

植物功能性状对动态全球植被模型改进研究进展

杨延征^{1,2,3}, 王焱^{1,2,3}, 朱求安³, 温仲明⁴, 彭长辉^{3,5*}, 林光辉^{1,6*}

1. 清华大学地球系统科学系, 地球系统数值模拟教育部重点实验室, 北京 100084;
2. 全球变化与中国绿色发展协同创新中心, 北京 100875;
3. 西北农林科技大学林学院生态预测与全球变化研究中心, 杨凌 712100;
4. 中国科学院水利部水土保持研究所, 杨凌 712100;
5. Department of Biological Sciences, Institute of Environmental Sciences, University of Quebec at Montreal, Montréal H3C 3P8, Canada;
6. 清华大学深圳研究生院海洋科学与技术学部, 深圳 518055

* 联系人, E-mail: lingh@tsinghua.edu.cn; Cpeng86@yahoo.com

2018-04-16 收稿, 2018-06-15 修回, 2018-06-15 接受, 2018-07-19 网络版发表

国家自然科学基金(41701051, 31600388)、高端外国专家项目(GDW20156100290, GDW20166100147)、国家重点基础研究发展计划(2013CB956601, 2013CB956602)和中央高校基本科研业务费专项资助

摘要 动态全球植被模型(dynamic global vegetation models, DGVMs)在模拟和预测陆地生态系统对气候变化响应中表现出很大的不确定性, 重要原因之一在于动态全球植被模型将定义植物功能型的性状值设置为常数, 忽略了植物功能性状对环境变化的响应. 动态全球植被模型现有的植物功能型框架已经严重地阻碍了其发展, 因此迫切需要一种新的方法来克服这种局限性. 植物功能性状不仅可以反映植物对环境连续变化的响应, 而且与生态系统的结构和功能密切相关, 可提升当前动态全球植被模型对生态系统过程的模拟和功能的预测. 本文从动态全球植被模型发展和植物功能型局限性入手, 详细介绍了植物功能性状发展现状及其对动态全球植被模型改进的重要价值, 归纳总结了植物功能性状对动态全球植被模型改进的主要方法, 并指明植物功能性状对动态全球植被模型改进的发展方向. 以期通过凝练植物功能性状在构建下一代动态全球植被模型中发挥作用, 推动动态全球植被模型在我国的发展和应用.

关键词 动态全球植被模型(DGVMs), 植物功能型, 植物功能性状, 模型改进

动态全球植被模型(dynamic global vegetation models, DGVMs, 以下简称“动态植被模型”)是通过描述植物生理、植被物候和生态系统物质能量循环等过程, 来模拟气候对生态系统影响的一类模型^[1], 可与气候模式耦合用于研究全球或者区域尺度上的植被与气候之间的相互作用. 目前, 动态植被模型已经广泛地应用于模拟生态系统生产力^[2,3]、植被动态^[4,5]、预测未来气候对生态系统的影响^[6]和生态系统碳循环对气候的反馈^[7]等诸多领域, 是研究陆地生态系统碳循环等过程不可或缺的重要手段之一.

动态植被模型将功能相同或者相近的植物物种划分为一类植物功能型(plant functional type, PFT), 对全球植物物种进行简化, 大大降低了模型对生态系统过程模拟的复杂性^[8], 实现了在全球尺度上对生态系统植被格局和过程的模拟. 然而, 动态植被模型在模拟陆地生态系统碳循环对未来气候变化和CO₂浓度倍增的响应时, 仍表现出很大的不确定性, 不同模型的结果相差甚大, 限制了其预测能力^[9-11]. 研究表明, 动态植被模型将植物功能型的特征参数(其中多数为性状)设置为常数, 无法充分表达性状在环境

引用格式: 杨延征, 王焱, 朱求安, 等. 植物功能性状对动态全球植被模型改进研究进展. 科学通报, 2018, 63: 2599–2611

Yang Y Z, Wang H, Zhu Q A, et al. Research progresses in improving dynamic global vegetation models (DGVMs) with plant functional traits (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 2599–2611, doi: 10.1360/N972018-00366

梯度以及植物功能型内部的变化,使得植物功能型的划分难以代表真实植被状态,严重影响了模型对生态系统结构和功能的模拟精度^[12],是造成动态植被模型不确定性的来源之一^[13,14],因此必须提高动态植被模型中对植物功能性状的模拟能力。

1 基于植物功能型的动态植被模型研究进展

全球植被模型一般分静态植被模型和动态植被模型两种^[15],植被均以功能型进行划分。植物功能型作为一种植被类型集合^[8,16],通常按照植物生活型(乔、灌和草)、物候(常绿、落叶)、光合用途途径(C_3 、 C_4)和叶形态(阔叶、针叶)进行划分。动态植被

模型以植物功能型作为植被分类单元,不同植物功能型对应不同的过程和参数,不同动态植被模型复杂度和功能特色均有差异^[17,18]。最为广泛应用的动态植被模型有CLM-DGVM, LPJ, LPG-GUESS, IBIS, JULES, SEIB-DGVM, Orchidee, SDVGM, NCAR-CLM4和MC1等(表1),典型的动态植被模型结构如图1所示。为了比较全球生态系统碳收支和与气候系统相互作用,全球碳计划(Global Carbon Project)发起了净生物群区生产力比较项目(Trendy)^[7]、 CO_2 收支比较项目^[19]和 CH_4 收支比较项目^[20];国际地圈生物圈计划(IGBP)和世界气候研究计划(WCRP)联合发起了气候系统和碳循环耦合比较项目(C4MIP)^[21],动态植被模型以其在生态系统碳、氮、水循环等过程描述上

