参数^[23]。研究点参数包括气象因子(温湿度、降水、光照)、植物生物量,以及土壤理化性质等。这些参数根据凤凰城城市生态学长期研究项目的野外监测数据确定。生理生态参数主要包括植物根系在不同土壤层的分布、比叶面积、呼吸损耗占日生产的比率、不同植物器官C、N含量、光合产物分配给植物体不同部位的比率等等。这些参数主要根据文献资料确定。两类参数的详细确定方法、资料来源和相应参数值可参见文献^[23]。用PALS-FT对与本研究相同的*Larrea*生态系统的ANPP的模拟相对误差约为±2.4%;对不同功能型植物ANPP的模拟相对误差通常低于25%^[23]。本研究中我们将利用这个参数化和检验的PALS-FT模型来模拟*Larrea*为优势种的斯诺兰荒漠生态系统的地上净初级生产力(ANPP)、土壤有机质(SOM)以及土壤N含量(N_{soil})对大气CO₂浓度变化的响应。因为这个模型的结构和原理已在其他文献中有详细描述^[18-19,23],此处不再赘述。

2.2 模拟实验及数据分析

在模拟实验中,我们通过控制模型中的CO₂浓度输入变量来模拟大气CO₂浓度的升高,也即CO₂浓度以10 μmol mol⁻¹间隔由360 μmol mol⁻¹(对照)增加到520 μmol mol⁻¹。利用敏感性分析(sensitivity analysis)来检测ANPP、SOM和N_{soil}对CO₂增加的响应。模拟的参考气象数据(温湿度、光

照、降水量)从1988年1月1日至2002年12月31日,模拟时间步长为日。根据年降水量这15a可划分为3种年份,1992年和1993年为湿年,其年均降水量为490.0 mm;1999年和2002年为干年,年均降水量仅有72.4 mm;其余11年为正常年,年均降水量为207.6 mm,与多年平均降水量接近。

输出的每日NPP、SOM和N_{soil}经整算后综合为年型平均值。进而把CO₂和年型作为两个固定因子,用方差分析方法来分析不同年型,也即湿年、干年和正常年之间ANPP、SOM和N_{soil}对CO₂升高的响应是否存在显著差异。然后用Bonferroni *t* 检验进一步分析在何种CO₂水平上^[24],3种生态系统变量对CO₂增加显著区别于对照(CO₂浓度为360 μmol mol⁻¹)。功能型植物水平的ANPP对CO₂增加的响应也采用相同的统计方法进行分析。

3 结果和分析

3.1 生态系统ANPP、SOM、N_{soil}对CO₂升高的响应

生态系统水平地上净初级生产力和土壤有机质年累积速率对大气CO₂浓度升高的响应行为相似,湿年表现出非线性的响应,而干年和正常年份则表现出线性响应行为;土壤氮含量在不同年份均表现出非线性的响应行为(图1)。方差分析表明ANPP($P < 0.01$, $F_{17,2} = 16.46$)和SOM($P < 0.01$, $F_{17,2} = 20.37$)随CO₂浓度增加显著增加;N_{soil}随CO₂浓度增加显著下降($P < 0.01$, $F_{17,2} = 3.01$;图1)。Bonferroni *t* 检验进一步表明,ANPP、SOM和N_{soil}分别在CO₂浓度为400 μmol mol⁻¹、390 μmol mol⁻¹和430 μmol mol⁻¹时差异显著(最小显著差异水平LSD_{0.01}分别为0.072, 0.075, 0.31; $df = 32$)。相对于对照(360 μmol mol⁻¹),CO₂增加200 μmol mol⁻¹(也即[CO₂] = 560 μmol mol⁻¹)时ANPP增加约68.7 g m⁻²(15 a平均值),SOM增加约24.1 g m⁻²,N_{soil}降低约2.8 g m⁻²;相对变化量分别为91.4%、113.6%和54.5%。这也说明ANPP和SOM对CO₂增加的响应较N_{soil}大。

从图1可以看出,所模拟荒漠生态系统的ANPP与SOM总是在湿年高于正常年和干年;而N_{soil}则在干年高于正常年和湿年。因为水分是荒漠生态系统的主要限制因子,湿年水分条件较好时,生态系统便有较高的生产力和较多的枯落物输入到土壤有机质库;虽然湿年因为土壤含水量增加可

