西北农林科技大学

博 士 学 位 论 文

不同放牧模式对美国大平原地区牧草生长和肉牛生产的影响模拟与优化管理

学 科 专 业　土壤学

研 究 方 向　土壤生态与管理

论 文 作 者　成功

指 导 教 师　于强　研究员

联合指导教师

论文提交时间　2021 年 11 月

Dissertation Submitted to Northwest A & F University

in Partial Fulfillment of the Requirements

for Degree of

Doctor of Agriculture

Simulation and optimization of different grazing management on forage growth and beef cattle production in the Great Plains of the United States

Major: Soil science

Research Field: Soil ecology and management

Candidate: Gong Cheng

Supervisor: Professor Qiang Yu

Co- Supervisor:

Date of submission: November 2021

College

Northwest A & F University

分类号：S19　　学校代码：10712
UDC：502　　研究生学号：2017060284
密级：

西北农林科技大学博士学位论文

不同放牧模式对美国大平原地区牧草生长和肉牛生产的影响模拟与优化管理

论文作者：成功

指导教师：于强 研究员

指导小组：Randall B. Boone（Professor, Colorado States University）

Liwang Ma（Soil Scientist, USDA）

房全孝（教授, 青岛农业大学）

答辩委员会：

中国农业大学资源环境学院 冯利平 教授（主席）

中国科学院水利部水土保持研究所 冯浩 研究员

中国科学院水利部水土保持研究所 刘文兆 研究员

西北农林科技大学水利与建筑工程学院 何建强 教授

西北农林科技大学水土保持研究所 胡振宏 教授

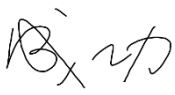
答辩日期：2021 年 11 月 28 日

本研究得到国家科学自然基金（编号：41961124006, 41730645），国家留学基金（编号：201806300098）资助。

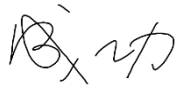
研究生学位论文的独创性声明

本人声明：所呈交的学位论文是我个人在导师指导下独立进行的研究工作及取得的研究结果；论文中的研究数据及结果的获得完全符合学校《关于规范西北农林科技大学研究生学术道德的暂行规定》，如果违反此规定，一切后果与法律责任均由本人承担。

尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究结果，也不包含其他人和自己本人已获得西北农林科技大学或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同事对本研究所做的任何贡献均已在论文的致谢中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：  时间： 2021 年 11 月 30 日

导师指导研究生学位论文的承诺

本人承诺：我的研究生  所呈交的学位论文是在我指导下独立开展研究工作及取得的研究结果，属于我现岗职务工作的结果，并严格按照学校《关于规范西北农林科技大学研究生学术道德的暂行规定》而获得的研究结果。如果违反学校《关于规范西北农林科技大学研究生学术道德的暂行规定》，我愿接受按学校有关规定的处罚处理并承担相应导师连带责任。

导师签名： 时间： 2021 年 11 月 30 日

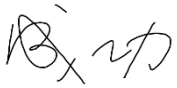
关于研究生学位论文使用授权的说明

本学位论文的知识产权归属西北农林科技大学。本人同意西北农林科技大学保存或向国家有关部门或机构送交论文的纸质版和电子版，允许论文被查阅和借阅；同意西北农林科技大学将本学位论文的全部或部分内容授权汇编录入《中国博士/硕士学位论文全文数据库》和《中国学位论文全文数据库》进行出版，并享受相关权益。

本人保证，在毕业离开（或者工作调离）西北农林科技大学后，发表或者使用本学位论文及其相关的工作成果时，将以西北农林科技大学为第一署名单位，否则，愿意按《中华人民共和国著作权法》等有关规定接受处理并承担法律责任。

任何收存和保管本论文各种版本的其他单位和个人（包括研究生本人）未经本论文作者的导师同意，不得有对本论文进行复制、修改、发行、出租、改编等侵犯著作权的行为，否则，按违背《中华人民共和国著作权法》等有关规定处理并追究法律责任。

（保密的学位论文在保密期限内，不得以任何方式发表、借阅、复印、缩印或扫描复制手段保存、汇编论文）

研究生签名：  时间： 2021 年 11 月 30 日

导 师 签名： 时间： 2021 年 11 月 30 日

摘要

天然草原是重要的自然资源，其生态环境保护中的作用不容小觑，但过度放牧加速了草原退化，并且采用轮牧制度改善草原状况的争论已持续60多年。结合草原模型明确适应性轮牧模式对牧草生长与动物生产过程的影响并优化放牧模式，对天然草原上畜牧业的快速健康发展尤为重要。APEX（Agricultural Policy/Environmental eXtender）是由美国科学家开发的，一种常用于为农田政策提供信息的模型。近年来，经过不断的完善，APEX（version 1605）模拟草原的能力有所增强，但尚未用于模拟适应性轮牧模式（Collaborative adaptive rangeland management, CARM）下天然草原的牧草生长和动物生产过程。本研究通过2014-2018年的野外试验，对试验期间的气象因子（每日太阳辐射、降水、最高温度、最低温度、水汽压差和风速），适应性轮牧模式和传统连续放牧模式（Traditional rangeland management, TRM）下不同功能类型牧草生物量、动物体重进行监测。通过野外试验与APEX模型模拟相结合的方法，评价APEX模型在美国大平原中部模拟适应性轮牧模式和传统连续放牧模式下牧草生长和动物生产的适用性，并分析不同放牧模式、不同草原环境条件以及长时间序列下草畜生长状况，证明了适应性牧场管理模式的科学性和可持续性，为适应性轮牧模式在美国大平原地区的推广及APEX模型作为牧场决策工具提供参考。得到以下结论：

（1）通过对比不同土壤类型、降水条件以及放牧模式下牧草生物量的观测结果和模拟结果，证明APEX模型能够准确模拟适应性轮牧和传统连续放牧模式下牧草生物量的相对差异。并且该模型还能够模拟调整放牧模式对总地上部生物量和不同功能类型牧草生物量的影响。结果表明，与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式对整个草原的各类牧草生物量没有显著影响，但在砂质黏壤土和砂壤土上灌木的占比减少了7%。此外，当放牧率±50%对适应性轮牧模式的总地上部生物量没有影响（变化小于10%）。与适应性轮牧模式相比较，固定7天或14天间隔轮牧处理的总地上部生物量分别降低了9%-21%和3%-11%。

（2）通过优化APEX模型中动物生产模块，模型能够准确模拟传统连续放牧和适应性轮牧模式下肉牛的日均增重量。与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量和干物质采食量分别减少了8.7%-22.3%和6.4%-17.4%，且肉牛的饮食成分的变异性较高。与适应性轮牧模式相比较，肉牛日均增重量的均值随着放牧率的增加而减少，年际间差异随着放牧率的增加而扩大，这说明放牧率较低时肉牛产能更稳定，通过模型模拟的结果也更可靠。在干旱的2018年，通过将当地牧民的经验、天气、土壤和植被等因素结合，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量比最大生物量轮牧

处理高0.07 kg hd^{-1} day^{-1}。而在2014-2017年，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量比最大生物量轮牧处理低0.06-0.14 kg hd^{-1} day^{-1}。这说明参考APEX模型提供的决策信息有利于提高适应性轮牧模式的效果。

（3）APEX模型模拟结果表明，不同土壤类型上适应性轮牧模式牧草生物量均高于传统连续放牧模式，而日肉牛的日均增重量均低于传统连续放牧模式，土壤中砂粒含量增加会缩小适应性轮牧模式与传统连续放牧模式之间差异。当牧草初始密度或年降水量增加时，两个模式下牧草生物量增加，适应性轮牧模式对肉牛日均增重量的影响减弱。当每年五月发生干旱时，对牧草生长和肉牛生产的影响最大。牧草总地上部生物量均随着4、5月份气温的升高而增加，随着6、7、8月份气温的升高而减少。日均增重量随着放牧季前期气温的升高而降低，放牧季后期温度变化对日均增重量没有影响。

（4）通过修改APEX模型轮牧管理模块，模型具有在长时间序列下模拟适应性轮牧模式的能力。在气候波动条件下与传统连续放牧相比较，长期采用适应性轮牧模式有利于草原生态系统维持相对稳定的总地上部生物量。与TRM处理相比较，CARM处理下动物喜爱的暖季多年生牧草和冷季多年生牧草占总地上部生物量的比例上升，灌木和亚灌木的占比降低。自1973年开始，CARM和TRM处理下暖季多年生牧草占比的年变化速率分别为1.2% $decade^{-1}$和-1.3% $decade^{-1}$，冷季多年生牧草占比的年变化速率分别为2.2% $decade^{-1}$和0.7% $decade^{-1}$，灌木占比的年变化速率分别为-2.1% $decade^{-1}$和1.6% $decade^{-1}$，亚灌木占比的年变化速率分别为-0.9% $decade^{-1}$和-0.5% $decade^{-1}$。在湿润年份牧草生长旺盛时，适应性轮牧模式与传统连续放牧模式下肉牛的增重情况基本一致。当干旱年份牧草生物量较低时，由于放牧活动的空间限制，适应性轮牧模式下肉牛的饮食数量和质量下降，导致了该模式下肉牛的增重量低于传统连续放牧模式。此时应考虑降低轮牧处理中动物的放牧密度，从而提高动物生产水平。

以上结果初步表明，通过优化APEX模型中动物生产模块以及轮牧管理模块，模型能够准确模拟美国大平原地区不同放牧模式下牧草生长和肉牛生产过程。长期的模拟结果显示，采用适应性轮牧模式有利于草原生态系统维持相对稳定的总地上部生物量。并且通过对放牧率、轮牧间隔时间、轮牧制度以及不同环境条件下的草原生态系统的模拟，APEX模型能够为适应性管理决策的制定，以及适应性轮牧模式在不同环境条件的草原的推广提供有效的参考信息。

关键词：美国大平原；适应性轮牧模式；APEX 模型；牧草生长；肉牛生产

ABSTRACT

As an important natural resource, rangelands are very important in ecological environment protection, but overgrazing has accelerated grassland degradation and the debate regarding the benefits of rotational grazing has eluded resolution more than 60 yr. Combining the rangeland ecosystem model to clarify the impact of different rangeland management on forage growth and animal production processes, and optimizing the relationship between grazing management and various elements of the rangeland ecosystem, are particularly important for the healthy development of livestock industry on rangeland. APEX (Agricultural Policy/Environmental eXtender) model was developed by American scientists and is a model commonly used to provide information for farmland policies. In recent years, the ability of APEX (version 1605) to simulate rangeland ecosystem has been enhanced, but it has not been used to simulate the forage growth and animal production process under collaborative adaptive rangeland management (CARM). Through the field experiments in 2014-2018, this study obtained the meteorological data (daily solar radiation, precipitation, maximum temperature, minimum temperature, vapor pressure deficit and wind speed), and forage biomass of different functional groups and cattle weight under CARM and traditional rangeland management (TRM) in the adaptive rangeland management experiment. Combining the measurements with APEX simulations, this study evaluated the performance of APEX to simulate the forage biomass, forage composition and cattle weight gain under CARM and TRM; and analyzed the forage growth and livestock production under different rangeland management, different environmental conditions and under a long-term sequence. The aim of this study is providing references for the promotion of CARM in the Great Plains of the United States and the APEX model as a tool for rangeland decision-making. In this study, we demonstrated that:

(1) APEX appropriately simulated relative differences in aboveground biomass under traditional and adaptive grazing management systems. The calibrated model also was able to accurately simulate the impacts of annual precipitation, soil texture, and alternative grazing management scenarios on total biomass production and production of plant functional groups. The results showed that, compared with TRM, CARM has no significant impact on the forage aboveground biomass of the entire rangeland. CARM decreased the

growth of shrubs and subshrubs on sandy clay loam and sandy loam soil, but increased the rate of invasion the proportion of shrubs on loam soil. In addition, CARM could maintaining a stable total aboveground biomass compared with TRM, and the total above-ground biomass under CARM was higher than the fixed 7-day or 14-day grazing duration treatments.

(2) Enhanced cattle performance routines in the APEX model were able to simulate relative differences in daily weight gains under TRM and CARM. Compared with TRM, daily weight gains under CARM decreased by 8.7%-22.3%, dry matter intake decreased by 6.4%-17.4%, while CARM showed higher variability in diet composition in DMI than TRM. Variability in daily weight gain increased as stocking rate increased. And daily weight gains under CARM was higher than auto-rotation to pasture with highest biomass treatment during the extreme drought year, as it integrates local producer knowledge with scientific integration of factors such as weather, soil, and vegetation that vary temporally and spatially. From 2014 to 2017, daily weight gains under CARM decreased by 0.06-0.14 kg hd^{-1} day^{-1} compared with auto-rotation to pasture with highest biomass treatment. The results indicated that Adaptive management under CARM might be improved by integrating simulation results.

(3) On different soil types, the forage biomass under CARM was higher than TRM, while the cattle daily weight gain was lower than TRM. It is demonstrated that the increase in sand content in the soil will mitigate the reduction of forage biomass caused by CARM. When the initial forage density or annual precipitation increased, the influence of CARM on cattle daily weight gain gradually weakened. It has the greatest impact on pasture growth and beef cattle production when drought occurs in May each year. Therefore, CARM should be adjusted in time based on different soil types, different pasture densities, and changing rainfall conditions to achieve efficient and sustainable development of rangeland.

(4) Compared with TRM in the long-term sequence, CARM was able to maintain a relatively stable total biomass for rangeland. The proportion of warm-season perennial grasses and cool season perennial grasses increased as the proportion of shrubs and sub-shrubs decreased. Since 1973, the annual rate of percentage change under CARM and TRM was 1.2% $decade^{-1}$ 和-1.3% $decade^{-1}$ for warm-season perennial grasses, 2.2% $decade^{-1}$ 和 0.7% $decade^{-1}$ for cool-season perennial grasses, -2.1% $decade^{-1}$ 和 1.6% $decade^{-1}$ for shrubs, and -0.9% $decade^{-1}$ 和-0.5% $decade^{-1}$ for sub-shrubs. In humid years, the cattle daily weight gains under CARM was consistent with TRM. But in drought years,

the cattle weight gain under CARM was lower than TRM, according to the space constraints of grazing activities and the inadequate forage biomass. During drought years, it is recommended that reducing the grazing density of animals under rotational grazing management to increase daily weight gains of beef cattle.

The above results show that the improved APEX model can accurately simulate the forage growth and beef cattle production process under TRM and CARM in the American Great Plains. Long-term simulation results show that CARM is conducive to maintaining a relatively stable total biomass of the rangeland ecosystem. By the analysis of several grazing management alternatives (i.e., stocking rate, rotation interval, and rotation decision criteria), APEX was capable to support ranch-level decision making and provide effective references for CARM promotion under different environmental conditions.

KEY WORDS: Great plains; collaborative adaptive rangeland management; APEX model; forage growth; beef cattle production

目录

摘要.....I
ABSTRACT.....III
第一章 绪论.....1
1.1 背景和意义.....1
1.1.1 研究背景.....1
1.1.2 研究目的.....3
1.1.3 研究意义.....3
1.2 研究进展.....3
1.2.1 草原生态系统.....3
1.2.2 放牧对土壤的影响.....5
1.2.3 放牧对植被的影响.....6
1.2.4 放牧模式对草原生态系统的影响.....8
1.2.5 草原生态系统模型.....8
1.2.6 存在的问题.....21
1.3 研究内容和技术路线.....22
1.3.1 研究内容.....22
1.3.2 技术路线.....22
第二章 材料与方法.....24
2.1 研究区概况.....24
2.2 研究方法.....24
2.2.1 试验设计.....24
2.2.2 数据收集.....27
2.2.3 APEX 模型放牧模块原理与改进.....30
2.2.4 APEX 模型校准与验证.....32
2.2.5 数据分析.....34
第三章 不同放牧模式对美国大平原牧草生长的影响.....35
3.1 模型校准与验证.....35
3.2 APEX 模型放牧决策扩展.....37
3.3 结果分析.....38

3.3.1 年降水量对牧草生长的影响 38
3.3.2 放牧模式对牧草生长的影响 40
3.3.3 土壤类型对牧草生长的影响 43
3.3.4 不同放牧模式对牧草生长的影响 45
3.4 讨论 49
3.5 小结 51
第四章 不同放牧模式对美国大平原肉牛生产的影响 52
4.1 模型校准、验证与扩展 52
4.2 结果分析 52
4.2.1 肉牛体重变化 52
4.2.2 干物质采食量变化 53
4.2.3 肉牛增重、干物质采食量和牧草生物量之间的相关性 55
4.2.4 不同放牧模式对肉牛生产的影响 58
4.3 讨论 62
4.4 小结 63
第五章 不同放牧模式下牧草生长和肉牛生产对土壤、降水和温度变化的响应 64
5.1 土壤、降水和温度变化情景设置 64
5.2 结果分析 65
5.2.1 牧草生长和肉牛生产对土壤类型的响应 65
5.2.2 牧草生长和肉牛生产对初始生物量的响应 67
5.2.3 牧草生长和肉牛生产对降水量的响应 67
5.2.4 牧草生长和肉牛生产对年内降水量分布的响应 68
5.2.5 牧草生长和肉牛生产对温度的响应 69
5.3 讨论 71
5.4 小结 73
第六章 美国大平原生态系统不同放牧模式的优化与调控 75
6.1 APEX 模型轮牧模块改进 75
6.2 温度和降水的年变化 77
6.3 结果分析 78
6.3.1 牧草生物量动态特征 78
6.3.2 牧草组成的年际特征 79
6.3.3 肉牛增重的年际变化 80
6.4 讨论 81

6.5 小结 84
第七章 不同采食选择性对 APEX 模型模拟牧草生长和肉牛生产的影响 85
7.1 APEX-IFSM 耦合模型 85
7.2 结果分析 86
7.2.1 肉牛增重量和采食量变化 86
7.2.2 可消化养分浓度变化 87
7.2.3 牧草生物量变化 89
7.2.4 牧草组成变化 89
7.3 讨论 90
7.4 小结 91
第八章 结论与展望 92
8.1 主要结论 92
8.2 创新点 93
8.3 展望 94
参考文献 95
致谢 108
个人简历 109

第一章　绪论

1.1 背景和意义

1.1.1 研究背景

草原是生长期较短、在地面相对连续的草本植物群落的统称（Hodgson 1979），占据全球陆地面积的40%（Suttie et al. 2005），是陆地生态系统最重要的组成部分之一。众所周知，草原是重要的自然资源，具体固沙保土、减少径流、增汇减排的功能，其生态环境保护中的作用不容小觑。IPCC第四次评估报告中指出草原生态系统每年的固碳量为1.3 t ha^{-1}，碳储量占陆地生态系统碳总量的28%-30%（IPCC 2007）。可见，草原的碳汇作用在降低温室气体浓度、减缓全球变暖的过程中有着重要的作用。同时，草原还与水资源的供给、调节等有着密切的关系。并且在维持生物的多样性方面，草原也发挥着巨大的作用。此外，草原作为人类所需肉类、牛奶、羊毛和皮毛等动物产品的主要产区，在经济发展中也发挥着重要作用（Briske 2017）。

草原生态系统是指草原中被栅栏围起来的部分（Hodgson 1979），一般分为天然草原和人工草原。与人工草原不同，天然草原通常位于干旱半干旱地区，因为其地貌特征复杂、全年降水量低且分布不均、土壤水分特征恶劣，使得天然草原并不适合进行传统耕种（Briske 2017）。因此，将近100%的天然草原以放牧大型动物作为主要利用途径（Mcsherry and Ritchie 2013）。然而，动物对草本植物和灌木等木本植物的啃食、踩踏直接降低了草原植被的生物量，加剧了风蚀和水蚀程度，导致草原土地退化；其次，动物的踩踏会导致土壤的团聚作用被破坏，降低土壤渗透性和保水性，进而影响地下水的补给（Meglioli et al. 2014）；最后，受动物排泄物的影响，导致盐类和其他有毒物质的积累，这也在一定程度上抑制了植物的生长（D'Odorico et al. 2013）。此外，动物的活动还增加了外来植物（特别是外来木本植物）入侵的风险，使得草原的生产力受到严重影响。随着畜牧业的快速发展，过度放牧引起的草原退化问题显得尤为严重（图1-1）。过度放牧会通过动物啃食、践踏等活动以及排泄物的富集对牧草生物量和品质造成不利影响，牧草资源的降低会导致草原退化、土壤承载力下降，最终导致动物产量下降。而牧民为了维持经济收益会进一步增加动物投入，这也将加剧草原的退化状况。

随着世界总人口数不断增加，生产足够的动物蛋白以供应日益增长的人口是全球畜牧业面临的重大挑战。据世界粮农组织预测，到2050年全球动物产量至少需提高70%以应对世界人口特别是中产阶级的增长，并且动物蛋白需求的增长将主要集中在亚洲的热带地区（如印度和中国）、非洲和拉丁美洲（Faostat 2009）。因此，需要在全球

范围内，减少畜牧业生产对环境的影响的同时，在2050年之前可持续地增加供人类消费的动物产品。而关于草原生产的可持续集约化，将在很大程度上取决于管理人员是否有能力适应天气和气候变化，提高牧草的产量和质量。为此，有研究者采用适应性放牧模式，以应对气候变化对草原生产的影响（Briske 2017）。

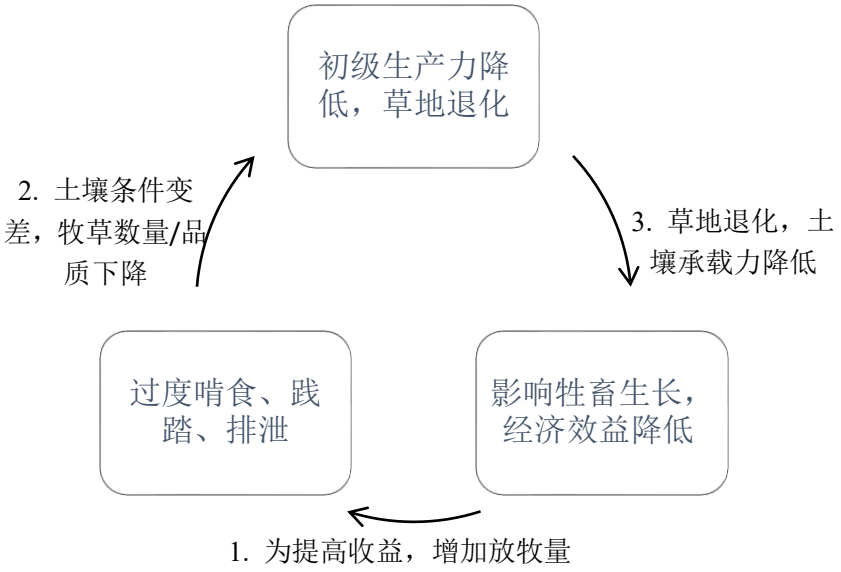


图 1-1 过度放牧引起草原退化示意图

Figure 1-1 The simplified diagram of rangeland degradation caused by overgrazing.

早期关于草原生态系统的研究，主要基于克莱门茨演替理论中的平衡理论模型，该理论认为大型食草动物的放牧活动对草原植被的影响是线性可逆的，牧民和其他管理者可以利用调节放牧率的方式达到调节草原植被的目的（Ellis and Swift 1988）。但在随后的研究中，学者们逐渐意识到在干旱半干旱地区，草原生态系统更多属于一种由随机的降水为主导，其他非生物因素共同驱动的非平衡系统（Ellis and Swift 1988; Thomas 1994）。在这样的系统中，载畜量并非影响草原植被状况的主要因素，而降水量变化的不确定性导致了牧草净生产力的波动。且当极端干旱时间持续超过一年时，动物的死亡率会大幅提升（Ellis and Swift 1988）。因此，在很大程度上，草原可以承载的动物数量是由当地的降水量决定的。在天然草原这种典型的非平衡生态系统中，草原承载力的强弱往往难以预测，且通过控制放牧率的途径实现草原生态系统稳定可持续的发展有很大的不确定性（李艳波和李文军 2012）。草原植被状况除了受降水等非生物因素的影响，还与动物的放牧活动有关。例如，由于动物对草原中某片区域或者某类植物偏爱，会导致在干旱的年份，即使将放牧量降到较低的水平也无法控制局部植被的减少（Briske 2017）。

北美中部大平原是世界上最大的草原生态系统，受当地气候及人类活动的影响，较为湿润的东部高草草原地区逐渐发展为农田，而西部半干旱地区的矮草草原得以保存。矮草草原位于大平原地区的中南部，北起科罗拉多州与怀俄明州边界，南至德克萨斯州西部，向东延伸至南部混合草原，向西至奇瓦瓦沙漠的灌木稀树草原，占地3.4 $\times 10^5$ ha^{-1}（Lauenroth et al. 1999）。该区域年平均降水在300 mm到600 mm之间，且东部分布密集。北部年平均温度低于9 ℃，南方年平均温度高于16 ℃。植被以格兰马草（*Bouteloua gracilis*）和野牛草（*Bouteloua dactyloides*）为主，近70%的矮草草原是自然植被，畜牧业为其主要产业（Lauenroth et al. 2008）。

1.1.2 研究目的

本研究以美国大平原的中部平原试验牧场（Central Plains Experimental Range Long-Term Ecological Research site）为典型区域，利用APEX模型（Agricultural Policy/Environmental eXtender）模拟适应性轮牧模式（Collaborative adaptive rangeland management, CARM）和传统放牧模式（Traditional rangeland management, TRM）对牧草生长和动物生产的影响，探讨美国大平原生态系统动物和牧草之间的相互作用和调控机理，为该地区的适应性轮牧模式推广提供理论依据和技术支持。

1.1.3 研究意义

本研究针对大平原地区牧草生长特征和肉牛放牧活动特点，对比适应性轮牧与传统连续放牧两种放牧模式对牧草生长和牛体重变化的影响。通过长期定位试验与模型模拟相结合的方法，明确放牧模式与草原生态系统各要素之间的关系，以期为构建高效、稳定、可持续的草原放牧管理体系提供决策工具和理论支撑。

1.2 研究进展

1.2.1 草原生态系统

草原生态系统是一个有机整体，组成包括：天气、土壤、植物、动物、人类活动（管理）、经济和机械等（Bryant and Snow 2008），并且各个组分之间相互影响。其中土壤、植物和动物三个部分，通过碳氮循环、能量传递等作用与其他组分联系。例如，降雨和温度的变化会影响土壤中有机碳的固定，水分的蒸发蒸腾和微生物的活性（Bryant and Snow 2008）。植物可以通过根部从土壤中吸收养分和水分，植物纤维再通过动物采食、消化形成肉类、皮毛等动物产品。在放牧过程中，草原土壤和植物会受到动物采食、践踏以及其排泄物的影响（Archer et al. 2017）。例如，放牧时，动物对某类植物的偏爱会影响不同类型牧草的落叶和随后的再生长过程（Barrett et al. 2005），动物可以在潮湿条件下压实土壤，影响土壤性质和植物生长（Bertram et al. 2004），动物的粪便和尿液返回土壤会导致土壤中矿物质和有机质的变化（Haynes and

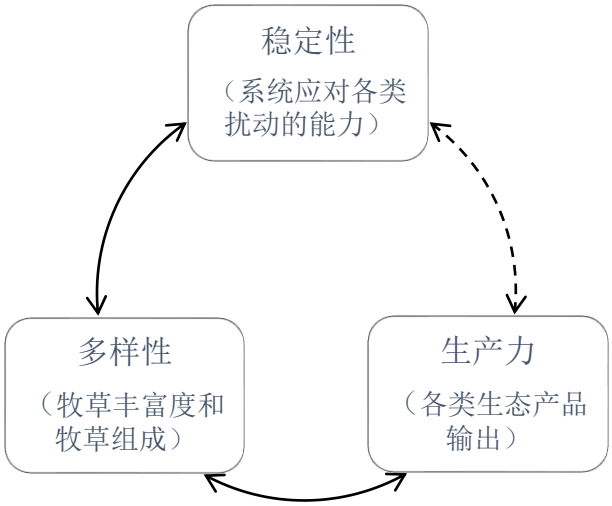
Williams 1993）。大量的研究表明，良好的放牧模式可以有益于环境，促进养分循环和促进植物和动物的生物多样性，而不善的放牧模式可能导致环境退化（Bilotta et al. 2007）。此外，一些地区草原使用权的私有化，削弱了牧民应对干旱和天气事件的能力，增加了草原应对环境变化的脆弱性（Li and Huntsinger 2011）。

对于任何生态系统，研究人员通常从生物多样性、生产力和稳定性三个方面进行分析（图1-2）。作为生态系统一个最重要的特征，稳定性表达了整个生态系统抵抗各类扰动的能力，其强弱程度取决于整个生态系统所处环境的非生物因素以及各类动物活动对植物群落结构的影响（刘军 2015）。因此，对生态系统稳定性的调节往往从提高物种多样性入手。在半干旱地区的草原生态系统中，生态系统结构和功能的稳定性主要由其中牧草组成的多样性决定。草原生态系统中，放牧活动通过控制牧草与大型食草动物之间的关系，影响整个系统中物质、能量循环过程。因此，要使整个草原稳定可持续的发展，维持草原承载力，就需要优化放牧模式以匹配动物自身特性和牧草群落生产力特征。

在放牧区域，牧草组成的多样性如同牧草生产力一样会影响大型食草动物的放牧活动和饮食特征。牧草组成的多样性水平与大型食草动物对牧草的喜爱程度共同作用，在很大程度上影响了动物活动规律、采食强度及饮食结构的多样性。在优质牧草密集的区域，大型食草动物采食活动的活跃度明显提高（Bailey et al. 1996）。Gersie（2020）研究表明，当草原系统的牧草差异较高时，肉牛会根据记忆返回更高质量的牧草区域进行采食。较高的植物多样性提高了食草动物选择优质牧草的机会，从而提高了动物的饮食质量。并且植物群落结构复杂性的提高，也增加了食草动物采食时选择牧草的难度。

在草原生态系统中，牧草群落结构的多样性与牧草的生产力和食草动物的活动有关。在未放牧的区域，当植被生产力较低时，受外界因素的影响优势种能够生长的更高（Tilman et al. 1996）。随着植被生产力的上升，物种间的竞争强度提高，竞争能力较低的物种被其他物种取代，从而使群落多样性水平降低（Grime 2006）。因此，当植物生产力维持在中等水平时，群落多样性水平最高。

同时，放牧干扰引起植被生产力的波动也会引起植物多样性的变化。当放牧干扰强度或频率较高时，植物群落中以少数耐牧物种为主，群落多样性和结构稳定性均处于较低水平。而当放牧干扰强度较低时，植物群落相对较稳定，但此时植物群落的物种丰富度较低，种间竞争较为强烈，多样性水平也比较低（Grime 2006）。因此，只有当干扰处于中等强度或频率时，植物群落能具有较高的物种多样性，并且群落稳定性处于中等程度（Connell 1978）。研究表明，在中等的放牧强度下，植物群落组成从较高的直立的物种逐渐向较矮的倒伏的耐牧物种转变，最终形成马赛克似的斑块小生境，进而有利于提高植物多样性（McNaughton 1979）。



注：实线表示直接关系，虚线表示间接关系。

Note: Solid lines indicate the direct relationship, dashed lines indicate the indirect relationship.