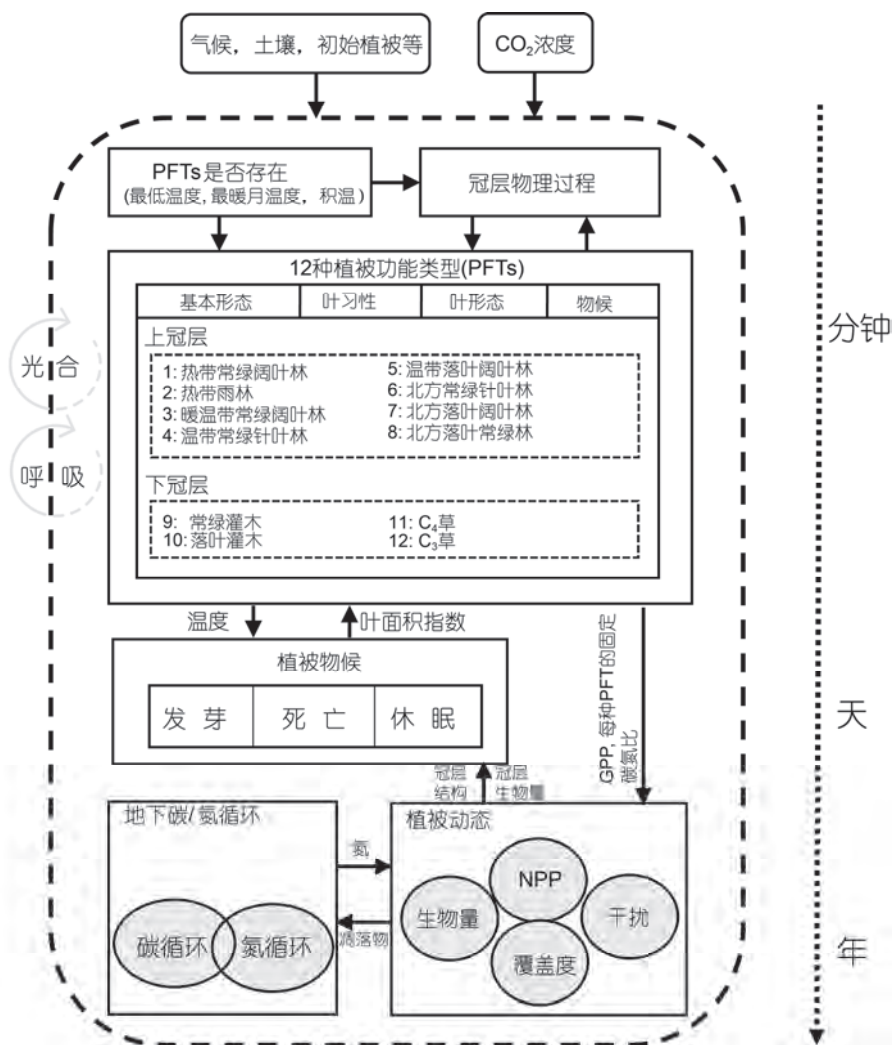


图1 基于植物功能型的动态植被模型结构框架(以IBIS^[26,27]为例)

Figure 1 Structure of the dynamic global vegetation model of Integrated Biosphere Simulator (IBIS)^[26,27] based on plant functional types

表 1 部分动态植被模型介绍

Table 1 Introduction to some dynamic global vegetation models

模型	PFT	组成和特点	编程语言
CASA-DGVM ^[22]	乔木PFT5种, 灌木PFT1种, 草本PFT2种, 苔原和荒漠PFT各1种	在原CASA模型的基础上加入了水、光和营养等对植物动态的限制. 优势在于融合了季节性的植物物候算法, 能很好地跟主流高时序影像相结合来计算生态系统生产力. 对干扰的模拟较弱	—
LPJ系列模型 ^[23]	8个乔木PFT, 2个草本PFT	继承于BIOME模型, 已经实现与NCAR-LSM的耦合. 整合了GUESS模型发展为LPJ-GUESS ^[24] , 可方便模拟多种尺度的生态系统过程. 加强对农业植被和人为活动对生态系统的影响, 发展为LPJml ^[25] . LPJ模型对生态系统碳氮水循环效果较好	C
IBIS ^[26,27]	8个乔木PFT, 4个灌木PFT	最为复杂, 描述过程最为详细的动态植被模型之一. 集陆表过程、植被动态、物候和碳平衡为一体, 在大尺度碳水平衡过程模拟效果较好	Fortran
CLM-DGVM ^[28]	乔木PFT7种, 草本PFT3种	耦合在CLM3.0中. 借鉴了LPJ模型的植被动态模块和IBIS的植物物候模块. 与陆面模式耦合效果较好	Fortran和C
SEIB-DGVM ^[29]	8种木本PFT, 2种草本PFT	主要包含陆面过程、植物生理过程和生态系统动态过程. 可提供实时可视化森林个体生长、演替和竞争过程	Fortran
JULES ^[30]	2个乔木PFT, 3个灌木PFT, 3个非植被类型	与陆表CO ₂ 浓度相关的光合和呼吸过程在生理模块进行计算, 然后传递到植被动态模块TRIFFID. 该模型不仅很好地模拟气候变化、CO ₂ 浓度升高、气溶胶对生态系统的影响, 而且能够很好地模拟甲烷对气候变化的影响	Fortran
IAP-DGVM ^[31]	7个乔木PFT, 2个灌木PFT, 3个草本PFT	我国科学家主导的动态植被模型典型代表. 采用了LPJ和CLM-DGVM的很多概念, 融入了新的灌木子模块, 群体动力学萌芽和火参数化方案. 对半干旱区生态系统、种群动态、火干扰模拟效果较好	—
TRIPLEX-GHG ^[32]	在IBIS的PFT分类基础上增加湿地PFT	继承于IBIS, TRIPLEX, DNDC和CASACNP模型, 重点模拟全球尺度上的CH ₄ 和N ₂ O收支格局	Fortran

的独特优势, 成为这些计划的主要工具之一.

当前, 动态植被模型大多由国外科学家主持开发. 大的模型比较计划基本上由国外机构和科学家发起, 我国正处于动态植被模型应用阶段, 在自主开发动态植被模型方面与国际水平还存在一定差距. 我国科研人员在动态植被模型评估生态系统碳收支和植被动态^[3,33,34]、与气候模型耦合^[35,36]、遥感数据驱动和数据同化^[37,38]、模型参数优化^[39]等方面开展了大量工作, 其中, 中国科学院大气物理研究所开发的IAP-DGVM能很好地表征生态系统和气候的映射关系, 尤其是在草原和关键过渡带生态系统过程模拟结果较好^[31]. 这些工作为推进动态植被模型在我国的应用和发展打下了基础.

动态植被模型是模拟大尺度上生态系统碳、氮和水循环过程的重要工具, 提高其精度是植被模型学家最为关注的问题之一^[23]. 动态植被模型通过给不同植物功能型分别赋以典型参数值, 以在模型中反

映不同功能型之间的结构和功能差异^[16]. 这种处理方法虽对模型进行了简化, 但仍存在着一些局限性: (1) 固定的性状值不能表达出性状随环境因子的变化^[40], 无法反映植物对环境的适应; (2) 从现有的性状数据来看, 不同植物功能型之间的性状差异并不明显^[41], 且常常忽略植物功能型内部的变化, 难以区分性状在群落内和群落间的差异^[13]; (3) 固定性状值影响了对生态系统属性的描述, 如NPP, ET和WUE等^[12]; (4) 目前动态植被模型中采用的PFT常少于15个, 影响了动态植被模型对陆地生态系统过程和物种间竞争的描述^[42]. 从植物功能性状角度出发, 探究动态植被模型改进方法是降低模型中植物功能型带来不确定性的一种有效方法^[14,43].