在一定程度上增加枯落物和土壤有机质分解速率,但模拟结果显示,枯落物输入量超出了枯落物和有机质分解量,因而表现出土壤有机质的净累积。高的生产力需要植物吸取较多的土壤养分来支持,因此在湿年时表现出较明显的土壤 N 含量低于干年和正常年。

3 种生态系统变量 (ANPP、SOM 和 N_{soil}) 对 CO_2 浓度升高的绝对变化量在不同年份差异显著 ($P < 0.01$, $df = 2$; ANPP: $F = 7079.9^{**}$, SOM: $F =$

1605.7, N_{soil} : $F = 14.7$)。ANPP、SOM 和 N_{soil} 的变化量通常在湿年大于正常年和干年 (图 1)。这可以通过对比 CO_2 增加 $200 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (即 $560 \mu\text{mol mol}^{-1}$) 与对照 ($360 \mu\text{mol mol}^{-1}$) 之间的绝对变化量得到反映,如 ANPP 绝对变化量在湿年、正常年和干年分别为 159.1 、 38.1 和 9.0 g m^{-2} ; SOM 绝对变化量分别为 54.9 、 10.9 和 6.3 g m^{-2} ; N_{soil} 绝对变化量分别为 3.75 、 2.33 和 2.31 g m^{-2} 。3 种生态系统变量对 CO_2 浓度升高的相对变化量并未表现出类似趋势。从图 1 可以