图 1-2 草原生态系统多样性、稳定性和生产力之间的关系

Figure 1-2 The relationship between the diversity, stability and productivity of rangeland ecosystems.

1.2.2 放牧对土壤的影响

草原生态系统中，土壤是生物生产的重要基质，是牧草和动物的载体以及动植物残体分解和循环的场所。通常采用土壤质量参数（物理、化学和生物指标）评估土壤的健康状况（Cox and Amador 2018），但由于草原所处地区气候、地形、土壤性质、动物类型等因素的作用，放牧活动对土壤理化性质和土壤微生物的影响并无统一结论。一般而言，中等强度的放牧活动对草原土壤没有明显的影响，但长期的过度放牧会对干旱或半干旱地区草原土壤造成不利影响（高英志等 2004）。Villamil et al.（2001）通过与未放牧的草原相对比发现，就表层（0-20 cm）土壤而言，长期放牧会显著降低土壤孔隙度，特别是>50 μm和9-50 μm的孔隙分布，提高土壤的土壤容重和机械阻力。Cox and Amador（2018）研究发现，放牧会提高0-15 cm土壤容重和机械阻力，并显著降低>250 μm土壤水稳性团聚体含量以及土壤团聚体稳定性。但也有研究表明，适当放牧并不能对土壤容重或其他土壤性质造成显著影响（Quiroga et al. 2009; Siri-Prieto et al. 2007）。Greenwood et al.（1997）研究表明，放牧会降低表层5 cm厚度土壤的孔隙度，但对土壤的其他物理性质没有显著影响。放牧对土壤水分的影响也不尽相同。Rauzi and Smith（1973）发现随放牧量的变化，草原渗透性表现为：适量放牧 > 轻度放牧 > 禁牧。Hiernaux et al.（1999）在撒哈拉以南地区的放牧试验也佐证了这一观点，其研究表明动物践踏会减少土壤表面结皮，从而提高土壤的渗透率。但过度的践踏会降低土壤渗透率，这可能是因为过度践踏对土壤的压实作用造成的（Villamil et al. 2001）。Cox and Amador（2018）研究表明，由于未放牧的草原土壤

中的植物根系作用会产生更多的大孔隙（Bharati et al. 2002），土壤渗透性要好于放牧草原，且不同放牧动物类型的草原土壤渗透率没有显著差异。而Kobayashi et al.（1997）通过对同一草原阳坡和阴坡的研究发现，当选择同一类型动物在同等强度下进行放牧活动时，阳坡的土壤水分含量会因动物活动而减少，但阴坡土壤有效水含量未受到影响。

土壤有机质会通过提高团聚体稳定性、水分渗透率，并为植物和微生物提供营养和能量，进而影响土壤物理、化学和生物特性（Gugino et al. 2009）。有研究表明，与未放牧的草原相比较，放牧对土壤有机质含量并没有显著的变化（王艳芬 1998; Cox and Amador 2018），但也有研究表明放牧会提高土壤有机质含量（Reeder and Schuman 2002）。而Frank et al.（1995）通过同位素示踪法对比不同放牧率下草原土壤有机碳的变化表明，与休牧草原相比较，中等强度的放牧活动降低了土壤有机碳含量，而重度放牧条件下土壤有机碳含量没有显著变化，并认为与重度放牧条件按下C4植物生物量增加有关（C4植物的根冠比大于C3植物，有助于生物量向地下运输）。其次，放牧过程中动物的践踏作用有助于枯死的牧草破碎并转移到土壤中避免其被氧化（Rakkar et al. 2017）。再者，动物的尿液和粪便有利于提高草原土壤表层的速效养分含量，而从提高土壤的矿化作用，同时也促进了牧草残体在表层土壤中的分解速率，使得植物根系分布在表层土壤的比例增加，有利于表层土壤有机碳在特定阶段内维持在原有水平或更高水平（李香真和陈佐忠 1998）。但Abril and Bucher（1999）在阿根廷稀树草原的研究结果表明，放牧活动会导致草原土壤有机碳含量的降低，且有机碳含量随着放牧率的增加而降低。Hiernaux et al.（1999）指出，在半干旱和干旱草原放牧活动会导致土壤有机碳降低，这是此类草原的土壤有机碳含量较低且土壤稳定性较弱造成的。王仁忠和李建东（1995）的研究同样表明，草原土壤有机碳含量和土壤含水量随放牧强度的提高呈逐渐下降的趋势，并指出这是造成草原退化、盐碱化的主要原因。Milchunas and Lauenroth（1993）认为，食草动物的放牧活动影响草原土壤有机碳的过程受生物因素如动物类型、放牧制度和持续时间等，和非生物因素如土壤类型、土壤含水量和温度等的共同制约。例如，Frank and Groffman（1998）研究发现，非生物因素中地形和气候 对草原土壤中养分含量的影响远大于放牧作用。在草原生态系统中，食草动物的采食活动对草原土壤微生物生物量的影响与土壤状况有关（Bardgett and Wardle 2003），而土壤养分受温度、降水、植被类型、管理措施等多个因素的影响（Burke et al. 1989）。此外，由于动物排泄物随动物的运动轨迹随机分布，使得这些斑块中氮浓度远远超过了当地植物生长的需求，导致了土壤中有效氮的损失（Nichols et al. 2018）。

1.2.3 放牧对植被的影响

草原维持了陆地生态系统约30%的净初级生产力（赵娜等 2011），且约有28%-30%的有机碳存储于草原当中（IPCC 2007）。据估计，到2100年，全球地表平均温度将比1990年增加1.4-5.8 ℃，全球年平均降水量将增加，局部地区有增有减（IPCC 2014）。作为对气候变化最为敏感的土地利用类型之一，草原对全球碳循环和气候调节都起着极其关键的作用，因此草原生态系统的稳定性对全球生态系统的良性循环也至关重要（Wan et al. 2010）。生态系统的稳定性主要取决于植物群落结构特征，而草原中植物群落的动态及其稳定发展通常受食草动物、土壤肥力、降水量及时空尺度等生物或者非生物因素的影响。维持植物群落物种多样性的主要途径是防止一种或少数几种植物成为群落中的优势种（Bobbink and Willems 1993）。由于草原一般位于降水量低且分布不均匀的地区，年平均降水量（MAP）和降水季节分布特征（PSD）会显著影响地上净初级生产力（ANPP）的空间变化（Guo et al. 2012）。有研究发现，当区域气候变得更加温暖、干旱，或者经历长时间干旱时，会促进草原向沙漠灌木丛的转变（Anadon et al. 2014）。同样，Sankaran et al.（2005）通过对非洲800多个观测站点进行归纳得到，当年MAP < 650 mm时，降水量增加会促进草原向木本植物更多的林地发展。

作为草原生态系统中主要生物成分，动物与植物之间呈现一种双向反馈的状态。植物为动物的生存提供了大量的物质和能源，植物组成特性决定了动物采食环境的异质性。放牧对植被的影响，主要是动物的采食活动、践踏和排泄物的沉积给植被的生长和分布带来的直接或者间接的影响了植物的生物量、群落动态和演替过程（Crawley 1983; 王德利和王岭 2011）。因此，动物与植物之间的关系决定了牧草的净生产力、植被多样性、群落组成，以及整个生态系统的稳定性（Liu et al. 2015）。通常认为，放牧活动能够消耗草原中那些适口性较好、耐牧性较低的优势植物类群，从而提高植物群落的物种多样性（Belsky 2010）。Adler and Lauenroth（2000）通过位于科罗拉多州东北部的矮草草原上的放牧试验发现，未放牧的区域格兰马草（*Bouteloua gracilis*）的覆盖度较低且C3植物的覆盖度较高，放牧会降低草原植被的空间异质性。王德利和王岭（2011）的研究结果表明，牧草株高的不确定性随着放牧率的增加而降低，这是由于当放牧率较高时食草动物中对采食牧草的选择性降低，而当放牧的放牧率逐渐降低时采食的选择性也随之提高。但Olff and Ritchie（1998）的研究显示，牧草组成的多样性不会因为食草动物放牧活动而提高，这可能与试验期间的降水、温度等因素有关。此外，由于放牧时动物运动的随机性，外来植物的种子会随着动物采食和排泄的过程带入草原，并且动物的排泄物为种子的生长提供了充足的养分，从而提高外来植物入侵的概率，影响草原的群落结构（Archer et al. 2017）。此外，草食动物放牧时的践踏作用会增加土壤容重，并且枯死的牧草破碎之后通过动物践踏与土壤充分接触，而土壤表面温度随着牧草植被覆盖度的降低而增加，也将促进牧草残体的分解，加速草原生态系统中养分的循环过程（Hofstede 1995）。总之，可以通过充分了解牧草群落结构与食草动物种群的相互作用，调整放牧模式以维持牧草组成的多样性、保证草

原生态系统提供各类生态服务和产品的能力，并且也有利于提高草原抵抗各类扰动的稳定性。

1.2.4 放牧模式对草原生态系统的影响

天然草原是肉类食品、羊毛和皮革类产品的主要生产区，也是野生食草动物的繁殖地、迁徙地和越冬地。因此，在世界人口不断增长的情况下，草原的可持续发展至关重要，其中放牧活动对草原植被多样性和草原生态系统稳定性的影响是国际社会普遍关注的问题。

天然草原中，传统连续放牧模式是指在整个放牧季内或者全年连续进行放牧活动（Augustine et al. 2020）。在该模式下，为了降低放牧动物持续的啃食、践踏活动对牧草生长带来的不利影响，一般建议牧民采用连续放牧时将放牧量设置在一个较低的水平（Briske et al. 2008）。但受环境因素的影响，牧草的生长具有很大的不确定性，若在牧草生长旺盛的年份，较低的放牧量必然制约了牧民的收益。并且由于动物会优先选择某类植物或者某个斑块/区域的植物，会使得被啃食的斑块上放牧密度远高于该地区的平均放牧率，当该区域上植被无法保持其生物量的阈值时，草原便开始出现退化。因此在牧草生长较差的年份，即使整个草原的平均放牧率处于较低水平，传统连续放牧模式下天然草原仍会呈现退化趋势（Skopec et al. 2017; Tainton 1999），并且这一退化现象随着草原围栏面积的增加而明显（Müller et al. 2007）。

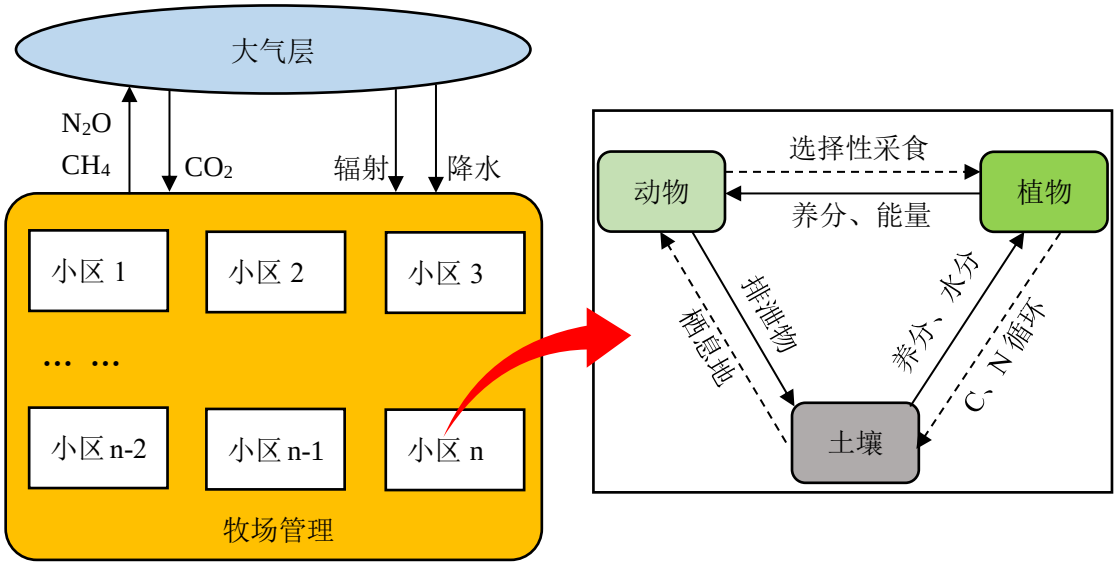
保护草原生态系统稳定的关键是要提高牧草的生物量。早期的研究表明，多围栏轮牧和牧草生长季休闲相结合可以有效的改善草原状况（Snyman 2003）。适应性轮牧模式是指将整个草原划分为若干个围栏，并在每个生长季选择适当的围栏进行休牧，剩余用于轮流放牧的围栏在当年只进行一次高强度短时间的放牧活动，其余时间用于休闲恢复。有研究表明，与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式在维持草原生态系统稳定的同时可以保持较高的放牧率（Savory and Parsons 1980; Teague et al. 2011）。此外，适应性轮牧模式可以有效减少土壤径流和养分流失，并且动物偏爱的植株在被啃食后也可以充分恢复（Park et al. 2017b; Teague et al. 2011）。但Briske et al.（2008）通过总结包括适应性轮牧模式在内的不同放牧模式的研究发现，与传统连续放牧模式相比较，其他任何放牧模式不论是牧草产量还是动物体重的增加量均没有显著差异。因此，需要进一步明确适应性轮牧模式与传统连续放牧模式对草原生态系统内牧草生长和动物生产过程的影响，从而为决策者和牧民建立更合理、科学的放牧管理制度提供理论依据。

1.2.5 草原生态系统模型

草原生态系统为大量动物提供了栖息地，具有丰富的生物多样性，必须建立有效的保护措施，维持草原健康可持续发展。通过田间试验的方法，可以加深我们对农业系统中各个组分的理解，并能够很好的展示当条件改变时生产过程的实际状况（Ma et

al. 2001）。但由于草原受土壤质地、气候等非生物因素影响，以及火灾，降水或放牧等干扰，草原通常具有很强的异质性（Fynn et al. 2014）。并且由于动物活动的不确定性，土地面积和经济因素的限制，使得有关草原的观测试验无法重复（Andales et al. 2005; Farrie et al. 2015），很难根据特定的时间和地点条件总结和推广实验结果（于强和王天铎 2001）。同时，随着大数据时代的到来，农业信息化在进一步发展中成为一个亟待解决的关键问题。例如，如何组织和总结从各种监测设备获得的大量数据，以及如何获得有用的结论来指导生产实践。为了深入研究草原系统的生产过程，进一步明确气候变化、放牧模式等因素对草原生产和土壤承载力的影响，世界各地开发出许多针对草原生态系统的模拟模型（Farrie et al. 2015）。

模型模拟是一种整合与草原生态系统密切相关的气象，土壤和经济等要素的方法。建模方法将降低决策风险，扩大特定草原生产系统的知识，提高生态系统的可持续性和牧民的收益（Sullivan and Rohde 2002）。如图1-3所示，草原生态系统模型通常包括以下几个主要的部分：1）天气，包括历史（或随机生成）的降雨、太阳辐射、最高气温、最低气温、风速和相对湿度；2）土壤，包括结构、容重、萎蔫系数、饱和水含量、养分状况、碳氮比等；3）植物，包括植物种类和栽培品种，每种植物的营养需求，生长潜力，病虫害对生长的影响，对温度和水分胁迫的敏感性，植物模块模拟的重要过程包括光合作用、呼吸作用、养分吸收和蒸腾作用；4）动物，包括结合不同年龄和基因型动物的生理状态、疾病对生长的影响、饲料偏好、消化能力和能量代谢相关的过程；5）管理，包括放牧率、放牧模式、放牧时间和补充饲料等。



注：实线箭头表示物质传递过程，虚线箭头表示前后两者的关系。

Note: Solid arrows represent the material transfer processes, dashed arrows represent the relationship between the front and back.

图 1-3 草原生态系统示意图

Figure 1-3 The simple diagram of the rangeland ecosystem.

1.2.5.1 模型介绍

（1）SAVANNA模型由美国科罗拉多州立大学的Mike Coughenour于上世纪80年代开发，最早用于模拟肯尼亚半游牧地区食草动物和牧草之间的相互作用（Coughenour 1985）。该模型可以模拟多种植物生产、动物生产和种群动态，作为最早的面向空间的生态系统模型之一，该模型可以模拟景观尺度上草原的空间变异。Bunting et al.（2016）应用SAVANNA模型分析了气候变化对南非国家公园内四个主要区域植被覆盖的影响，发现整个公园的植被分布与南北气候梯度有关，且随着气候变化草本植物和灌木将减少，以可乐豆木（*Colophospermum mopane*）为主的木本植物将增加。Ludwig et al.（2001）利用SAVANNA模型对澳大利亚稀树草原进行模拟，结果发现不同放牧强度下热带草原植被恢复力高于红壤林地。Boone and Hobbs（2004）在围栏对食草动物影响的研究中，利用SAVANNA模型评估了围栏密度对草原承载力的影响，结果表明过密的围栏会显著降低该区域可承载牛的数量。该模型包括水量平衡、植物生长、放牧和种群动态四个子模块。

（2）GRAZPLAN系列模型起源于1985年，由澳大利亚科学与工业研究组织植物工业部的GrazPlan小组开发，以检验澳大利亚降水富集的温带地区的放牧生产风险，包括GrazFeed、GrassGro以及AusFarm决策支持工具（Donnelly et al. 2002; Snow et al. 2014）。GrazFeed子模型是与“反刍动物喂养标准”并行开发的，该模型描述了种群年龄构成及种群的动态，通过预测动物能量和蛋白质的采食量，并与“标准”中不同生理状态下动物所需能量和蛋白质比较，从而帮助用户确定生殖周期，死亡率和补充饲料用量（Moore and Ghahramani 2014）。GrassGro子模型将动物生长模型于牧草生长动态模型相结合，旨在了解和预测多物种草原和放牧它们的动物的动态，包括当地天气记录、土壤特性、管理和经济收益。该模型可以用来模拟年际气候变化或者放牧模式对草原收益的影响。AusFarm模型用来连接APSIM模型中作物土壤模块与GRAZPLAN模型中草原和动物管理模块（Anwar et al. 2015）。总之，GRAZPLAN系列模型可以预测动物的生产、进食量、体重变化和产奶量，并分析不同的管理方案对整个草原生态和经济状况的影响。

（3）APEX（Agricultural Policy/Environmental eXtender）模型最初在国家动物和环境试点项目中被开发的，用来将Environmental Policy Impact Climate（EPIC）模型扩展到整个农场或者小流域尺度（Williams et al. 2006）。该模型包括12个主要组成部分：气候、水文、作物生长、农药、养分循环、侵蚀、碳循环、管理、土壤温度、植物环境控制、经济预测和子区模块。在最新版本的APEX模型中将选择性放牧纳入放牧管理模块（Zilverberg et al. 2018）。用户可以根据土壤性质、土地利用类型、气候和管理特征将一个区域划分成若干个子区（Gassman et al. 2009），并且APEX模型

可用于评估改变管理措施对区域土壤、植被、水分、经济和可持续性的影响（Gassman et al. 2006; Osei et al. 2000; Park et al. 2017a）。

（4）GPFARM-Range（Great Plains Framework for Agricultural Resources Management-Range）模型是GPFARM模型中有关牧草生长和牛生产的部分提取组合而成的（Adiku et al. 2011），用来模拟气候、土壤以及不同放牧率对牧草生长和牛体重变化的共同影响（Andales et al. 2005; Fang et al. 2014b）。模型可以用来预测同一围栏中的4个植物功能类型组，并预测牛的体重变化。Qi et al.（2012）在GPFARM-Range模型中增加了碳氮循环的子模块，指出更新后的模型可以很好的模拟草原土壤有机质和全氮含量。并在此基础上又增加了不同CO_2浓度下计算植物生物量和气孔阻力的算法，并得出CO_2升高将导致植物的生长速率和气孔阻力增高。Fang et al.（2014a）利用原始的GPFARM-Range模型，修改建立了一个独立的Steer版本，评估了该模型模拟美国北部半干旱混草草原牧草生长和肉牛生产的能力，并通过模拟提出了不同的生长季的最适放牧率，以实现较高的经济收益且降低草原退化的风险。

（5）PaSim（Pasture Simulation Model）模型是一个基于过程的草原生态系统模型，用来模拟草原和草原生产力以及向大气排放的温室气体（Riedo et al. 1998）。PaSim模型早期用于模拟草原的干物质积累以及相关的C、N和水分循环（Riedo et al. 1998）。随后又增加了对N_2O排放、动物对牧草的选择性、牧草品质对动物CH_4排放的影响等（Vuichard et al. 2007）。Graux et al.（2011）为了提高放牧时动物性能模拟的准确性，针对动物的牧草采食过程结合SEBIEN模型（Jouven et al. 2008）开发了PaSim模型（5.0版），可以模拟三种动物类别：哺乳期奶牛和小牛、奶牛和小母牛。同时该版本的PaSim模型中关于牧草产量方面，将植被组成和高温气候对草原的影响纳入模型。该模型包括6个模块：植物生长、微气候、土壤生物学、土壤物理、动物过程以及管理选择。

（6）EcoMod系列模型包括三个具有相同生物物理基础的模型（Johnson 2013）。其中，SGS模型于二十世纪九十年代开发，最早应用于澳大利亚南部高降水量地区的可持续放牧研究中。而后针对奶牛的生产过程对模型进行改进，建立了DairyMod模型，并进一步建立了可以模拟奶牛、绵阳、肉牛和鹿的EcoMod模型。SGS模型（Sustainable Grazing Systems Pasture Model）该模型由6个子模块组成。牧草生长模块主要模拟干物质的积累和分配过程以及CO_2对牧草生长的影响，并且SGS模型允许用户同时模拟包括一年生或者多年生牧草、C3或者C4类型牧草以及豆类植物。水分模块主要模拟降水、截留、水分入渗和再分配的过程。土壤模块模拟土壤有机质周转、氮素固定或矿化的过程。动物模块包括动物生长和能量动态，包括身体蛋白质、水和脂肪。其中，动物蛋白体重被认为是代谢状态的主要指标，而脂肪则被认为是生理过程的代谢能量的潜在来源，例如哺乳期间的能量需求。此外该模块还包括补充饲料，且饲料成分对

生长和新陈代谢有直接影响。管理模块允许用户设置不同的放牧方式，并且可以对单个或者多个围栏自定义其土壤类型、养分状况、牧草种类等基础条件。最后，SGS模型的温室气体模块模拟了植物和土壤碳平衡、N_2O和CH_4排放过程（Johnson 2013）。

1.2.5.2 过程概述

就草原生态系统而言，核心的内容为牧草生长和动物生产两个部分。在草原模型中，牧草的生长过程主要包括：干物质积累和分配、植物呼吸、环境胁迫，而动物生长过程包括：选择性放牧、牧草采食、养分传递、踩踏和排泄。由于本研究的目的是结合草原系统模型，分析采用适应性放牧与传统连续放牧两种模式对天然草原的生产力以及稳定性的影响。因此，在分析不同草原系统模型的模拟过程时，只涉及到一些模型中模拟肉牛生长的部分。

（1）牧草生长模拟

牧草生长过程是草原生态系统最主要的过程之一，它直接反映了草原初级生产力的高低，并且与动物生产、植被恢复密切相关。Van et al.（2003）将作物模型中有关生物量积累计算方法归为两类，即基于光能利用率或光合作用的方法。基于光能利用率（LUE）的方法是指在良好的条件和充足的营养供应下，生物质生产与被冠层截获的光辐射之间存在线性的关系（Monteith 1977），因此可以在不详细描述光合作用和呼吸作用的情况下进行计算模拟。而基于光合作用的方法是从每日入射辐射、温度和叶面积指数（LAI）整合树叶CO_2同化的瞬时速度来计算冠层CO_2同化的日速率（Van et al. 1992）。草原系统模型中，较多采用基于光能利用率的方法，如APEX、GRAZPLAN和PaSim模型等，而SAVANNA模型中植物生产是由水分利用效率计算得到的。同时，也有模型如SGS模型采用累积光合作用产物的方法计算生物量。

关于牧草生长的模拟在SAVANNA模型中是由净初级生产子模型控制的（Coughenour 1993）。其中，净初级生产的计算过程如下：

$$NPP_{nsp} = \sum_{l=1}^{nlay} Atrans_{l,nsp} \times WUE_{nsp} \tag{1-1}$$

式中，NPP_{nsp}表示物种*nsp*的实际净初级生产速率（g m^{-2} d^{-1}），$Atrans_{l,nsp}$表示实际生产过程中植物种*nsp*在土壤的*l*层吸收的水分（mm H_2O），WUE_{nsp}表示物种*nsp*的水分利用效率（g m^{-2} mm^{-1} H_2O）。水分利用效率WUE_{nsp}是由植物的蒸腾速率和净光合速率得到的。首先，该模型运用Beer定律计算穿过某一高度冠层的太阳辐射，并做为入射辐射到下一个较低的树冠层，从而模拟了光穿透不同高度植物冠层的过程。植物的光合作用速率Ps等于：

$$Ps = Psl \times Efwp(SWC) \times Eftp(Tday) \times Efnp(Pnb) \tag{1-2}$$

$$Psl = PAR / \sqrt{(1+(\alpha \times PAR / Psmx)^2)} \quad (1\text{-}3)$$

式中，$Psmx$表示植物的最大净光合速率，PAR表示光合有效辐射（MJ m^{-2} d^{-1}），α是光响应曲线的初始斜率，Psl表示受光照影响的光合速率。$Efwp$、$Eftp$和$Efnp$分别表示土壤水分、温度和植物含氮量对植物光合作用的影响。SWC表示土壤体积含水量，$Tday$表示温度，Pnb表示植物含氮量。然后，模型通过光合作用速率Ps、湿度H和大气CO_2浓度C得到植物的气孔导度g_s。

$$g_s = e_0 + e_1 \times (Ps \times H / C) \quad (1\text{-}4)$$

最终，利用Penman-Monteith公式，通过气孔导度、水汽压差、风速和太阳辐射得到水分利用效率WUE_{nsp}（Coughenour 1993）。

在GRAZPLAN模型中，用净初级生产力NPP_i表示草原i的同化作用，如下：

$$NPP_i = LUE \times PAR \times \min(Z_w, Z_T) \quad (1\text{-}5)$$

式中，LUE表示辐射利用率（kg ha^{-1}/MJ m^{-2}），PAR表示植物冠层截获的光合有效辐射（MJ m^{-2} d^{-1}），Z_w和Z_T分别表示水分和温度对植物生长的限制因子（Moore et al. 1997）。