2 植物功能性状的发展及其建模意义

植物功能性状(plant functional trait, FT, 简称“功能性状”或“性状”)是与植物个体生长、繁殖和生存紧

密相关的一系列核心属性^[44]。植物功能性状取决于先天遗传因素,并受到外界环境变化的修饰,其变异反映了植物对环境变化的响应^[45,46]。常见的功能性状有:代表植物对干旱响应和能量平衡的叶面积(LA)、代表植物获取资源能力的比叶重(LMA,与比叶面积(SLA)呈反比)、叶干物质重(LDMC)、叶氮含量(N_{mass} , N_{area})和种子质量(SM)等;代表植物对水分利用率的叶 $\delta^{13}\text{C}$ 含量、胞间和大气 CO_2 浓度比(C_i : C_a)和胡贝尔值(Huber value, 边材和叶面积之比)等;代表植物光合能力的最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递能力(J_{max})等等。植物功能性状反映了植物对环境变化的响应,在预测植被分布、表征生态系统结构、反映植被对气候变化和干扰的响应和评估生态系统服务功能等方面发挥着重要的作用^[47-49]。相比其他模型的改进方法而言,基于植物功能性状的模型改进方法具有以下优势。

2.1 植物功能性状反映植物对环境变化的响应及其应对策略

植物功能性状与遗传背景有很大关系,除此之外取决于外界环境的选择和内部物种间的竞争^[46]。为了适应环境的变化,同一物种的植物功能性状在不同环境下的表现不同^[50,51]。比如,当温度升高时,植物叶氮和叶磷含量呈现下降趋势,但氮磷比则表现为上升趋势;随着光照的增加,比叶面积和叶面积均有减小趋势^[52]。植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与海拔和降水有负相关关系,而与蒸发量和日照时数呈现正相关关系^[52]。借助显微镜技术,研究发现叶片的结构、气孔等性状与环境也存在一定关系^[53,54]。目前,基于数理统计的方法,已经对很多植物功能性状与环境因子的关系进行定量化^[51,55,56],这些研究不仅为我们研究当前环境条件下的生态系统功能对环境变化的响应奠定了基础,而且对预测未来气候变化对生态系统的影响有着重要意义^[48]。

植物在与环境之间相互作用过程中,总以扬长避短的方式最大限度地减少环境的不利影响^[57]。植物功能性状之间的协同关系是经过长期自然筛选后形成的,是对环境变化的权衡(trade-off),即植物总是沿一定的适应策略轴排序在最适应或最具竞争力的位置^[58]。性状之间的协同关系也会随着环境的变化而发生变化,其实质是植物对生长和防御的权衡,比如,在不同的温度梯度中($-10\sim 0^\circ\text{C}$, $0\sim 10^\circ\text{C}$, $10\sim$

20°C 和 $20\sim 30^\circ\text{C}$),比叶面积和叶寿命(LF)之间关系的斜率存在差异^[51]。当探究多个植物功能性状与环境的关系时,其中部分性状对环境的响应近似,可以划分为一组性状,表现出一定的维度信息^[59,60]。

2.2 植物功能性状反映群落中物种的共存机制

植物功能性状沿气候梯度上的变化规律均源于局部性状的差异^[45]。Ackerly 等人^[61]提出了性状分解方法,将物种的性状值分解为群落间的变化和群落内相对于其他共生种的变化。丁曼等人^[62]发现黄土高原栎树(*Koelreuteria paniculata*)和樟牙菜(*Swertia bimaculata*)性状值沿环境梯度分布,并在同一环境梯度内的共存物种间的性状差异也很大。在植被群落内,植物功能性状通过影响物种沿环境梯度的排序、种间竞争和群落内的资源分配而影响群落的物种共存格局^[45]。植物功能性状的群落内和群落间的变化也是动态植被模型需要改进的方面之一。将植物功能性状分解为群落内的变化和群落间的变化,不仅可以帮助我们更好地理解物种之间的共存机制,而且还可反映物种在不同群落中的生存策略^[61]。

2.3 植物功能性状与生态系统过程和属性密切相关

环境的变化和干扰直接影响了生态系统的性状库,进而影响了生态系统结构和功能。在群落生态学中,常将植物性状分为响应性状(response trait)和效应性状(effect trait)^[63,64],前者指反映植物对气候等外界环境变化的性状,而后者指决定生态系统的过程和功能的性状,在基于性状的模型构建中发挥着核心作用。叶面积是最具有代表性的植物结构性状,通过控制其大小和与太阳直射的夹角,控制着生态系统的能量平衡^[65];叶氮含量、比叶面积和光合的性状与生态系统的碳氮循环有着极其紧密的关系,是生态系统光合等过程的重要参数^[56];胞间和大气 CO_2 浓度比决定了植物在光合收益和维持消耗之间的平衡,反映了生态系统碳获取和水分循环过程的耦合^[43,66]。这些植物功能性状通过影响生态系统过程,与植物的生长、建群、竞争、对干扰的响应和生态系统属性(包括辐射利用率(RUE),水分利用率(WUE),氮利用率(NUE)和碳利用率(CUE))密切相关^[67,68],进而影响了生态系统的服务功能,具体表现为反映生态系统对气候的调节、碳储量、水分涵养、

水土流失和对干扰的响应。

2.4 植物功能性状对模型进行参数化并辅助植物功能型的划分

植物功能性状作为动态植被模型中定义植物功能型的重要参数, 不仅对模型过程进行了一定的简化, 而且将很多参数限制在合理范围之内^[69,70]。例如, IBIS模型利用比叶面积、最大羧化速率、光合作用产物分配比例(α)和根茎叶碳滞留时间(τ)等性状对模型植物功能型进行参数化^[27]; Fisher等人^[71]利用比叶重、叶寿命、比叶氮含量3种性状对3种主要林型的分布进行限制; 植物功能性状可辅助植物功能型的划分, 朱玉洁等人^[72]利用8个不同的植物功能性状, 通过聚类分析对内蒙古草原植物进行功能型上的划分, 在一定程度上增加了对生物多样性的描述。针对当前动态植被模型中植物功能型划分的不合理性, Van Bodegom等人^[73]基于比叶重、比茎密度(单位体积茎干重量, SSD)和种子质量(SW)这3个重要的植物功能性状, 借用高斯混合模型对植物功能型进行重新划分, 成功地预测了全球植被的分布。这些研究充分表明了植物功能性状在动态植被模型中扮演着十分重要的角色。

3 植物功能性状对动态植被模型改进方法进展

3.1 基于植物功能型和性状的混合模型改进方法

当前大多数动态植被模型都是基于植物功能型进行生态系统结构和功能的描述。此方法采用固定的植物功能性状值来描述植被结构和动态, 缺乏一定的灵活性, 而事实上植物功能性状在植物功能型内部是变动的^[55]。Verheijen等人^[74]提出将定义植物功能型的性状由固定值设置为变动值, 这3种性状包括比叶面积、25℃最大羧化速率($V_{\text{cmax}25}$)和25℃下最大电子传递速率($J_{\text{max}25}$)。这种方法使得植被对气候的响应表现出更多的灵活性, 同时解决了现有的植被分类体系在未来气候条件下未必适用等问题, 但这种方法没有经过实测数据的验证, 仍不能完全消除植物功能型带来的局限性。Lu等人^[75]发现融合了在PFT内部和PFT之间变化的4种植物功能性状(包括叶氮含量、叶寿命、NPP在叶片的分配比例和呼吸比例)的CABLE模型, 能明显改善其3种主要林型分布

