科学通报 2025 年 第 70 卷 第 11 期: 1504 ~ 1518
草原生产力形成与调控机制专辑 论 文
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

草地生态系统植物生长动态模型构建及生产潜力估算

王殿杰[1], 张英俊[1], 辛晓平[2], 闫瑞瑞[2], 梁俊毅[1*]

1. 中国农业大学草业科学与技术学院, 北京 100193
2. 中国农业科学研究院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081
* 联系人, E-mail: liangjunyi@cau.edu.cn

2024-03-11 收稿, 2024-06-18 修回, 2024-07-15 接受, 2024-08-29 网络版发表
国家自然科学基金(32192460, 42203077)和国家重点研发计划(2021YFD1300503)资助

摘要 草地群落是草地生产力形成的基础, 群落水平的功能性状多样性是维持草地生态系统结构和稳定性的重要保障, 但是目前的草地生态系统过程模型对草地植物群落的构建仅区分了C3和C4植物, 忽略群落组成的动态可能影响模型的估算结果. 本研究以草地生态系统中碳-水-氮的循环过程为框架, 基于植物功能性状构建了包含不同植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型, 并使用呼伦贝尔草甸草原2010~2021年的观测数据进行模型验证, 估算了解除水氮限制后草地的生产潜力. 结果表明研究区域内模拟值的地上生物量的均方根误差为19.48 gC m^{-2}, 地下生物量的均方根误差为97.31 gC m^{-2}, 生长季内土壤含水量的R^2为0.689, 模型具有较好的准确度. 从研究区域内不同情境下的草地生产潜力模拟估算中发现, 草地净生产力对氮限制解除的响应较快, 对水分限制解除的响应较慢, 氮限制解除下多年生高大禾草的占比显著增加, 并且存在氮饱和阈值, 水限制解除下, 杂类草的占比显著增加, 模拟同时解除水氮限制时, 草地净初级生产潜力能达到1323 gC m^{-2} yr^{-1}. 本模型从模型结构上完善了对草地群落动态的模拟, 为估算草地生态系统生产力和物质循环提供了新方法.

关键词 草地植被动态模型, 群落组成, 植物功能性状, 碳循环, 净初级生产力

草地生态系统约占全球陆地总面积的40.5%, 是陆地生态系统的重要组成部分[1], 草地生态系统也是中国最大的陆地生态系统, 约占国土面积的41.7%, 具有重要的生态和生产功能[2]. 草地生产力是草地生态系统生态和生产功能的主要体现形式, 影响着草地的草畜产品供给、养分循环和碳平衡[3]. 我们将草地生产潜力定义为在当地光照和温度等自然资源禀赋限制以及可实现的水肥管理下所能达到的最大生产力, 其受到草地生物多样性和环境资源的共同作用, 其中, 草地生物多样性是草地可持续发展的重要保障, 能够通过改变植物群落组成来影响草地生产力的形成和维持[4]; 环境资源是草地生产力形成的物质基础, 能够通过资源限制来直接影响草地生产力, 此外, 环境还能够通过选择效应和互补效应来影响群落组成[5]. 探究环境资源、生物多样性和草地生产力间的响应关系、预测草地的生产潜力对实施草地管理和应对气候变化具有重要意义.

目前, 环境资源的变化对草地生产力和多样性的重要作用已被广泛证实[6,7], 在草地生态系统中, 土壤水分和氮素常常是限制草地生产力的重要环境要素[8,9], 水分添加能通过改变土壤含水量来增加浅根系植物的优势度, 从而影响植物群落组成和生物多样性[10], 氮添加能够增加优势种的竞争力, 使其通过竞争排除来降低草地生物多样性[11,12]. 但是, 沿资源梯度下草地生产力与多样性间并非线性相关, 而是呈单峰曲线关系[13], 在低资源环境下, 高的物种多样性使得群落

引用格式: 王殿杰, 张英俊, 辛晓平, 等. 草地生态系统植物生长动态模型构建及生产潜力估算. 科学通报, 2025, 70: 1504–1518
Wang D, Zhang Y, Xin X, et al. Grassland vegetation dynamic modeling and production potential estimation (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1504–1518, doi: 10.1360/TB-2024-0266

© 2024《中国科学》杂志社

有更大可能包含高生产力的物种[14]，高的功能多样性也能提高植物群落对有限资源的利用效率[15]，使得生物多样性与生产力呈正相关，而在高资源环境下，群落中的优势物种通过竞争优势抢占其他物种的生存空间，使得生物多样性与生产力间呈负相关或无关[16]．这表明群落组成动态在草地生产力的形成中起到关键作用，是生态系统响应环境变化的关键途径．

然而，由于草地生态系统的复杂性，理解草地生产力的形成机制需要综合考虑整个草地生态系统的碳-水-氮动态以及植物群落动态的响应，仅依靠控制实验往往难以全面揭示环境变化下群落组成对草地生产力的影响．通过控制实验与过程模型模拟相结合的方法能够较为全面地考虑草地动态[17]．目前，已经有大量的陆地生态系统过程模型产品，它们能够通过气候、植被、土壤数据的驱动，来模拟碳交换、植被生长、土壤水分养分循环[18~21]．基于群落水平的功能性状表征群落动态的方法也被广泛应用于植被动态模型构建，然而，对草地生态系统来说，其群落组成比较复杂，而大部分模型仅区分了C3和C4植物[20]，这使得现有的草地生态系统过程模型难以评估环境变化下不同功能群的动态及其对草地生产力的响应．

因此，本研究以草地生态系统中的碳-水-氮的循环为框架，基于植物功能性状构建了包含不同植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型，通过各功能群的功能性状差异来表征群落动态变化特征，并根据不同环境下各功能群的竞争优势来量化物种间的相互作用，模拟不同环境下的草地动态．我们拟解决以下两个科学问题：(1) 引入不同植物功能群的草地生态系统过程模型能否模拟草地的碳-水-氮以及群落动态？(2) 在模型中，各个功能群如何响应水分、氮素资源变化，其生产力如何变化？为解决上述科学问题，我们通过野外控制实验的原位观测数据进行了模型验证，并模拟了水氮限制解除后研究区域内草地群落组成的变化情况，估算了研究区域内草地的最大生产潜力．

1 模型构建

1.1 模型结构

本研究以草地生态系统的碳-水-氮的循环为框架，基于植物功能性状构建了包含不同植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型，模型主要由大气、植被和土壤三个部分组成，主要包括碳在草地生态系统中的吸收、固定和释放并耦合了这期间土壤水分、土壤氮的迁移转化(图1)．

模型的气候模块包括温度、降水、太阳辐射、大气二氧化碳浓度等，作为驱动模型的胁迫变量，气候模块能够通过降水和氮沉降直接影响草地土壤的水分和养分含量，也能通过温度、太阳辐射影响植被物候和植被动态．

植被模块主要包括植被物候和植被动态，在植被物候模块中，草地根据年积温的变化来驱动草地植物的萌发、衰老以及凋落，控制着每年草地植被动态的开始和结束；在植被动态模块中，植物在萌发后，能够通过根系吸收土壤中的水分和养分，并通过冠层光合作用固定碳，将其用于自身生物量的合成和呼吸．模型通过各功能群的功能性状差异来实现在这一过程下的植物群落动态的响应．模型根据研究区域内草地各种群的冠层高度(高、低)、光合途径(C3、C4)、科属(禾本科、豆科、杂类草)、生活型(多年生、一年生) 的差异，将研究区域内的物种划分到：多年生高大禾草、多年生高大杂类草、多年生低矮禾草、多年生低矮杂草、豆科植物、一二年生植物六个功能群．为了减少各功能群内的差异，我们在各功能群中选取了一到两个优势物种的植物功能性状作为该功能群的代表，并参照中国植物性状数据库(第二版)[22]中的植被功能性状数据，统计各功能群的株高、比叶面积、根冠比、碳氮比、根深、根组织密度、水分利用效率等作为各功能群的特异性性状(图2)，各功能群包含的具体植物物种类型及相对应的特异性性状数据值见表S1．各功能群通过在株高、叶面积、根深、根组织密度等性状上的差异，共同竞争草地中的光、水、氮资源，也能根据环境资源现状改变光合产物分配策略，更好适应环境．

土壤模块包括土壤碳、土壤水分和土壤氮，模型中主要考虑0~1 m深度的土壤，并按照10、10、10、30、50 cm共划分为5层，各功能群根据其根系深度现状在不同范围的土层内获取水分和氮素，其根系分泌物和衰老、死亡后的根系留在其所在深度并逐渐被分解为无机氮重新供植物吸收，各层间的水分和养分随时间不断下渗和淋溶．