在APEX模型中（Williams and Izaurralde 2006），利用光能利用率模型（Moore et al. 1997）计算了植物生物量的日潜在增加量DDM：

$$DDM = 0.001 \times PAR \times (RUE - WAVP \times X_1) \quad (1\text{-}6)$$

$$PAR = 0.5 * RA * (1 - \exp(-0.65 * LAI)) \quad (1\text{-}7)$$

$$X_1 = \max(VPD - 1, -0.5) \quad (1\text{-}8)$$

$$RUE = 100 * CO_2 / (CO_2 + \exp(bc_1 - bc_2 * CO_2)) \quad (1\text{-}9)$$

式中，DDM表示植物生物量的潜在增加量（t ha^{-1}），PAR表示植物冠层截获的光合有效辐射（MJ m^{-2} d^{-1}），RUE表示光能利用率（kg ha^{-1}/MJ m^{-2}），即将光能转化为生物量的效率因子，RA表示太阳辐射，LAI表示植物的叶面积指数，VPD表示水汽压差（kPa），$WAVP$是一个与RUE和VPD相关的作物参数。CO_2表示大气中CO_2的浓度（ppm），bc_1和bc_2是两个与RUE和CO_2相关的参数。式中两个常量0.5和0.65分别表示将太阳辐射转化为光合有效辐射的系数和消光系数。此外，APEX模型在模拟植物生长以及生物量时，考虑了实际生产过程中水分、养分、温度、透气性和辐射五个方面对植物的影响。其中，根系生长主要受土壤状况、温度和铝的毒害作用影响。生物量的积累主要受水分、养分、温度和透气性的限制，如下：

$$DDM' = DDM * REG \quad (1\text{-}10)$$

式中， *REG* 表示植物生长的限制因子（Williams and Izaurralde 2006）。

GPFARM-Range模型中，牧草生长和牛生产的模块由SPUR（Simulating Production and Utilization of Rangeland）模型简化得到。牧草生长模块计算每天的牧草生长和产量，然后用牛生产模块来评估牧草的可用性，并根据动物对牧草的需求计算每天的牧草采食量和动物体重增加。

$$\Delta W = GrowthRate \times AboveBio \times EVP \times massEffect \tag{1-11}$$

$$GrowthRate = maxGrowthRate \times CO_2eff \tag{1-12}$$

$$EVP = ETP \times \min(EWP, ENP) \tag{1-13}$$

式中， ΔW 表示牧草的日生长速率（kg ha^{-1} d^{-1}）， *GrowthRate* 表示受CO_2浓度影响的潜在生长速率（kg ha^{-1} d^{-1}）， *maxGrowthRate* 表示植物的最大生长速率，具体取值参考（Groeneveld 1998）， CO_2eff 表示CO_2浓度对牧草生长的影响因子， *AboveBio* 表示地上部生物量（kg ha^{-1}），*EVP* 表示温度、水分和氮含量对牧草生长的影响。*ETP* 、*EWP* 和 *ENP* 分别表示温度、水分有效性、氮胁迫对牧草生长的影响（0-1）。*massEffect* 表示放牧对牧草生长的影响。

在PaSim模型中，利用光能利用率模型计算植物的生物量时，将植物的冠层分为了阳面和阴面（Riedo et al. 1998）。冠层的日光合速率 P_c（kg C m^{-2} d^{-1}）表示为：

$$P_c = P_{c,conv} f_{watpc} \sum_{h=1}^{N_{canopy}} \left(\frac{P_1(I_{sum,par}(h)}{ABSOR_{v1}}\right) L_{sum}(h) + P_1\left(\frac{I_{shaded,par}(h)}{ABSOR_{v1}}\right) L_{shaded}(h)) \tag{1-14}$$

式中， P_c 表示不同高度植物冠层的光合速率 P_1（μmol m^{-2} s^{-1}）的总和， $I_{sum,par}$ 和 $I_{shaded,par}$ 表示冠层高度为*h*时被阳光照射和遮荫部分吸收的平均光合有效辐射，$L_{sum}(h)$ 和 $L_{shaded}(h)$ 分别是冠层*h*的光照和遮荫部分的叶面积指数， $ABSOR_{v1}$ 表示可见光范围内叶片吸收系数（ $ABSOR_{v1}$=0.85）， $P_{c,conv}$ 是将 P_1 转换为 P_c 的转化因子。 f_{watpc} 表示受不同土层土壤水势影响的水分胁迫因子（Avissar et al. 1985）。

SGS模型中，植物的净生长速率用植物每日碳固定量表示，由植物冠层光合作用的固定量与维持植物正常生长生活所产生的呼吸代谢消耗量决定。

$$G = P_{g,day} - R_g - R_m - R_N \tag{1-15}$$

式中，G为生长速率， $P_{g,day}$ 表示冠层的日光合作用速率， R_g 表示用于植物生长的呼吸消耗， R_m 表示植物代谢过程产生的呼吸消耗， R_N 是植物吸收N素时产生的呼吸消耗。冠层的日光合作用速率 $P_{g,day}$ （kg C m^{-2} d^{-1}）是由冠层瞬时光合作用速率 P_g （μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}）积分得到的。

$$P_{g,day} = 0.012 \times 10^{-6} \int_0^{\tau} P_g dt \tag{1-16}$$

$$P_g = \int_0^{L} P_\ell(I_\ell) d\ell \tag{1-17}$$

式中，t表示时间，τ（S）是以秒为单位的当日光照时间，10^{-6}是将μmol CO_2转换为mol CO_2的转换因子，0.012是将mol CO_2转换为kg CO_2的转换因子。P_ℓ是叶片总光合速率（μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}），I_ℓ是叶片上的光合作用光子通量（μmol photons m^{-2} s^{-1}），L是总冠层叶面积指数，ℓ是一个虚拟变量，用于定义通过冠层深度累加的叶面积指数。

（2）放牧选择模拟

在草原生态系统中，富含纤维素的牧草经过动物的采食、消化、吸收，从而转化为肉类或者乳制品等动物产品（Herrero and Thornton 2013）。因此，对于动物的生长过程的模拟在草原模型中是至关重要的（Snow et al. 2014）。动物选择性放牧是指食草动物有选择的采食某类植物或者植物的某部分的过程。在异质性高的天然草原中，动物的放牧分布、放牧时间和消耗牧草生物量与牧草质量和坡度有关。动物采食所获得的能量和采食食物所消耗的能量，共同决定了食草动物在天然草原中的饮食偏好。各种各样的植物为动物提供了各类潜在的食物，动物采食或者排斥某些植物会对整个生态系统结构和养分循环造成影响，并决定了生物群落之间的相互作用以及自身的种群动态。研究表明，受动物选择性采食的影响，北美大盆地地区的植物群落发生了显著的变化，草本植物明显减少，灌木增加（Stoddart and Smith 1956）。同样，在非洲地区，大象对树叶的采食加速了森林和稀树草原向灌木林或者草原的转变（Van et al. 2017）。因此，放牧时动物对牧草的选择性采食是草原生产过程中最重要的一个环节，并且由于动植物自身条件和所处环境的差异，对牧草的选择通常具有很大的不确定性（Ellis et al. 1976）。早在上世纪七十年代，Ellis et al.（1976）总结前人对选择性放牧的各种假设得到，不同的消费者和不同的环境条件下，采食选择的机制可能有很大的不同。并在此基础提出，在分析或模拟选择性放牧的过程中必须考虑的四个主要因素，分别是：动物对牧草的需求、牧草的有效性、动物对特定牧草的偏爱程度以及动物对牧草的选择。其中，动物对牧草的需求与其自身的代谢速率、生殖生理状况有关。牧草的生长密度、冬季积雪的厚度会影响牧草的有效性。而动物对牧草的偏爱程度除了与自身状况有关，还与牧草的大小、品质、新鲜度，以及环境温度有关。动物对牧草的选择则由自身的生殖状况和对牧草的消耗程度决定。不同的草原系统模型，模拟动物放牧的选择性也不尽相同。

SAVANNA模型中，选择性放牧过程的模拟受不同类型牧草有效性以及动物对牧草总的喜爱程度的影响，动物对牧草喜爱程度由牧草的消化率决定。存活植物的消化

率表示与叶片氮含量相关的函数，死亡植物的消化率设定为固定值。动物偏爱度的取值在0~1之间，当动物对牧草的总偏爱程度等于1时，说明动物对所有的牧草都不挑剔，动物对牧草的采食完全取决于牧草是否有效。

GRAZPLAN模型在计算动物对牧草的潜在采食量时将牧草分为六类，每类牧草都有相应的消化率，并且同时考虑其有效性（Freer et al. 1997）。牧草有效率F_d的算法为：

$$F_d = UC_d \times RR_d \times RT_d \tag{1-18}$$

式中，UC_d表示d类牧草未能满足动物需求的比例，RR_d和RT_d分别代表了动物采食d类牧草时相对的采食速度和消耗时间。

APEX模型中，动物对牧草的喜爱程度的模拟采用了PHYGROW模型中的方法（Zilverberg et al. 2018）。动物在某一天对某类牧草的喜爱程度分为：首选采食（最喜爱）、理想、不理想和拒绝。模型中将牧草按存活和死亡分为两大类，进一步按牧草按品质分为3大类，分别是：由动物喜爱到动物满意的牧草，由动物满意到动物不满意的牧草，以及动物不食用的牧草。利用Blackburn and Kothmann（1991）的方法，通过氮浓度、总可消化养分和牧草抗采食性因素，计算每种牧草质量Qgf，并考虑了由于牧草自身化学物质（例如单宁）和生理因素（例如刺）产生的抗采食性，以及动物对植物抗采食性的耐受程度，牧草品质的计算如下：

$$\begin{aligned} Q_{gf} &= Minimum(0.032,\ N\ concentration[g\ g^{-1}]) * Minimum(0.9, TDN\ [g\ g^{-1}]) \\ &* Minimum(1, 1 + Grazer\ anti_quality\ tolerance - Anti_quality\ of\ \ forage) \end{aligned} \tag{1-19}$$

式中，$Anti_quality\ of\ \ forage$表示牧草的抗采食性，取值为0时表示牧草不存在抗采食性，取值为1时表示牧草具有极端的抗采食性；$Grazer\ anti_quality\ tolerance$表示动物对牧草抗采食性的忍耐程度，取值为0时表示动物不能忍耐牧草的抗采食性，取值为1时表示牧草的抗采食性对动物没有影响。在APEX模型中，按动物的喜爱程度，将牧草分为首选型、理想型和拒绝型3类，各类牧草所占比例计算如下：

$$PFRAC_g = 1 - e_{gi}^{-3.65 * PF_{gi} / TF_{gi}} \tag{1-20}$$

$$UFRAC_g = 0.031971 * e_{gi}^{2.89 * UF_{gi} / TF_{gi}} \tag{1-21}$$

$$DFRAC_g = 1.0 - UFRAC_g - PFRAC_g \tag{1-22}$$

式中，$PFRAC_g$表示首选型牧草所占比例，$UFRAC_g$表示拒绝型牧草所占比例，$DFRAC_g$表示理想型牧草所占比例，g表示牧草，i表示第i天，PF表示首选型牧草生物量（kg ha^{-1}），UF表示拒绝型牧草生物量（kg ha^{-1}），TF表示所有牧草总量（kg ha^{-1}）。

GPFARM-Range模型中，牧草的品质由养分含量和动物的偏爱程度决定，如下：

$$QualForage = \sum_i (ForTDN_i \times RelPref_i) \quad (1\text{-}23)$$

式中，*QualForage*表示牧草品质，$ForTDN_i$表示*i*类牧草中可吸收养分含量，$RelPref_i$表示动物的偏爱程度。在计算动物每日牧草采食量时同时考虑了牧草的有效性和牧草的品质（Andales et al. 2005; Fang et al. 2014b）。

在PaSim模型中，无论模拟哪种动物的牧草采食过程，都要考虑动物的摄食能力与牧草的品质（Jouven et al. 2008）。其中，动物对牧草的采食能力*IC*还受到动物的类型和体重*LW*的影响。

$$IC = (0.03275 \times LW^{0.9}) + i \quad (1\text{-}24)$$

式中，0.3275为肉牛的系数，*i*与动物的体重有关。当$LW < 150$ kg时，$i = 0.2$；当$150 \le LW < 300$ kg时，$i = 0.1$；当$LW \ge 300$ kg时，$i = 0$。牧草的品质FV_H受牧草消化率*OMD*以及牧草的总氮含量N_{tot}的影响。

$$FV_H = \frac{95}{78.2 \times OMD + 700 \times N_{tot} + 20.02} \quad (1\text{-}25)$$

$$OMD = \frac{(89.49 - 0.1102 NDF_{nd})}{100} \quad (1\text{-}26)$$

$$NDF_{nd} = NDF(1 - DNDF) \times 1000 \quad (1\text{-}27)$$

可知，牧草的消化率由动物采食牧草中不可消化纤维（NDF_{nd}）的含量决定。而NDF_{nd}与动物采食牧草中的纤维含量（*NDF*）和纤维的平均不可消化分数（*DNDF*）有关。

SGS模型中，动物对牧草的采食由采食选择、牧草丰富度、牧草质量和积雪厚度有关（Johnson 2013）。关于动物的选择性方面，主要考虑了牧草的消化率和有效性。模型将动物采食的牧草分为三种基本成分，分别是纤维NDF（纤维素、半纤维素、木质素）、蛋白质和中性可溶物（糖类、淀粉、脂肪）。三种成分在牧草中所占比例分别由$f_{NDF,feed}$、$f_{P,feed}$和$f_{S,feed}$表示，可知$f_{NDF,feed} + f_{P,feed} + f_{S,feed} = 1$。牧草的总消化率$\delta_{feed}$表示为三种成分的消化率之和：

$$\delta_{feed} = \delta_{NDF,feed} \times f_{NDF,feed} + \delta_{P,feed} \times f_{P,feed} + \delta_{S,feed} \times f_{S,feed} \quad (1\text{-}28)$$

式中，$\delta_{NDF,feed}$、$\delta_{P,feed}$和$\delta_{S,feed}$分别代表纤维、蛋白质和中性可溶物的消化率，且$\delta_{P,feed} = \delta_{S,feed} = 0.85$。因此，牧草的总消化率主要受牧草成分和纤维消化率的影响。牧草的有效率ϕ_{pas}表示为

$$\phi_{pas} = \frac{\xi_{pas}}{\xi_{pas,ref}} \quad (1\text{-}29)$$

$$\xi_{\mathrm{pas}}(W_{pas})=\frac{(W_{pas}/W_{pas,h})^{q_{pas}}}{1+(W_{pas}/W_{pas,h})^{q_{pas}}} \quad (1\text{-}30)$$

式中，W_{pas}为牧草的有效生物量，$W_{pas,h}$为ξ_{pas}=0.5时牧草的有效生物量，q_{pas}为曲率系数。$\xi_{pas,ref}$表示标准草原中，牧草有效生物量$W_{pas,ref}$对应的ξ_{pas}值。标准草原的牧草有效生物量$W_{pas,ref}$=2 t d wt ha^{-1}。

（3）牧草采食模拟

牧草的采食过程是整个草原生态系统中最重要的组成部分。牧草采食通常指通过放牧动物或机器收割，完全（graze）或部分（browse）地去除草类和低矮的灌木等植物的地上部分的过程（Hodgson 1979）。目前，不同模型中模拟动物采食牧草的方法，一般分为三类：

第一类方法假设牧草的采食量与有效生物量之间存在线性关系（No'am et al. 1992）。模拟放牧过程时，动物每日的牧草采食量I取决于动物采食牧草的效率，以及牧草能够被动物利用的能力（牧草的有效生物量）。单位草原一次放牧过程，牧草的采食量即牧草被消耗的量：

$$I=r_{intake}\times B_{available} \quad (1\text{-}31)$$

式中，$B_{available}$指食草动物可获得的牧草生物量（kg ha^{-1}），r_{intake}表示单位草原中牧草的采食效率，由动物的采食效率和动物数量决定。

第二类方法模拟放牧过程时，更多的考虑动物自身的因素。因此，牧草的采食量I主要是由动物的需求来决定的。

$$I=\sum_i W_t\times r_{intake}\times q_i \quad (1\text{-}32)$$

式中，W_t表示t时刻动物的体重，r_{intake}表示单位草原中牧草的采食效率，i表示存活或者死亡的植物，q_i表示i占牧草的分数。

第三种方法的表达式是基于米氏方程建立的，该公式反映了牧草的有效性、消化率对动物采食速率的影响（Fryxell 1991）。

$$I=\frac{r_{max}\times V}{b+V}\times f \quad (1\text{-}33)$$

式中，r_{max}是单位动物每日的最大摄食速率，V表示动物可采食牧草的地上部生物量，b是当牧草采食速率为最大采食速率的1/2时牧草的地上部生物量，f是其他限制因素（0~1），例如SAVANNA模型中动物体重状况。可知，当牧草的地上部生物量非常丰富的时候，每日的牧草采食量接近于一个由最大采食量和其他因素共同决定的恒定值。此时，动物的采食过程相对于牧草而言个零级反应，即再增加牧草对动物的

每日摄食量也没有什么影响。当不存在其他限制因素（f=1）时，每日牧草采食量逐渐趋近的恒定值就是动物的最大摄食速率。

SAVANNA模型中，每日采食牧草的速率如下：

$$Intake = \min(I_{max} \times \frac{V_{consumable}}{\beta + V_{consumable}}) \times Cond, I_{q,max} \tag{1-34}$$

式中，I_{max}表示单位动物每日的最大采食速率，$V_{consumable}$表示动物可采食的地上部生物量（牧草的有效生物量），β表示当牧草采食速率为最大采食速率的1/2时牧草的有效生物量，$Cond$表示其他限制因素。

GRAZPLAN模型中，动物对牧草的潜在采食量$I_{\max}$定义为，当牧草消化率大于80%且不存在其他限制条件时，动物的食草量。由标准动物体重，动物的相对大小和状况决定（Freer et al. 1997; Moore et al. 1997）。而动物每日的相对牧草采食量I主要受牧草的有效性和牧草品质的影响，计算方式如下：

$$I = I_{\max} \times F_d \times R_{Qd} (\frac{sumFor}{avaFor}) \tag{1-35}$$

式中，$I_{\max}$表示动物对牧草的潜在采食量，F_d表示牧草的有效率；R_{Qd}表示牧草的消化率；$sumFor$表示牧草总生物量；$avaFor$表示牧草的有效生物量。

GPFARM-Range模型中动物每日的牧草采食量取决于牧草的有效性和动物的需求量（Andales et al. 2005）。在模型中，当牧草的有效生物量可以满足动物需求时，牧草的采食量由动物的需求决定。当牧草的有效生物量无法满足动物需求时，模拟牧草采食量时要考虑动物需求以及牧草总生物量等因素。

$$\begin{cases} inForage = totDemand, & \text{when } Biomass_{above,ava} \geq totDemand \\ inForage = remDemand \times \dfrac{sumFor}{totDemand}, & \text{when } Biomass_{above,ava} < totDemand \end{cases} \tag{1-36}$$

式中，$totDemand$表示动物的需求量，$remDemand$表示动物瞬时的需求量，$sumFor$表示牧草的总生物量，$Biomass_{above,ava}$表示地上部有效的生物量。

PaSim模型中，动物放牧过程的模拟类似于第一种方法，通过动物采食的牧草干物质量DMI_H与牧草的地上部生物量BM之间的函数关系计算牧草的采食量。并且在计算过程中将动物自身的采食效率、牧草的有效性考虑在内（Jouven et al. 2008）。具体计算公式如下：

$$DMI_H = \frac{IC}{FV_H}(1 - \exp(-0.0012BM)) \tag{1-37}$$

式中，BM表示牧草地上部生物量，IC为动物摄食能力，FV_H为牧草品质。

在SGS模型中，首先假设在不限制牧草可用性时，动物正常生长的消化率为标准消化率$I_{pas,ref}(W_p)$。标准消化率下，动物采食牧草的数量取决于动物体内的蛋白质含量而非动物体重。此时，如果动物活动消耗掉部分脂肪而不是蛋白质，那么该动物的潜在采食量不变。SGS模型中（Johnson 2013）采食量的计算公式如下：

$$I_{pas} = I_{pas,ref}(W_p) \times \phi_{\delta}(\delta_{pas}) \times \phi_{pas}(W_{pas}) \quad (1\text{-}38)$$

式中，$I_{pas,ref}(W_p)$为动物的潜在采食量，$\phi_{\delta}(\delta_{pas})$为标准化后的牧草的消化率（0-1），$\phi_{pas}(W_{pas})$为标准化后牧草的有效性（0-1）。

APEX模型中，每日牧草干物质的采食量为动物每日的需求量和牧草供应量的最小值（Zilverberg et al. 2018），APEX模型该过程做为本研究的一个重点，将在第二章中详细描述。

（4）其他过程模拟

动物生长是草原生态系统养分循环的组成部分。研究表明，牛消耗的牧草中80%的氮素通过其高浓度的粪便或者尿液被重新分配到草原土壤中（Nichols et al. 2016）。受动物消耗水分和饮食质量的影响，尿和粪便中氮素的沉积速率分别为20-80 g N m^{-2}和50-200 g N m^{-2}。同时，尿液中的尿素易挥发释放NH_3气体、并利于提高土壤中铵态氮（NH_4^+-N）含量。动物的排泄物（尿和粪便）返回土壤，一方面促进了土壤养分的再分配（Stumpp et al. 2005），另一方面由于尿液中养分浓度较高，也对地上植被的生长造成了负面影响（Guthery and Bingham 1996）。在草原模型中，牧草的消耗通常与动物的直接采食、践踏和排泄三个因素有关（Chen et al. 2018）。在模型中，动物排泄物通常认为是采食量的一个百分函数。APEX模型将难以消化的营养物质（1-TDN/100）以粪便形式排出体外，并消耗的31%的水分以尿液形式排出，已采食但未转化为组织的养分（即氮和磷）也被排出体外。而PaSim模型中，动物排泄物表示为采食量与其他能量损失之间的差值。

动物踩踏主要引起土壤理化性质的变化，包括土壤碱度、土壤水分保持能力和孔隙度，并改变了微生物的环境，并且这一过程与动物排泄物引起的养分富集共同造成了牧草生物量的损失（Chen et al. 2018）。GPFARM-Range模型与SGS模型中并没有计算由于践踏导致的牧草生物量损失。在SAVANNA模型与PaSim模型中，践踏造成的牧草生物量损失表示为与动物密度有关的函数，计算方式如下：

$$B_{ts} = n \times p \quad (1\text{-}39)$$

式中，B_{ts}表示每日因践踏和灼烧损失的生物量，n为动物密度和p是影响系数（0.008/头）。而GRAZPLAN模型中，践踏的强度与动物的放牧率*SR*有关计算牧草因践踏和降水损失生物量Φ_p的公式如下：

$$\Phi_p = K_{F1pj}(1-\exp(-K_{F2pj}P)) + K_{F3pj} \times SR \quad (1\text{-}40)$$

式中，P为降水量，K_{F1pj}表示因降水而损失牧草生物量的最大比率，K_{F2pj}表示生物量与降水量之间的关系，K_{F3pj}表示因踩踏而导致牧草损失的比率（Freer et al. 1997; Moore et al. 1997）。

1.2.6 存在的问题

有研究表明，大规模轮牧、多牧场轮牧等放牧模式为草原带来了生态和经济双重效益（Teague and Barnes 2017; Teague et al. 2013）。但也有研究表明，轮流放牧并不能改善草原生态状况，且对动物生产没有影响（Briske et al. 2008; Hawkins et al. 2017）。因此，前人研究中有关轮牧制度优劣的争论，还需要在复杂适应系统的背景下结合人为因素（目标设定、经验知识、决策能力）用适应性轮牧模式进行评估（Briske et al. 2011）。与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式对牧草生长、牧草组成以及动物生产影响还需要进一步研究。

由于草原生态系统属于一种由随机的降水为主导，其他非生物因素共同驱动的非平衡系统（Thomas 1994），放牧活动对动物生产的影响易被有利的生长季节所掩盖（Milchunas et al. 1989）。因此，有必要在长时间序列下对适应性轮牧模式进行评估。而基于过程的草原模型能够不受时间、空间、经济等因素的制约，综合评价不同放牧模式对牧草生长和动物生产过程的影响。目前关于草原生态系统的研究较多，但大多研究集中在草原温室气体排放（Del Grosso et al. 2000; Mosier et al. 1997; Nichols et al. 2016, 2018）、放牧与土壤理化性质之间的相互作用（Augustine et al. 2014; Mobley et al. 2014; Parton et al. 1988）、动物生长动态（Boone and Wang 2007; Kannan et al. 2017）和对草原经济收入的影响（Prowse et al. 2015）等方面，而关于放牧模式对草原系统稳定性的研究还比较少，且尚未有关于适应性轮牧模式的模拟研究。

自二十一世纪初，APEX模型被美国农业部自然资源保护局用来模拟并评估不同管理模式对农田和牧场植被生长和环境影响（Zilverberg et al. 2017），新版本的APEX（version 1605）模型增强了模拟多年生植物生长和多种植物之间竞争的能力，并优化了动物选择性采食过程（Zilverberg et al. 2018）。与其他草原模型不同，APEX模型运用能量和蛋白质含量两种方式计算牛的采食量、代谢消耗和体重变化，且计算方法均基于美国国家研究理事会（National Research Council，NRC）公布的第八次修订版肉牛营养需要（National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine, 2016），使得该模型可以更准确的对美国大平原地区肉牛的放牧活动进行模拟。另外，APEX模型作为EPIC作物生长模型在小流域尺度上的扩展，可以根据需要将研究区域划分成若干个子区域进行模拟，且可以分别设置每个区域的气象、土壤、植物、动物和管理参数，这使得该模型可用于模拟传统连续放牧模式、适应性轮牧模式或者更复杂的放牧模式。但该模型尚未用于包括适应性轮牧模式在内任何轮牧活动的模拟。

因此，有必要结合野外试验，明确APEX模型模拟不同管理模式下牧草生长和动物生产的适用性，并对比两种管理模式下牧草组成，阐明动物生产关键因子。此外，由于不同草原所处地理位置和气候等因素的差异，适应性轮牧模式在不同场景中的适用性还有待评估，有必要结合APEX模型分析土壤、温度、降水等因素变化下传统连续放牧和适应性轮牧模式对总地上部生物量和动物生产的影响。

1.3 研究内容和技术路线

1.3.1 研究内容

（1）不同放牧模式对美国大平原牧草生长的影响

对比观测结果和模拟结果，评价APEX模型在不同类型土壤、不同降水条件以及不同放牧模式下，模拟各类牧草生长的可行性。以期从模型的角度评估适应性轮牧模式对牧草生长和牧草组成的影响，并利用校准后的模型进一步探索多种管理模式下牧草的生长状况。

（2）不同放牧模式对美国大平原动物生产的影响

改进APEX模型动物生产模块，使其能够合理计算天然草原中动物体重的变化。利用每年放牧季开始和结束时的动物体重数据，比较肉牛增重观测值与APEX模型模拟值的一致性，评价APEX模型模拟适应性轮牧模式与传统连续放牧模式下肉牛生产过程的可行性。通过模型对肉牛增重过程的模拟，解释引起两种管理模式下肉牛增重差异的原因，并利用校准后的模型进一步探索多种管理模式下肉牛的增重状况。

（3）不同放牧模式下草原生产力对土壤、降水和温度的响应

利用校准后的APEX模型，对不同土壤类型、初始牧草密度变化、年降水量变化、每年固定月份干旱以及温度变化下，适应性轮牧模式与传统连续放牧模式牧草生长和动物生产过程进行模拟评价。草原生态系统对土壤、温度、降水和初始生物量变化的响应。

（4）美国大平原生态系统不同放牧模式的优化与调控

通过对APEX模型的改进，使模型能够按照管理标准自动执行适应性轮牧模式，结合1970-2020年矮草草原的气象数据，对长时间序列下适应性轮牧和传统连续放牧模式下牧草生长和动物生产过程进行模拟，评价不同气候条件下适应性轮牧模式对草原生态系统的影响。