的预测精度。Yang等人^[76]提出了一个基于植物功能型-植物功能性状的混合过渡模型。在该模型框架引入了高斯混合模型, 用植物功能型和实测的植物功能性状数据来训练高斯混合模型, 并预测植被分布及其分布概率。该模型能有效地简化基于植物功能型的动态植被模型的复杂性, 并为基于植物功能型的动态植被模型向基于植物功能性状的模型的过渡提供依据。

3.2 完全基于植物功能性状的动态植被模型改进方法

随着植物功能性状相关理论的发展, 已经有不同植被科学家陆续提出了基于植物功能性状的新一代动态植被模型框架。从简单的由Woodward等人^[77]和Keddy^[78]提出的环境选择理论, 到Lavorel等人^[79]总结的植物功能性状-气候关系、植物功能性状-生态系统功能关系, 再到Shipley等人^[80]提出的最大熵模型和Laughlin等人^[81]提出的基于性状和贝叶斯方法的物种群落丰富度预测模型等, 都对新一代的基于植物功能性状的动态植被模型的开发奠定了基础。

在新一代动态植被模型的构建中, 植物功能型将会被一系列的植物功能性状组所代替, 已经有研究开始在植被动态建模中尝试使用基于植物功能性状的方法。Ali等人^[82]将植被群组用一系列的植物功能性状来表示其生理过程, 用来模拟长时间内植被对大气CO₂浓度变化的响应。Scheiter等人^[70]采用一系列的植物功能性状来描述植物个体的资源同化、生长、碳分配和呼吸情况, 同时考虑到了基因的突变和交互。JeDi-DGVM^[69]用了15个植物功能性状组合成不同的生态系统策略, 这些策略在外界环境和气候作用下进行自然选择, 从而生成不同的生态系统结构和策略, 巧妙地将植物功能性状与环境的关系融入模型。尽管JeDi-DGVM被批评其植物功能性状没有经过实测数据的检验^[83], 但该模型为基于植物功能性状的动态植被模型构建提供了一个崭新的视角。Fisher等人^[71]在陆面模式CLM上发展基于植物功能性状的植被模块, 用GLOPNET中的3种性状(比叶重、单位面积叶氮含量和叶寿命)刻画不同PFT的生活策略, 用于预测生物群系的分布; Fisher等人^[71]认为发展基于植物性状的动态植被模型究竟采用何种方法, 什么时候该用基于统计的性状-环境关系式, 什么时候应该用基于机理对性状进行预测, 这些问题

尚不清晰,目前还不能盲目地引入完全基于植物功能性状的结构,要把发展基于环境和植物策略的性状预测方法放在首位。

3.3 基于植物功能性状改进模型的国内工作进展

科研人员在基于植物功能性状改进动态植被模型这一方面也取得了一系列新的进展。比如, Lu等人^[75]在植物功能型的基础上,考虑了植物功能性状的变动; Yang等人^[76]基于植物功能性状预测了我国植物植被的分布动态; Wang等人^[84]借助“最低消耗假说”和“共同限制假说”,从机理上揭示了胞间和大气CO₂浓度比、最大羧化速率、光合速率等光合性状对海拔的适应机制; Wang等人^[85]在光合作用生物化学模型的基础上,根据生态学最优性原理,通过考虑植物光合性状对环境变化的适应,将叶片水平光合作用的瞬时过程与生态系统水平植被生产力的宏观结果统一起来,并建立了基于性状的普适性的生态系统生产力模型,有效简化了原动态植被模型预测GPP的参数。目前,已经有越来越多的国内科学家开始关注植物功能性状对动态植被模型的改进,这些探索工作将对构建新一代动态植被模型起到重要的推动作用。

4 基于植物功能性状对动态植被模型改进的发展动态分析

很多植被模型学家已经开始探索植物功能性状对动态植被模型的改进方法。虽已进行了很多积极的探索性的工作^[69,73,74],但基于植物功能性状对动态植被模型进行改进的研究还处于初级阶段,受到观测数据和性状-环境响应机理理解不深入的影响,目前相关的研究成果还比较少,在以下几个方面仍需加强。

4.1 提高植物功能型中性状的预测能力

植物功能型中固定的性状值不仅无法准确地反映植物对环境变化的响应,而且直接限制着动态植被模型预测生态系统对气候变化的响应。因此,对动态植被模型进行改进的首要任务就是提高植物功能型中性状值的预测能力。通常的做法包括: (1) 基于观测数据(包括卫星遥感反演性状值)进行数据同化或者限制,不断修订模型中的性状值^[37]; (2) 建立植物功能性状与环境之间的关系来替换原来植物功能

型的固定性状值^[86]。

利用遥感卫星反演植物性状是目前研究的热点之一。不同分辨率和类型(主动和被动)的遥感影像可对不同尺度的性状进行反演,最为常见的性状包括叶面积、叶片及冠层高度、冠幅、氮磷含量、叶绿素含量、叶重、比叶重、叶物候和光合性状等^[87]。例如 Asner等人^[88]利用机载雷达光谱仪快速获取了7个冠层性状的空间分布,用于研究森林多样性研究; Asner等人^[89]结合了机载雷达和成像光谱仪研究了高分辨率的冠层性状沿着海拔的变化规律。目前,卫星遥感反演性状的优势在于能够实现多时相多尺度的性状制图,辅助动态植被模型的参数构建和结果验证,但其反演模型的性状精度仍不高,仍需大量观测数据的校正;同时,遥感反演方法还无法直接反演未来气候情景下的植物性状分布。性状虽不能即时反映出环境的瞬时变化(基因限制),但是在年际尺度上,从性状与环境的作用机理出发,建立起性状-环境关系式,能够增强模型在未来气候情景下生态系统对环境响应的预测能力,也是提高植物功能性状预测能力的重要途径。

4.2 建立基于植物适应环境机理的性状-环境关系式

目前,动态植被模型的过程描述越来越复杂,但是复杂过程带来的累积误差使得模型精度有时不如简单的统计模型。由于缺乏坚实的理论基础,经验性的统计关系式在用于预测未来时,其可靠性和稳定性得不到保证,因此发展基于机理支撑的植物功能性状-环境关系式是基于植物功能性状建模的重中之重^[90]。植物往往通过性状之间的权衡,来实现功能最大化的真正内在驱动力是环境的变化^[43]。例如,“共同限制假说”认为植物光合作用的最大羧化速率为适应生长季长期的光合有效辐射,同时通过限制光合作用光反应和暗反应的速率,来达到对光能的最大利用率^[91]; Dong等人^[92]建立起了叶氮含量和环境之间的机理关系式,将单位面积氮含量(N_{area})分解为细胞壁上的氮和进行光合作用酶上的氮两部分,因此单位面积氮含量可以推导为最大羧化速率和比叶重的函数,有望降低动态植被模型中有关光合作用的过程复杂度;比叶面积代表了植物对干旱的适应策略,可表达为温度和降水的函数^[56]。基于 Prentice等人^[43]提出“最低消耗假说”,借助叶片 $\delta^{13}C$