1.2 碳的转移和分解

草地生态系统碳库主要由植被碳库和土壤碳库组成(图3)，包括：植物地上碳库、地下碳库、根系分泌物

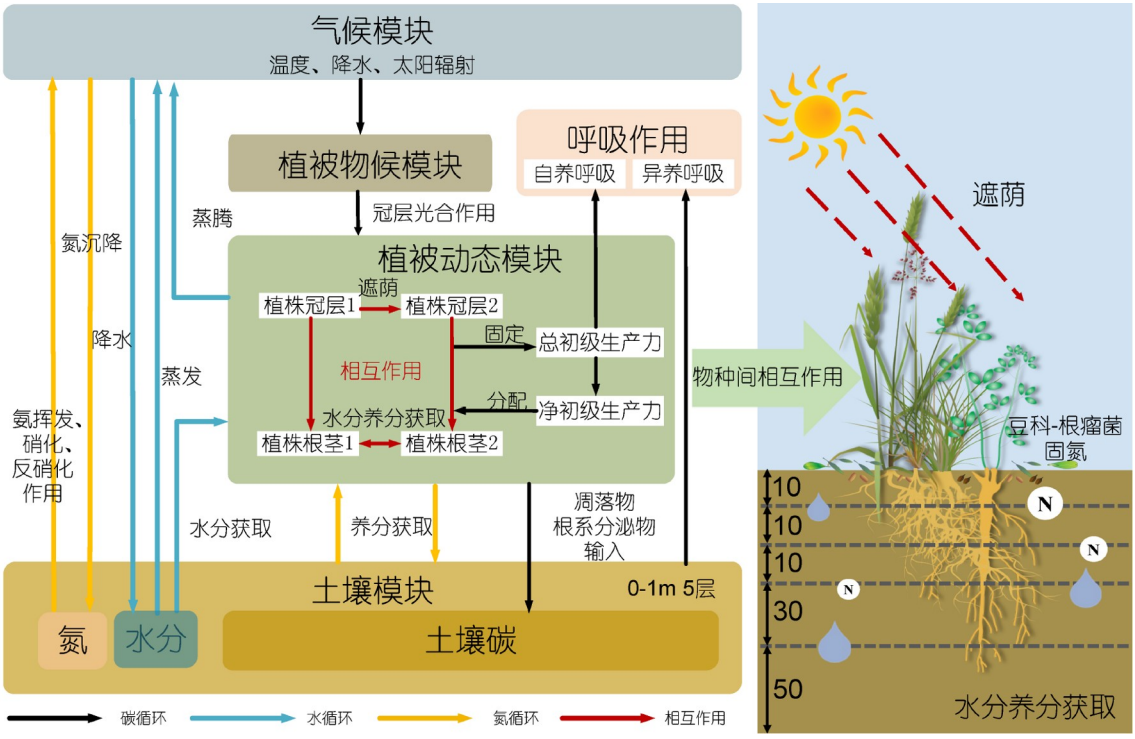


图 1 模型结构示意图. 本图中使用的部分矢量素材来源于马里兰大学环境科学中心集成和应用网络(ian.umces.edu/imagelibrary/)

Figure 1 Schematic diagram of the model structure. Some vector graphics used in this figure are sourced from the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science(ian.umces.edu/imagelibrary/)

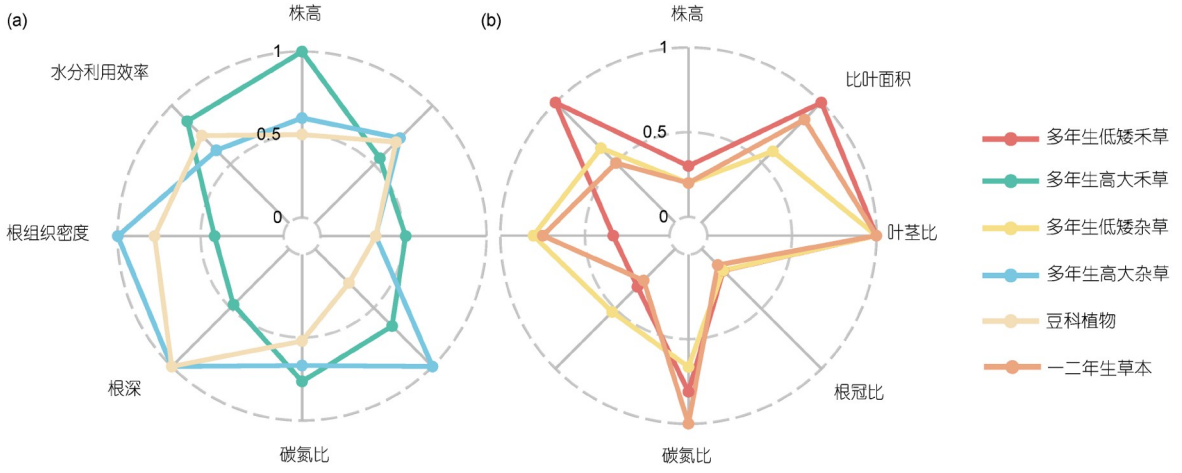


图 2 各功能群的性状差异. (a) 高冠层功能群; (b) 低冠层功能群. 根据冠层高度划分为两个子图

Figure 2 Differences in traits across functional groups. (a) High canopy functional group; (b) low canopy functional group. Two subplots based on canopy height

碳库、地上、地下凋落物碳库、可溶性有机碳库、轻颗粒有机碳库、重颗粒有机碳库、微生物生物量碳库、矿物结合态有机碳库共10个碳库, 各碳库中碳的转移和分解过程由以下一阶常微分方程表示:

$$\frac{d}{dt}X(t) = \xi(t)ACX(t) + A_{rs}P(t), \quad (1)$$

$$X(0) = X_0. \quad (2)$$

式(1)右侧的两个式子分别指t时刻下碳在各碳库间的转移和分解、植物光合作用下新碳的输入及分配. 碳的周转部分主要按照TECO模型进行设计[23], 其中, $\xi(t)$是由温度和水分决定的环境因子$\xi(t)=\xi(\psi)\times Q_{10}(T)$用于表征温度和水分对碳库分解的影响; C是各碳库的分

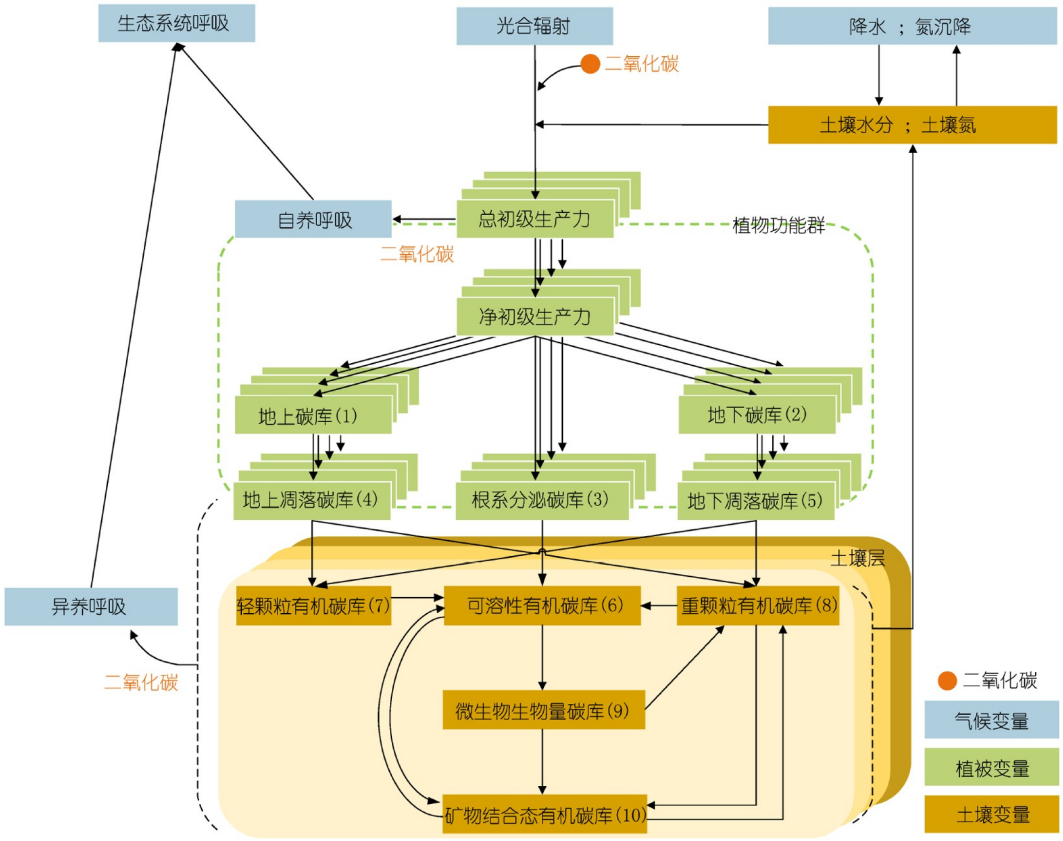


图 3 模型中碳的周转和分解途径
Figure 3 Carbon turnover and decomposition pathways in the model