1.3.2 技术路线

本研究以美国大平原地区矮草草原生态系统为研究主体，通过2014-2018年适应性牧场管理野外试验对试验站气象数据（太阳辐射、降水量、温度、风速等）、不同功能类型牧草生物量和肉牛体重进行监测，并同时记录每年肉牛的放牧率、放牧时间及轮牧事件。利用试验观测结果构建APEX模型数据库，并对改进放牧模块后的APEX模型进行校准与验证，评估APEX模型模拟适应性轮牧模式下牧草生长和动物生产的

能力。此后，通过调整放牧率、放牧间隔时间和放牧制度，估计了不同放牧模式对草原生态系统的影响；通过对不同土壤类型、牧草密度、降水量、干旱和温度下草原生态系统进行模拟，分析了适应性轮牧模式在不同环境环境条件中的可行性；通过改进模型的轮牧模块，并结合1970-2020当地历史气象数据，评估了气候波动条件下适应性轮牧模式对草原生态系统的影响；最后，通过与IFSM（Integrated Farm System Model）模型相结合，探讨了提高模型模拟水平的途径。具体流程如图1-4所示：

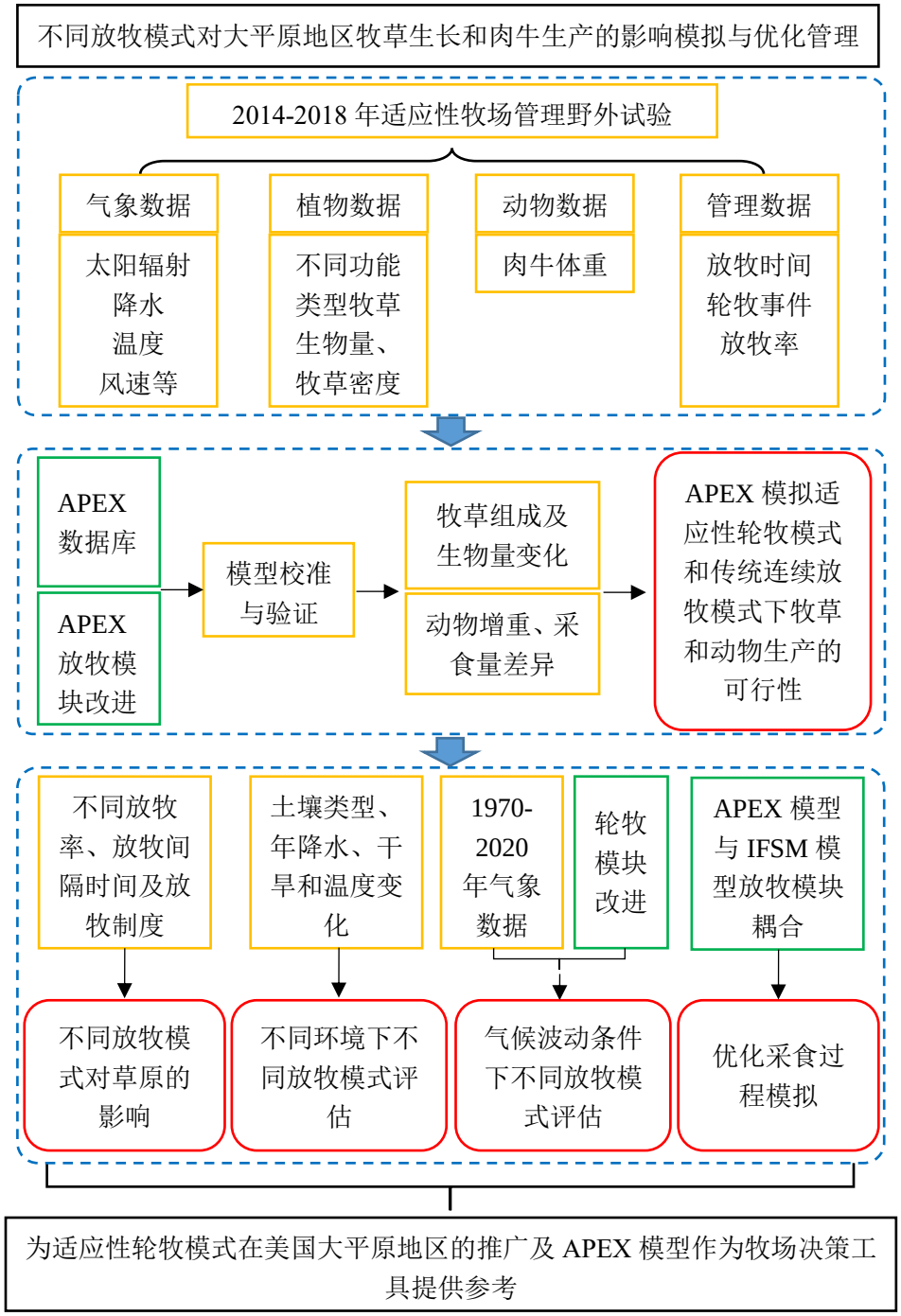


图 1-4 技术路线示意图

Figure 1-4 Schematic diagram of this study

第二章　材料与方法

2.1 研究区概况

本研究野外试验布设于美国大平原的中部平原试验牧场（Central Plains Experimental Range），平均海拔1650 m。该试验牧场位于美国科罗拉多州拉里默县纳恩以北8公里处（40º49’N latitude, 104º47’W longitude），属于美国农业部农业研究服务署（U.S. Department of Agriculture-Agricultural Research Service）的长期定位试验站之一（https://ltar.ars.usda.gov），目前由草原资源研究所（Rangeland Resources & Systems Research Unit）负责日常管理和维护。该试验牧场是美国西部大平原矮草草原最具代表的牧场之一（Burke and Lauenroth 1993），年平均降水量为321 mm，其中80％以上发生在4月和9月之间（Lauenroth et al. 2008）。年平均温度8.6 ºC，月平均温度1月最低-5 ℃，7月最高22 ℃（Nichols et al. 2018）。试验区东部贯穿南北的河流附近为碱性盐滩，其余为细质砂壤土平原（Augustine et al. 2020）。按牧草根系分布最广泛的0-30 cm土壤（Lane et al. 1998）的机械组成，可将该区域的土壤划分为：壤土、砂壤土和砂质黏壤土三种主要类型。植被群落以抗放牧干扰能力强的暖季C4牧草为主，其中格兰马草（*Bouteloua gracilis*）和野牛草（*Bouteloua dactyloides*）贡献了该地区70%以上的地上部净初级生产力（Augustine et al. 2017）。其他常见的物种是冷季C3牧草禾本科的针叶薹（*Carex duriuscula*）和西部麦草（*Pascopyrum smithii*），多年生球葵（*Sphaeralcea coccinea*）和仙人掌（*Opuntia polycantha*），牧草的年平均产量为750 kg ha^{-1}（Augustine et al. 2014; Milchunas et al. 1994）。

2.2 研究方法

2.2.1 试验设计

适应性牧场管理野外试验开始于2014年（图2-1），由美国农业部草原资源研究所的科学家、中部平原试验牧场管理人员和当地牧民共同开展。试验开始前，20个面积为130±7 ha^{-1}的小区被分为10组，每组两个小区的平均草原地形湿度指数（TWI）、水流分布的情况、土壤和植物特征、不同生态位点（Loamy Plains，Sandy Plains，Salt Flat）的相对数量以及在中等放牧率下季节性连续放牧的管理历史都是相似的。在每组两个小区中，随机选择一个做为传统连续放牧模式（TRM）的小区，另一个做为适应性轮牧模式（CARM）的小区（Augustine et al. 2020; Derner et al. 2021）。每个TRM处理下的小区都有一个较小的肉牛牧群在其中进行放牧活动，而CARM处理下，所有

的肉牛当作一个很大的牧群，在CARM处理的小区中进行适应性轮流放牧，该处理下每年计划20%的小区进行休牧。

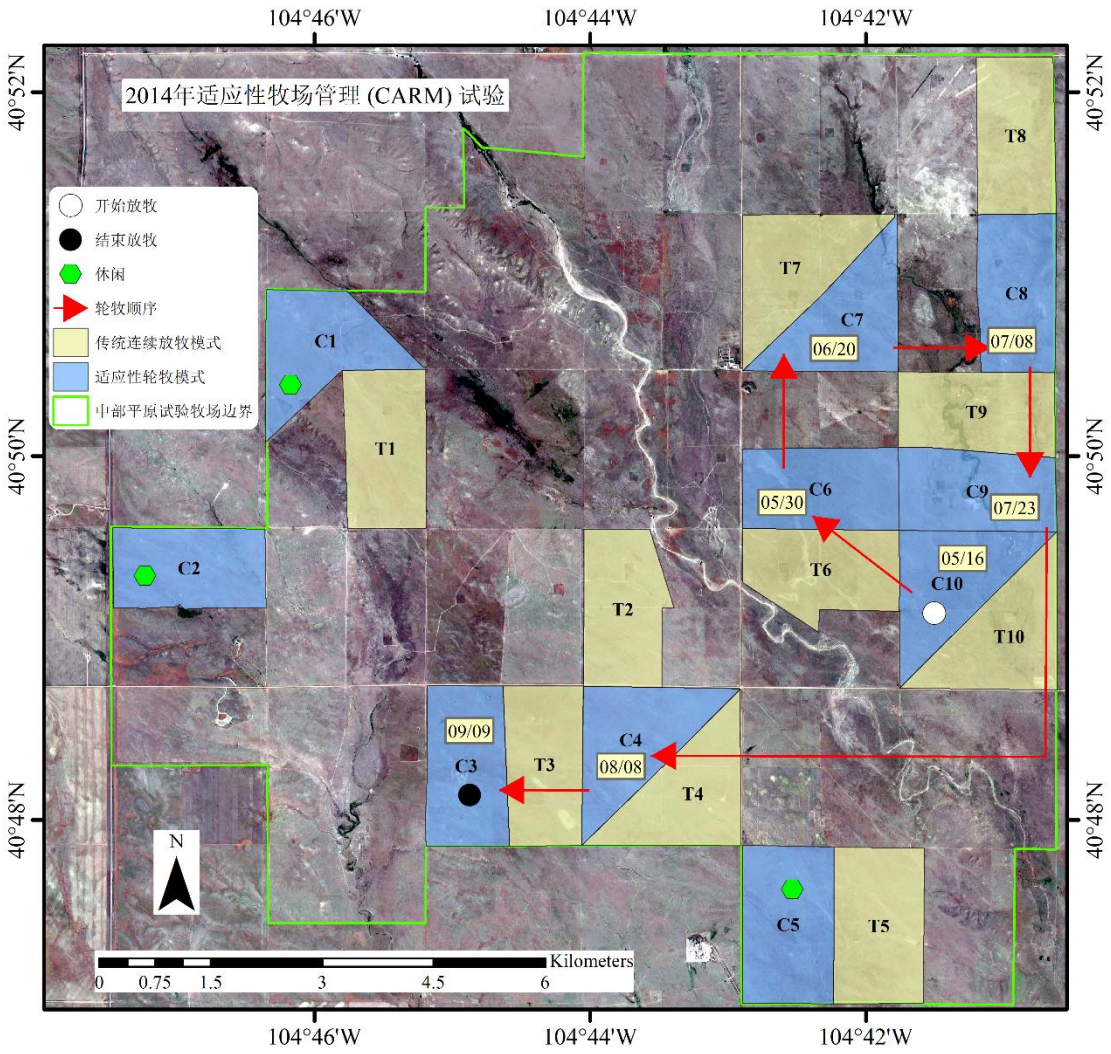


图 2-1 适应性牧场管理试验

Figure 2-1 Collaborative adaptive rangeland management experiment.

适应性轮牧模式（CARM）由11名利益相关者组成的CARM决策小组决定，该小组的成员包括牧场主、非政府保护组织、州政府及联邦土地管理者（Wilmer et al. 2018）。最初的放牧管理计划于2013年制定，并在2014-2018年每年举行多次会议，通过总结之前放牧季节的结果决定当前季节的放牧率、放牧顺序以及计划用于休牧的CARM处理下小区（Wilmer et al. 2018）。在5月中旬购买一周岁的阉牛并开始放牧，在10月初结束放牧并对阉牛进行售卖（图2-2）。在2014年，根据研究区域土壤类型和植物群落状况，按美国国家研究理事会（National Research Council，NRC）推荐的中等放牧率放牧214头牛（放牧率约为0.61 animals ha^{-1}）。在随后的4年中，CARM决策小组在

放牧开始日期之前的4月，根据过去的植被状况和季节性天气预报资料对放牧率进行调整，从2015年到2018年放牧数量依次为224、234、244、280头（放牧率约为0.61、0.64、0.67、0.70及0.81 animals ha^{-1}）。在试验期间，始终保持CARM和TRM两个处理放牧牛的总数是相等的，因此两种处理中仅在牛放牧模式上有所不同。

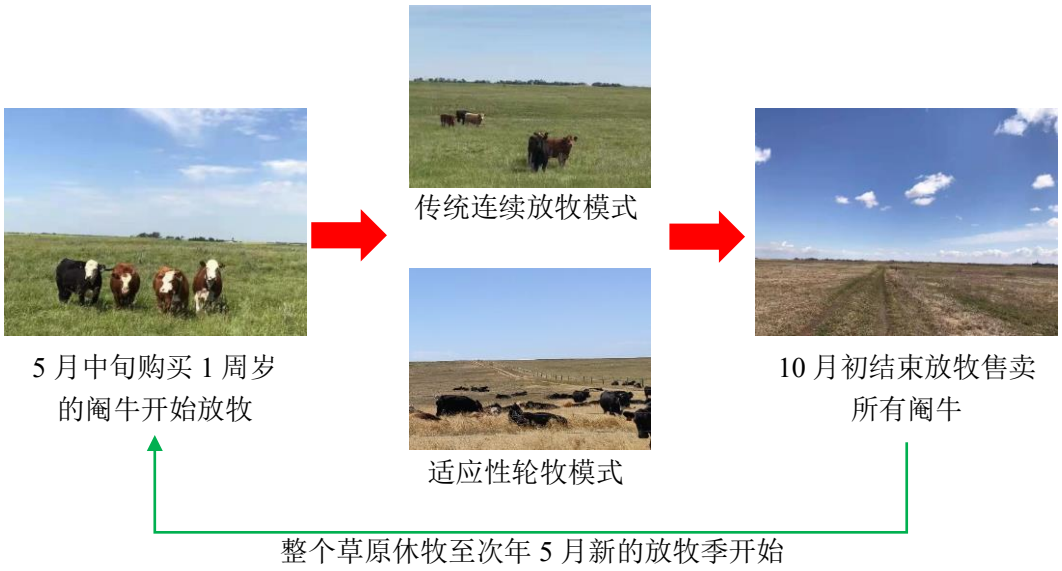


图 2-2 适应性牧场管理试验肉牛放牧活动时间线

Figure 2-2 Timeline of cattle grazing for Collaborative adaptive rangeland management experiment.

从2014到2018年，CARM处理每年基于CARM决策小组制定的适应性放牧管理计划以及实时的牧草、动物、天气状况（管理者每周观察牧草密度并进行一次评估），选择适当的小区进行休牧，并在剩余小区中进行高密度的轮流放牧。根据研究期间实际的天气和牧草生物量情况，在2014年至2018年期间休牧小区的数量分别为3个、6个、3个、1个和1个（2014年CARM处理轮牧顺序、时间及休牧小区见图2-1）。CARM处理下，具体的轮牧时间由CARM决策小组每年放牧季开始前制定的轮牧标准（表2-1）决定。其中，牧草生物里阈值设定的目的是为了维持所在小区牧草的稳定生长，最小放牧天数设定的目的是为了控制轮牧活动的成本，而最大放牧天数设定的目的是为了防止高密度的牧群长时间在同一小区活动产生的潜在的不利影响。2014年，当牧草生物量、或最大放牧天数达到阈值时，CARM处理的牧群就从当前小区迁出进入下一个预定的小区进行放牧。2015年，由于较高的年降水量和牧草生物量，使得CARM牧群所在小区的牧草生物量经过较长的放牧时间（超过40天）才能达到阈值。因此，在当年最大放牧天数的标准被取消，CARM牧群主要基于牧草生物量阈值进行轮牧。然而，由于担心长时间在一个小区放牧对肉牛产生不利的影响，最大放牧天数的标准从2016

年恢复。并且在试验期间，允许肉牛在每年最后一个小区放牧时超过其放牧天数的阈值，以控制成本并避免牧群轮牧到最后一个小区后停留天数过短。

表 2-1 适应性轮牧模式轮牧标准

Table 2-1 The rotation criteria collaborative adaptive rangeland management (CARM).

管理标准 Management criteria	年 Year 2014	2015	2016	2017	2018
最低牧草生物量 Minimum forage biomass (kg ha^{-1})					
壤土小区 Loam Pastures	336	336	504	504	504
砂质黏壤土小区 Sandy clay loam Pastures	448	448	560	560	560
砂壤土小区 Sandy loam Pastures	504	504	616	616	616
放牧天数 Days in pasture					
最大放牧天数 Maximum days in pasture	由小区状况决定	-	24	21	21
最小放牧天数 Minimum days in pasture	-	7	10	10	10

2.2.2 数据收集

本研究所用土壤数据均由美国农业部自然资源保护署的全美土壤调查数据库（http://websoilsurvey.sc.egov.usda.gov/）获得，包括所有小区主要土壤类型的土壤机械组成、土壤容重（g cm^{-3}）、田间持水量（kg kg^{-1}）、萎蔫系数（kg kg^{-1}）和饱和导水率（mm h^{-1}）等属性（表 2-1）。气象数据由试验站内的气象站获得，包括日净辐射量、最高气温、 最低气温、降水、风速和相对湿度组成。为了量化CARM和TRM下的不同种类牧草的生产力，我们在每年4月份放牧季节开始前随机在每个牧场中放置了16个（如果牧场包含碱性盐滩，则放置24个）1×1 m可移动的禁止放牧的笼子（Augustine et al. 2020）。每年8月初，在每个笼子中心的0.18 m^{2}矩形样方中剪下所有地上植物来测量地上生物量。并将收获的地上植物按功能类型分为：暖季多年生牧草、冷季多年生牧草、冷季一年生牧草、非禾本科牧草（一年生和多年生）和亚灌木。牧草地上部生物量的数据为剪下的样品在55 ℃下烘干后的恒重。动物数据包括两个处理中每头牛在每年开始放牧和结束放牧时的体重。放牧管理数据包括小区面积、轮牧顺序、放牧开始和结束的时间，由试验站管理人员提供。

表 2-2 土壤属性

Table 2-2 Soil parameters for the APEX model.

土层深度 Depth from soil surface (m)	土壤湿容重 Moist bulk density (g cm^{-3})	萎蔫系数 Soil water content at wilting point (kg kg^{-1})	田间持水量 Soil water content at field capacity (kg kg^{-1})	砂粒含量 Sand content (%)	粉粒含量 Silt content (%)	土壤 pH 值 Soil pH	有机质含量 Organic carbon concentration (%)	阳离子代换量 Cation exchange capacity (cmol kg^{-1})	土壤干容重 Dry bulk density (g cm^{-3})	饱和导水率 Saturated conductivity (mm h^{-1})
类型 1. Avar										
0.01	1.51	0.1	0.22	65.3	19.7	8.2	0.44	11.2	1.58	27.97
0.08	1.51	0.1	0.22	65.3	19.7	8.2	0.44	11.2	1.58	27.97
0.2	1.4	0.25	0.42	29.2	31.3	8.4	0.15	24.4	1.69	1.2
1.52	1.6	0.18	0.3	57	18	8.4	0.05	15.3	1.74	5.78
类型 2. Olney										
0.01	1.49	0.11	0.23	65.9	19.1	7.2	0.87	13.5	1.57	32.74
0.2	1.49	0.11	0.23	65.9	19.1	7.2	0.87	13.5	1.57	32.74
0.41	1.49	0.18	0.31	55.8	17.7	7.2	0.29	17.4	1.65	6.91
0.56	1.51	0.15	0.28	59.5	18	8.2	0.1	14	1.65	10.01
1.52	1.62	0.09	0.2	62.5	26	8.2	0.03	7.1	1.67	30.31
类型 3. Remmit_LS										
0.01	1.68	0.06	0.12	83.9	9.1	7	0.44	3.3	1.7	296.05
0.1	1.68	0.06	0.12	83.9	9.1	7	0.44	3.3	1.7	296.05
0.56	1.62	0.08	0.17	67.9	19.7	7.5	0.15	2.6	1.64	83.1
1.19	1.7	0.08	0.16	66.2	23.3	8.2	0.15	2.3	1.72	81.3
1.63	1.58	0.13	0.28	41.1	36.9	8.2	0.15	4	1.62	10.59
类型 4. Remmit_SL										
0.01	1.59	0.09	0.18	67.5	19.5	7	0.44	4.2	1.62	80.39
0.1	1.59	0.09	0.18	67.5	19.5	7	0.44	4.2	1.62	80.39
0.56	1.62	0.08	0.17	67.9	19.7	7.5	0.15	2.6	1.64	83.1

土层深度 Depth from soil surface (m)	土壤湿容重 Moist bulk density (g cm^{-3})	萎蔫系数 Soil water content at wilting point (kg kg^{-1})	田间持水量 Soil water content at field capacity (kg kg^{-1})	砂粒含量 Sand content (%)	粉粒含量 Silt content (%)	土壤 pH 值 Soil pH	有机质含量 Organic carbon concentration (%)	阳离子代换量 Cation exchange capacity (cmol kg^{-1})	土壤干容重 Dry bulk density (g cm^{-3})	饱和导水率 Saturated conductivity (mm h^{-1})
1.19	1.7	0.08	0.16	66.2	23.3	8.2	0.15	2.3	1.72	81.3
1.63	1.58	0.13	0.28	41.1	36.9	8.2	0.15	4	1.62	10.59
类型 5. Ulm										
0.01	1.37	0.15	0.33	39.8	37.7	7.2	1.16	19.4	1.51	6.5
0.23	1.37	0.15	0.33	39.8	37.7	7.2	1.16	19.4	1.51	6.5
0.66	1.43	0.26	0.4	29.2	31.3	7.5	0.39	33.6	1.76	0.87
1.52	1.47	0.24	0.39	30.9	33.1	8.5	0.13	29.5	1.75	1.23
1.78	1.59	0.19	0.31	55.4	14.6	8.5	0.04	18.2	1.77	3.36
类型 6. Zigweid										
0.01	1.4	0.14	0.31	39.8	37.7	7.9	0.87	18	1.53	5.83
0.15	1.4	0.14	0.31	39.8	37.7	7.9	0.87	18	1.53	5.83
1.52	1.53	0.18	0.34	34.7	37.8	8.5	0.29	18	1.69	2.27

2.2.3 APEX 模型放牧模块原理与改进

APEX是一个基于过程的模型，可以用来模拟连续放牧和轮流放牧两种放牧模式（Williams and Izaurralde 2006），并用于评估放牧管理对植被和环境的影响。在APEX（version 1605）模型中，植物生长模块用于模拟牧草生长过程，例如干物质积累和养分分布，动物生产模块用于模拟牧草选择性、动物干物质采食量（dry matter intake, DMI）和动物体重日增加量（DWG）。Zilverberg et al.（2017）改进了APEX 植物生长模块，用于模拟牧场上的多种类牧草生长过程。并在后续的研究中改进了动物生产模块中选择性采食过程，以通过模拟总可消化养分（total digisable nutrient, TDN）来更好地表达动物体重的增加过程和牧草的消化过程（Zilverberg et al. 2018）。本研究在此基础上，进一步改进并证明了APEX模型模拟传统连续放牧和适应性轮牧两种模式下的牧草生长和动物生产的可行性。图2-3是改进后的APEX模型动物生产模块的示意图（黄色区域为本研究中改进内容），动物生产具体的模拟流程如下：

（1）当日进食需求量

在APEX中，肉牛的潜在牧草采食量（$DMI_{potential}$）假设为按缩减体重（称重前禁食得到的动物体重，用以消除由于膳食模式导致的体重变化）的一部分，计算如下：

$$DMI_{potential} = PB \times SBW \tag{2-1}$$

式中，*SBW*表示每天放牧开始前肉牛的缩减体重（shrunk body weight）（kg hd^{-1}），*PB*是用户定义的动物需求系数，用于根据体重计算潜在采食量（在本研究中*PB*=0.026）。

基于美国国家研究理事会（National Research Council，NRC）公布的第八次修订版肉牛营养需要（National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine, 2016），APEX模型通过能量和蛋白质含量来计算肉牛的潜在增重量（$DWG_{potential}$）。其中，通过能量平衡计算体重增量（energy based weight gain, *EWG*）的公式如下：

$$RE = \max(0.001, (1000 \times DMI_{potential} \times SR - \frac{EMNR}{EMN}) \times EGN) \tag{2-2}$$

$$EWG = 13.91 \times RE^{0.9116} \times EQSBW^{-0.6837} \tag{2-3}$$

式中，*RE*表示存留能量（retained energy），*EMNR*是维持代谢所需能量（net maintenance energy require）；*EMN*是维持代谢净能量（net maintenance energy）（Mcal kg^{-1}）；*EGN*是体重增加净能量（net gain energy）（Mcal kg^{-1}）；*EQSBW*表示空腹缩减体重当量（equivalent shrunk body weight）（kg）。而通过蛋白质含量计算体重增量（crude protein based weight gain, *CPWG*）的公式为：

$$3.8\times SBW^{0.75}+544.7\times CPWG-3.8\times EQEBW^{0.75}\times(0.956\times CPWG)^{1.097}=6250\times ADN\times 1000\times DMI_{potential}\times SR \quad (2\text{-}4)$$

式中，*AND*表示*DMI*中的氮含量。模型运行时，将上式中*CPWG*的初始值设置为1，利用牛顿迭代法（Newton's method）进行求解。

然后，APEX利用*EWG*和*CPWG*两者的最小值作为动物体重的潜在增量$DWG_{potential}$：

$$DWG_{potential}=\min(EWG,CPWG)/0.96 \quad (2\text{-}5)$$

式中，0.96是将缩减体重转化为标准体重的参数。由于*EWG*和*CPWG*两者永远都为正数，使得APEX模型无法模拟肉牛生产时偶尔出现的体重下降的过程。

通过上述过程得到肉牛的当日潜在体重后，模型采用两种方法来计算肉牛当天的进食需求量（*Demand*）：（1）按潜在体重和需求系数*PB*计算进食需求；（2）计算潜在体重下维持代谢的净能量需求*EMNR*，结合代谢净能量浓度*EMN*计算进食需求。计算过程中，取两种方法的最大结果做为当天的进食需求量。

（2）当日实际牧草进食量

APEX中，肉牛的当日实际进食量（DMI_{actual}）由当天的进食需求量和每个种类牧草的供应量共同决定：

$$supply_i=Biomass_i\times Grazing_efficiency \quad (2\text{-}6)$$

$$DMI_{actual}=\sum_{i=1}^{n}(\min(supply_i,Preference_j\times Demand\times\frac{supply_{ij}}{supply_{iT}})) \quad (2\text{-}7)$$

式中，$supply_i$表示*i*种牧草的供应量，$Biomass_i$表示*i*种牧草的生物量，*Grazing efficiency*表示动物进食消耗牧草生物量占总损失牧草生物量（由于放牧、践踏、病虫害等因素损失的牧草生物量）的比例，$Preference_j$表示动物喜爱程度为*j*类的牧草占进食量的比例（*j*分为首选型、理想型和拒绝型3类，详见1.2.5），$forage_{ij}$表示*j*类牧草种*i*种牧草的供应量，$forage_{iT}$ 表示所有*j*类牧草的供应量，*n*表示所有牧草的种类数量。

（3）当日实际增重量

在原有的APEX（version 1605）模型中，计算得到DMI_{actual}（即实际牧草消耗量）后，模型将按照每种牧草的消耗情况更新当前牧场的牧草生物量。但是当存在剩余需求量时，模型只判断了是否需要补充干草，并没有再次更新动物体重。因此，当没有干草补充时（例如天然草原），模型无法得到正确的动物体重。本研究对动物生产模块的改进为：当没有干草饲料补充时，用DMI_{actual} 代替$DMI_{potential}$ 再一次代入公式（2-2）-（2-5）中进行计算，从而得到肉牛当天的实际增重量（图2-3中黄色区域）。

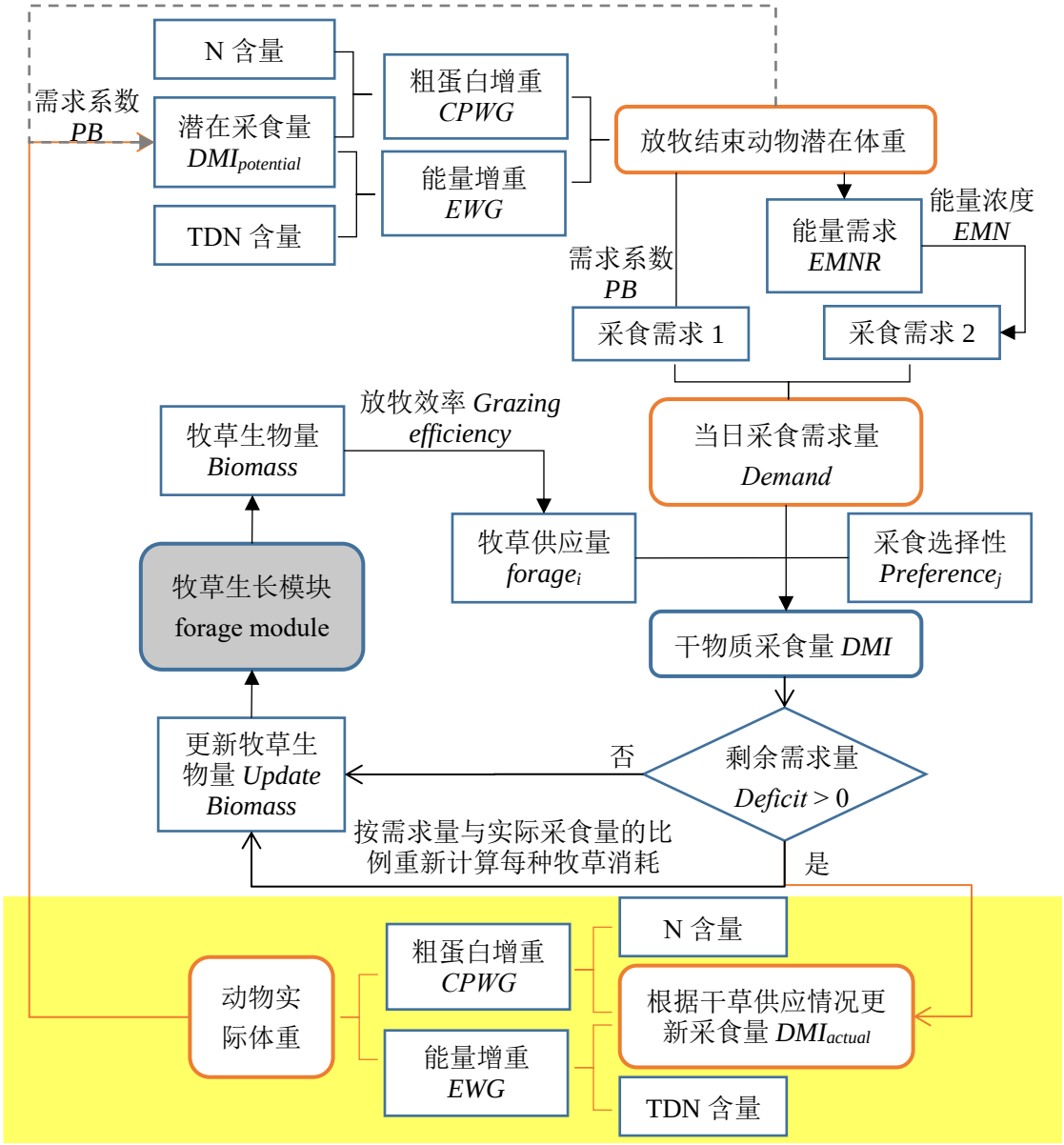


图 2-3 APEX 模型肉牛放牧过程示意图

Figure 2-2 Simplified diagram of the beef cattle weight gain process in APEX.