数据,可以推导出胞间和大气CO₂浓度比为温度、饱和水汽压差和海拔的函数^[85]。Wang等人^[85]利用全球的C_i:C_a与环境因子建模时发现,其预测模型在各植物功能型之间的差异很小,完全可以建立跨植物功能型的通用性状-环境关系。

对于机理推导的性状环境关系式,不仅要经过数学上的严格论证,且要在观测数据上进行验证。研究表明,未经过实测数据验证的性状-环境关系式,不但对模型结果的提高没有帮助,而且在生态系统过程的描述中也会出现很大偏差^[74]。目前,性状和气候的关系式的预测精度仍不高,因此除了考虑气候对性状变异的影响,还需考虑植物的生活型、样点差异、群落内部因素、系统发育(科、属、种)、光合作用途径等诸多方面的影响^[60,93-95]。

4.3 建立植物功能性状数据共享机制

无论是建立经验性或机理性的性状-环境关系式,还是对动态植被模型的参数进行校正和验证,都离不开大量的植物性状观测数据,因此建立完备的植物功能性状数据库是此类研究的重点。至今,全球已经建立了多种植物功能性状数据集,这些数据集覆盖了不同地区和气候带(表2)。全球多数数据库都是通过整合不同数据集而成,因此不同测定手段、采样时间、采样方式和部位^[96]以及测试方式都会对结果产生差异,是植物功能性状不确定性的重要来源

之一。目前,传统化学实验法测定植物化学性状仍掺杂主观因素,建议采用更为新进的测定仪器(如元素分析仪)或手段;野外采样不规范不利于数据的统一和比较,建议采用Cornelissen等人^[103]和Perez-Harguindeguy等人^[104]编写的采样标准流程;乔木层枝条取样标准不一,建议统一选取阳面中上部枝条。在植物功能性状数据采集、测定和处理等方面仍需相关部门出台对应标准加以规范,这样才能切实降低数据的不确定性,增加数据可比性和实用性。另外,植物功能性状常分为群落、冠层、个体和叶片等不同尺度,在研究中也需注意区分。

我国的植物功能性状数据库也已发表并实现共享^[99]。该数据库包含我国122个样点1215个物种的63种性状的野外观测记录。除了比叶面积、叶片营养元素及稳定同位素含量等重要功能性状之外,该数据库还包含了植物光合性状和形态学性状数据,对关键生态过程的模拟,以及利用化石记录进行古气候重建具有重要使用价值。而且,该数据库75%的采样点由同一研究团队按照统一标准进行采样,显著提高了数据质量。但数据库在青藏高原等生态脆弱区的数据仍十分缺乏,Geng等人^[105]人发表并共享的关于我国草原植被类型的植物功能性状数据集,有效地弥补了该区域的数据缺失。目前,国内外研究能真正做到数据共享仍然占少数,获取数据仍然存在诸多困难,不同团队针对多元研究内容进行分散式收

表2 常见的植物性状数据库

Table 2 Main databases for plant functional traits

名称	性状	物种	样点	负责单位或者个人	获取途径 ^{a)}
TRY ^[97]	最全,超1800种	超14万种	超1.2万	Future earth 和Max Planck Institute for Biogeochemistry	网站申请
GLOPNET	比叶重、光合性状、叶氮磷含量、暗呼吸速率和叶寿命	2548	175	Wright等人 ^[56]	文献共享
LEDA Traitbase	与生活史相关的性状26个	超3000	未知	Kleyer等人 ^[98]	网站共享
CANTRIP	比叶重、叶氮含量、光合净同化速率	304	200	Keenan和Niinemets ^[96]	网站共享
全球植物叶δ ¹³ C同位素分布	叶同位素	2783	594	Cornwell等人 ^[100]	网站共享
全球光合性状数据集	最大羧化速率和最大电子传递率	564	46	De Kauwe等人 ^[101]	文献数据
全球光合和叶化学性状数据集	光合性状、叶氮磷含量、比叶面积	356	35	Walker等人 ^[102]	文献数据
全球叶面积数据集	叶面积	7670	682	Wright等人 ^[65]	文献共享
中国植物功能性状数据库	超30种	1215	122	Wang等人 ^[99]	文献共享

a) 文献共享:可直接从文献中获取;文献数据:需与作者联系;网站共享:可直接下载;网站申请:需提交申请材料

集和发表,仍然是实现数据共享的主要途径.制定并采用统一的采样标准和方案,将不仅能够提高整体的数据质量,同时也将有助于逐步实现数据共享和科研合作.

5 研究展望

目前,动态植被模型在我国的发展还远远落后于西方国家,自主产权的动态植被模型还很少.毫无

疑问,基于植物功能性状构建新一代的动态植被模型将是我国生态模型赶超世界高水平模型的良好契机.而这一方向涉及生态学、植物学和地理学交叉发展,因此,我们呼吁国内学者能将功能地理学研究和动态植被模型发展关键过程和研究,另一方面充分吸纳和整合植物功能地理学的研究成果,共同推进对生态系统过程建模的发展和认知.