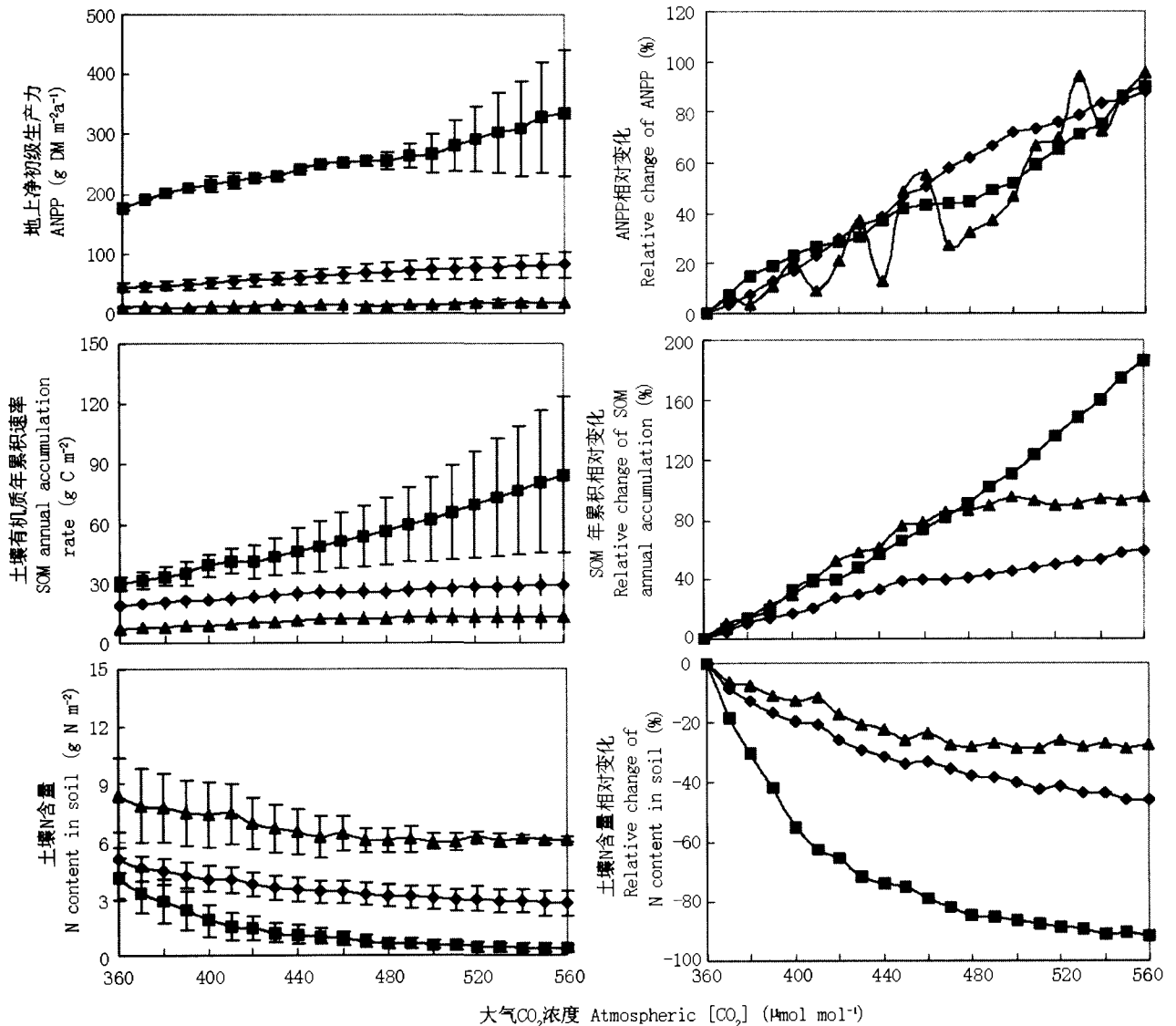


图 1 荒漠生态系统地上净初级生产力、土壤有机质年累积速率及土壤氮含量在湿年 (■)、干年 (▲)、正常年 (◆) 对大气 CO_2 浓度升高的响应

Fig. 1 Responses of aboveground net primary productivity (ANPP), annual soil organic matter accumulation rate, and N content in soil of a desert ecosystem to elevated atmospheric CO_2 concentration in wet (■), dry (▲), and normal (◆) years. Error bar represents the inter-annual variation within each year category.