解速率$C=(c_1\ c_2\ c_3\ \cdots\ c_{10})^T$; A是一个10×10的转移矩阵(式(3)), 表示碳在各库中的转移; $X(t)$是各碳库t时刻的碳量, X_0是各碳库初始时刻的碳量, C和$X(t)$均为一个长度为10的向量.

$$A=\begin{pmatrix} -1 & 0 & 0 & f_{1,4} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 & 0 & f_{2,5} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -1 & 0 & 0 & f_{3,6} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -1 & 0 & 0 & f_{4,7} & f_{4,8} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 & f_{5,7} & f_{5,8} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & -1 & 0 & 0 & f_{6,9} & f_{6,10} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & f_{7,6} & -1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & f_{8,6} & 0 & -1 & 0 & f_{8,10} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & f_{9,8} & -1 & f_{9,10} \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & f_{10,6} & 0 & f_{10,8} & 0 & -1 \end{pmatrix}, \tag{3}$$

植物光合作用下新碳的输入由式(1)右侧的$P(t)$计算, 它是各功能群在光合作用下新碳输入的总和, 在每个时间步中, 各功能群的实际光合同化量同时受到光照、水分和氮素的影响, 其中式(5)右侧的前三项($P_{farquhar}\times PAR_i(t)\times LA(B(t))$)是各功能群在光合有效辐射下的潜在光合作用同化量, 式(5)右侧的后两项分别表示其受到的水分和氮素限制.

$$P(t)=\sum_i^n P_i(B(t),PAR_i(t)), \tag{4}$$

$$P_i(B(t),PAR(t))=P_{farquhar}\times PAR_i(t)\times LA(B(t))\times L_{water,i}\times L_{nitrogen,i}, \tag{5}$$

$$P_{farquhar}=\begin{cases} w_c=\dfrac{V_{\max}(c_i-\Gamma_*)}{c_i+K_c(1+\dfrac{O_i}{K_0})}, \\ w_{j,c_3}=\alpha_{c_3}\times\dfrac{J(c_i-\Gamma_*)}{4(c_i+2\Gamma_*)}, \\ w_{j,c_4}=\dfrac{\lambda}{\lambda_{\max c_4}}, \\ w_s=\dfrac{V_{\max}}{2}, \\ P=\min(w_c,w_j,w_s), \end{cases} \tag{6}$$

其中，$P_{farquhar}$是叶片尺度的光合作用，主要参照*farquhar*的光合作用的生化模型[24,25]，主要受不同功能群光合作用途径的影响(式(6))；式(4)中的$PAR_i(t)$是功能群i在t时刻的冠层光合有效辐射强度，它根据功能群i在t时刻的冠层高度占群落最高高度的比例进行计算(式(7))，β是分配参数，功能群i的高度H_i是和地上部分生物量相关的异速增长函数[26,27]；$LA_i(B(t))$是功能群i在t时刻的叶面积，它根据t时刻的地上部分生物量和特异性的比叶面积计算.

$$PAR_i(t) = PAR(t) \times \left(\frac{H_i(B_{shoot,i}(t))}{H_{\max}(t)}\right)^{\beta}, \tag{7}$$

$$H_i(B_{shoot,i}(t)) = cB_{shoot,i}(t)^a, \tag{8}$$

$$LA_i(B_{shoot,i}(t)) = SLA \times B_{shoot,i}(t), \tag{9}$$

式(5)右侧的后两项$L_{water,i}$和$L_{nitrogen,i}$分别是功能群i在t时刻受到的水分和氮限制，它根据t时刻功能群i可获取资源量和需求资源量的比值计算. 其中，植物对水分和氮素的需求量$demand(t)$通过上述求得的潜在光合作用同化量来进行计算，它们分别受到各功能群水分利用效率和各功能碳氮比的影响，而植物可获取的水(氮)量$access(t)$受到各功能群根组织密度和土层植物可吸收水(氮)量的影响(式(12))，只有在土壤水含水量大于永久萎蔫点时，植物根系才能够吸收土壤中的水. 每个时间步内各功能群的实际吸收量根据当前时刻的总初级生产力需求的水量来计算(式(13)).

$$L_{resource}(t) = \frac{access(t)}{demand(t)}, \tag{10}$$

$$R_w = \begin{cases} 0, & W_{content} < W_{PWP}, \\ \dfrac{W_{content} - W_{PWP}}{W_{MSW} - W_{PWP}}, & W_{PWP} < W_{content} \leqslant W_{MSW}, \\ 1, & W_{MSW} < W_{content}, \end{cases} \tag{11}$$

$$access(t) = W_{content} \times R_W, \tag{12}$$

$$uptake_{water}(t) = \min(access(t), demand(t)). \tag{13}$$

此外，由于模型将土壤分为5层，各功能群还会根据其根深在不同土层中获取水分和氮素. 植物光合作用下新碳的输入的分配则由(式(1))等式右侧的$A_{rs,i}(t)$计算，它是功能群i在t时刻的净初级生产力NPP的分配系数，其中，e是NPP向根系分泌物分配的系数，$s_i(t)$是分配到地上部分的比例系数，模型根据最优分配理论[28]，采取自适应的根冠分配策略，实际分配系数受到初始根冠比和地上地下限制比的共同作用，当水分、养分限制更大时净初级生产力根据限制程度更多向地下部分分配，当遮荫更大时又更多向地上部分分配.

$$A_{rs,i}(t) = [(1-e)s(t)\ \ (1-e)(1-s(t))\ \ e\ \ 0\ \ 0\ \ 0\ \ 0\ \ 0\ \ 0]^T, \tag{14}$$

$$s_i(t) = \frac{1}{rsr+1} \times L_{limation}, \tag{15}$$

$$L_{limation} = \frac{\min(L_{water}, L_{nitrogen})}{L_{light}}. \tag{16}$$

此外，植株的地上实际分配量还受到潜在可分配量(当前生物量)的影响，随生物量的增大而增加，随其趋近最大生物量而减小(式(17))，因此，每个时刻下植株的地上实际分配量为新碳输入分配量和潜在最大可分配量中的最小值.

$$\Delta B_{shoot}(t) = \zeta \times (B_{\max} - B_{shoot}(t)) \times B_{shoot}(t), \tag{17}$$

$$\frac{d}{dt}B_{shoot}(t) = \min((1-e)s(t) \times P(t),\ \Delta B_{shoot}(t)). \tag{18}$$

对此，模型通过各功能群功能性状的差异实现了植物生长过程中对草地光、水、氮资源获取的模拟. 与此同时，植物吸收的水分和氮素会根据其根深从其获取的土层中扣除，从而实现草地不同土层土壤的水氮动态变化.

1.3 土壤水分动态

各土层的土壤水分主要来自于自然降水和上层水的渗滤，各土层土壤水的损失一部分被植物根系吸收并通过蒸腾回到大气，一部分通过蒸发回到大气，另一部分受重力作用向下层渗透. 模型中的水平衡通过式(19)计算:

$$W_{content,t+1} = \begin{cases} W_{content,t} + W_{pred,t+1} - W_{infiltration,t+1} - W_{evap,t+1} - W_{uptake,t+1}, & layer = 1, \\ W_{content,t} + W_{infiltration,t+1} - W_{evap,t+1} - W_{uptake,t+1}, & layer > 1, \end{cases} \tag{19}$$

降水经过叶片、地表凋落物的截留后进入土壤[29]，截留后进入土壤的降水W_{prec}为:

$$W_{prec} = Prec - RI, \tag{20}$$

$$RI = (0.0003 \times B_{litter} + 0.0006B_{shoot}) \times 0.8, \tag{21}$$

土层间的水分会向下渗透，渗透速率P_{rate}随土壤含水量的降低而降低，渗透速率在含水量超过饱和含水量时达到最大值.