2.2.4 APEX 模型校准与验证

由于模型的开发都是以特定的地点、作物品种和生长环境为基础，因此在引进一款新的模型后首先需要结合当地作物、气象、土壤等观测数据，对模型进行校准工作，使模型的模拟值能够客观反映初野外试验的观测情况，这个过程是模型能够准确应用的关键。APEX模型运行需要的基本输入变量包括：1）气象数据（逐日降雨、太阳辐射、日最高温度、日最低温度、水汽压差）；2）土壤数据（土壤容重、砂粒含量、粉粒含量、pH、土壤有机碳、土壤田间持水量、阳离子代换量等，每个小区的土壤性

质由最主要的土壤类型决定）；3）植物数据（初始植株数量，由于APEX模型不会重置每年植物的密度，本研究使用平均植物密度来初始化每个种类的牧草）；4）动物参数（每年放牧季开始时个体体重）；5）管理参数（每个小区的放牧时间、放牧量等）。

2.2.4.1 模型校准

使用APEX模型对不同处理下牧草生物量（干重）和肉牛生产进行模拟时，为了方便统计分析，将相同功能类型的牧草作为一类牧草进行模拟，具体包括：暖季多年生牧草（以格兰马草*Bouteloua gracilis*、野牛草*Bouteloua dactyloides*为主）、冷季多年生牧草（以针叶薹*Hesperostipa comata*和西部麦草*Pascopyrum smithii*为主）、冷季一年生牧草（以*Vulpia octoflora*为主）、非禾本科牧草、亚灌木和灌木（以*Atriplex canescens*为主）。其中，灌木在试验期间并未广泛分布于各个小区，所以地上部生物量的观测结果不包含灌木。但由于灌木在整个西部大平原生态系统中的畜牧生产具有重要意义（Derner and Hart 2005），因此APEX模型的模拟试验中增加了对灌木生长的模拟。本研究中，模型参数调试采用试错法，通过对比模型的模拟值和观测值，使两者相匹配来校正参数。通过模拟值与观测值间的对比，分析模拟值与观测值在不同功能类型牧草生物量、动物增重量之间的差异，通过对比分析对模型参数进行修改，直至模拟值与实测值的吻合程度良好。对于每种类型的牧草其积温参数的确定参考（Frank and Hofmann 1989），最大株高和根深度的参数值来自美国国家植物数据库（USDA NRCS. 2020），初始光能利用率、最适温度、最低温度、最大叶面积指数、地上部和地下部生物量的比例（出芽期和成熟期）参考Zilverberg et al.（2017）中的数值，其余参数初始值的确定基于APEX模型或ALMANAC模型（Kiniry et al. 1992）的默认值。

2.2.4.2 模型验证评估

目前对于模型模拟精度及可靠性的评价通常是通过将模拟值与实测值进行对比分析确定的，主要分为两类：数值比较法和图形比较法。本研究拟采用数值比较法对APEX模型在美国中部平原地区的适用性进行判定。验证过程中，牧草生物量利用每个小区的观测值与模拟值进行对比（每类牧草每年20个值，共5年），肉牛产量使用每个牧群观测结果的平均值与模拟值进行对比（每年TRM处理10个牧群，CARM处理1个牧群）。为了全面分析模型的精度及可靠性，用常用的评价指标（均方根误差*RMSE*、相对均方根误差*RRMSE*、一致性指数*d*、决定系数R^2和百分偏差*PBIAS*）对模型模拟的可靠性进行分析，指标的计算公式和可接受范围见表2-3。此外，考虑到草原生态系统自身的观测值不确定性较高，本研究还一步使用修订后的F检验对模拟结果进行评价。

表 2-3 统计参数的计算公式及取值范围

Table 2-3 Statistics parameters and Acceptable range for model evaluation.

参数 Parameter	计算公式 Equation	可接受范围 Acceptable range
RMSE	$RMSE=\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(p_i-o_i)^2}{n}}$	-
RRMSE	$RRMSE=\frac{RMSE}{\bar{o}}$	< 0.3
D	$D=1-\left[\frac{\sum_{i=1}^{n}(p_i-o_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}(\lvert p'_i\rvert+\lvert o'_i\rvert)^2}\right]$	> 0.8
R^2	$R^2=\left\{\frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i-\bar{O})(P_i-\bar{P})}{[\sum_{i=1}^{n}(O_i-\bar{O})^2]^{0.5}[\sum_{i=1}^{n}(P_i-\bar{P})^2]^{0.5}}\right\}^2$	> 0.5
PBIAS	$PBIAS=\frac{\sum_{i=1}^{n}(O_i-P_i)^2\times 100}{\sum_{i=1}^{n}(O_i)}$	-15% < PBIAS <15%

注：表中P_i为模拟值，O_i为实测值，n为数据样本个数，$P'_i=P_i-\bar{O}$，$O'_i=O_i-\bar{O}$，$\bar{O}$为实测值的平均值。

Note: P_i represent simulation，O_i represent observation，n represent sample number，$P'_i=P_i-\bar{O}$，$O'_i=O_i-\bar{O}$，$\bar{O}$ represent the mean of observations.

2.2.5 数据分析

数据预处理使用Microsoft Excel 2016完成，使用R（version 4.0.5）语言中“agricolae（v1.3-2）”包提供的Fisher LSD法进行数据分析，使用R语言中的“ggplot2”包进行图形绘制。

第三章　不同放牧模式对美国大平原牧草生长的影响

近年来，随着生态模型的应用越来越广泛，相关研究人员对草原生态系统模型的关注程度日益提升。其中，APEX模型自2003年开始，被美国农业部自然资源保护局广泛用于牧场决策和农场管理的研究（Wang et al. 2011; Zilverberg et al. 2017）。在APEX模型中，植物的生长由日积温和光合作用驱动。光合作用速率由光能利用率控制，然后根据CO_2浓度和水汽压差效应进行修正。叶面积指数、植物株高、向下传递的生物量和根的生长都是由积温控制的。每日植物积累的实际生物量会受到环境因素（例如水、氮、土壤通气性和温度）的影响，同时根系生物量的积累也受土壤容重的影响（Williams 1995; Williams and Izaurralde 2006）。不同种类的植物，对太阳辐射的竞争由叶面积指数控制，并根据每种植物的需求和根系的分布确定物种之间对水分和养分的竞争关系（Kiniry et al. 1992; Williams and Izaurralde 2006）。Zilverberg et al.（2017）通过对APEX模型中植物生长模块进行修改，使该模型可以更准确的模拟牧草生长过程，并在随后通过改进放牧模块优化了模型对动物选择性采食过程的模拟（Zilverberg et al. 2018）。然而，前人的关于APEX模型的研究（Zilverberg et al. 2017, 2018）并没有针对轮牧制度下牧草生产过程进行模拟。

此外，作为目前草原科学家关注的重点之一，运用草原模型对轮牧等多种放牧模式下牧草生产过程进行模拟（Ma et al. 2019），并评估调整放牧模式的风险和对草原生态系统的影响，也是草原模型作为牧场管理决策工具迫切需要解决的问题（Derner et al. 2012; Fust and Schlecht 2018）。

本章的主要目标是通过美国大平原适应性牧场管理试验获得的牧草生物量数据，评估APEX模型模拟适应性轮牧模式和传统连续放牧模式下隔离笼中牧草生物量的可行性，进而对该区域放牧活动下牧草生长进行模拟，并探索调整放牧模式对牧草生物量的影响。具体而言，本章评估了APEX模拟牧草总地上部生物量和不同功能类型牧草的地上部生物量，以及牧草在不同放牧模式下对不同土壤类型和气候条件的响应。

3.1 模型校准与验证

APEX模型的校准与验证方法见2.2.4。本研究中最终确定的植物参数见表3-1。

表 3-1 APEX 模型中植物参数

Table 3-1 Plant parameters for the APEX model

参数 Parameter	暖季多年生牧草 warm season perennial grass	冷季多年生牧草 cool season perennial grass	冷季单年生牧草 cool season annual grass	非禾本科牧草 forbs	亚灌木 sub-shrubs	灌木 shrub
GDD	1071	1200	1100	1000		
WA	18.50	19.80	25.00	15.00	9.00	15.00
TOP	27.00	15.00	12.00	17.00	25.00	25.00
TBS	8.50	4.00	0.50	10.00	10.00	10.00
DMLA	2.00	2.50	2.00	1.50	0.84	3.00
DLAI	0.65	0.85	0.45	0.85	0.75	0.99
DLAP1	5.05	5.05	5.30	5.02	5.05	5.05
DLAP2	50.99	50.99	50.85	80.98	40.99	50.80
RLAD	0.10	0.10	1.00	1.00	1.00	1.00
HMX	0.30	0.60	0.10	0.30	0.50	1.50
RDMX	1.00	1.50	0.50	2.00	3.50	7.00
WAC2	660.21	660.45	660.47	660.66	660.15	660.75
WAVP	2.00	8.00	6.00	7.00	8.00	8.00
VPTH	1.00	0.50	0.50	1.00	1.00	1.00
VPD2	4.75	4.75	4.75	4.75	4.75	4.75
RWPC1	0.90	0.90	0.60	0.90	0.40	0.80
RWPC2	0.60	0.60	0.30	0.30	0.80	0.80
PPLP1	4.20	4.30	1.02	2.60	1000.9	900.90
PPLP2	90.99	50.99	50.89	6.94	100.10	20.10
FTO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.10
BN1	0.030	0.030	0.035	0.030	0.020	0.020
BN2	0.019	0.020	0.020	0.020	0.010	0.010
BN3	0.012	0.010	0.012	0.010	0.008	0.008
TDNX	75.00	75.00	75.00	75.00	75.00	80.00
TDNN	45.00	45.00	50.00	50.00	50.00	65.00
ANTQX	0.2	0.2	0.7	0.8	0.9	0.9
ANTQN	0.0	0.0	0.7	0.3	0.9	0.9

注：GDD 表示积温（℃）；WA 表示光能利用率（CO_2 = 330 ppm）（kg ha^{-1}）/（MJ m^{-2}）；TOP 表示最适温度（℃）；TBS 表示最低温度（℃）；DMLA 表示最大潜在叶面积指数；DLAI 表示叶面积下降时所处生长阶段；DLAP1 和 DLAP2 表示叶面积生长曲线的第一个点和第二个点，小数点前数字表示所处生长阶（%），小数点后数字表示当前最大叶面积指数占 DMLA 的比例（%）；RLAD 表示叶面积指数下降速率；HMX 表示最大株高（m）；RDMX 表示最大根深（m）；WAC2 中小数点前数字表示 CO_2 浓度（ppm），小数点后数字表示光能利用率 WA 值（kg ha^{-1}）/（MJ m^{-2}）；WAVP 表示水汽压差对光能利用率的限制因子（kg ha^{-1}）/（MJ m^{-2}）；VPTH 表示水汽压差阈值（SPA）；VPD2 表示水汽压差（KPA）；RWPC1 和 RWPC2 表示萌芽期和成熟期的根重占比；PPLP1 和 PPLP2 表示植物生长曲线上的第一个点和第二个点，小数点前数字表示植株数量（当 PPLP1 < PPLP2 时，单位为 Plants m^{-2}，当 PPLP1 > PPLP2 时，单位为 Plants ha^{-1}），小数点后数字表示植株数量达到该值时最大叶面积占比；FTO 表示受放牧影响的生物量占比；BN1、BN2 和 BN3 表示萌芽期、半成熟期和成熟期氮含量；TDNX 和 TDNN 表示最大和最小可消化养分含量（%）；ANTQX 和 ANTQN 表示最大和最小放牧忍耐度。

Note：GDD is growing degree days (°C). WA is biomass-energy ratio (CO_2 = 330 ppm) (kg ha^{-1})/ (MJ m^{-2}). TOP is optimal temperature for plant growth (°C). TBS is minimum temperature for plant growth (°C). DMLA is maximum potential LAI. DLAI is fraction of growing season when leaf area declines. DLAP1 and DLAP2 are the first and second point on optimal leaf area development curve; number before decimal is percent of growing season (%) and number after decimal is fractions of maximum potential LAI (%). RLAD is LAI decline rate parameter. HMX is maximum crop height (m). RDMX is maximum root depth (m). WAC2 is number before decimal is CO_2 concentration (ppm) and Number after decimal is WA value (kg ha^{-1})/ (MJ m^{-2}). WAVP is parameter relating vapor pressure deficit to WA (kg ha^{-1})/ (MJ m^{-2}). VPTH is threshold vapor pressure deficit (SPA). VPD2 is vapor pressure deficit value (KPA). RWPC1 and RWPC2 are fraction of root weight at emergence and maturity. PPLP1 and PPLP2 are the first and second point on growing curve; the number before decimal is the number of plants (PPLP1 < PPLP2 – Plants m^{-2}，PPLP1 > PPLP2 – Plants ha^{-1}) and the number after decimal is the fraction of maximum leaf area at that population. FTO is fraction of available biomass for grazing. BN1, BN2, and BN3 are nitrogen uptake parameter (N fraction in plant at emergence, 0.5 maturity, and maturity). TDNX and TDNN are maximum and minimum total digestible nutrients (TDN) (%). ANTQX and ANTQN are maximum and minimum anti tolerance index for grazers.

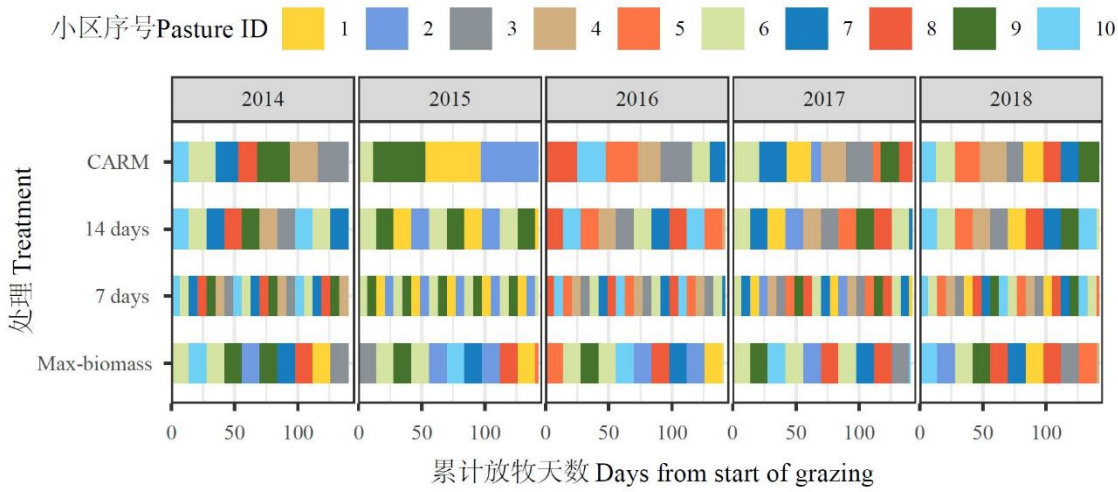
3.2 APEX 模型放牧决策扩展

改进后的APEX模型经过校准被用于评估不同放牧率、放牧时间和放牧模式对牧草生长和动物生产的影响，以探索APEX模型对放牧管理的决策支持能力。具体的模拟试验设置包括：

（1）以试验中CARM和TRM两处理的放牧率为初始值，在此基础上设置将放牧率±25%和±50%共四个模拟试验，明确两种管理模式下放牧率对牧草和动物的影响；

（2）按照试验中CARM处理轮牧小区的顺序，设置固定7天或14天间隔天数的轮牧模拟试验；

（3）将轮牧的间隔固定为14天，在群牧选择下个放牧小区时设置两个不同的策略，分别为选择随机的小区和选择牧草质量最高的小区。每个处理具体的轮牧顺序和轮牧时间详见图3-1。



注：CARM表示真实的适应性轮牧模式的轮牧时间顺序，7 days和14 days表示固定7天或14天的轮牧试验（轮牧顺序与CARM相同），Max-biomass代表固定14天间隔、轮牧顺序由最大生物量决定的轮牧试验。

Note: CARM represent actual/experimental CARM cattle rotation; 7 days and 14 days represent simulated cattle rotation for automatic rotation every 7 and 14 days; Max-biomass represent automatic rotation every 14 days to the pasture with highest forage biomass.

图 3-1 不同放牧模式下轮牧顺序和放牧时长

Figure 3-1 Rotation sequences under different grazing management practices.

3.3 结果分析

3.3.1 年降水量对牧草生长的影响

牧草地上部生物量的观测值来自每年8月隔离笼（隔离笼于每年4月放置）的样方中牧草样本的干重。由图3-2a和3-2b可知，每年8月初采样时，隔离笼中的总地上部生物量受当年降水量变化的影响较大。总地上部生物量的观测结果中，2015年最高（1699 ± 730 kg ha^{-1}），其次是2014（1461 ± 586 kg ha^{-1}）、2016（1414 ± 639 kg ha^{-1}）、2017（1369 ± 685 kg ha^{-1}）和2018年（1186 ± 568 kg ha^{-1}）。同样，总地上部生物量的模拟结果受降水量波动的影响在2014年达到最高值（1798 kg ha^{-1}），在2018年最低（865 kg ha^{-1}），2015年、2016 年和 2017 年的生物量分别为1276、1117和1009 kg ha^{-1}。同时F检验的结果表明，总地上部生物量的观测值和模拟值之间没有显著差异（p=1，表3-2）。上述结果表明，APEX可以较准确的模拟了总地上部生物量。从2015年到 2018年，尽管APEX的模拟值低估了总地上部生物量，但其观测结果和模拟结果均呈现出下降趋势。在2014年APEX模型高估了总地上部生物量，这是由于2013年8月的大量降水（数据未显示）使得2014年模拟结果的冷季多年生牧草生物量较高（图3-2d）。此外，尽管APEX在2014年高估了冷季多年生牧草的生物量，但模型正确反映了在2014年和2016年该功能类型的牧草较高产量的趋势。由图3-2可知，每年在适应性管理模式（CARM）和传统连续放牧模式下（TRM）之间观测的总地上部生物量没有显著差异

（p = 0.89）。在整个研究期间的模拟结果显示，CARM处理下模拟的笼内总地上部生物量峰值为667-1230 kg ha^{-1}，TRM处理下为723-1357 kg ha^{-1}，并且CARM和TRM两处理之间笼内总地上部生物量的模拟结果相似。受动物放牧活动的影响，隔离笼外的模拟结果均低于隔离笼内，模拟的笼外总地上部生物量峰值CARM处理下为478-964 kg ha^{-1}，TRM处理下为477-994 kg ha^{-1}。上述研究结果表明，适应性轮牧模式和传统连续放牧模式对整体牧场的牧草生产的影响没有差异。

表 3-2 物种功能类型牧草模拟值与观测值的统计结果 [F 检验、决定系数 R^2、一致性指数 d、纳什指数、平均误差 ME（kg ha^{-1}）、平均绝对误差 MAE（kg ha^{-1}）和均方根误差 RMSE（kg ha^{-1}）]

Table 3-2 F-test, R^2 = coefficient of determination, d-index = agreement index, NSE = Nash-Sutcliffe efficiency, ME = Mean Error (kg ha^{-1}), MAE = Mean Absolute Error (kg ha^{-1}), and RMSE = Root Mean Square Error (kg ha^{-1}) for simulated and measured aboveground biomass of five plant functional groups.

功能类牧草 Functional group	*RMSE*	R^2	*d*-index	*NSE*	*ME*	*MAE*	F-value（p-value）
CARM							
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	232.0	0.56	0.81	0.20	-136.9	191.9	0.22（1.00）
非禾本科牧草 Forbs	187.8	0.12	0.39	-0.02	-69.2	87.1	0.44（1.00）
亚灌木 Sub-shrubs	74.7	0.02	0.41	-0.27	30.7	60.7	0.14（1.00）
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	148.9	-	0.43	-0.97	-104.4	104.4	0.96（0.63）
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	245.5	0.21	0.59	-0.04	-118.1	177.1	0.75（0.98）
总地上部生物量 Total aboveground biomass	514.1	0.32	0.69	-0.47	0.0	0.0	0.19（1.00）
TRM							
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	229.2	0.52	0.83	0.44	-55.0	165.7	0.23（1.00）
非禾本科牧草 Forbs	100.8	0.07	0.49	-0.24	-43.2	64.8	0.23（1.00）
亚灌木 Sub-shrubs	92.7	0.01	0.21	-0.21	18.1	74.4	0.09（1.00）
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	151.9	-	0.45	-0.92	-105.3	105.3	0.96（0.62）
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	257.8	0.08	0.54	-0.52	-143.3	204.7	0.52（1.00）
总地上部生物量 Total aboveground biomass	533.1	0.26	0.69	-0.49	0.0	0.0	0.15（1.00）

通过APEX模型可以模拟整个试验周期内不同功能类型牧草的生长过程，以及地上部生物量动态变化如图3-2（e-g）所示。亚灌木是每年开始时的优势牧草，其地上

部生物量在每年1月份远高于其他种类牧草。进入2月份后，环境温度逐渐回升至高于冷季牧草生长所需最低温度，此时冷季一年生和多年生牧草开始生长。由于最低生长温度的限制，暖季多年生草的生长于每年的3月份开始，并在8月或9月达到生物量峰值。由图3-2可知，冷季多年生牧草、非禾本科牧草和亚灌木在8月初的模拟值均在观测值的误差范围内，APEX有效地模拟了这三类牧草的地上部生物量。就模型检验的统计结果而言，冷季多年生牧草、非禾本科牧草和亚灌木在CARM处理下的*RMSE*值为232、188和75 kg ha^{-1}，在TRM下的*RMSE*值为229、101和93 kg ha^{-1}。CARM和TRM两个处理R^2的范围为0.01（亚灌木）至0.56（冷季多年生牧草），*D*指数的范围为0.21（TRM下的亚灌木）至0.83（TRM下的冷季多年生草），*NSE*始终低于0.5（表3-2）。此外，如果考虑野外试验观测结果的不确定性（$p > 0.5$，表3-2），F检验显示各种类牧草的地上部生物量的观测值和模拟值之间没有显著差异。图1c结果表明，与观测值比较，在2014、2016和2018年APEX准确的模拟了暖季多年生牧草的地上部生物量，但在2015和2017年模型低估了该类牧草的生物量。结合暖季多年生牧草的生长规律可知，每年6月之前较低的气温是主要的生长限制因素，而6月份开始至生长季末期的限制因素主要为干旱胁迫。

3.3.2 放牧模式对牧草生长的影响

由图3-2b可知，APEX模型模拟了CARM和TRM处理下当季（隔离笼外）牧草总地上部生物量的相对差异。而隔离笼内的牧草生物量结果表明，无论是观测值还是模拟值，两处理之间并没有显著差异（$p > 0.05$，图1b）。暖季多年生牧草和冷季多年生牧草在矮草草原中占主导地位，观测结果和模拟结果中两类牧草均占总地上部生物量75%（表3-3）。暖季多年生牧草（c）、冷季多年生牧草（d）、非禾本科牧草（e）以及冷季单年生草（g）地上部生物量的模拟值在CARM和TRM处理之间没有显著差异（$p > 0.05$），与观测结果一致。与TRM相比，CARM使亚灌木生物量的模拟值减少了13%（$p = 0.03$）。尽管观测结果TRM处理亚灌木的地上部生物量的平均值比CARM高25.4 kg ha^{-1}，但由于不同小区亚灌木的观测值差异较大，两处理之间并没有显著的差异。

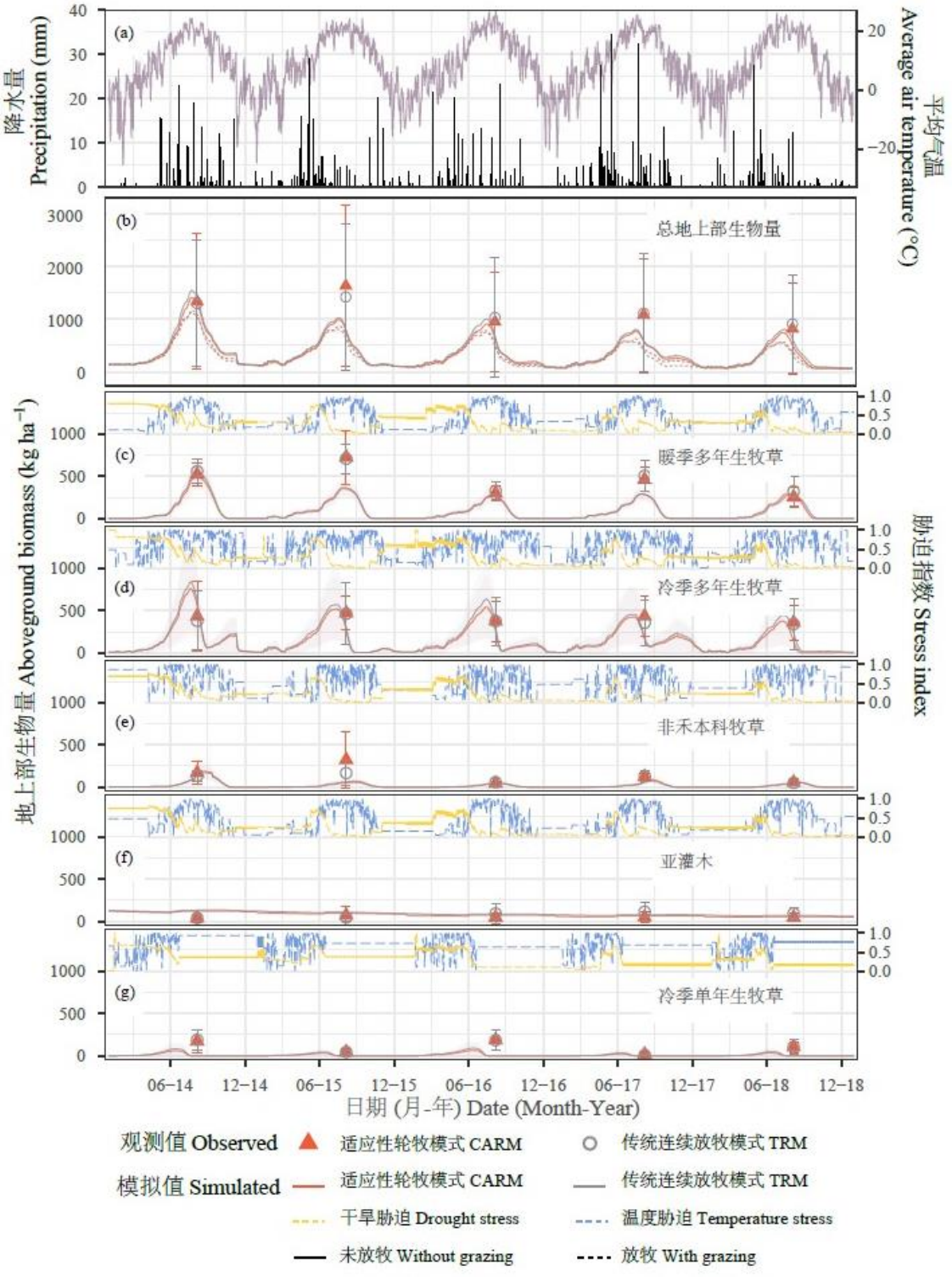


图 3-2（a）试验期间降水量和平均气温；（b）总地上部生物量；（c-g）不同功能类型牧草地上部生物量及胁迫因子

Figure 3-2 (a) precipitation and average temperature; (b) average simulated total aboveground biomass inside (ungrazed) and outside (grazed) exclusion cages; and (c-g) simulated and measured aboveground biomass and simulated growth stress index inside exclusion cages.