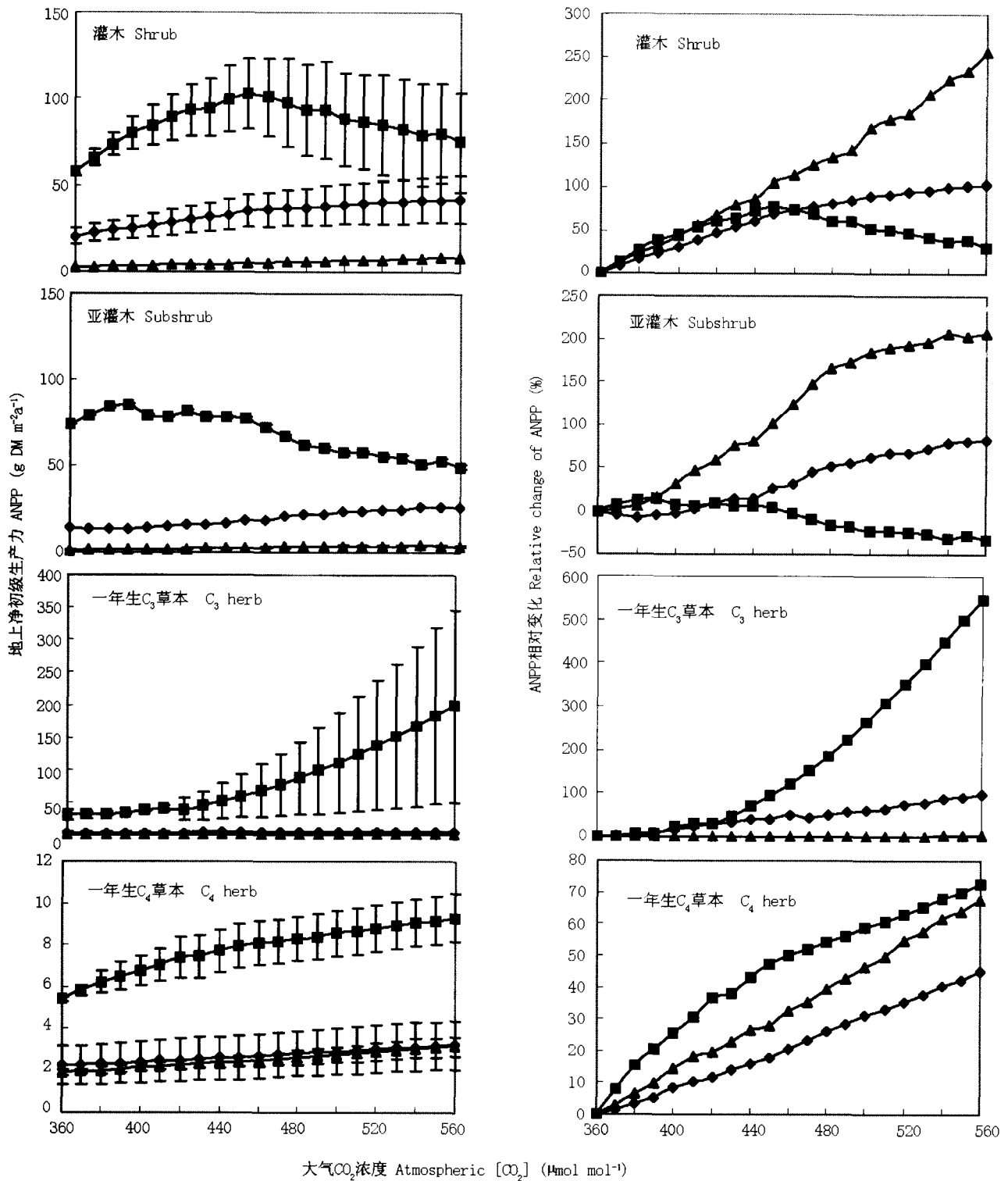


图 2 荒漠生态系统中不同功能型植物地上净初级生产力在湿年(■)、干年(▲)、正常年(◆)对大气 CO₂ 浓度升高的响应
 Fig. 2 Responses of aboveground net primary productivity (ANPP) of different plant functional types in a desert ecosystem to elevated atmospheric CO₂ concentration in wet (■), dry (▲), and normal (◆) years
 误差线表示同一年型内不同年份间的差异。Error bar represents the inter-annual variation within each year category.

看出, ANPP 的相对变化量在不同年份差别不是很明显, 但基本上可以看出, 在 CO_2 浓度较低时, 湿年的响应比正常年和干年相对敏感; 而 CO_2 浓度较大时, ANPP 的响应似乎在正常年和干年比湿年敏感; 在更多时候 ANPP 在干年的变化非常不稳定, 起伏较大。SOM 在 CO_2 浓度较低时, 干年比湿年和正常年响应剧烈; 而在 CO_2 浓度较高时, 湿年的响应比干年和正常年剧烈。 N_{soil} 对 CO_2 变化的响应总是在湿年敏感于正常年和干年。因此, 所模拟荒漠生态系统对大气 CO_2 浓度升高响应的敏感度很大程度上依赖于降水量的多少。

3.2 功能型植物 ANPP 对 CO_2 升高的响应

在所模拟的 6 种功能型植物中, 有 4 种表现出了显著差异 (与对照相比), 它们是灌木 ($P < 0.01$, $F_{17,2} = 9.83$)、亚灌木 ($P < 0.05$, $F_{17,2} = 2.07$)、一年生 C_3 草本 ($P < 0.05$, $F_{17,2} = 2.17$) 和一年生 C_4 草本 ($P < 0.01$, $F_{17,2} = 44.53$); 多年生草本和非禾本科草本差异不显著。因此这里将主要分析前 4 种功能型植物的 ANPP 对 CO_2 浓度升高的响应。