参考文献

- 1 Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, et al. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr*, 1992, 19: 117–134
- 2 Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 2005, 437: 529–533
- 3 Piao S L, Fang J Y, Ciais P, et al. The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 2009, 458: 1009
- 4 Purves D, Pacala S. Predictive models of forest dynamics. *Science*, 2008, 320: 1452
- 5 Heimann M, Reichstein M. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 2008, 451: 289–292
- 6 Guiot J, Cramer W. Climate change: The 2015 paris agreement thresholds and mediterranean basin ecosystems. *Science*, 2016, 354: 465–468
- 7 Sitch S, Huntingford C, Gedney N, et al. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate—Carbon cycle feedbacks using five dynamic global vegetation models (DGVMs). *Glob Change Biol*, 2008, 14: 2015–2039
- 8 Box E O. Plant functional types and climate at the global scale. *J Veg Sci*, 1996, 7: 309–320
- 9 Cramer W, Bondeau A, Woodward F I, et al. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: Results from six dynamic global vegetation models. *Glob Change Biol*, 2001, 7: 357–373
- 10 Yu G R, Wang Q F, Zhu X J. Methods and uncertainties in evaluating the carbon budgets of regional terrestrial ecosystems (in Chinese). *Prog Geogr*, 2011, 30: 103–113 [于贵瑞, 王秋凤, 朱先进. 区域尺度陆地生态系统碳收支评估方法及其不确定性. *地理科学进展*, 2011, 30: 103–113]
- 11 Piao S L, Ciais P, Lomas M, et al. Contribution of climate change and rising CO₂ to terrestrial carbon balance in east asia: A multi-model analysis. *Glob Planet Change*, 2011, 75: 133–142
- 12 Chapin F S III, Zavaleta E S, Eviner V T, et al. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, 405: 234–242
- 13 Bodegom P M V, Douma J C, Witte J P M, et al. Going beyond limitations of plant functional types when predicting global ecosystem-atmosphere fluxes: Exploring the merits of traits-based approaches. *Glob Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 625–636
- 14 Yang Y Z, Zhu Q A, Peng C H, et al. From plant functional types to plant functional traits: A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Prog Phys Geogr*, 2015, 39: 1–22
- 15 Peng C H. From static biogeographical model to dynamic global vegetation model: A global perspective on modelling vegetation dynamics. *Ecol Model*, 2000, 135: 33–54
- 16 Lavorel S, Díaz S, Cornelissen J H C, et al. Plant functional types: Are we getting any closer to the holy grail? In: *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007
- 17 Mao J F, Wang B, Dai Y J. Perspective on terrestrial ecosystem models and their coupling with climate system models (in Chinese). *Clima Environ Res*, 2006, 11: 763–771 [毛嘉富, 王斌, 戴永久. 陆地生态系统模型及其与气候模式耦合的回顾. *气候与环境研究*, 2006, 11: 763–771]
- 18 Wang X F, Ma M G, Yao H. Advance in dynamic global vegetation model (in Chinese). *Remote Sens Tech Appl*, 2009, 24: 246–251 [王旭峰, 马明国, 姚辉. 动态全球植被模型的研究进展. *遥感技术与应用*, 2009, 24: 246–251]
- 19 Le Quéré C, Andrew R M, Friedlingstein P, et al. Global carbon budget 2017. *Earth Syst Sci Data Diss*, 2017, 1–79
- 20 Saunio M, Bousquet P, Poulter B, et al. The global methane budget 2000–2012. *Earth Syst Sci Data*, 2016, 8: 697
- 21 Jones C D, John J G, Randerson J T. C4MIP-the coupled climate-carbon cycle model intercomparison project: Experimental protocol for CMIP6. *Geosci Model Dev*, 2016, 9: 2853
- 22 Potter C S, Klooster S A. Dynamic global vegetation modelling for prediction of plant functional types and biogenic trace gas fluxes.

- Glob Ecol Biogeogr, 1999, 8: 473–488
- 23 Sitch S, Smith B, Prentice I C, et al. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Glob Change Biol*, 2003, 9: 161–185
 - 24 Smith B, Prentice I C, Sykes M T. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: Comparing two contrasting approaches within European climate space. *Glob Ecol Biogeogr*, 2001, 10: 621–637
 - 25 Bondeau A, Smith P C, Zaehle S, et al. Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance. *Glob Change Biol*, 2007, 13: 679–706
 - 26 Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N, et al. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Glob Biogeochem Cycle*, 1996, 10: 603–628
 - 27 Kucharik C J, Foley J A, Delire C, et al. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Glob Biogeochem Cycle*, 2000, 14: 795–825
 - 28 Levis S, Bonan B, Vertenstein M, et al. The community land model's dynamic global vegetation model (CLM-DGVM). Colorado: Technical Description and User's Guide. 2004
 - 29 Sato H, Itoh A, Kohyama T. SEIB-DGVM: A new dynamic global vegetation model using a spatially explicit individual-based approach. *Ecol Model*, 2007, 200: 279–307
 - 30 Best M, Pryor M, Clark D, et al. The joint uk land environment simulator (JULES), model description—part 1: Energy and water fluxes. *Geosci Model Dev*, 2011, 4: 677–699
 - 31 Zeng X, Li F, Song X. Development of the iap dynamic global vegetation model. *Adv Atmos Sci*, 2014, 31: 505–514
 - 32 Zhu Q A, Liu J X, Peng C H, et al. Modelling methane emissions from natural wetlands by development and application of the TRIPLEX-GHG model. *Geosci Model Dev*, 2014, 7: 981–999
 - 33 Yuan Q Z, Zhao D S, Wu S H, et al. Validation of the integrated biosphere simulator in simulating the potential natural vegetation map of China. *Ecol Res*, 2011, 26: 917–929
 - 34 Sun G D. Simulati on of potential vegetation distribution and estimation of carbon flux in China from 1981 to 1998 with LPJ dynamic global vegetation model (in Chinese). *Clim Environ Res*, 2009, (4): 341–351 [孙国栋. LPJ 模型对 1981~1998 年中国区域潜在植被分布和碳通量的模拟. *气候与环境研究*, 2009, (4): 341–351]
 - 35 Yu M. Improvement of a dynamic vegetation model (ICM) and assesesment of its impacetes on global climate simulation (in Chinese). Doctor Dissertation. Nanjing: Nanjing University of Information Science & Technolgy, 2010 [俞森. 动态植被模型 ICM 的改进及其对全球气候模拟的影响评估. 博士学位论文. 南京: 南京信息工程大学, 2010]
 - 36 Zeng X, Zeng X, Shen S S, et al. Vegetation-soil water interaction within a dynamical ecosystem model of grassland in semi-Arid areas. *Tellus Ser B-Chem Phys Meteorol*, 2005, 57: 189–202
 - 37 Ma R, Zhang L, Tian X, et al. Assimilation of remotely-sensed leaf area index into a dynamic vegetation model for gross primary productivity estimation. *Remote Sens*, 2017, 9: 188
 - 38 Luo Y, Ogle K, Tucker C, et al. Ecological forecasting and data assimilation in a data-rich era. *Ecol Appl*, 2011, 21: 1429
 - 39 Li F, Zeng X, Levis S. A process-based fire parameterization of intermediate complexity in a dynamic global vegetation model. *Biogeosciences*, 2012, 9: 2761–2780
 - 40 Reich P B, Wright I J, Lusk C H. Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global glopnet analysis. *Ecol Appl*, 2007, 17: 1982–1988
 - 41 Cunningham S, Read J. Comparison of temperate and tropical rainforest tree species: Photosynthetic responses to growth temperature. *Oecologia*, 2002, 133: 112–119
 - 42 Kunstler G, Falster D, Coomes D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 2015, 529: 204–207
 - 43 Prentice I C, Dong N, Gleason S M, et al. Balancing the costs of carbon gain and water transport: Testing a new theoretical framework for plant functional ecology. *Ecol Lett*, 2014, 17: 82–91
 - 44 Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116: 882–892
 - 45 Liu X J, Ma K P. Plant functional traits: Concepts, applications and future directions (in Chinese). *Sci China Life Sci*, 2015, 45: 325–339 [刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45: 325–339]
 - 46 Yao T T, Meng T T, Ni J, et al. Leaf functional trait variation and its relationship with plant phylogenetic background and the climate in Xinjiang Junggar Basin, NW China (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2010, 18: 188–197 [尧婷婷, 孟婷婷, 倪健, 等. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. *生物多样性*, 2010, 18: 188–197]
 - 47 Feng Q H, Shi Z M, Dong L L, et al. Relationships among functional traits of *Quercus* species and their response to meteorological factors in the temperate zone of the north-south transect of eastern China (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2010, 34: 619–627 [冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应. *植物生态学报*, 2010, 34: 619–627]