表 3-3 CARM 与 TRM 处理下不同种类牧草地上部生物量和总地上部生物量（kg ha^{-1}）

Table 3-3 Five functional grass species production (kg ha^{-1}) and total aboveground biomass (kg ha^{-1}) in response to CARM vs. TRM.

功能类牧草 Functional Group	观测值 Measured		模拟值 Simulated	
	CARM	TRM	CARM	TRM
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	453.3 a	483.9 a	345.4 a	356 a
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	414.5 a	382.3 a	315.7 a	372.9 a
非禾本科牧草 Forbs	143.4 a	107.9 a	76.1 a	65.3 a
亚灌木 Sub-shrubs	52.5 a	77.9 a	85.5 b	97.9 a
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	104.4 a	105.3 a	1.0 a	2.1 a
总地上部生物量 Total aboveground biomass	1168.1 a	1157.2 a	823.6 a	894.3 a

注：对于观测值或模拟值，在同一行中不包含相同小写字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$，LSD）。

Note: Texts that do not share the same lowercase letter in the same row were significantly different ($P < 0.05$, as tested by LSD) due to the treatment effect for either measured or simulated.

图3-3显示了整个放牧季CARM处理牧群所在小区以及与之配对的TRM小区的总地上部生物量动态。随着放牧过程的进行，受较高放牧密度的影响，CARM处理下牧群所在小区的生物量总是随着牧群的进入迅速下降，然而相应的TRM小区的生物量受放牧活动的影响较小，基本随放牧季节呈先增加后减少的趋势。这些结果表明，1）APEX可以充分反映同一个小区分组内CARM与TRM处理下牧草生物量的差异；2）即使两个处理的10个牧场对的总地上部生物量相似（图3-2b），但由于放牧密度的差异，CARM处理牧群所在小区的实时的总地上部生物量有时低于相对应的TRM小区。

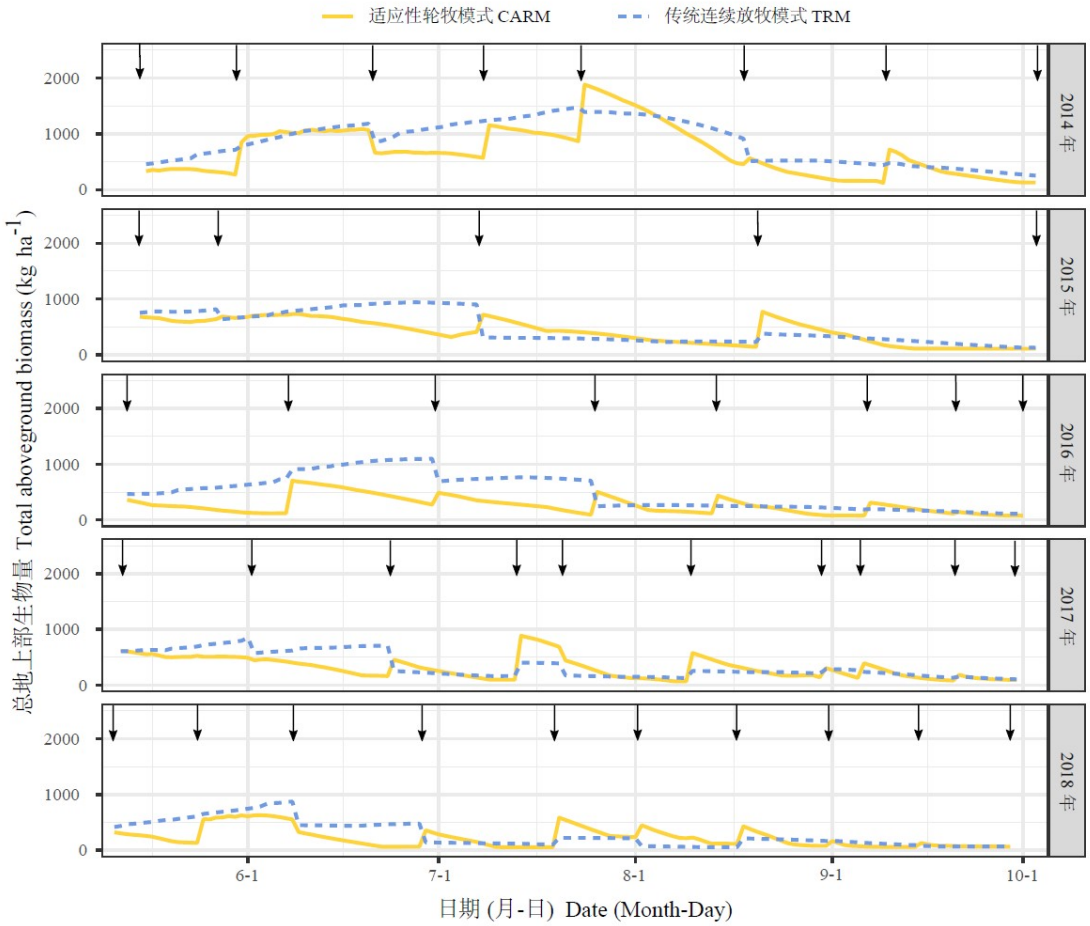


图 3-3 适应性轮牧模式和传统连续放牧模式下牧草的总地上部生物量（黑色箭头表示当天牧群从当前小区迁出并进入下个小区）

Figure 3-3 Simulated total aboveground biomass in paired pastures under collaborative adaptive rangeland management, CARM (yellow line) and traditional rangeland management, TRM (dotted blue line). The CARM herd moved to a new pasture on dates indicated by black arrows. Sudden changes in biomass on the blue lines are due to spatial differences in simulated biomass among TRM pastures, largely associated with variation in soil type.

3.3.3 土壤类型对牧草生长的影响

表3-4结果表明，暖季多年生牧草生物量的模拟值在砂壤土小区上为403 kg ha^{-1}，比壤土和砂质黏壤土小区高101和133 kg ha^{-1}（$p < 0.05$），而观测值在不同土壤类型之间没有显著差异（$p > 0.05$，表3-4）。这可能是因为在夏季高温多雨的放牧季节，砂壤土的水分入渗程度更深、蒸发更少，从而提高了模型模拟时牧草的可用水含量。APEX模拟的总地上部生物量和冷季多年生牧草的地上部生物量在不同土壤类型之间没有显著差异（$p > 0.05$，表3-4），这与观测值的结果一致。模拟结果还表明，砂壤土上非禾本科牧草（88 kg ha^{-1}）和亚灌木（98 kg ha^{-1}）的地上部生物量显著高于其他

土壤类型，这与观测结果的趋势基本一致（非禾本科牧草为145 kg ha^{-1}，亚灌木为82 kg ha^{-1}），尽管这两个种类牧草生物量的观测值在土壤类型之间没有显著差异。上述结果表明，APEX 能够模拟不同土壤类型之间冷季多年生牧草、非禾本科牧草和亚灌木地上部生物量的相对差异。冷季单年生牧草生物量的观测值在不同土壤类型之间基本一致，但模拟值在砂质黏壤土（81 kg ha^{-1}）上显著高于壤土（19 kg ha^{-1}）。

表 3-4 不同土壤类型下不同种类牧草地上部生物量和总地上部生物量（kg ha^{-1}）

Table 3-4 Five functional grass species production (kg ha^{-1}) and total aboveground biomass (kg ha^{-1}) in response to soil texture.

功能类牧草 Functional Group	观测值 Measured			模拟值 Simulated		
	壤土 Loam	砂质黏壤土 Sandy clay loam	砂壤土 Sandy loam	壤土 Loam	砂质黏壤土 Sandy clay loam	砂壤土 Sandy loam
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	500 a	476 a	460 a	302 b	270 b	403 a
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	462 a	414 a	381 a	623 a	551 a	650 a
非禾本科牧草 Forbs	82 a	77 a	145 a	47 b	47 b	88 a
亚灌木 Sub-shrubs	25 b	28 b	82 a	67 b	74 b	98 a
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	108 a	128 a	99 a	19 b	81 a	43 ab
总地上部生物量 Total aboveground biomass	1179 a	1124 a	1168 a	1057 a	1023 a	1282 a

注：对于观测值或模拟值，在同一行中不包含相同小写字母表示土壤类型间差异显著（$P < 0.05$，LSD）。

Note: Texts that do not share the same lowercase letter in the same row were significantly different ($P < 0.05$, as tested by LSD) due to the soil type effect for either measured or simulated.

APEX模型模拟牧草生长的过程会受到不同气候、放牧管理和土壤质地的影响。在TRM处理下，冷季多年生牧草的地上部生物量在壤土类型的小区高于其他土壤。在壤土上，TRM处理下牧草组成在年际之间基本一致，冷季多年生牧草作为优势牧草，占总地上部生物量的68-74%（图 3-4）；而CARM处理下，冷季多年生牧草的占比从2014年的22%下降到2018年的13%，而灌木从2014年的35%上升到2018年的50%。

由图3-4可知，砂质黏壤土上，CARM和TRM两处理冷季多年生牧草所占总地上部生物量的百分比在逐年减少，而灌木所占比例在逐渐增加。经历5年放牧活动之后，TRM处理中，暖季多年生牧草、冷季多年生牧草和冷季单年生牧草占总地上部生物量的比例分别下降了13%、15%和15%，灌木的占比增加了44%。相比之下，CARM处理暖季多年生牧草的占比基本保持恒定，冷季多年生牧草占比下降了16%，灌木的占比增加了18%。就砂壤土为主的小区而言，五年放牧活动结束后，TRM处理冷季多年生牧草和暖季多年生牧草生物量的百分比分别下降了10%和7%，灌木生物量的百分比

增加了22%。而CARM处理冷季多年生牧草和暖季多年生牧草生物量的百分比分别下降了9%和2%，灌木生物量的百分比增加了15%。这些结果表明，与TRM处理相比较，CARM处理可以减缓木本植物（灌木和亚灌木）在砂质黏壤土和砂壤土上的入侵速度，但增加了壤土上灌木占总地上部生物量的比例。因此，应在设置轮牧顺序时，CARM应较早的在壤土类型的小区进行放牧活动，以促进放牧后冷季多年生牧草的再生，并提高放牧季早期灌木的消耗。

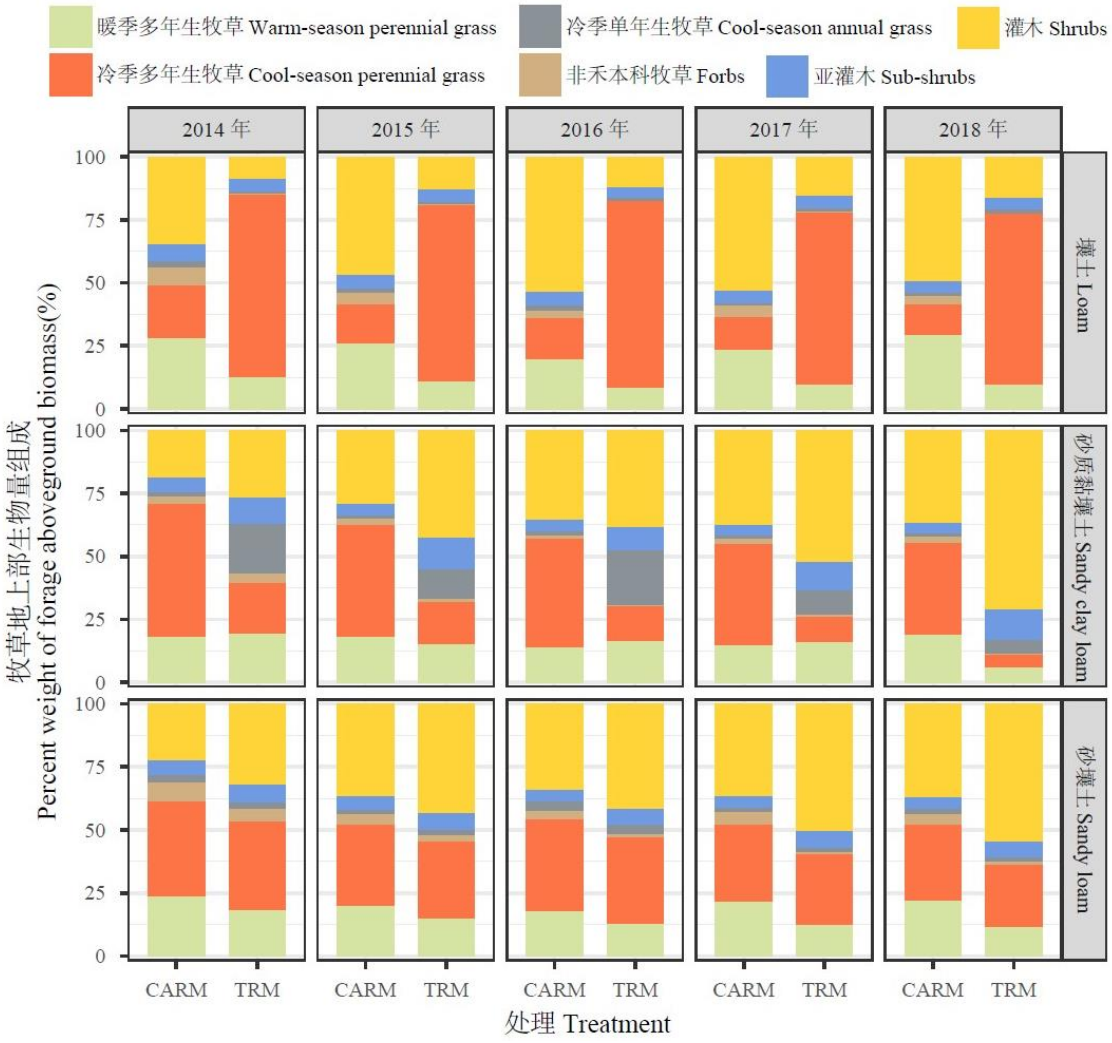


图 3-4 适应性轮牧（CARM）和传统连续放牧（TRM）模式下牧草组成

Figure 3-4 Simulated forage composition for collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM).

3.3.4 不同放牧模式对牧草生长的影响

由于土地、经济成本等因子的制约，大多数涉及大规模的季节性轮牧和连续放牧的试验通常只有两个处理，并且一般只采用一个放牧率进行研究（Augustine et al. 2020）。利用校准后的APEX模型，本研究发现将实际生产中的放牧率提高或降低25%

或者50%对CARM处理的总地上部生物量几乎没有影响（均值的变化小于10%，图3-5）。相比之下，TRM处理增加25%或50%的放牧率时总地上部生物量分别减少了11%和23%。这些结果表明，尽管在当前试验所用到的中等放牧率下，CARM和TRM处理之间的牧草的生物量没有差异，但在较高的放牧率条件下，CARM可以减少牧草产量的年际变化，并为动物提供更稳定的牧草供应。此外，模拟结果还说明CARM处理下每个种类牧草的地上部生物量不会受到放牧率变化影响（表3-5）。对于TRM处理，当放牧率增加50%时牧草的总地上部生物量的峰值产生了显著变化，其中暖季多年生牧草的生物量峰值下降了57%，非禾本科牧草的生物量峰值下降了63%，但冷季多年生牧草、冷季单年生牧草、亚灌木和灌木的生物量峰值没有受到影响。

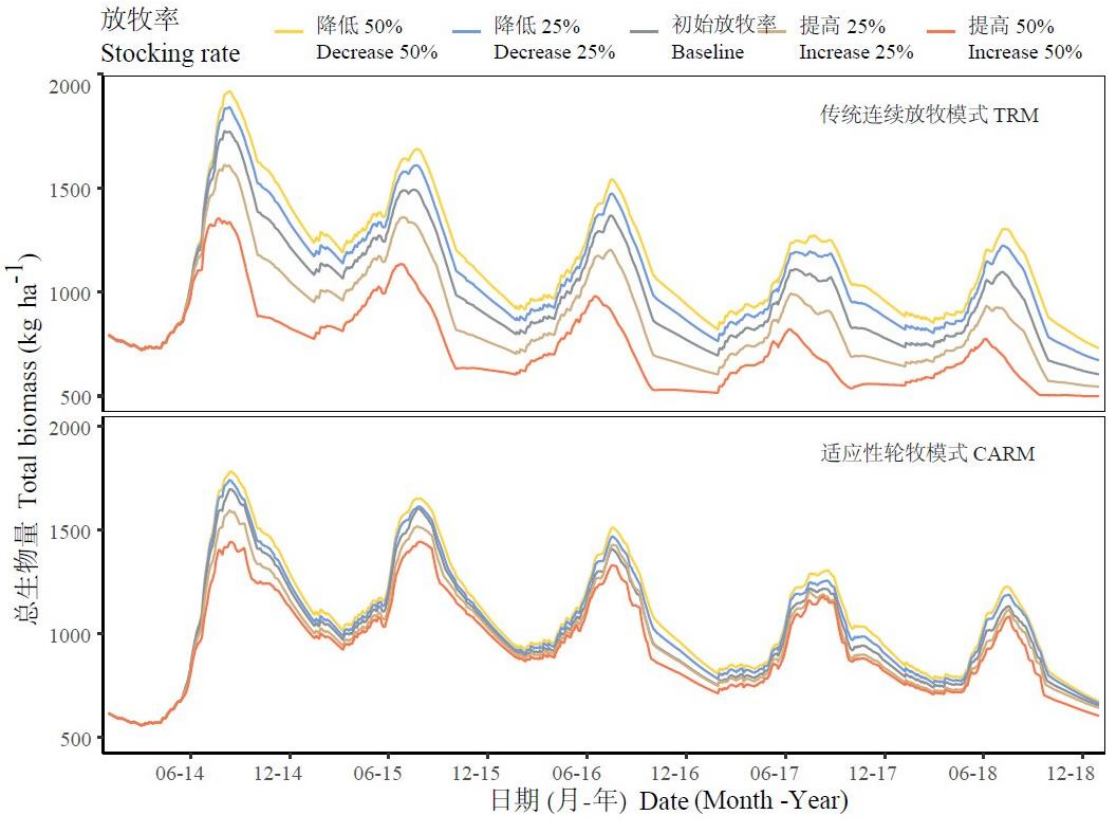


图 3-5 不同放牧率（初始值、±25%、±50%）下，10个小区的平均模拟总地上部生物量

Figure 3-5 Average simulated total aboveground biomass across 10 pastures for different stocking rates (baseline, ±25%, ±50%) under collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM).

表 3-5 不同放牧率（初始值、±25%、±50%）下各功能类型牧草的地上部生物量模拟值（kg ha^{-1}）

Table 3-5 Simulated aboveground biomass (kg ha^{-1}) for plant functional groups in response to ±25% and ±50% changes in stocking rate for collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM).

功能类牧草 Functional group	真实放牧率 Actual	降低 25% Decrease 25%	降低 50% Decrease 50%	提高 25% Increase 25%	提高 50% Increase 50%
CARM					
灌木 Shrub	651 a	651 a	652 a	651 a	652 a
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	517 a	539 a	555 a	489 a	460 a
非禾本科牧草 Forbs	92 a	94 a	95 a	89 a	87 a
亚灌木 Sub-shrubs	94 a	94 a	95 a	94 a	94 a
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	45 a	45 a	46 a	45 a	45 a
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	321 a	326 a	334 a	315 a	312 a
总地上部生物量 Total aboveground biomass	1720 a	1749 a	1775 a	1684 a	1650 a
TRM					
灌木 Shrub	592 a	594 a	595 a	589 a	584 a
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	559 a	603 a	633 a	492 a	382 a
非禾本科牧草 Forbs	49 ab	60 ab	68 a	35 bc	18 c
亚灌木 Sub-shrubs	101 a	101 a	102 a	101 a	101 a
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	60 a	63 a	64 a	57 a	51 a
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	234 bc	274 ab	304 a	179 c	100 d
总地上部生物量 Total aboveground biomass	1595 ab	1695 a	1766 a	1453 ab	1236 b

注：在同一行中不包含相同小写字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$，LSD）。

Note: Texts that do not share the same lowercase letter in the same row were significantly different ($P < 0.05$, as tested by LSD) due to the treatment effect.

轮牧间隔时间是牧场管理的重要组成部分（Wang et al. 2016）。在野外试验中，CARM牧群的轮牧间隔时间由利益相关者和科学家组成的团体共同制定的标准确定，从2014年到2018年每年轮换3-8次（Augustine et al. 2020）。APEX模型模拟结果表明，与CARM对照试验相比较，7天和14天间隔轮牧试验处理的地上部生物量分别减少

9%-21%和3%-11%（图3-6a）。相对于CARM对照处理，7天间隔轮牧处理显著降低了33%灌木生物量的峰值（表3-6）。这是由于短的放牧持续时间提高了放牧季早期肉牛对灌木的消耗，LAI的降低抑制了灌木生物量的合成，并且放牧季后期放牧活动如动物践踏等也抑制了灌木的生长。

表 3-6 不同放牧时间（CARM、7 天放牧间隔、14 天放牧间隔）下各功能类型牧草的地上部生物量模拟值（kg ha^{-1}）

Table 3-6 Simulated aboveground peak biomass (kg ha^{-1}) for plant functional groups in response to grazing duration.

功能类牧草 Functional group	14 天放牧间隔 14-day grazing duration	7 天放牧间隔 7-day grazing duration	CARM 真实的放牧间隔 CARM-determined duration
灌木 Shrub	587 a	435 b	651 a
冷季多年生牧草 Cool-season perennial grass	501 a	503 a	517 a
非禾本科牧草 Forbs	84 a	73 a	92 a
亚灌木 Sub-shrubs	94 a	94 a	94 a
冷季单年生牧草 Cool-season annual grass	46 a	45 a	45 a
暖季多年生牧草 Warm-season perennial grass	304 a	265 a	321 a
总地上部生物量 Total aboveground biomass	1616 a	1415 a	1720 a

注：在同一行中不包含相同小写字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$，LSD）。

Note: Texts that do not share the same lowercase letter in the same row were significantly different ($P < 0.05$, as tested by LSD) due to the treatment effect.

在野外试验过程中，CARM处理下牧场之间的轮牧顺序（或轮牧制度）由利益相关者和科学家组成的团体确定，根据其制定的轮牧标准，当牛群在某个小区达到轮牧触发条件时迁出并移动到下一个小区（Wilmer et al. 2018）。与实际的CARM轮牧制度相比，在整个生长季节及牧草生长的高峰期，固定每14天将牛群轮换到牧草生物量最优的小区或轮换到随机选择的小区都会降低总地上部生物量（图3-6b）。这些模拟结果表明，当前的CARM适应性轮牧决策是非常有效。该决策的成功是由于在放牧季节内可以灵活地将需求与草料可用性相匹配，这充分利用了植物群落、物候、降水和草料生产的固有时空变化（Derner et al. 2021）。

3.4 讨论

在APEX模型中，春季牧草重新开始生长时，地下部的生物量逐渐向地上部生物量的转移，而新合成的牧草生物量受到植物生长调节因子的限制，调节因子数值的大小取决于水分、养分、温度胁迫以及透气性中的最小值（胁迫指数的形式为新合成生物量的一个分数，取值为“1”时表示不存在胁迫，取值为“0”时说明胁迫最严重），当成熟期过后牧草的生物量和叶面积逐渐下降（详见1.2.5; Williams and Izaurralde 2006; Zilverberg et al. 2017）。每年不同功能类型牧草的生长周期略有差异，对于调节整个草原生态系统的稳定性是至关重要的。例如，由于水分利用率较高（Bleier and Jackson 2007; Moore et al. 2004），暖季多年生牧草在炎热干燥的7月份至9月份可以保持较高生产力，从而弥补了高温环境下冷季牧草产量下降引起的牧草资源亏缺（Moore et al. 2004）。

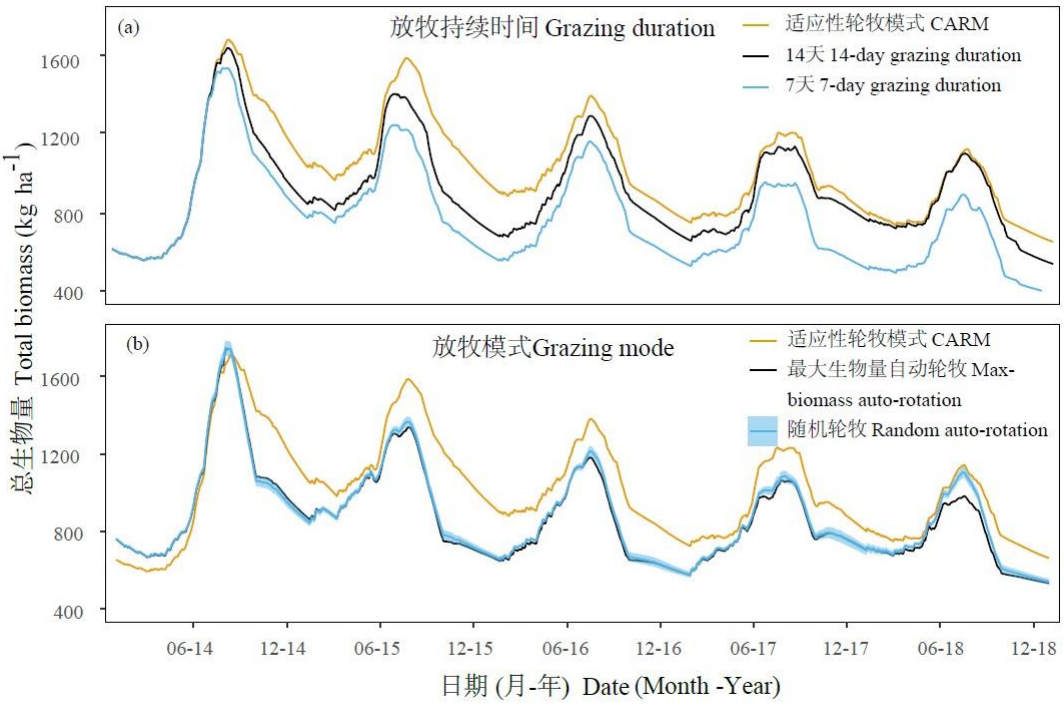


图 3-6 不同放牧管理情景下 10 个小区的平均总地上部生物量：（a）7 天、14 天和 CARM 真实的放牧间隔处理；（b）固定 14 天放牧间隔后，牛群轮流到生物量最优的牧场或随机选择的牧场（随机选择小区处理周围的阴影区域表示了随机轮牧 100 次的标准偏差）

Figure 3-6 Average simulated total aboveground biomass across 10 pastures under different grazing management scenarios: (a): 7-day, 14-day, and CARM-determined grazing intervals; (b):14-day grazing interval with herds rotating to the pasture with highest simulated biomass or to a randomly selected pasture (shaded area around the random auto-rotation shows the standard deviation of 100 random rotations).