从图 2 可看出, 不同功能型植物对大气 CO_2 浓度升高的响应也不同。与生态系统 ANPP 的响应行为类似, 4 种功能型植物的 ANPP 也在湿年表现出非线性响应, 而在正常年和干年均表现出线性响应行为。有趣的是在湿年, 灌木和亚灌木在一定 CO_2 浓度范围内随 CO_2 浓度的升高而增加, 如灌木的 ANPP 在 $360\text{--}450 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 时增加, 此后则下降; 亚灌木在 $360\text{--}390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 时随 CO_2 浓度升高而增加, CO_2 浓度大于 $460 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 后则持续下降。一年生 C_3 和 C_4 草本在湿年则随 CO_2 浓度的升高而增加; 尤其是一年生 C_3 草本, 随 CO_2 浓度升高表现出近于幂函数的增加形式。由此可见, 一年生 C_3 草本对高浓度 CO_2 响应比较敏感, 而灌木、亚灌木和一年生 C_4 草本对低浓度 CO_2 响应比较敏感。Bonferroni t 检验进一步表明, 不同功能型的植物对 CO_2 浓度升高开始显示统计学显著差异的 CO_2 浓度水平也不同, 灌木为 $390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ($\text{LSD}_{0.01} = 0.09$, $\text{df} = 32$)、亚灌木为 $390 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ($\text{LSD}_{0.01} = 0.03$, $\text{df} = 32$)、一年生 C_3 草本为 $500 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ($\text{LSD}_{0.01} = 0.19$, $\text{df} = 32$)、一年生 C_4 草本为 $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ($\text{LSD}_{0.01} = 0.02$, $\text{df} = 32$)。对于造成灌木和亚灌木 ANPP 在湿年随 CO_2 浓度升高而下降的原因, 在讨论部分我们将对此展开较深入的分

析。

从 ANPP 相对变化量在不同年份随 CO_2 浓度升高的变化 (图 2) 来比较不同年份功能型植物 ANPP 对 CO_2 升高响应的敏感程度。对于灌木、亚灌木和一年生 C_3 草本, CO_2 浓度较低时 (约 $< 440 \mu\text{mol mol}^{-1}$), 不同功能型植物对 CO_2 浓度变化的响应非常接近; 但随后在不同年份的响应表现出较大差异, 灌木与亚灌木在干年的响应更剧烈; 而一年生 C_3 和 C_4 草本则在湿年的响应远比正常年和干年剧烈。说明功能型植物对 CO_2 的响应很大程度上受降水量多少的影响, 同样与 CO_2 浓度升高的水平有较大关系。

4 结论和讨论

模拟结果表明, 降水不仅对荒漠生态系统的基本功能 (ANPP、SOM 和 N_{soil}) 起决定性作用, 而且对这些基本功能对大气 CO_2 浓度升高的响应也有显著影响。在生态系统水平上, 我们的模拟结果不支持早期的概念性假说^[3-6], 即大气 CO_2 浓度升高可从一定程度上缓解植物的水分胁迫, 从而使荒漠生态系统对 CO_2 浓度升高的响应在干旱的年份或季节比相对较湿润的年份更强。ANPP、SOM 和 N_{soil} 随 CO_2 增加的绝对变化量总是在湿年大于正常年和干年; ANPP 和 SOM 的相对变化量与所检测的 CO_2 水平有关, 而 N_{soil} 的相对变化量总是在湿年大于正常年和干年。因此, 在生态系统水平上, 我们的模拟结果更支持内华达荒漠 FACE 实验的结果, 即荒漠生态系统对大气 CO_2 浓度升高的响应在湿年比干年更显著^[5-6]。

在功能型植物水平上, 我们的模拟结果部分支持早期的概念性假说, 部分支持 FACE 实验结果, 主要与具体所指功能型植物有关。虽然所有功能型植物的 ANPP 绝对变化量在湿年均大于正常年和干年, 但灌木和亚灌木对大气 CO_2 浓度的响应的确在干年比正常年和湿年显著 (支持概念性假说); 而两种一年生草本植物的响应则在湿年大于正常年和干年 (支持 FACE 实验结果)。这可能与灌木具有更强的耐旱性有关, 即灌木在干旱年份因其较强的耐旱性仍能更好地利用增加的 CO_2 形成相对较多的生产量, 或 CO_2 浓度升高更进一步提高了植物的水分利用效率。相对来说, 草本植物耐旱性较灌木低, 虽然 CO_2 浓度升高有利于光合作用, 但由