$$P_{rate}=\begin{cases}\xi_{\max}, & W_{content}>W_{saturate},\\ (\xi_{\max}-\xi_{\min})\times\dfrac{W_{content}-W_{FC}}{W_{saturate}-W_{FC}}+\xi_{\min}, & W_{FC}<W_{content}\leqslant W_{saturate},\\ \xi_{\min}, & W_{content}\leqslant W_{FC},\end{cases} \tag{22}$$

$$W_{infiltration}=P_{rate}\times W_{content}. \tag{23}$$

土壤的蒸发根据Hargreaves的方法[30]，通过纬度、温度来计算潜在蒸发量:

$$Evap=0.0023\times\frac{R_a}{\lambda}\times T_x-T_n\times(T+17.8), \tag{24}$$

其中，R_a是太阳辐射，T_x为日最高气温，T_n为日最低气温，λ是水汽化潜热(模型中默认值为2.45 KJ kg^{-1})，土壤的实际蒸发量受到土壤水限制以及群落叶面积指数的影响:

$$W_{evap}=Evap\times R_w\times\min(1,LAI), \tag{25}$$

其中，群落的叶面积指数是通过各功能叶面积的加和作为群落水平的叶面积来计算的. 群落中从各层土壤中获取的总的水量，由(式(13))中各功能群吸收水量的总和计算得出:

$$W_{uptake}=\sum_i^n uptake_{water,i}(t). \tag{26}$$

1.4 土壤氮动态

土壤氮分为有机氮和无机氮两部分，有机氮主要来源于衰老或死亡的植株残体，与此同时，有机氮也在持续分解为无机氮，一部分无机氮在土壤中经过氨挥发、硝化、反硝化过程逸散到大气中，一部分在生长季内被植物吸收，用于自身生长，此外，无机氮来源还包括: 自然氮沉降、生物固氮、根系分泌物，在模型中的氮平衡通过式(27)和(28)计算:

$$N_{o,content,t+1}=(1-v)\times(N_{o,content,t}+\frac{d}{dt}X_4(t)\times CN_{leaf}+\frac{d}{dt}X_5(t)\times CN_{root}), \tag{27}$$

$$N_{i,content,t+1}=(1-\tau)\times(N_{i,content,t}+N_{deposition}+N_{fixation}+\frac{d}{dt}X_3(t)/CN_{exudate}+v\times N_{o,content,t})-N_{uptake}. \tag{28}$$

其中，v是有机氮的矿化速率，τ是氮逸散速率，$N_{deposition}$是氮沉降速率，$N_{fixation}$是生物固氮速率，与土壤水分变化相似，植物根系能够吸收土壤中的无机氮，其实际氮吸收量N_{uptake}由中各功能群吸收氮量的总和计算得出.

2 材料和方法

2.1 研究区域

本研究选取呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站(49°19′N，119°57′E)作为研究区域，以该研究站的野外控制实验监测数据作为草地生态系统模型的训练和验证数据，该样地海拔为666~668 m，年均降水量350~400 mm，属于羊草草甸草原，植被主要由羊草(*Leymus chinensis*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)以及其他杂类草组成[31].

2.2 数据来源

本研究的气象数据选自欧洲中期天气预报中心(https://cds.climate.copernicus.eu/)发布的ERA5逐日、1°分辨率的再分类数据集，通过Google Earth Engine (GEE)平台下载了研究区内2010-01-01~2021-12-31的逐日地表温度、降水、光合有效辐射、地表短波辐射、土壤水分等数据. 土壤的质地、饱和含水量、田间持水量数据主要来自于2021年9月收集的土壤样品[32]. 研究区域内2010~2020年的地上生物量、地下生物量、生态系统呼吸、植物功能群性状特征等数据[31,33~36]，主要来自于文献检索. 气象数据用于模型的气候驱动，土壤水分和植被数据用于模型的参数模拟和训练.

2.3 研究方法

本研究以草地生态系统中的碳-水-氮的循环为框架，基于植物功能性状构建了包含不同植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型，并通过研究区域内的遥感气象数据进行驱动. 模型以2010年作为起始年，模拟了2010~2021年间研究区域内草地的总生产力、净初级生产力、生态系统呼吸、地上地下生物量以及土壤水氮含量的逐日变化情况. 以研究区域内2010~2018年的控制实验监测数据和ERA5的逐日土壤水分变化数据作为训练数据，使用基于贝叶斯定理的蒙特卡洛算法进行参数拟合，并通过2010~2020年的控制实验监测数据进行模型验证. 我们使用研究区域内草地各功能群的生物量占比作为群落的初始值(图S1)，以生长季(5~9月)施肥(50 gN m^{-2} yr^{-1})和灌溉(维持80%

田间持水量)作为管理情境，来模拟水氮限制解除下的情境，模拟了2010~2021年间的草地生态系统群落组成及生产力的变化情况．为探究水氮解除情境下的长期效应，我们以2010~2019年间的气象数据为基础，以这十年间的气候数据为循环，模拟了草地生态系统达到动态平衡时的群落组成及生产力的变化情况．模型中初始参数的选取和平衡态的设计原则在附件中介绍.

3 结果

3.1 模型模拟与验证

模型参照TECO模型[37]选取了各碳库的周转速率、土壤有机氮的分解速率、土壤微生物的水温敏感性的先验参数范围，并通过基于贝叶斯定理的蒙特卡洛算法进行了参数反演，各参数的参数反演结果在图S2中，模型参数的敏感性分析在图S3中．模型的模拟效果通过比较估算值和实测值的平均绝对误差(MAE)和均方根误差(RMSE)来进行衡量．从生物量的模拟结果来看(图4(a))，2010~2018年地上生物量的平均绝对误差为17.47 gC m^{-2}，均方根误差21.71 gC m^{-2}，地下生物量的平均绝对误差为66.89 gC m^{-2}，均方根误差96.23 gC m^{-2}，2010~2021年地上生物量的平均绝对误差为15.50 gC m^{-2}，均方根误差为19.48 gC m^{-2}，地下生物量的平均绝对误差为70.16 gC m^{-2}，均方根误差为97.31 gC m^{-2}；从生态系统呼吸的模拟结果来看(图4(b))，2010~2018年生态系统呼吸的平均绝对误差为1.18 gC m^{-2}，均方根误差为1.38 gC m^{-2}，从土壤水分的模拟结果来看(图4(c))，土壤含水量的模拟值变化趋势能够很好的匹配ERA5数据集中的土壤含水量变化趋势，在生长季(5~10月)两者的R^2能达到0.689，总的来说，多数观测值均能落在模型的模拟曲线上(图4)，模型准确度可以接受．此外，模型还模拟了土壤有机氮和无机氮的动态，其结果在图S4中.

3.2 不同情境下草地群落组成的变化

模型模拟了不同情境下各功能群地上生物量占比、平均单株地上生物量和种群密度的年际变化，从2010~2021年间各功能生物量占比的模拟结果来看(图5)，各情境下的植物功能群的占比均以高大禾草、高大杂草和豆科植物为主，低矮禾草、低矮杂草和一二年生草本在群落中的占比均不足10%．对照下各生

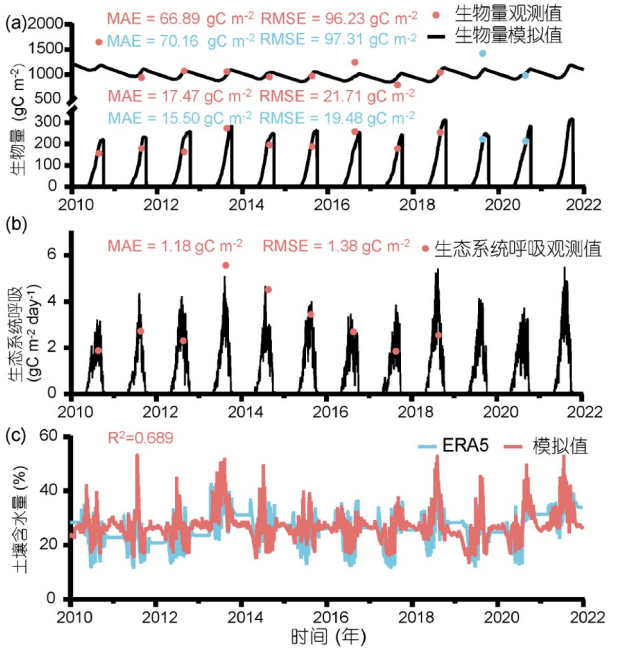


图 4 模型模拟值与观测值对比. (a) 地上和地下生物量的模拟结果，下方为地上生物量模拟结果，上方为地下生物量模拟结果，红点为2010~2019年度用于训练的观测值，蓝点为2020~2021年度用于验证的观测值，红色标注为2010~2019年度模型的模拟误差，蓝色标注为2010~2021年度模型的模拟误差；(b) 生态系统呼吸的模拟结果；(c) 土壤含水量的模拟结果，红色标注为生长季(5~10月)中模拟值和ERA5影像的R^2

Figure 4 Comparison of model simulations and observations. (a) Simulation results of above-ground and below-ground biomass, with above-ground biomass simulation results in the lower part and below-ground biomass simulation results in the upper part, red dots for observations used for training in 2010–2019 and blue dots for observations used for validation in 2020–2021, and red labels for simulation errors of the model in 2010–2019 and blue labels for simulation errors of the model in 2010–2021; (b) Simulation results of ecosystem respiration; (c) Simulation results of soil water content, marked in red are the simulated values during the growing season(May-October) and the R^2 of the ERA5 image