一般地，暖季多年生牧草在6月之前主要受温度胁迫，6月之后主要受水分胁迫（图3-2c）。2015年，由于6、7月的降水量较低，连续的干旱胁迫使得8月初暖季多年生牧草的生物量被低估。这与Kiniry et al.（2002）的研究结果一致，他们利用APEX模型模拟易旱土壤中牧草生长过程时发现，模型未能准确模拟干旱时期暖季多年生牧草的生物量。这是因为在矮草草原，降雨的时间和频率都会影响土壤水分动态，从而影响草原的地上净初级生产力（Heisler-White et al. 2009）。现有的草原模型很难准确模拟降水量年内变化较大时对牧草生长动态的影响（Ma et al. 2019），这可能是由于对干湿循环期间干旱胁迫动态的模拟效果不佳。本研究的这一结果与前人关于GPFARM-Range模型的结果一致，在模拟牧草生长的过程中GPFARM-Range模型高估了干旱条件的影响（Ma et al. 2019）。观测结果显示，暖季多年生牧草的地上部生物量在2016年和2017年基本持平，这可能是由于2017年较高的春季降水量缓解了2016年11月开始的整个草原的干旱状况，并抵消了当年6月严重干旱（月降水量为9 mm）对暖季多年生牧草生长的影响。而APEX模型低估了2017年暖季多年生牧草的生物量，因为模型过高的估计了干旱胁迫对牧草的影响，且降水恢复时干旱胁迫的响应不够及时。正如Zilverberg et al.（2017）所提到的，APEX模型不够灵活，无法模拟植物干旱胁迫随时间的剧烈变化。同样，GPFARM-Range模型也未能准确模拟大平原严重干旱后植被快速恢复的过程（Andales et al. 2006; Fang et al. 2014a; Qi et al. 2012）。

本研究结果表明，无论是观测结果还是模拟结果，CARM和TRM两种放牧模式对下一个放牧季（隔离笼内）的总地上部生物量均没有差异，这与（Briske et al. 2008; Briske et al. 2011）的研究结果一致。模拟结果还表明，CARM和TRM两个处理对当季（隔离笼外）牧草生长的影响没有差异，这与前人的研究结果一致。在北美草原（Teague and Dowhower 2003; Teague et al. 2004）和其他地区（Briske et al. 2008; Venter et al. 2019），与连续放牧相比较，轮牧并不影响植被生长。在整个草原生态系统中，与放牧模式对牧草生长的影响相比较，降水量的时空变化可能对整体牧草生物量的影响更大（Ellis and Swift 1988）。在更长时间的进化过程中，由于大型食草动物啃食，导致的牧草根系较高的生物量分配也是影响牧草生长的重要因素（Augustine et al. 2020; Briske et al. 2008）。

APEX模型的模拟结果表明，砂壤土上暖季多年生牧草生物量显著高于另外两个土壤类型（$p < 0.05$），由于砂壤土的较高的水分入渗率减少了水分蒸发损失。干旱和半干旱地区植物的“逆质地假说”表明，砂粒含量较高的土壤比粘粒和粉粒含量高的土壤水分的蒸发少，因此水分可以向更深的土层渗透，最终提高植物生长发育所需的水分利用率（Augustine et al. 2017）。Renne et al.（2019）发现，在北美温带半干旱草原，粗质地土壤得到植被覆盖程度比细质地土壤上更高。从2014年至2018年，冷季多年生牧草的生物量占总地上部生物量的比例在TRM处理下比较稳定，而在CARM

处理下从22%下降至13%。因为冷季多年生牧草属于C3植物，其适宜采食程度和动物喜爱程度均高于属于C4植物的暖季多年生牧草（Augustine et al. 2017; Scheirs et al. 2001）。

3.5 小结

本研究表明，校准后的APEX模型准确地模拟了适应性轮牧和传统连续放牧模式下地上部生物量的相对差异。模型还能够准确模拟年降水量、土壤质地和改变放牧模式对总地上部生物量生产和植物功能群生产的影响。然而，由于高估了暖季多年生牧草在生长季的干旱胁迫，APEX模型低估了2015年和2017年的牧草产量。与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式对整个草原的各类牧草生物量没有显著影响，但在砂质黏壤土和砂壤土上灌木的占比减少了7%。同时，通过对放牧率、轮牧间隔时间和轮牧制度的模拟表明，当放牧率±50%对适应性轮牧模式的总地上部生物量没有影响（变化小于10%）。与适应性轮牧模式相比较，固定7天或14天间隔轮牧处理的总地上部生物量分别降低了9%-21%和3%-11%。说明APEX模型能够评估牧草生产过程中不同放牧管理决策的影响，并改善对半干旱环境（如美国西部大平原地区）适应性轮牧模式的决策支持。然而，模型关于水分胁迫的部分仍需要进一步改进，以更好地模拟高年内降水变化对牧草生产的影响。

第四章 不同放牧模式对美国大平原肉牛生产的影响

与常规的轮牧模式（Briske et al. 2011）不同，本研究中适应性轮牧模式（CARM）的野外试验充分考虑了人为因素的影响，CARM处理的放牧时间、放牧率、轮牧顺序以及休闲小区选择，均由牧场主、非政府保护组织、州政府和联邦土地管理者共11名利益相关者组成的适应性牧场管理决策小组进行决策管理（Wilmer et al. 2018）。自2014年到2018年试验期间，与传统连续放牧模式（TRM）相比较，CARM处理下肉牛的日均增重量持续减少11-16%（Augustine et al. 2020）。由于试验条件和经济成本的制约，目前尚不清楚造成CARM处理肉牛减产的原因。因此，从模型模拟的角度解释影响肉牛体重变化的因素，也是当地牧民和利益相关者关注的重点。

自上世纪九十年代以来，SPUR（Stout et al. 1990）、GPFARM-Range（Andales and Ahuja 2006; Andales et al. 2005; Fang et al. 2014a）和GRAZPLAN（Moore and Ghahramani 2013）等草原模型已被广泛用于不同环境条件中肉牛生产过程的模拟。为了进一步优化APEX模型对肉牛生产过程的模拟，Zilverberg et al.（2018）通过在该模型动物放牧模块中加入牧草质量的变量，以综合分析牧草中氮含量、总可消化养分、牧草抗采食性和和食草动物的采食能力的方法，提升动物采食过程的选择性。然而，Zilverberg et al.（2018）的研究只是在连续放牧的模式下对肉牛饮食组成进行分析，并未对不同放牧模式下肉牛的生产过程的进行模拟和验证。因此，现有模型需要进一步修改从而准确模拟复杂放牧模式（特别是适应性轮牧模式）下的肉牛生产过程（Derner et al. 2008）。

本章主要目标是评估APEX模型在CARM和TRM处理下模拟肉牛生产的能力，并结合模型解释影响CARM和TRM处理肉牛增重的因素。此外，本章使用APEX评估其他放牧模式对肉牛日均增重量的影响，旨在为当地牧民和利益相关者提供理论指导。

4.1 模型校准、验证与扩展

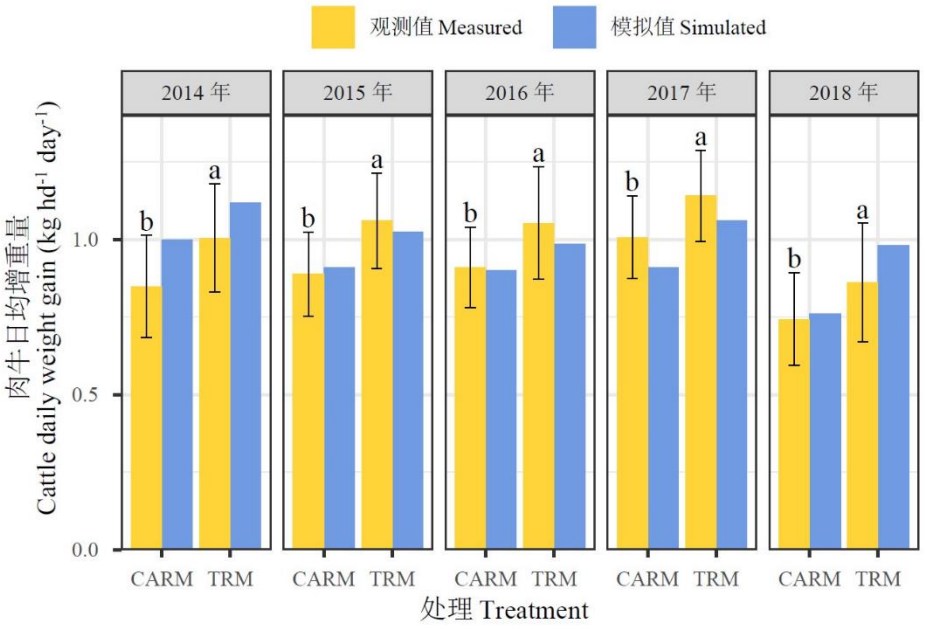
APEX模型的校准与验证方法见2.2.4。不同放牧率、放牧时间和放牧模式的试验设置见3.2。

4.2 结果分析

4.2.1 肉牛体重变化

由图4-1可知，试验期间肉牛的日均增重量为0.74-1.14 kg hd^{-1} day^{-1}，年际之间CARM和TRM两个处理日均增重量的变化趋势一致。肉牛日均增重量的观测结果表明，

CARM处理为0.74-1.00 kg hd^{-1} day^{-1}，TRM处理为0.86-1.14 kg hd^{-1} day^{-1}，且试验期间CARM的日均增重量比TRM低了11.7-16.2%（每年两处理之间差异显著，$P < 0.05$，LSD）。APEX模型2014-2018年的模拟结果显示，日均增重量的模拟值在TRM处理下为0.98-1.12 kg hd^{-1} day^{-1}，在CARM处理下为0.76-1.00 kg hd^{-1} day^{-1}。与TRM相比较，CARM处理日均增重量的模拟减少了8.7-22.3%。就模型评价的统计结果而言，两个放牧模式下，模拟值和观测值的统计结果分别为：CARM处理*D* = 0.72，*PBIAS* = 1.90%，*RMSD* = 0.08，*RRMSD* = 0.09；TRM处理：*D* = 0.53，*PBIAS* = 1.04%，*RMSD* = 0.09，*RRMSD* = 0.09。此外，考虑到野外试验观测结果的不确定性，用改进的F检验对模拟值和观测值进行进一步评估可知，CARM处理的F值0.30（p = 1），TRM处理的F值为0.28（p = 1），F检验显示观测的日均增重量和模拟值之间没有显著差异。上述结果表明，经过改进的APEX模型可以准确的模拟大平原地区肉牛的生产过程，并且模型可以准确的反映日均增重量在适应性轮牧和传统连续放牧两种模式下之间的差异。



注：每年不包含相同小写字母表示处理间差异显著（$P < 0.05$，LSD）。

Note：Different lower-case letters in each year indicate a significant difference due to the treatment effect ($P < 0.05$, LSD).

图 4-1 适应性轮牧（CARM）和传统连续放牧（TRM）模式下肉牛的日均增重量

Figure 4-1 Average daily weight gains for steers grazing under collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA.

4.2.2 干物质采食量变化

APEX的模拟结果表明，CARM处理和TRM处理肉牛的干物质年总采食量在2014年最高（图4-2）分别为1392 kg hd^{-1} $year^{-1}$（CARM）和1487 kg hd^{-1} $year^{-1}$（TRM），

而在2018年最低分别为1108 kg hd^{-1} year^{-1}（CARM）和1341 kg hd^{-1} year^{-1}（TRM）。 从2014年到2018年，CARM处理的年采食量比TRM减少了6.4%-17.4%，5年平均年采食量比TRM处理低11.0%。与TRM处理相比较，CARM的年采食量在2018年的差异最大（减少了17.4%），其次是2015年减少了16.3%。

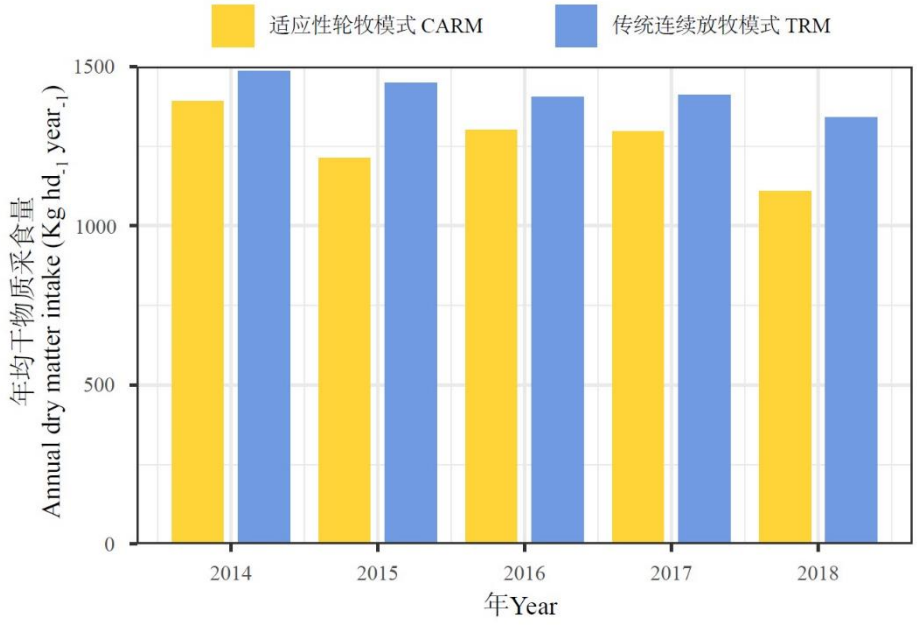


图 4-2 适应性轮牧模式（CARM）和传统连续放牧模式（TRM）下肉牛的年均干物质采食量

Figure 4-2 Simulated annual dry matter intake (kg hd^{-1} year^{-1}) of steers grazed under collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA.

图4-3表明，暖季多年生牧草和冷季多年生牧草所占肉牛饮食的比例最大，分别为48.3%和41.2%。在TRM处理下，尽管不同年份之间肉牛的年均干物质采食量存在差异，但在肉牛饮食中各种类牧草所占的比例基本一致（图4-3），除了2016年较高比例的冷季单年生牧草（详见3.2.3）对肉牛饮食组成产生了较大影响。年际之间，肉牛饮食组成在CARM处理下变化较大，这可能是由于使用小区数量的年际变化导致的（2015年使用4个小区轮牧，2014年和2016年使用7个小区轮牧，2017年和2018年使用9个小区轮牧）。由图4-3可知，在受降水量影响而增加轮牧次数的年份（使用较多小区进行轮牧的年份，如2017和2018年），牛群可以接触到更大范围的植物群落，使得饮食组成也更趋于一致。在2015年和2017年，CARM处理下肉牛的饮食中冷季单年生牧草的含量低于TRM处理，这可能是由于冷季单年生牧草的生长周期季节较短（每年三四月开始，仅持续生长六周），使得CARM牧群错过除放牧季开始时其他小区的冷季单年生牧草。上述结果表明，传统连续放牧模式和更高频率的轮牧能够维持稳定的

肉牛采食牧草组成，而较低频率的轮牧处理可能会迫使肉牛消耗不喜爱的每次种类，如2015年牧群对灌木的消耗。

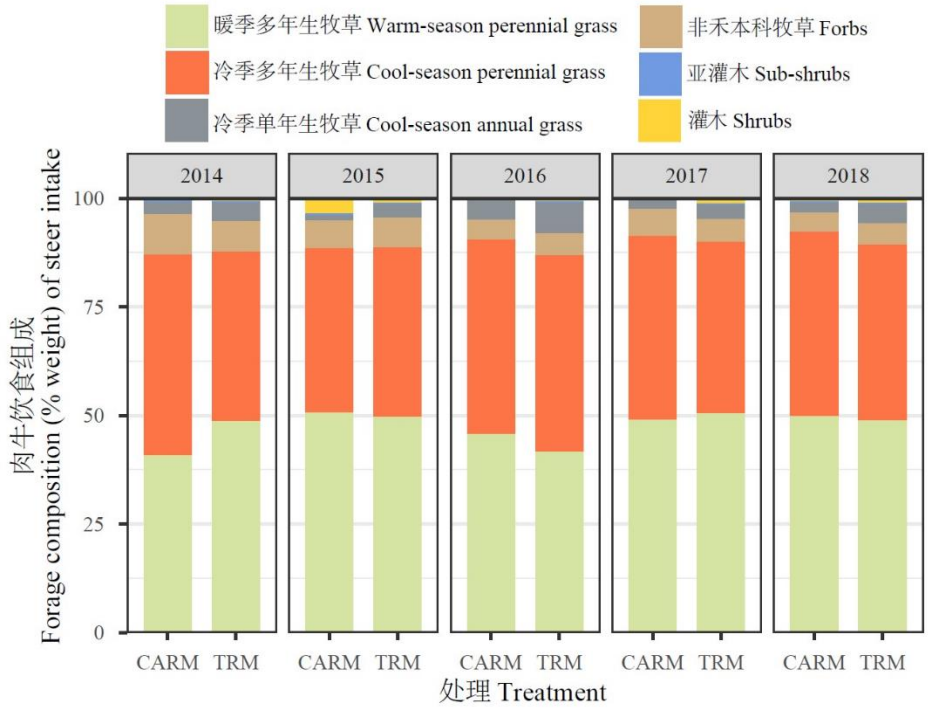


图 4-3 两种放牧模式下不同功能类型牧草（灌木、亚灌木、冷季单年生牧草、非禾本科牧草、冷季多年生牧草、暖季多年生牧草）在饮食中的占比

Figure 4-3 Simulated forage composition (% weight) of annual intake by steers for six different functional grass species (shrub, sub-shrubs, cool season annual grass, forbs, cool season perennial grass, warm season perennial grass) for two grazing treatments (CARM and TRM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA.

4.2.3 肉牛增重、干物质采食量和牧草生物量之间的相关性

为了深入探究影响肉牛增重的主要限制因子，本研究使用Spearman相关性分析评估了日均增重量、干物质采食量、牧草生物量等因子的相关性。图4-4的结果显示，肉牛的日均增重量与牧草总地上部生物量（R = 0.88）、干物质采食量（R = 0.94）、总可消化养分含量（R = 0.98）、暖季多年生草采食量（R = 0.68）和亚灌木采食量（R = 0.98）之间存在显著的正相关关系（P < 0.05）。APEX模型可消化养分的采食量是基于干物质采食量计算的。而牧草生物量与干物质采食量呈显著正相关（R = 0.84），是因为干物质采食量是由肉牛对牧草的需求量和牧草的供应量计算的。干物质采食量与暖季多年生牧草（R = 0.67）、冷季多年生牧草（R = 0.65）和亚灌木（R = 0.85）的采食量之间存在显著的正相关关系（P < 0.05）。以上结果表明，日均增重量受到干物质采食量的影响最大，这是由于APEX模型通过能量和蛋白质含量来计算肉牛的

日均增重量时都是基于干物质采食量计算的（公式2-5）。Davis et al.（2018）和Basarab et al.（2011）的研究结果都表明，干物质采食量与日均增重量之间呈正相关关系。

注：1:1 对角线方块下方的数字是相关系数，彩色椭圆中的“X”表示两个变量之间的相关性不具有统计学意义（P < 0.05）。WSPG，暖季多年生牧草采食量；CSPG，冷季多年生牧草采食量；VUOC，冷季单年生牧草采食量；FRB3，非禾本科牧草；SSHB，亚灌木采食量；ATCA，灌木采食量；TDN，总可消化养分采食量。

Note: The numbers below the 1:1 diagonal squares are the correlation coefficients. An “X” in the colored ellipses indicates that the correlation between the two variables was not statistically significant (P < 0.05). WSPG, warm season perennial grass intake; CSPG, cool season perennial grass intake; VUOC, cool season annual grass intake; FRB3, forbs intake; SSHB, sub-shrubs intake; ATCA, shrub intake; TDN, total digestible nutrient intake.

图 4-4 日均增重量（DWG）、干物质采食量（DMI）和生物量（Bm）之间的相关性

Figure 4-4 Correlation between daily weight gain (DWG), dry matter intake (DMI), Biomass (Bm), and forage supply by plant functional group at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

图4-5显示了CARM和TRM处理下，放牧季节每日肉牛的进食需求量、干物质采食量、可消化养分采食量以及增重量模拟值的动态变化。CARM和TRM处理的采食需求量基本一致，这是因为本研究中两个处理的动物需求系数*PB*均为0.026（详见2.2.4），且通过净能量需求*EMNR*计算的进食需求总小于按肉牛缩减体重和需求系数得到的结果。当牧草生物量充足时，TRM处理的干物质采食量从7.6 kg hd^{-1} day^{-1}增加到11.5 kg hd^{-1} day^{-1}，CARM处理的干物质采食量从7.6 kg hd^{-1} day^{-1}增加到11.0 kg hd^{-1} day^{-1}。与Zilverberg et al.（2018）的研究结果一致，本研究表明在每个放牧季节即将结束时TRM处理下的干物质采食量略有下降，表明此时牧草生物量供应不足以满足动物采食需求。由公式2-2到公式2-5可知，肉牛采食牧草获得的能量（或粗蛋白含量）除掉维持代谢需要的部分，剩余的能量（或粗蛋白含量）用于体重的增长。APEX模拟可消化养分的采食量随牧草生长以及肉牛采食的选择性而变化，并且由于肉牛自身体重随着时间的推移不断增长，获得的可消化养分中用于维持生长代谢的养分消耗量也随之增加，从而减少了可用于增重的养分。

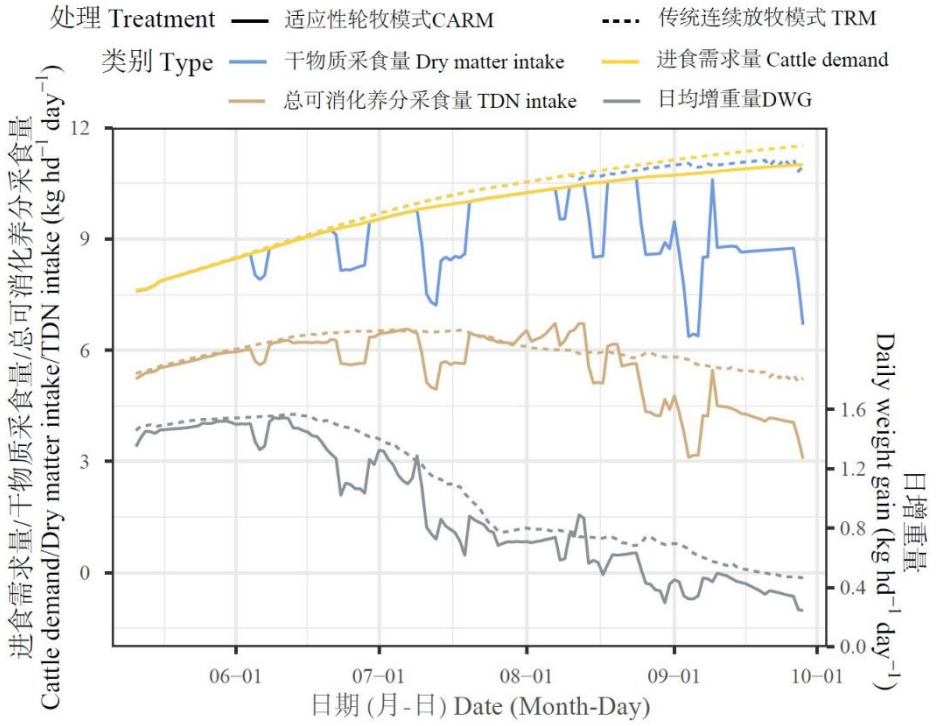


图 4-5 适应性轮牧模式（CARM）和传统连续放牧模式（TRM）下肉牛的每日采食需求（黄线）、干物质采食量（蓝线）、总可消化养分采食量（棕线）和每日增重量（灰线）

Figure 4-5 Simulated average daily cattle demand (yellow lines), dry matter intake (blue lines), total digestible nutrient intake (brown lines), and daily weight gain (gray lines) for steers grazed under collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

TRM处理的日均增重量从放牧季节开始到6月中旬逐渐增加，然后下降直至放牧季节结束。日均增重量动态的变化与可消化养分采食量一致，这表明干物质采食量和饮食中可消化养分含量对两个处理的日均增重量都有直接影响。在CARM处理下，由于放牧季节饲草供应不足，干物质采食量下降，抑制了可消化养分的获取，降低了肉牛的日均增重。在放牧季节开始时（5月至6月），CARM和TRM的进食需求量、干物质采食量、可消化养分采食量和日均增重量相似，但当牧草资源变得有限时CARM处理的干物质采食量下降，直到牧群迁入下一个小区。放牧季初期牧草生物量不足导致CARM处理的日均增重量低于TRM处理，从而直接影响到随后直到放牧季节结束前的肉牛进食需求量（体重小导致进食需求少），这可能是APEX模拟结果中CARM处理日均增重量低于TRM处理的主要原因。以上结果表明，较低的干物质采食量是导致CARM处理日均增重量较低的主要因素，前期较低的增重量会影响整个放牧季动物的进食需求量，即使当后期牧草供应充足也无法消除该影响。

4.2.4 不同放牧模式对肉牛生产的影响

图4-6和表4-1显示了CARM处理以及在其基础上调整放牧率（±25%和±50%）处理的日均增重量和干物质采食量。就平均值而言，将CARM处理的放牧率降低50%或25%会使干物质采食量分别增加11%和7%，使日均增重量分别增加11%和8%，并且这种影响在2016和2018年这样的干旱年份尤为明显。而将CARM的放牧率提高25%或50%，使得干物质采食量分别降低了14%和31%，日均增重量分别降低了15%和35%。这些模拟说明日均增重量随着放牧率的增加而降低，表明放牧率过高会导致肉牛生产过程的不确定性提高，而较低的放牧率更有利于得到肉牛体重稳定并可靠的响应。除了按单位肉牛计算外，本研究还对单位面积的日均增重量做了进一步计算。就单位面积的日均增重量而言，由于土壤、降雨量、物种和动物能量需求，最佳放牧率每年都不固定（表4-1; Fales et al. 1995）。模拟结果显示，野外试验所用的放牧率在2014年增加50%、在2015年和2017年均增加25%，可以使单位公顷的日均增重量达到最高值。上述结果表明，野外试验所取的放牧率在常规降水的年份仍有提高的空间，但在干旱年份（例如2016年和2018年）应保持不变。

与野外试验中，CARM处理灵活变动轮牧时间不同，固定7天或14天间隔轮牧处理对肉牛的日均增重量和干物质采食量均有一定的影响（表4-2和图4-7）。与CARM对照处理相比较，由于在放牧季节开始和中期，短时间的轮牧处理提高了动物采食牧草的活动范围（增加了同时间段牧草的供应量，图4-7），日均增重量和干物质采食量模拟结果的平均值在7天轮牧间隔处理下最高（分别为0.99 kg hd^{-1} day^{-1}和1379 kg hd^{-1} $year^{-1}$），其次是14天轮牧间隔处理（分别为0.98 kg hd^{-1} day^{-1}和1357 kg hd^{-1} $year^{-1}$）。上述结果表明，适应性牧场管理决策小组可以进一步优化CARM处理的轮牧间隔时间