于水分限制仍然不能形成较高的生产力。

有趣的是,我们在模拟实验中观察到灌木和亚灌木随 CO₂ 浓度升高显示出适应性下调现象 (acclimation 或 down-regulation), 尤其是湿年。美国内华达荒漠 FACE 实验中也发现 *Larrea tridentata* 的光合速率对 CO₂ 浓度升高有适应性下调现象, 并且多发生在湿季或有水分灌溉的情况下^[7-9]。目前解释此现象主要有两种假说^[11,25-26]: 叶 N 稀释和叶 N 再分配。前者认为由于 CO₂ 浓度升高刺激光合作用加强, 从而使碳水化合物在叶片中的累积增加, 造成对叶 N 含量的稀释, 叶 N 含量下降反过来则会降低光合作用。后者认为高 CO₂ 浓度下光合形成的特殊蛋白 (主要是含 N 物质) 被重新分配到其他需要蛋白质的器官或组织, 从而使叶 N 含量下降, 导致光合作用不能随 CO₂ 浓度升高而持续增加。然而目前这两种机制还没有被结合到 PALS-FT 模型中。分析图 2 可以看出, 一年生 C₃ 草本植物 ANPP 快速上升与 *Larrea* 快速下降时的 CO₂ 浓度水平非常相似。据此我们认为, 造成两种功能型灌木 ANPP 随 CO₂ 浓度升高而下调的原因主要是不同功能型之间对其他资源的竞争, 如对土壤 N 和水分的竞争。一年生 C₃ 草本在高浓度 CO₂ 时具有较强的响应, 因而利用了较多的土壤养分和水分, 从而抑制了功能型灌木对 CO₂ 的持续响应。因此, 在未来高 CO₂ 浓度环境下, 不仅生态系统的功能会发生变化, 而且组成结构也可能发生改变。因为一些功能型植物在高浓度 CO₂ 环境下可能会更受益, 从而改变种间竞争关系, 抑制或促进其他功能型或物种的存在和发展。

模拟模型在全球变化研究中起着越来越重要的作用^[13-14]。利用包含详细生理生态过程的系统模型可以克服野外实验、观测研究难于克服的困难。比如, 由于经费和实验设计的困难, 野外实验很难同时操控多个 CO₂ 浓度水平以及多个功能型植物或物种; 而在模型模拟实验中, 这些因素却很易操控。然而, 模拟模型是基于现有理论和实验知识对真实系统的简化, 不可避免地存在着各种假设。如 PALS-FT 模型中各种功能型植物的根系在不同土壤层分布的多少和深浅影响它们对营养物质和水分吸收; 不同功能型植物的物候差异造成对资源 (如水分) 利用的季节分化 (如一年生 C₃ 草本多在冬季生长、一年生 C₄ 草本多在夏季生长)。除这些隐

含的基于经验和实验知识的模型假设外, 在进行模拟实验时, 我们也假设高浓度 CO₂ 条件下模型中的众多参数值与对照条件下一致; 但在真实情况下, 有些参数值可能会发生变化。这些模型假设可能会在一定程度上增加结果的不确定性 (uncertainty), 但 PALS-FT 模型经过几十年的发展, 被广泛用于北美的荒漠生态系统, 在多个研究点上得到检验。因此我们相信本研究结果虽然在具体的预测值上可能存在一定偏差, 但模型所反映的一般行为格局是可靠的, 这也是我们模拟分析的重点。