物量占比的年际动态表明(图5(a))，在草甸草原中高大禾草始终是草地生产力的主要贡献者，在2013、2018、2021等自然降水较多的年份，高大禾草的占比还会进一步增加，从其单株生物量的变化来看，丰水年份生产力的提升主要来自于单株生物量的提升(图6)．氮限制解除后，群落组成的年际变异较对照降低，高大禾草的占比仍始终高于50%(图5(b))，其种群密度相较于对照能够从140株/m^2提升到240株/m^2，单株生物量也略有提升，多年生低矮禾草在氮限制解除后的单株生物量也有显著提升(图6)．这表明，氮解除后更利于禾草的生长．水限制解除后，多年生高大杂草的占比逐渐增大，年际间的占比均高于对照(图5(c))，其种群密度

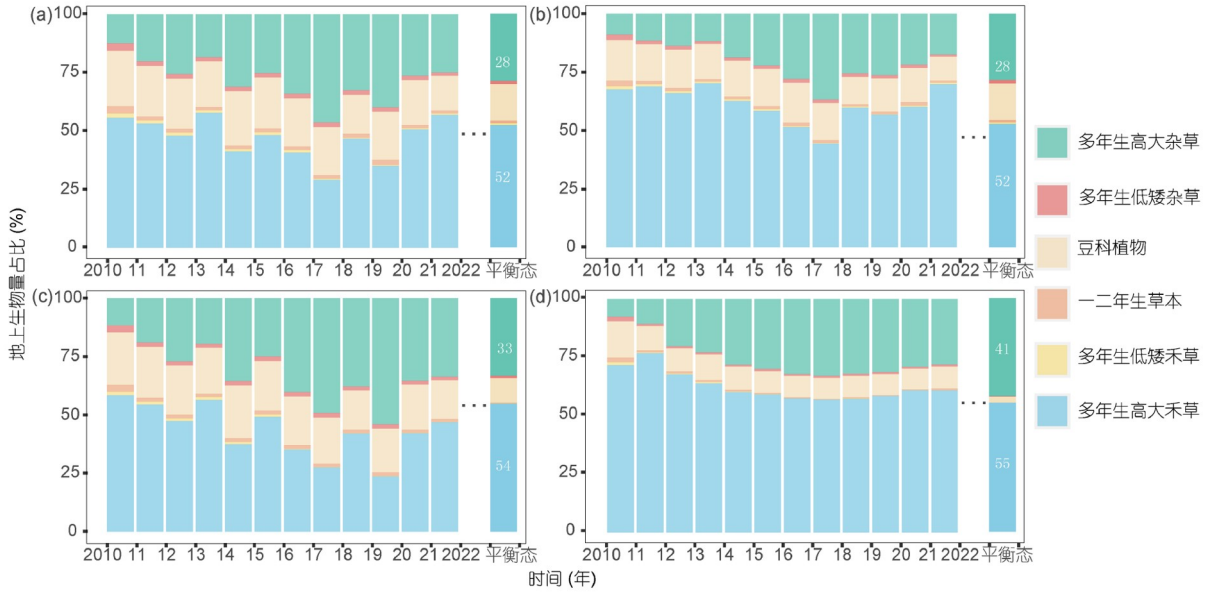


图 5 不同情境下各功能群地上生物量占比的年际变化. (a) 对照; (b) 氮限制解除; (c) 水限制解除; (d) 水氮限制同时解除

Figure 5 Inter-annual variation in the percentage of aboveground biomass of each functional group under different scenarios. (a) Control; (b) nitrogen limitation lifted; (c) water limitation lifted; (d) water and nitrogen limitation lifted simultaneously

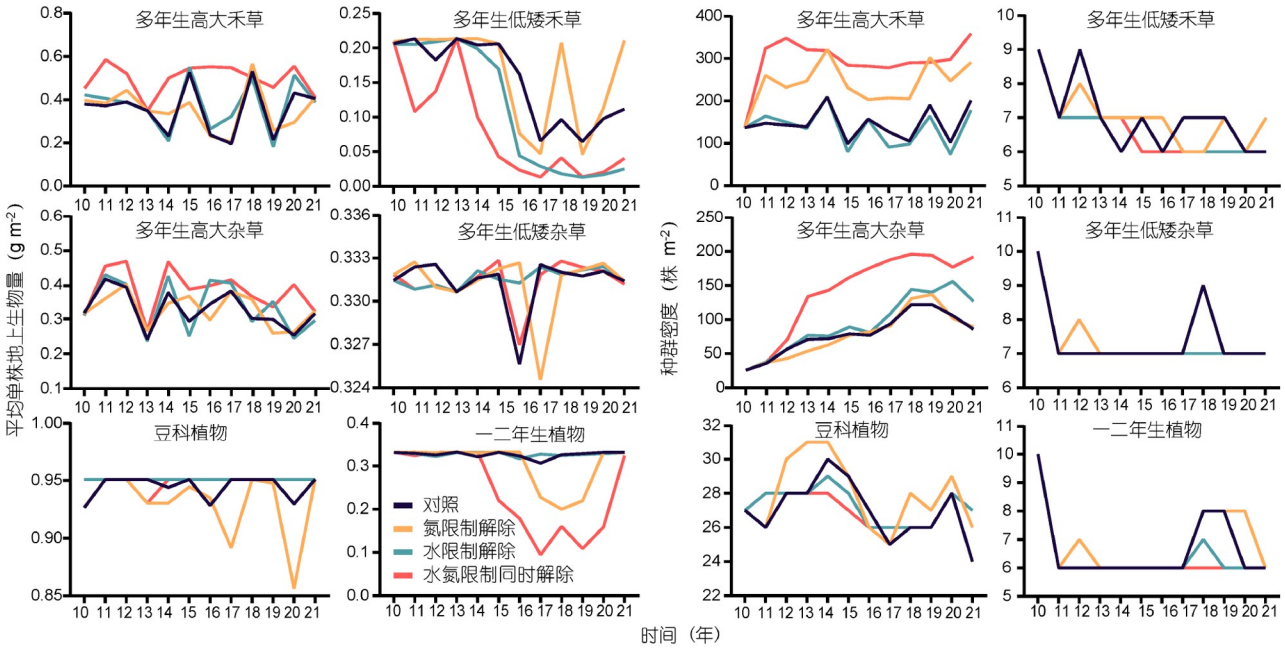


图 6 不同情境下各功能群平均地上单株生物量和种群密度的年际变化

Figure 6 Interannual variations in the mean aboveground biomass and population density of different functional groups under different scenarios

也表现为先增加后平稳的趋势, 而多年生高大禾草在水解除下的单株生物量和种群密度变化均不显著(图6). 这表明, 水解除后更利于杂草的生长. 水氮限制同时解除后, 年际间群落组成趋于稳定, 多年生高大禾草的年际间占比约为60%, 多年生高大杂草的年际间占比约为30%(图5(d)). 在所有情境下, 多年生低矮禾草、多年

生低矮杂草、一二年生植物等低冠层的功能群，其种群密度均在10株/m^2以下，并随时间还会进一步降低至7株/m^2左右(图6)，这表明在没有放牧干扰的情境下，这些低冠层的功能群在群落的竞争中一直处于劣势．从不同情境下平衡态时的模拟结果来看(图5)，各情境下多年生高大禾草占比均稳定在53%左右，对照和氮限制解除后的高大杂类草的占比相似，均占28%左右，水限制解除后，高大杂类草的占比能够增加到33%，水氮限制同时解除后，高大杂类草的占比进一步增加到41%，平衡态下的生物量占比也再次印证了高冠层物种在群落中稳定的竞争优势．

3.3 不同情境下净初级生产力估算

模型估算了不同情境下草地的净初级生产力，从2010~2021年间的模拟结果来看(图7(a))，水限制解除对草地净初级生产力的提升不显著，氮限制解除、水氮限制同时解除都能显著提升草地净初级生产力，但氮限制解除加剧了年际间净初级生产力的波动．从平衡态的模拟结果来看(图7(a))，氮限制解除和对照之间没有显著差异，水限制解除、水氮限制同时解除都能显著提升草地净初级生产力．平衡态前后，对照、水限制解除、水氮同时解除下净初级生产力都有显著提升，氮限制解除下没有显著差异．

平衡态下(图7(b))，对照中草地的地上净初级生产力年均值为193.8 gC m^{-2}，地下净初级生产力年均值为196.1 gC m^{-2}；氮限制解除下草地的地上净初级生产力年均值为193.6 gC m^{-2}，地下净初级生产力年均值为196.6 gC m^{-2}；水限制解除后草地的地上净初级生产力年均值为293.5 gC m^{-2}，地下净初级生产力年均值为367.4 gC m^{-2}；水氮限制同时解除后草地的地上净初级生产力年均值为460.5 gC m^{-2}，地下净初级生产力年均值为638.5 gC m^{-2}．草地的地下地上比表现为：对照<氮限制解除<水限制解除<水氮限制同时解除．