- 48 Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning (in Chinese). *J Plant Ecol*, 2007, (1): 150–165 [孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境与生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, (1): 150–165]
- 49 Xiao Y, Xie G D, An K. A research framework of ecosystem services based on functional traits (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2012, 36: 353–362 [肖玉, 谢高地, 安凯, 等. 基于功能性状的生态系统服务研究框架. *植物生态学报*, 2012, 36: 353–362]
- 50 Webb C T, Hoeting J A, Ames G M, et al. A structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecol Lett*, 2010, 13: 267–283
- 51 Wright I, Reich P, Johannes H C, et al. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob Ecol Biogeogr*, 2005, 14: 411–421
- 52 Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf n and p in relation to temperature and latitude. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004, 101: 11001–11006
- 53 He N, Liu C, Tian M, et al. Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold—Temperate forests and linkage to ecosystem functions. *Funct Ecol*, 2018, 32: 1175–1181
- 54 Liu C, He N, Zhang J, et al. Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency. *Funct Ecol*, 2018, 32: 20–28
- 55 Soudzilovskaia N A, Elumeeva T G, Onipchenko V G, et al. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 18180–18184
- 56 Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821
- 57 Song G, Wen Z M, Zheng Y, et al. Relationships between plant functional traits on *Robinia Pseudoacacia* and meteorological factors in Loess Plateau, North Shaanxi, China (in Chinese). *Res Soil Water Conserv*, 2013, (3): 125–130 [宋光, 温仲明, 郑颖, 等. 陕北黄土高原刺槐植物功能性状与气象因子的关系. *水土保持学报*, 2013, (3): 125–130]
- 58 Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159
- 59 Kraft N J, Godoy O, Levine J M. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 797
- 60 Wang R, Wang Q, Zhao N, et al. Different phylogenetic and environmental controls of first-order root morphological and nutrient traits: Evidence of multidimensional root traits. *Funct Ecol*, 2018, 32: 29–39
- 61 Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecol Lett*, 2007, 10: 135–145
- 62 Ding M, Wen Z M, Zheng Y. Scale change and dependence of plant functional traits in hilly areas of the loess region, Shaanxi Province, China (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2014, 9: 2308–2315 [丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. *生态学报*, 2014, 9: 2308–2315]
- 63 Suding K N, Lavorel S, Chapin F S III, et al. Scaling environmental change through the community-level: A trait-based response-and-effect framework for plants. *Glob Change Biol*, 2008, 14: 1125–1140
- 64 Klumpp K, Soussana J F. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: A mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Glob Change Biol*, 2010, 15: 2921–2934
- 65 Wright I J, Dong N, Maire V, et al. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357: 917–921
- 66 Wright I J, Reich P B, Westoby M. Least-cost input mixtures of water and nitrogen for photosynthesis. *Am Nat*, 2003, 161: 98–111
- 67 Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87: 1733–1743
- 68 Reichstein M, Bahn M, Mahecha M D, et al. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 13697–13702
- 69 Pavlick R, Drewry D T, Bohn K, et al. The jena diversity-dynamic global vegetation model (JeDi-DGVM): A diverse approach to representing terrestrial biogeography and biogeochemistry based on plant functional trade-offs. *Biogeosciences*, 2013, 10: 4137–4177
- 70 Scheiter S, Langan L, Higgins S I. Next-generation dynamic global vegetation models: Learning from community ecology. *New Phytol*, 2013, 198: 957–969
- 71 Fisher R, Muszala S, Versteinsten M, et al. Taking off the training wheels: The properties of a dynamic vegetation model without climate envelopes, CLM4. 5 (ED). *Geosci Model Dev*, 2015, 8: 3593
- 72 Zhu Y J, Gao Q, Liu J S, et al. Aggregation of plant functional types based on model of stomatal conductance and photosynthesis (in Chinese). *J Plant Ecol*, 2007, 31: 873–882 [朱玉洁, 高琼, 刘峻杉, 等. 基于气孔导度和光合模型的植物功能类群合并问题. *植物生态学报*, 2007, 31: 873–882]
- 73 van Bodegom P M, Douma J C, Verheijen L M. A fully traits-based approach to modeling global vegetation distribution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 13733–13738

- 74 Verheijen L M, Brovkin V, Aerts R, et al. Impacts of trait variation through observed trait–climate relationships on performance of an earth system model: A conceptual analysis. *Biogeosci Dis*, 2012, 9: 18907–18950
- 75 Lu X, Wang Y P, Wright I J, et al. Incorporation of plant traits in a land surface model helps explain the global biogeographical distribution of major forest functional types. *Glob Ecol Biogeogr*, 2017, 26: 304–317
- 76 Yang Y Z, Zhu Q A, Peng C H, et al. A novel approach for modelling vegetation distributions and analysing vegetation sensitivity through trait–climate relationships in China. *Sci Rep*, 2016, 6: 24110
- 77 Woodward F I, Diament A D. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Funct Ecol*, 1991, 5: 202
- 78 Keddy P A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *J Veg Sci*, 1992, 3: 157–164
- 79 Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the holy grail. *Funct Ecol*, 2002, 16: 545–556
- 80 Shipley B, Vile D, Garnier É. From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, 2006, 314: 812–814
- 81 Laughlin D C, Joshi C, Bodegom P M, et al. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecol Lett*, 2012, 15: 1291–1299
- 82 Ali A A, Medlyn B E, Crous K Y, et al. A trait-based ecosystem model suggests that long-term responsiveness to rising atmospheric CO₂ concentration is greater in slow-growing than fast-growing plants. *Funct Ecol*, 2013, 27: 1011–1022
- 83 Higgins S I, Langan L, Scheiter S. Progress in DGVMs: A comment on “impacts of trait variation through observed trait–climate relationships on performance of an earth system model: A conceptual analysis” by Verheijen et al. (2013). *Biogeosciences*, 2014, 11: 4357–4360
- 84 Wang H, Prentice I C, Davis T W, et al. Photosynthetic responses to altitude: An explanation based on optimality principles. *New Phytol*, 2017, 213: 976–982
- 85 Wang H, Prentice I C, Keenan T F, et al. Towards a universal model for carbon dioxide uptake by plants. *Nat Plants*, 2017, 3: 734–741
- 86 Reich P B, Rich R L, Lu X, et al. Biogeographic variation in evergreen conifer needle longevity and impacts on boreal forest carbon cycle projections. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111: 13703–13708
- 87 Homolová L, Malenovský Z, Clevers J G P W, et al. Review of optical-based remote sensing for plant trait mapping. *Ecol Complex*, 2013, 15: 1–16
- 88 Asner G P, Martin R E, Knapp D, et al. Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 2017, 355: 385–389
- 89 Asner G P, Martin R E, Anderson C B, et al. Scale dependence of canopy trait distributions along a tropical forest elevation gradient. *New Phytol*, 2017, 214: 973–988
- 90 Prentice I C, Liang X, Medlyn B E, et al. Reliable, robust and realistic: The three R’s of next-generation land-surface modelling. *Atmos Chem Phys*, 2015, 15: 5987–6005
- 91 Maire V, Martre P, Kattge J, et al. The coordination of leaf photosynthesis links C and N fluxes in C₃ plant species. *PLoS One*, 2012, 7: e38345
- 92 Dong N, Prentice I C, Evans B J, et al. Leaf nitrogen from first principles: Field evidence for adaptive variation with climate. *Biogeosciences*, 2017, 14: 481–495
- 93 He J S, Wang X, Schmid B, et al. Taxonomic identity, phylogeny, climate and soil fertility as drivers of leaf traits across Chinese grassland biomes. *J Plant Res*, 2010, 123: 551–561
- 94 Han W X, Fang J Y, Reich P B, et al. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecol Lett*, 2011, 14: 788–796
- 95 Ackerly D. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2009, 106: 19699–19706
- 96 Keenan T F, Niinemets Ü. Global leaf trait estimates biased due to plasticity in the shade. *Nat plants*, 2017, 3: 16201
- 97 Kattge J, Díaz S, Lavorel S, et al. Try–A global database of plant traits. *Glob Change Biol*, 2011, 17: 2905–2935
- 98 Kleyer M, Bekker R M, Knevel I C, et al. The leda traitbase: A database of life-history traits of the northwest european flora. *J Ecol*, 2008, 96: 1266–1274
- 99 Wang H, Harrison S P, Prentice I C, et al. The China plant trait database: Towards a comprehensive regional compilation of functional traits for land plants. *Ecology*, 2018, 99: 500
- 100 Cornwell W K, Wright I, Turner J, et al. A global dataset of leaf delta ¹³C values. *Dryad Digital Repository*: 10.5061/dryad.3jh61
- 101 De Kauwe M G, Lin Y S, Wright I J, et al. A test of the ‘one-point method’ for estimating maximum carboxylation capacity from field-measured, light-saturated photosynthesis. *New Phytol*, 2016, 210: 1130