参考文献

- [1] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, et al. Climate Change 2001 – The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [M]. New York, USA: Cambridge University Press, 2001. 185–225.
- [2] Reynolds J F, Smith D M S. Global Desertification: Do Humans Cause Deserts? [M] Berlin: Dahlem University Press, 2002. 1–21.
- [3] Strain B R, Bazzaz F A. Terrestrial plant communities [A]. In: Lemon E. CO₂ and Plants: The Response of Plants to Rising Levels of Atmospheric Carbon Dioxide, Boulder, CO [M]. USA: Westview Press, 1983. 177–222.
- [4] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, et al. Global climate change and terrestrial net primary production [J]. Nature, 1993, 363:234–240.
- [5] Naumburg E, Housman D C, Huxman T E, et al. Photosynthetic responses of Mojave Desert shrubs to free air CO₂ enrichment are greatest during wet years [J]. Glob Change Biol, 2003, 9:276–285.
- [6] Smith S D, Huxman T E, Zltzer S F, et al. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem [J]. Nature, 2000, 408:79–82.
- [7] Huxman T E, Hamerlynck E P, Moore B D, et al. Photosynthetic down-regulation in *Larrea tridentata* exposed to elevated atmospheric CO₂: interaction with drought under glasshouse and field (FACE) exposure [J]. Plant Cell Environ, 1998, 21:1153–1161.
- [8] Hamerlynck E P, Huxman T E, Nowak R S, et al. Photosynthetic responses of *Larrea tridentata* to a step-increase in atmospheric CO₂ at the Nevada Desert FACE Facility [J]. J Arid Environ, 2000, 44:425–436.
- [9] Pataki D E, Huxman T E, Jordan D N, et al. Water use of two Mojave Desert shrubs under elevated CO₂ [J]. Glob Change Biol, 2000, 6:889–897.
- [10] Nowak R S, DeFalco L A, Wilcox C S, et al. Leaf conductance decreased under free-air CO₂ enrichment (FACE) for three perennials in the Nevada Desert [J]. New Phytol, 2001, 150:449–458.
- [11] Nowak R S, Ellsworth D S, Smith S D. Functional responses of

- plants to elevated atmospheric CO₂ — Do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? [J] *New Phytol*, 2004, 162:253–280.
- [12] Nowak R S, Zitzer S F, Babcock D, et al. Elevated atmospheric CO₂ does not conserve soil water in the Mojave Desert [J]. *Ecology*, 2004, 85:93–99.
- [13] Aber J D, Neilson R P, McNulty S, et al. Forest processes and global environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors [J]. *BioScience*, 2001, 51:735–751.
- [14] Rastetter E B, Aber J D, Peters D P C, et al. Using mechanistic models to scale ecological processes across space and time [J]. *BioScience*, 2003, 53:68–76.
- [15] Smith T M, Shugart H H, Woodward F I, et al. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 3–43.
- [16] Reynolds J F, Hilbert D W, Kemp P R. Scaling ecophysiology from the plant to the ecosystem: a conceptual framework [A]. In: Ehleringer J R, Field C B. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe* [C]. San Diego: Academic Press, 1993. 127–140.
- [17] Reynolds J F, Virginia R A, Schlesinger W H. Defining functional types for models of desertification [A]. In: Smith T M, Shugart H H, Woodward F I. *Plant Functional Types* [C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 195–216.
- [18] Reynolds J F, Kemp P R, Tenhunen J D. Effects of long-term rainfall variability on evapotranspiration and soil water distribution in the Chihuahuan Desert: A modeling analysis [J]. *Plant Ecol*, 2000, 150:145–159.
- [19] Kemp P R, Reynolds J F, Packeysky Y, et al. A comparative modeling study of soil water dynamics in a desert ecosystem [J]. *Water Resour Res*, 1997, 33:73–90.
- [20] Kemp P R, Reynolds J F, Virginia R A, et al. Decomposition of leaf and root litter of Chihuahuan Desert shrubs: Effects of three years of summer drought [J]. *J Arid Environ*, 2003, 53:21–39.
- [21] 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]. *Glob Change Biol*, 2003, 9:1475–1493.
- [22] Reynolds J F, Kemp P R, Ogle K, et al. Precipitation pulses, soil water and plant responses: Modifying the ‘pulse-reserve’ paradigm for deserts of North America [J]. *Oecologia*, 2004, 141: 194–210.
- [23] Shen W, Wu J, Kemp P R, et al. Simulating the dynamics of primary productivity of a Sonoran ecosystem: Model parameterization and validation [J]. *Ecol Model*, 2005, 189:1–24.
- [24] Glover T, Mitchell K. *An Introduction to Biostatistics* [M]. Beijing: McGraw-Hill Companies, Inc. and Tsinghua University Press, 2001.
- [25] Drake B G, Gonzalez-Meler M, Along S P. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂ [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1997, 48:609–639.
- [26] Ellsworth D S, Reich P B, Naumburg E S, et al. Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO₂ across four free-air CO₂ enrichment experiments in forest, grassland and desert [J]. *Glob Change Biol*, 2004, 10:2121–2138.