平衡态前后，氮限制解除下净初级生产力没有显著提升，而水氮同时解除下净初级生产力显著增加(图7(a))，这可能是因为水氮的耦合作用，为进一步探究草地生态系统净初级生产力对水氮的耦合响应，将氮限制解除细分为五个梯度(0, 2, 5, 10, 20, 50 gN m^{-2} yr^{-1})，进行2010~2021年间的模拟，模拟结果表明(图S5(a))：草地净初级生产力随着氮梯度的增加而增加，但增速逐渐降低并趋于平稳，氮限制解除下净初级生产力存在氮饱和阈值，其在对数函数下的回归曲线R^2=0.41．而水氮限制同时解除时，草地净初级生产力的氮饱和阈值消失，生产力呈现出持续增长的趋势，其在一次函

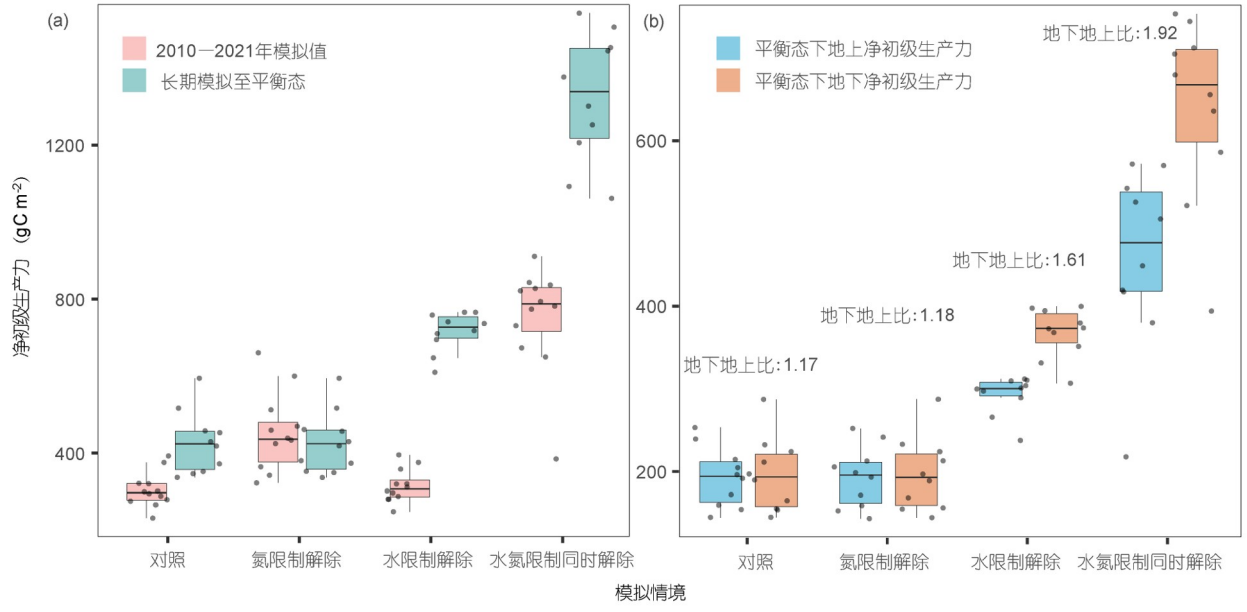


图 7 不同情境下草地净初级生产力的变化．(a) 平衡态前后净初级生产力的年际变化．红色为2010~2021年间的净初级生产力模拟值，绿色为平衡态时的净初级生产力模拟值；(b) 平衡态下草地地上和地下净初级生产力的年际变化

Figure 7 Changes in grassland net primary productivity under different scenarios. (a) Interannual changes in NPP before and after equilibrium. Simulated NPP values for the period 2010–2021 are shown in red, and simulated NPP values at equilibrium are shown in green. (b) Inter-annual changes in above- and below-ground net primary productivity of grassland at equilibrium

数下的回归曲线R^2=0.80. 此外, 水氮限制同时解除下维持80%的田间持水量所需添加的水量也随之增加(图S5(b)), 在氮限制解除时, 每年需要添加283 mm m^{-2}的水才能够解除水分限制, 添加的水量约为平均年降水量的77%.

4 讨论

4.1 基于性状的植物生长动态模型构建

植物功能性状的差异是不同植物为适应环境变化而协同和权衡下的结果, 表征着不同植物对环境变化的响应策略[38]. 如: 具有较高比叶面积和叶片氮含量的快速生长型物种能够通过更大的叶面积和光合速率来更快地在生长季初期抢占环境资源并完成生活史, 而具有较高冠层高度和根冠比的保守型物种则通过更高的冠层和根深获取资源竞争优势、抵抗恶劣环境. 本模型通过引入不同的植物功能群, 将植物功能性状加入到植被动态模型来模拟群落动态, 并根据模型估算值与实测值的生物量、生态系统呼吸、土壤水分的差异来衡量模拟结果.

模型根据各功能群在株高、叶面积、根深、根组织密度等植物功能性状上的差异, 将草地植物种群划分到六个不同的植物功能群中, 来模拟物种间的协同和对资源的竞争, 构建了基于性状的植物生长动态模型. 从各功能群的植物功能性状来看, 不同功能群对环境资源的利用策略不同. 低矮的草本具有更高的比叶面积、叶茎比, 更低的根冠比和根深(图2(b)), 其对资源的利用策略属于上述的快速生长型; 高冠层的草本对资源的利用策略往往属于保守型, 它们通过更高的冠层高度获得更高的光资源并通过更深、更多的根系分配获得更大的资源竞争优势, 也具有更强的抵抗环境胁迫的能力(图2(a)); 此外, 豆科植物除了具有更低的碳氮比外、还能够通过与根瘤菌的共生来固定氮, 一定程度上能够提升其邻域的氮含量, 缓解氮限制[39].

在模型中, 我们发现不同功能群能够通过这些性状差异来影响其种群动态. 从生物量占比的模拟结果来看(图5), 在各情境下的植物功能群的占比均以高大禾草、高大杂草为主, 豆科植物、低矮禾草、低矮杂草和一二年生草本在群落中的占比较低, 这是因为群落冠层高度的差异会加剧群落内物种间对光资源的不对称竞争[40], 在没有放牧干扰的情况下, 低冠层的植物获取的光合有效辐射因为遮荫而降低, 为了应对遮荫, 低冠层的植物通过更高的比叶面积来增加植株的叶面积, 并通过更小的根冠比将光合产物更多地分配到地上部分来尽可能更多地获取光资源, 来保持种群的延续. 从平均单株地上生物量来看(图6(a~e)), 对照组下多年生低矮杂草、一二年生植物以及豆科植物的单株地上生物量受年际间气候变化的影响更小、年际变化更加稳定, 这表明这些快速生长型资源利用策略的物种能够通过更高的比叶面积和更低的根冠比在有限的资源中快速地完成生活史. 而从种群密度来看(图6(f~l)), 这些快速生长型的种群密度始终较低, 其在群落中的竞争力要低于保守型种群. 这表明基于不同的功能性状的模型能够模拟出群落中不同种群对资源的异步性利用.

此外, 在不同情境下的各功能群也表现出不同响应. 在氮限制解除后, 由于禾草具有更高的水分利用效率, 氮的增加加剧了群落间对水资源的竞争, 群落组成表现为高大禾草的占比增加, 多伦的氮添加实验也表明氮添加能够增加群落中禾草的占比, 降低杂类草的占比[41]. 而在水限制解除时, 水分的增加降低了禾草的水分竞争优势, 群落组成表现为高大杂类草的占比增加, 样带调查的研究结果也表明随降水量增加, 草地中杂类草的竞争优势不断提升, 而禾本科的竞争优势表现出下降[10,42]. 在水氮限制同时解除后, 年际间群落组成的变异性降低, 群落组成相对稳定, 高大禾草和高大杂草在群落中占比最大, 这是因为水氮解除之后, 光照又成为新的限制因子, 高大禾草和高大杂草具有更高冠层, 具有更高的光竞争优势.

各情境下的低矮禾草、低矮杂草和一二年生植物的种群密度一直保持在较低水平, 其在群落中的生存主要依赖于模型的种子雨环节, 由于模型中每个功能群在每年都会产生种子雨, 这些功能群才没有被竞争排除, 在实际情况中当这些功能群的种子雨没有发生时, 群落就会面临多样性丧失的风险[43].