- 102 Walker A P, Beckerman A P, Gu L, et al. The relationship of leaf photosynthetic traits-vcmax and jmax-to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: A meta-analysis and modeling study. *Ecol Evol*, 2014, 4: 3218–3235
- 103 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335–380
- 104 Pérez-Harguindeguy N, Garnier E, Lavorel S, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2013, 61: 167–234
- 105 Geng Y, Ma W, Wang L, et al. Linking above-and belowground traits to soil and climate variables: An integrated database on China's grassland species. *Ecology*, 2017, 98: 1471

Summary for “植物功能性状对动态全球植被模型改进研究进展”

Research progresses in improving dynamic global vegetation models (DGVMs) with plant functional traits

Yanzheng Yang^{1,2,3}, Han Wang^{1,2,3}, Qian Zhu³, Zhongming Wen⁴, Changhui Peng^{3,5*} & Guanghui Lin^{1,6*}

¹ Ministry of Education Key Laboratory for Earth System Modeling, Department of Earth System Science, Tsinghua University, Beijing 100084, China;

² Joint Center for Global Change Studies (JCGCS), Beijing 100875, China;

³ Center for Ecological Forecasting and Global Change, College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China;

⁴ Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China;

⁵ Department of Biological Sciences, Institute of Environmental Sciences, University of Quebec at Montreal, Montréal H3C 3P8, Canada;

⁶ Division of Ocean Science and Technology, Graduate School at Shenzhen, Tsinghua University, Shenzhen 518055, China

* Corresponding authors, E-mail: lingh@tsinghua.edu.cn; Cpeng86@yahoo.com

Dynamic global vegetation models (DGVMs) are key components of earth system models (ESMs), which aim to understand ecosystem processes and their interactions with the atmosphere. DGVMs are designed to simulate the structural and functional responses of global vegetation to changes in climate and atmospheric CO₂ concentration with the coexistence of plant functional types (PFTs). PFTs are groups of plant species with similar functions based on morphological, physiological, biochemical, reproductive, and demographic characteristics. DGVMs typically assign each PFT with fixed parameters representing the above characteristics, consequently ignoring their variations within PFT and their responses to environmental changes. This parameterization scheme can simplify plant species represented in DGVMs but inevitably result in large uncertainties in model predictions on ecosystem processes. Therefore, a new generation of DGVMs are urgently needed to overcome the limitations of PFTs by replacing the PFTs parameterization scheme with continuous variation in plant functional traits.

Plant functional traits (FTs) are defined as morphological, physiological, and phenological characteristics that affect plants via their effects on the growth, reproduction, and survival. Plant FTs that mediate the structure and function of ecosystems can be implemented into DGVMs as variables rather than PFT-specific parameters with fixed values. The plant FT scheme not only provides a widely applicable approach for forecasting ecosystem shifts and changes in ecosystem structure, but can also be linked with ecosystem functions under a changing climate. This holds great potentials for predicting possible responses of terrestrial ecosystems to environmental changes.

This review first introduces the state-of-the-art DGVMs based on PFTs. PFTs represent most of the world's vegetation types and characteristics through their functional behaviors and attributes. Although PFT-based DGVMs play a pivotal role in simulating atmosphere-land interactions by quantifying the processes of global carbon, nitrogen, and water cycles, uncertainties arise from inadequate PFT parameters and incomplete PFT classification. For example, many traits vary more within PFTs than between PFTs. Moreover, the values assigned to different PFTs often do not differ much—so little is gained (and much uncertainty is added) compared to a generic model where all plants behave identically.

This paper also reviews the recent progress in plant FTs for developing new generations of DGVMs, which includes: (1) describing adaption strategies of plants to the changing environment, (2) revealing the mechanisms of coexistence between plant species, (3) highlighting the close relationship with the structures and processes of ecosystems, and (4) summarizing their application in the parameterization of vegetation models. We also summarize the main approaches to improve current or build new DGVMs based on FTs, such as building a transitional framework for a PFT-FT hybrid DGVM and building a completely FT-based DGVM.

Based on those discussions, several future research directions are recommended for developing a new-generation DGVMs, such as improving the prediction power of traits within the PFTs, building the mechanism expressions between plant adaptations and environments, and standardizing of the data sharing for FTs. We argue that constructing next generation of DGVMs is not simply a matter of incorporating trait-climate relationships, but more importantly to combine optimality concepts and classical vegetation dynamic theories making vegetation modelling more reliable and robust. Botanists, geographers, vegetation modelers, and other relevant scientists should cooperate and share the trait data to elucidate the huge potential of plant FTs in constructing the next generation of more reliable, robust and realistic DGVMs. We hope this review will promote the developments and applications of new generation DGVMs in China.

dynamic global vegetation models (DGVMs), plant functional types (PFTs), plant functional traits (FTs), strategies for model improvement

doi: 10.1360/N972018-00366