氮限制解除下, 豆科植物的种群密度呈现出先增后减, 其单株生物量也表现出在多年后降低的趋势, 这表明豆科植物在氮限制解除的前几年获得了更好的生长, 但在后几年又受到抑制, 这样的变化是因为豆科植物虽然能够通过与根瘤菌的共生来固氮, 但是因为其更低的碳氮比, 对氮的需求较大, 氮解除缓解了豆科植物的氮限制, 表现为种群密度的增加, 随后由于氮解除, 但豆科植物仍消耗一部分光合产物维持与根瘤菌的共生固氮机制[39], 其对氮素获取的优势消失, 表现为种群

密度和单株生物量的下降.

4.2 不同情境对草地净初级生产力的影响

从不同情境下草地净初级生产力的变化来看, 水、氮限制的解除均能够增加草地群落净初级生产力, 群落生产力的提升主要通过高大禾草和高大杂草净初级生产力的提升来实现, 主要表现为高大禾草和高大杂草种群密度和单株生物量的同时提升, 这表明氮限制和水限制的解除增加了研究区域内草地生态系统的环境容纳量, 高大禾草和高大杂草分别通过缓解其在氮素和水分竞争中的劣势来提升其在群落中的占比, 并同时提高了群落总的净生产力[8,9,44].

然而, 这种提升并非持续增加, 从2010~2021年间的模拟结果来看, 氮限制解除时, 模型估算的净初级生产力随氮梯度增加而增加但增速却逐渐变缓, 最终在氮添加量超过20 gN m^{-2}后维持稳定(图S5(a)), 这与Yang等人的在温带草原控制实验的结果一致, 温带草地的净初级生产力确实存在饱和阈值[45], 此外, 与多伦的氮添加实验结果相同, 高的氮梯度也会增加净初级生产力的年际变异(图7(a))[9]. 水限制解除时, 净初级生产力的提升不显著, 这是因为呼伦贝尔地区的降水量比较大, 将土壤水分始终维持在80%的田间持水量仅需要消耗74 mm的水, 约为年降水量的20%, 相较于水分, 氮的限制更大. 当解除水分限制后继续添加氮, 净初级生产力将随氮梯度增加而线性增加(图S5(a), 所消耗的水分也线性增加(图S5(b)), Ren等人[44]的研究也表明水氮同时添加时, 草地生态系统生产力能够持续增加.

从平衡态下的模拟结果来看, 氮限制解除下对照的净初级生产力与2010~2021年间的模拟结果没有显著差异(图7(a)), 这与Wang等人2020年在典型草原中的长期氮添加实验研究结果一致, 在连续4年和连续10年的氮添加处理下, 氮添加能够显著提升草地地上净初级生产力, 而在连续18年的氮添加处理下, 各施氮梯度下地上净初级生产力变化均不显著[46]. 这可能是因为草地地上部分在年内经历萌发-生长-死亡-返还到土壤的循环过程, 这一过程同时返还了地上部分的碳和氮, 而在没有采食、刈割收集的情况下, 草地中氮的损失主要来自于土壤氮逸散, 当土壤氮的逸散速度小于氮沉降时, 土壤氮便会逐渐累积, 随着草地中的氮达到其对生产力的饱和阈值, 净初级生产力就不再随氮的增加而变化. Li等人在呼伦贝尔草原的研究结果也表明, 围封处理下土壤氮的积累是恢复草地生产力的重要因素[47]. 由于氮限制的降低, 水分又成为新的限制因子, 因此在长时间尺度下, 水限制的解除对草地净初级生产力的提升更大(图7(a)), 水分限制解除后, 仅依靠氮沉降和植被地上部的返还已经不足以完全满足植物群落氮消耗, 氮又成为限制因子, 此时继续增加氮, 草地净初级生产力仍会进一步提高. 从平衡态下群落的地下地上比来看, 随着水氮限制的解除, 群落净初级生产力更多被分配到地下部分, 这是因为在水氮限制解除后, 群落中的竞争又回归到地上部分对光资源的竞争, 而高大禾草、高大杂草、豆科植物这些具有更高冠层的植物获得了更大的竞争优势, 与此同时这些高冠层的植物也具有更大的根冠比, 使得水氮限制解除下群落的地下地上比更高.

总的来看, 模型能够较好的模拟草地生态系统的生产力对光照、温度、水分、氮的响应, 不同情境下的各功能群生物量占比、种群密度、单株生物量的结果也表明, 通过植物功能性状来进行植物生长动态模型的构建能够很好的模拟各情境下的群落动态. 模型的结果也启示我们, 在进行草地管理时, 单纯的施氮、灌溉等措施并不一定能够有效地提升草地净初级生产力, 在权衡经济效益和生态效益的背景下, 想要提升草地的净初级生产力, 需要综合考量研究区域的环境条件和群落组成情况, 有针对地进行精准化的草地管理, 尤其是想要通过管理措施来实现某种或某类功能群的增产时, 需要根据其功能性状来了解植物生存策略, 并通过草地管理缓解其竞争劣势, 才能更好的提升草地生产力, 实现草地生态和经济效益的提升.

5 结论

本研究基于植物功能性状构建了包含不同植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型, 并通过呼伦贝尔草甸草原的原位观测实验数据进行模型验证, 结果表明包含植物功能群的草地生态系统植物生长动态模型能够较好的模拟草地生态系统群落动态、生物量、生态系统呼吸以及土壤水分. 通过对呼伦贝尔草甸草原不同情境下的生产潜力的估算发现, 氮限制的解除能够提升禾草的占比, 但加剧了水分对生产力的限制, 加大了生产力的年际间变异, 水限制的解除能够提升杂类草的占比, 水氮限制同时解除时, 温度成为新的限制因子, 年际间生产力和群落组成趋于稳定. 研究区域内生产力对氮素变化的响应比水分更加敏感, 但

存在氮饱和阈值, 水氮限制同时解除时, 氮饱和阈值消失, 草地净初级生产潜力能达到1323 gC m^{-2} yr^{-1}, 但与此同时, 耗水量也线性增加. 相比于其他草地生态系统模型, 本模型从模型结构上完善了对草地各植物功能群的模拟,能够更好地模拟草地群落组成的动态变化, 为草地生态系统植被动态及生产力模拟提供了新方法.

参考文献

1 White R P, Murray S, Rohweder M. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. World Resources Institue, 2000
2 Hanisch M, Schweiger O, Cord A F, et al. Plant functional traits shape multiple ecosystem services, their trade-offs and synergies in grasslands. J Appl Ecol, 2020, 57: 1535–1550
3 Bai Y, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. Science, 2022, 377: 603–608
4 Blicharska M, Smithers R J, Mikusiński G, et al. Biodiversity's contributions to sustainable development. Nat Sustain, 2019, 2: 1083–1093
5 Wang S, Isbell F, Deng W, et al. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. Ecology, 2021, 102: e03347
6 Mason R E, Craine J M, Lany N K, et al. Evidence, causes, and consequences of declining nitrogen availability in terrestrial ecosystems. Science, 2022, 376: eabh3767
7 Strömberg C A E, Staver A C. The history and challenge of grassy biomes. Science, 2022, 377: 592–593
8 Yang G J, Hautier Y, Zhang Z J, et al. Decoupled responses of above- and below-ground stability of productivity to nitrogen addition at the local and larger spatial scale. Glob Change Biol, 2022, 28: 2711–2720
9 Xu Z, Jiang L, Ren H, et al. Opposing responses of temporal stability of aboveground and belowground net primary productivity to water and nitrogen enrichment in a temperate grassland. Glob Change Biol, 2024, 30: e17071
10 Lv G, He M, Wang C, et al. The stability of perennial grasses mediates the negative impacts of long-term warming and increasing precipitation on community stability in a desert steppe. Front Plant Sci, 2023, 14: 1235510
11 Zhao Y, Yang B, Li M, et al. Community composition, structure and productivity in response to nitrogen and phosphorus additions in a temperate meadow. Sci Total Environ, 2019, 654: 863–871
12 Midolo G, Alkemade R, Schipper A M, et al. Impacts of nitrogen addition on plant species richness and abundance: A global meta-analysis. Glob Ecol Biogeogr, 2019, 28: 398–413
13 Wang Y, Du J, Pang Z, et al. Unimodal productivity–biodiversity relationship along the gradient of multidimensional resources across Chinese grasslands. Natl Sci Rev, 2022, 9: nwac165
14 Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature, 2001, 412: 72–76
15 Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, 94: 1857–1861
16 Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, et al. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. Nature, 2016, 529: 390–393
17 Shi Z, Yang Y, Zhou X, et al. Inverse analysis of coupled carbon–nitrogen cycles against multiple datasets at ambient and elevated CO_2. JPECOL, 2016, 9: 285–295
18 Ma L, Hurtt G, Ott L, et al. Global evaluation of the Ecosystem Demography model (ED v3.0). Geosci Model Dev, 2022, 15: 1971–1994
19 Lawrence D M, Fisher R A, Koven C D, et al. The Community Land Model Version 5: Description of new features, benchmarking, and impact of forcing uncertainty. J Adv Model Earth Syst, 2019, 11: 4245–4287
20 Schaphoff S, von Bloh W, Rammig A, et al. LPJmL4 – A dynamic global vegetation model with managed land – Part 1: Model description. Geosci Model Dev, 2018, 11: 1343–1375
21 Xu X, Trugman A T. Trait-based modeling of terrestrial ecosystems: Advances and challenges under global change. Curr Clim Change Rep, 2021, 7: 1–13
22 Wang H, Harrison S P, Li M, et al. The China plant trait database version 2. Sci Data, 2022, 9: 769
23 Weng E, Luo Y. Relative information contributions of model vs. data to short- and long-term forecasts of forest carbon dynamics. Ecol Appl, 2011, 21: 1490–1505
24 Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species. Planta, 1980, 149: 78–90
25 Farquhar G D, von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, et al., eds. Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982. 549–587

26 Weiner J, Damgaard C. Size-asymmetric competition and size-asymmetric growth in a spatially explicit zone-of-influence model of plant competition. Ecol Res, 2006, 21: 707–712

27 Liu R, Yang X, Gao R, et al. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China. J Ecol, 2021, 109: 1026–1040

28 Reynolds J F, Chen J. Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: Coordination versus optimization. Plant Soil, 1996, 185: 65–74

29 Franko U, Oelschlägel B, Schenk S. Simulation of temperature-, water- and nitrogen dynamics using the model CANDY. Ecol Model, 1995, 81: 213–222

30 Hargreaves G H, Samani Z A. Reference crop evapotranspiration from temperature. Appl Eng Agr, 1985, 1: 96–99

31 Zhang Y, Zhao J, Xin X, et al. Effects of stocking rate on the interannual patterns of ecosystem biomass and soil nitrogen mineralization in a meadow steppe of northeast China. Plant Soil, 2022, 473: 9–31

32 Liang J, Chen K, Siqintana K, et al. Towards improved modeling of SOC decomposition: Soil water potential beyond the wilting point. Glob Change Biol, 2022, 28: 3665–3673

33 Yan R, Zhang Y, Wang M, et al. Interannual variation in ecosystem respiration in an Inner Mongolian meadow steppe in response to livestock grazing. Ecol Indicators, 2021, 131: 108121

34 Zainelabdeen Y M. Effects of grazing on plant functional groups and plant ecotypes (in Chinese). Doctor Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2022 [Zainelabdeen Y M. 放牧对植物功能群和植物生态类型的影响. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2022]

35 Chen S S, Wang M, Zhang C, et al. Effects of different grazing intensities on soil reactive organic carbon in sheep grass meadow grassland in Hulunbeier (in Chinese). Soils Fertil Sci China, 2021, (11): 1–12 [陈思思, 王淼, 张楚, 等. 不同放牧强度对呼伦贝尔羊草草甸草原土壤活性有机碳的影响. 中国土壤与肥料, 2021, (11): 1–12]

36 Zhang Y. Effects of grazing intensity on soil nitrogen transformation and microorganisms in temperate meadow grassland (in Chinese). Master Dissertation. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2021 [张宇. 放牧强度对温性草甸草原土壤氮转化及微生物的影响. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2021]

37 Liang J, Xia J, Shi Z, et al. Biotic responses buffer warming-induced soil organic carbon loss in Arctic tundra. Glob Change Biol, 2018, 24: 4946–4959

38 Chen X, Zhang S, Niu K. Scaling-up traitcovariation: Coordination andtrade-offs within andamong plantspecies inalpine meadow communities (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 986–996 [陈馨悦, 张世挺, 牛克昌. 性状关联跨尺度推演: 高寒草甸植物种内及种间性状的协同与权衡. 科学通报, 2022, 67: 986–996]

39 Menge D N L, Wolf A A, Funk J L. Diversity of nitrogen fixation strategies in Mediterranean legumes. Nat Plants, 2015, 1: 15064

40 Yi X, Wang N, Ren H, et al. From canopy complementarity to asymmetric competition: The negative relationship between structural diversity and productivity during succession. J Ecol, 2022, 110: 457–465

41 Zheng Z, Bai W, Zhang W H. Root trait-mediated belowground competition and community composition of a temperate steppe under nitrogen enrichment. Plant Soil, 2019, 437: 341–354

42 Bai Y, Wu J, Xing Q, et al. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. Ecology, 2008, 89: 2140–2153

43 Eskelinen A, Harpole W S, Jessen M T, et al. Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. Nature, 2022, 611: 301–305

44 Ren H, Xu Z, Isbell F, et al. Exacerbated nitrogen limitation ends transient stimulation of grassland productivity by increased precipitation. Ecol Monogr, 2017, 87: 457–469

45 Yang G J, Stevens C, Zhang Z J, et al. Different nitrogen saturation thresholds for above-, below-, and total net primary productivity in a temperate steppe. Glob Change Biol, 2023, 29: 4586–4594

46 Wang Y B, Sun Y H, Ding W, et al. Effects and pathways of long-term nitrogen addition on plant diversity and primary productivity in a typical steppe (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2020, 44: 22–32 [王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 等. 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. 植物生态学报, 2020, 44: 22–32]

47 Li J, Zheng Z, Xie H, et al. Increased soil nutrition and decreased light intensity drive species loss after eight years grassland enclosures. Sci Rep, 2017, 7: 44525

补充材料

图S1 草地各功能群生物量初始占比
图S2 模型关键参数后验分布情况
图S3 模型输出结果对参数变化的敏感性分析
图S4 土壤有机氮和无机氮模拟值
图S5 氮限制解除梯度下净初级生产力和补充水量的变化
表S1 各功能群包含的植物物种类型及特异性功能性状值

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com.补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “草地生态系统植物生长动态模型构建及生产潜力估算”

Grassland vegetation dynamic modeling and production potential estimation

Dianjie Wang[1], Yingjun Zhang[1], Xiaoping Xin[2], Ruirui Yan[2] & Junyi Liang[1*]

[1] *College of Grassland Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China*
[2] *Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*
* Corresponding author, E-mail: liangjunyi@cau.edu.cn

The vegetation community is one of the most critical factors determining grassland productivity. The diversity of functional traits at the community level is crucial for maintaining the structure and stability of grassland ecosystems. Therefore, understanding grassland community dynamics is essential for comprehending grassland productivity. Currently, a range of ecosystem process models are effectively simulated vegetation dynamics and predicting productivity. However, these process-based models in grasslands do not consider the complex community composition, often only differentiating between C3 and C4 plants. This limitation can lead to biased estimations and predictions of grassland productivity if the effect of plant functional trait diversity is not considered. This study constructed a grassland dynamic vegetation model based on plant functional traits, including different plant functional groups within the framework of the carbon-water-nitrogen cycling processes in grassland ecosystems. After validating the model with the long-term observations, we predicted the community change and the production potential under scenarios that alleviate water and nitrogen limitations. The simulated above- and below-ground biomass had RMSE values of 19.48 g C m^{-2} and 97.31 g C m^{-2}, respectively. The soil water content during the growing season had an R^2 of 0.689 compared to the observations. The modeling analysis showed that in the Hulunbeier meadow grassland, net primary productivity responded more rapidly to nitrogen alleviation than water alleviation. This is because functional groups responded differently to water and nitrogen resources. The portion of perennial tall grasses(PTG) significantly increased following nitrogen alleviation, while perennial tall forbs(PTF) were more sensitive to soil water alleviation than other plant functional groups. Therefore, fertilization can rapidly increase grass productivity by increasing the biomass of PTG, with a saturation threshold at 20 g N m^{-2}. However, long-term simulations indicated that the effects of water and nitrogen alleviation on improving grassland net primary productivity gradually weakened over time. In the equilibrium state, the enhancement of net primary productivity by water alleviation was greater than nitrogen alleviation. Additionally, water alleviation reduced interannual variability in grassland productivity. Across all scenarios, the high canopy functional group consistently dominated community biomass changes due to its competitive advantage in light acquisition. Based on the simulation results of grassland production potential, the net primary productivity of grasslands can reach 427.1 g C m^{-2} yr^{-1} under natural conditions. Simultaneous alleviation of both soil water and nitrogen resulted in a net primary production potential of 1,323 g C m^{-2} yr^{-1}. The modeled biomass and community dynamics in each scenario were consistent with field nutrient addition experiment, suggests that modeling grassland ecosystem processes based on plant functional traits can effectively estimate and predict grassland productivity. This model provides a new method to simulate interactions between functional groups and ecosystem biogeochemical cycles.

grassland dynamic vegetation model, community composition, plant functional traits, carbon cycling, net primary productivity

doi: 10.1360/TB-2024-0266