（当前为16-35天）。理想情况下，生产者确定轮牧间隔时参考模型决策系统的指导建议，并同时考虑天气、土壤和植被变异等多种驱动因素，将产生最佳的管理方案。

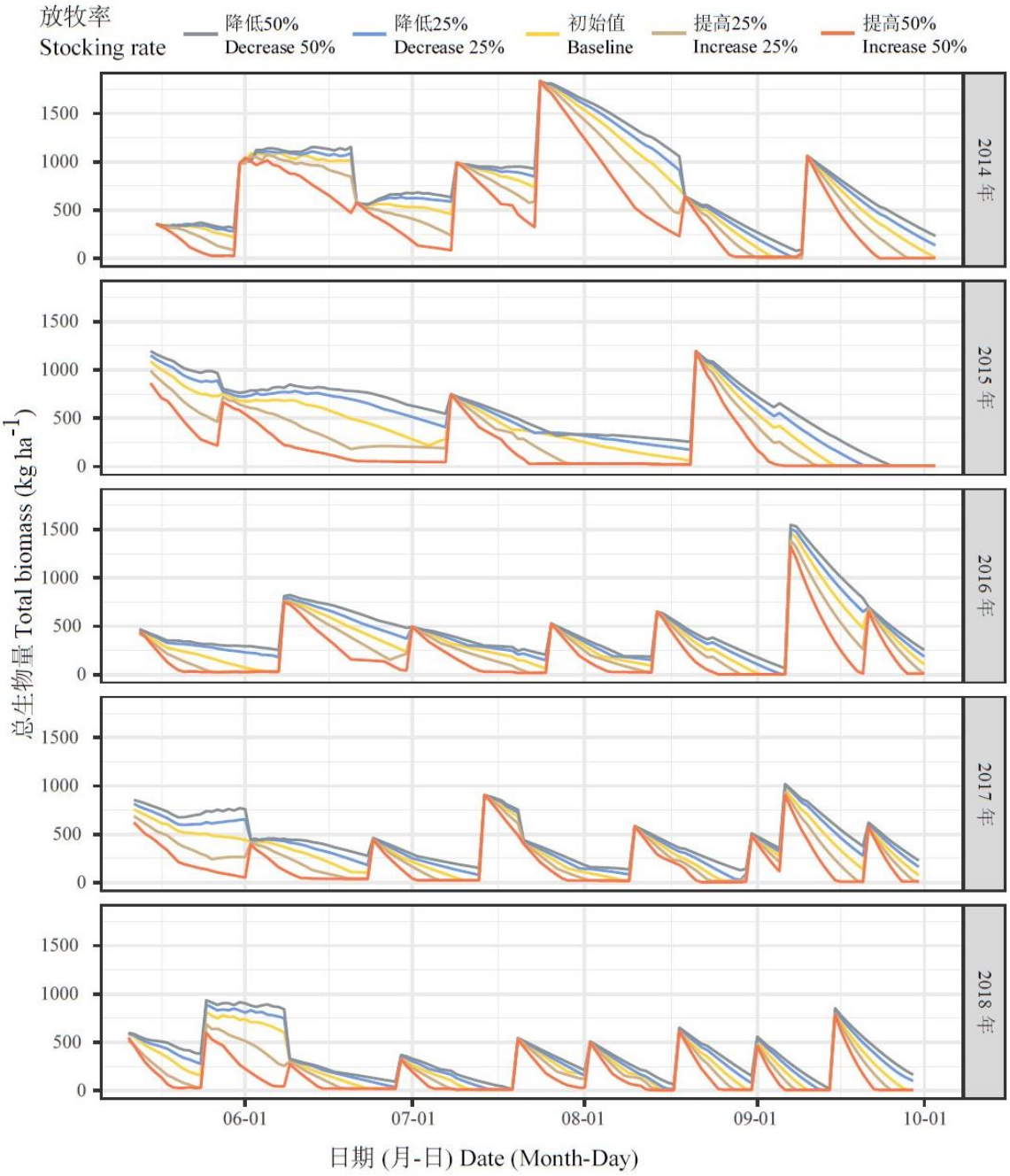


图 4-6 不同放牧率（初始值、±25%、±50%）下CARM牧群所在小区的总地上部生物量

Figure 4-6 Simulated forage biomass for different stocking rates (baseline, ±25%, ±50%) under collaborative adaptive rangeland management (CARM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

表 4-1 适应性轮牧模式下放牧率对肉牛日均增重量和干物质采食量的影响

Table 4-1 Simulated effects of stocking rate on daily weight gain and dry matter intake under collaborative adaptive rangeland management (CARM) for steers grazed at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

	降低 50% Decrease 50%	降低 25% Decrease 25%	真实放牧率 CARM actual	提高 25% Increase 25%	提高 50% Increase 50%
	----------日均增重量 Daily weight gain (kg hd^{-1} day^{-1})----------				
2014 年	1.05	1.03	1.00	0.97	0.84
2015 年	0.96	0.94	0.91	0.77	0.58
2016 年	0.97	0.96	0.90	0.68	0.48
2017 年	1.01	0.98	0.91	0.78	0.58
2018 年	0.99	0.91	0.76	0.60	0.41
平均值 Mean value	1.00	0.96	0.90	0.76	0.58
	----------单位面积日均增重量 Daily weight gain per hectare (kg ha^{-1} day^{-1})----------				
2014 年	0.84	1.24	1.61	1.95	2.03
2015 年	0.81	1.19	1.53	1.62	1.47
2016 年	0.85	1.27	1.58	1.50	1.27
2017 年	0.93	1.35	1.67	1.79	1.60
2018 年	1.04	1.44	1.60	1.58	1.29
平均值 Mean value	0.90	1.30	1.60	1.69	1.53
	----------干物质采食量 Dry matter intake (kg hd^{-1} $year^{-1}$)----------				
2014 年	1472	1447	1392	1286	1127
2015 年	1331	1275	1213	1003	774
2016 年	1392	1371	1301	1097	843
2017 年	1400	1376	1297	1128	876
2018 年	1387	1289	1108	924	710
平均值 Mean value	1396	1352	1262	1088	866

对比CARM处理和最大生物量自动轮牧处理（14天间隔轮牧，自动选择牧草状况最优的小区）可知，最大生物量轮牧处理日均增重量为0.69-1.08 kg hd^{-1} day^{-1}，干物质采食量为1026-1452 kg hd^{-1} $year^{-1}$。与CARM处理相比较，由于最大生物量轮牧处理能够给牧群提供更多的牧草供应，使得2014年到2017年日均增重量提高了0.06-0.14 kg hd^{-1} day^{-1}。在2018年最大生物量轮牧处理的日均增重量减少了0.07 kg hd^{-1} day^{-1}，这是由于该年降水量低，较快的轮牧频率抑制了牧草的生长，而CARM处理较长的放牧时间有利于放牧季初期其他小区牧草生物量的积累，进而获得较高的干物质采食量（1108 kg hd^{-1} $year^{-1}$）。在降水量正常的2016年，最大生物量轮牧处理有效地提高日均增重量，并减少了干物质采食量，这可能是由于该处理增加了放牧季早期和中期牧

草的供应量。以上结果表明，结合APEX模型模拟的方法，选择牧草生物量最高的小区进行轮牧，可以进一步提高CARM决策小组制定的CARM轮牧制度（牧草最低生物量阈值和放牧天数）的效果。

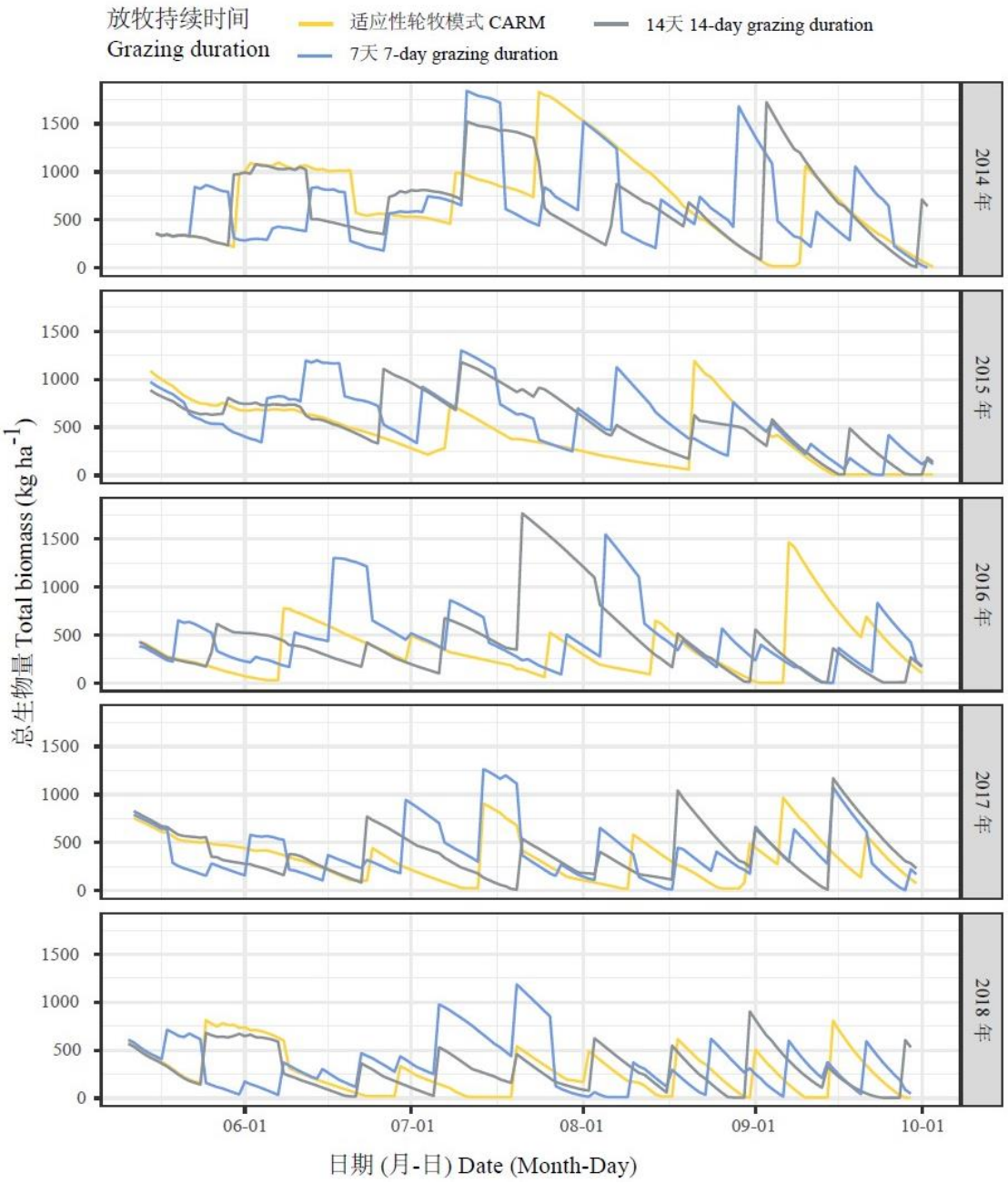


图 4-7 不同轮牧间隔时间（实际/试验间隔、7 天间隔、14 天间隔）下 CARM 牧群所在小区的总地上部生物量

Figure 4-7 Simulated forage biomass for different rotation intervals (grazing durations) under collaborative adaptive rangeland management (CARM) at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

表 4-2 适应性轮牧模式下轮牧间隔时间对肉牛日均增重量和干物质采食量的影响

Table 4-2 Simulated effects of rotation interval (grazing duration) and rotation decision criteria on daily weight gain (DWG, kg hd^{-1} day^{-1}) and dry matter intake (DMI, kg hd^{-1} $year^{-1}$）for steers grazed at the USDA-ARS Central Plains Experimental Range, Nunn, Colorado, USA (2014-2018).

	真实轮牧间隔 CARM actual	7 天轮牧间隔 7 day rotation interval	14 天轮牧间隔 14 day rotation interval	最大生物量轮牧 Auto-rotation to pasture with highest biomass
	----------日均增重量 Daily weight gain (kg hd^{-1} day^{-1}) ----------			
2014 年	1.00	1.06	1.09	1.08
2015 年	0.91	0.98	0.98	0.97
2016 年	0.90	0.96	0.96	0.98
2017 年	0.91	1.03	1.00	1.05
2018 年	0.76	0.93	0.85	0.69
	----------干物质采食量 Dry matter intake (kg hd^{-1} $year^{-1}$) ----------			
2014 年	1392	1444	1471	1452
2015 年	1213	1400	1371	1307
2016 年	1301	1356	1306	1194
2017 年	1297	1372	1367	1301
2018 年	1108	1323	1270	1026

4.3 讨论

本研究结果表明，无论观测值还是模拟值CARM处理肉牛的日均增重量均低于TRM处理，这与Derner et al.（2008）的研究结果一致，他们同样发现在美国大平原北部混合草草原，与连续放牧相比轮牧使牛的增重量减少了6%。然而Wang et al.（2018）利用Noy-Meir（1976）提出的简易放牧模型发现，与连续放牧相比，多小区的轮牧处理可以增加动物最终的重量。与本研究结果不一致的原因可能是由于模型原理上的差异造成的，并且本研究CARM处理下的轮牧持续时间和轮牧小区数量均与Wang et al.（2018）的多小区轮牧处理不同。此外，本研究所用APEX模型基于过程，并结合肉牛体重的观测值进行了校准，而非Wang et al.（2018）的理论模型。并且本研究区域低温半干旱的气候很少允许植物在同一放牧季节的多次放牧活动中恢复/再生，这与许多经过短暂休牧可以促进植物再生的牧场情况不一样（Woodward et al. 1995）。

APEX模型的模拟结果表明，与TRM处理相比较，CARM处理降低了牛群的牧草采食量，并且在2015年和2018年减少幅度超过15%，这是由于在2015年CARM处理实际放牧面积远小于TRM处理（仅用4个小区进行放牧活动）。而2018年的结果表明干旱会加剧CARM处理引起的日均增重量的差异，因为干旱的气候会加重大平原地区的牧草生物量因高密度、短时间的轮牧活动导致的损失（Smart et al. 2010）。Woodward

et al.（1995）使用时间离散型的模型研究发现，适当的轮牧速度和顺序对轮牧处理十分重要，如果轮牧速度与牧草生长速度不匹配将导致动物产量的降低，并且可能不利于整个牧场的恢复。在TRM处理以及高轮牧频率的CARM处理下，不同年份（放牧率不同）之间牧草采食量的组分基本一致，这与Zilverberg et al.（2018）的研究结果一致。他们通过模拟试验发现肉牛的采食选择性不受放牧率的影响。然而，Raynor et al.（2021）的研究结果表明，中度和重度的放牧强度会提高动物采食的选择性，可能是由于其放牧率远高于本研究导致的。

由于每个小区牧草的生物量不同，因此改变轮牧间隔时间会通过改变牧群在高产小区的放牧时间和频率来影响轮牧时动物的生产过程。正如Augustine et al.（2020）提到的，放牧活动的空间限制可能会降低肉牛饮食的质量并影响CARM处理肉牛体重的增加。轮牧间隔时间的变化会影响整个放牧季节动物放牧的时间和空间分布，从而来影响整个草原生态系统（Wang et al. 2016）。与CARM处理相比较，固定7天和14天间隔轮牧处理使日均增重量提高11%和9%，使干物质采食量提高10%和8%（表4-2）。这是由于牧草供应量是影响CARM处理高密度放牧活动下干物质采食量的主要因素，而缩短轮牧时间可以增加牧群获得充足牧草供应的机会。这与Wang et al.（2016）提出的结果一致，他们指出在干旱和半干旱条件下，缩短轮牧间隔时间会增加牧草的总消耗量。Teague et al.（2015）通过模拟中低放牧率水平下25年的多小区轮牧试验发现，缩短轮牧间隔时间可以改善牧场生态状况和盈利能力；但并未表明大平原地区的矮草草原适合采用固定的轮牧间隔时间。与 CARM处理相比，固定7天和14天间隔轮牧处理都增加了放牧季节初期和中期的牧草总地上部生物量（图4-7），这可能是干物质采食量提高的主要原因。

4.4 小结

本研究证明，改进后的APEX模型能够准确模拟传统连续放牧和适应性轮牧模式下肉牛的日均增重量。与观测结果一致，模拟的肉牛日均增重量在CARM处理下低于TRM处理。模拟结果表明，CARM处理肉牛体重低于TRM处理主要是受相对较低的干物质采食量的影响，并且CARM处理肉牛的饮食成分的变异性较高。通过对放牧率、轮牧间隔时间和轮牧制度的模拟表明：日均增重量的不确定性随着放牧率的增加而增加，这说明过度放牧会导致肉牛的生产能力的不确定性，而放牧率较低时肉牛产能更稳定，通过模型模拟的结果也更可靠。通过将当地牧民的经验、天气、土壤和植被等因素结合，CARM决策小组制定的轮牧策略可以较好的应对年降水量较低对动物生产的影响。而参考APEX模型提供的决策信息，可以进一步提高CARM决策小组制定的适应性轮牧模式的效果。例如，通过模型模拟将牧群准确的迁入具有最高牧草生物量的小区。

第五章　不同放牧模式下牧草生长和肉牛生产对土壤、降水和温度变化的响应

为了应对由于放牧管理不当而加剧的草原退化（Moreno et al. 2014），使草原生态系统能够持续提供生物多样性、碳固存、食物、纤维和燃料等一系列生态系统服务，放牧管理者和科学家已经对多种放牧模式（例如轮牧、休牧）下动植物生产过程进行了研究（Briske et al. 2011; Briske 2017）。但由于土壤类型、气候条件等不确定因素的影响，不同研究中牧草生长和动物生产的结果往往不一致（Briske et al. 2008; Briske et al. 2011; Hawkins et al. 2017）。Teague et al.（2013）认为，轮牧制度的优劣取决于牧草的生物量和恢复速度、动物的分布和放牧强度、以及其他环境因素的影响。此外，目前有关适应性轮牧模式（CARM）的研究还比较少，有必要在不同土壤、降水和温度的条件下对该模式的有效性进行分析。由于受试验条件的限制，野外试验无法在短时间内测试多种因素对系统的影响（Derner and Augustine 2016; Roche et al. 2015）。因此，利用改进并校准后的APEX模型，探究不同土壤类型、降水和温度对草原生态系统的影响显得尤为重要。

本章的主要目标是以前两章CARM和传统连续放牧模式（TRM）的模拟结果为对照组，利用APEX模型从土壤、初始牧草密度、降水量和温度四个方面，分析不同环境条件下CARM处理和TRM处理对牧草总地上部生物量和动物增重量的影响。旨在充分了解不同环境背景的草原上，适应性轮牧模式的可行性，以期为适应性轮牧模式在不同场景中的应用提供参考。

5.1 土壤、降水和温度变化情景设置

基于前文校准并验证的APEX模型，本章将评估：1）均一土壤类型、2）改变初始牧草密度、3）改变年降水量、4）固定月份发生干旱以及5）固定月份改变温度五种条件下，CARM和TRM对牧草生长和动物生产的影响。具体的模拟试验设置包括：

（1）本研究在运用APEX模型对CARM野外试验进行模拟时，20个小区共用到美国土壤调查数据库中六个系列的土壤，分别为：Avar、Olney、Remmit_LS、Remmit_SL、Ulm和Zeigweid。按表层0-30 cm土壤机械组成划分，Remmit_SL、Remmit_SL和Olney为砂壤土，Avar和Ulm为壤土，Zeigweid为砂质粘壤土，具体的土壤属性见表2-2。将前两章试验中CARM和TRM两处理为对照组，将所有所有20个小区设置成单一土壤系列进行模拟，共包括Avar、Olney、Remmit_LS、Remmit_SL、Ulm和Zeigweid六个处理；

（2）按照前文模拟试验中CARM和TRM处理各小区用到的初始牧草密度，以10%的变化步长，设置初始牧草密度从-50%到+50%共10个处理；

（3）按照前文模拟试验中用到的降水量观测值，以10%的变化步长，设置年降水量从-40%到+40%共8个处理；

（4）按照前文模拟试验中用到的气象数据，设置每年4月到9月固定某个月发生干旱（当月降水量为0）情景，共6个处理；

（5）按照前文模拟试验中用到的温度观测值，在每年4月到9月固定某个月设置当前平均温度-3、-2、-1、+1、+2、+3、+4和+5 ℃8个水平，共48个处理。

5.2 结果分析

5.2.1 牧草生长和肉牛生产对土壤类型的响应

与农田生态系统不同，天然草原的土壤质地通常很难保持均一性。由图5-1可知，当整个草原采用同一类型土壤进行模拟时，牧草生物量由高到低依次为：Remmit_LS > Remmit_SL > Olney > Baseline > Avar > Zeigweid > Ulm。结果说明，砂壤土为主的草原更适合牧草的生长，而当草原以砂粒含量较低的壤土为主时牧草的生长受到一定的抑制。对照组中，CARM和TRM两个处理下牧草的总地上部生物量基本一致，分别为1130和1108 kg ha^{-1}，这是由于对照组的两个处理均由多种土壤类型的小区组成，使得土壤类型引起的牧草生物量的差异被抵消。

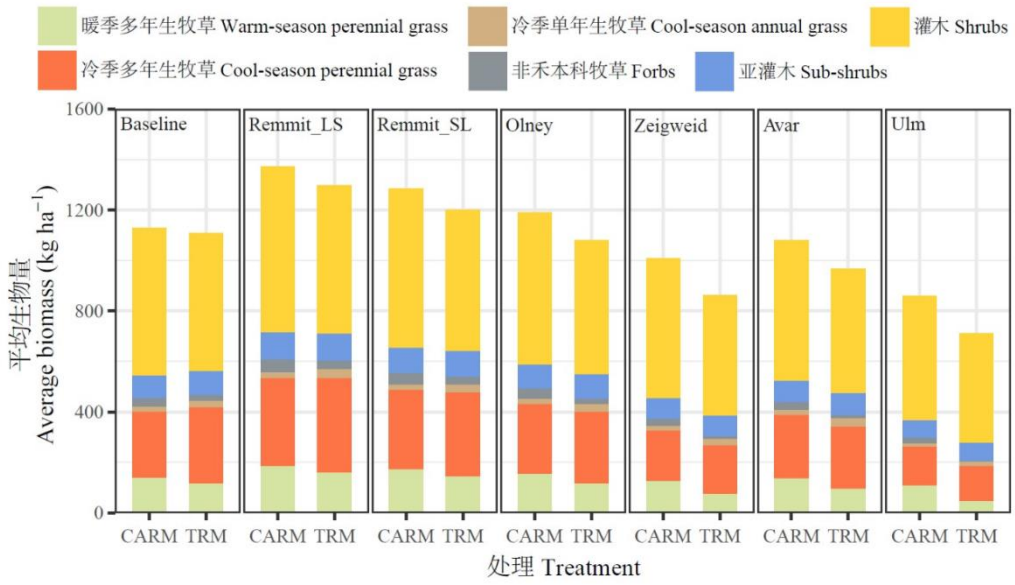


图 5-1 不同土壤类型下适应性轮牧模式（CARM）和传统连续放牧模式（TRM）牧草生物量（Baseline 表示对照组的模拟结果，此时各小区土壤类型与野外试验一致）

Figure 5-1 Different functional groups biomass for CARM and TRM under different soil type, the Baseline represent original scenario with mixed soil type.

当采用同一系列的土壤时，CARM处理的总地上部生物量均高于TRM处理6%-21%。与TRM处理相比较，CARM处理使暖季多年生牧草平均生物量提高了26-60 kg ha^{-1}，非禾本科牧草的平均生物量增加了16-19kg ha^{-1}，灌木的平均生物量增加了59-78 kg ha^{-1}，使冷季单年生牧草的平均生物量减少了3-13 kg ha^{-1}。而冷季多年生牧草的平均生物量，在Remmit_SL、Remmit_SL和Olney三个类型土壤表现为CARM处理高于TRM处理（分别增加18、24和6 kg ha^{-1}），在Zeigweid和Ulm类型土壤上表现为CARM处理低于TRM处理。此外，尽管使用均质土壤进行模拟时CARM处理灌木的平均生物量均高于TRM处理，但除了Ulm土壤外，其余土壤上两处理的灌木所占总地上部生物量比例基本一致（50%）。

图5-2显示，与对照组的TRM处理相比较除了Ulm类型土壤，其余各类型土壤下TRM处理肉牛的日均增重量与对照处理一致，这是由于试验本身的放牧率较低，TRM的肉牛除在Ulm土壤上之外均能获得足够的牧草供应。而与对照组的CARM处理比较，CARM处理肉牛的日均增重量在Remmit_SL、Remmit_SL和Olney三个类型土壤上分别增加了0.09、0.07、0.04 kg hd^{-1} day^{-1}，而在Zeigweid和Ulm类型土壤上分别减少了0.04和0.11 kg hd^{-1} day^{-1}。上述结果表明，当草原生态系统中以砂壤土为土壤主要类型时，CARM处理增加牧草生物量的效果得到放大，且该处理下动物减产的状况得到缓解。而当草原生态系统中主要土壤类型由砂质向黏质发展时，牧草生物量逐渐减少，CARM处理日均增重量下降。当草原以Ulm为主要土壤类型时，CARM与TRM处理日均增重量由于牧草生物量的减少而降低，且处理之间日均增重量的差异也进一步扩大。

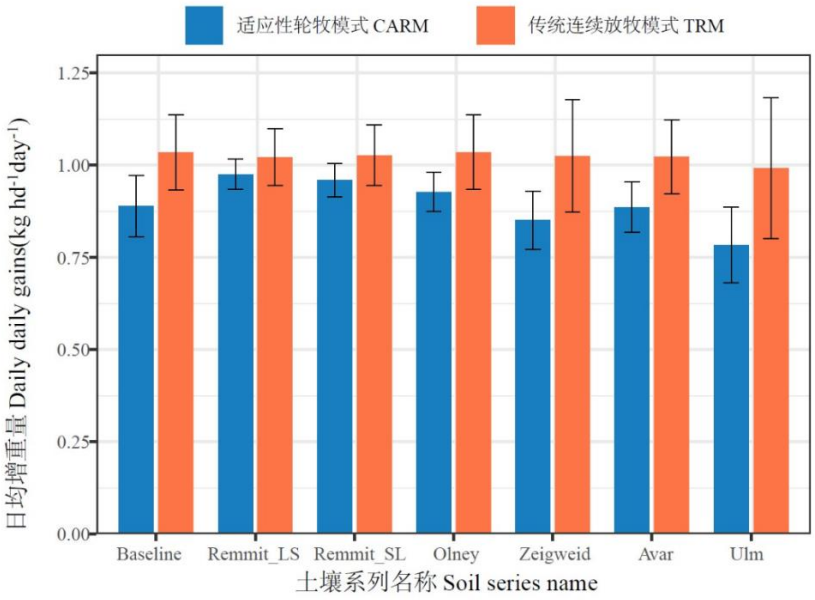


图 5-2 不同土壤类型下适应性轮牧模式（CARM）和传统连续放牧模式（TRM）肉牛的日均增重量（Baseline 表示对照组的模拟结果，此时各小区土壤类型与野外试验一致）

Figure 5-2 Average daily gains for CARM and TRM under different soil type, the Baseline represent original scenario with mixed soil type.

5.2.2 牧草生长和肉牛生产对初始生物量的响应

图5-3a显示，APEX模型模拟的牧草总地上部生物量随着初始植牧草密度的增加而增加。不同的初始牧草密度下，TRM处理和CARM处理之间牧草总地上部生物量基本一致。当初始牧草密度降低10%、20%、30%、40%和50%时，传统连续放牧模式下总地上部生物量的峰值减少了72、148、230、318和414 kg ha^{-1}，适应性轮牧模式下总地上部生物量峰值减少了60、119、187、258和344 kg ha^{-1}。当初始牧草密度提高10%-50%时，TRM处理下总地上部生物量增加了67-301 kg ha^{-1}，CARM处理总地上部生物量增加了54-243 kg ha^{-1}。而图5-3b显示，TRM处理下，当草原系统的初始牧草密度变化幅度在-40%到+50%时，动物的日均增重量基本保持不变。当初始牧草密度降低40%和50%后，TRM处理的日均增重量分别减少了0.06 Kg hd^{-1}和0.12 Kg hd^{-1}。而CARM处理下，日均增重量随着初始牧草密度的提高而增加。上述结果表明，当两个处理的牧草资源受初始牧草密度而减少时，TRM处理由于放牧密度较低能维持比较稳定的日均增重量，而CARM处理的日均增重量明显减少。这是由于受轮牧管理制度的制约，当前小区牧草资源不足时动物体重无法持续增长，直至迁入下一个小区。

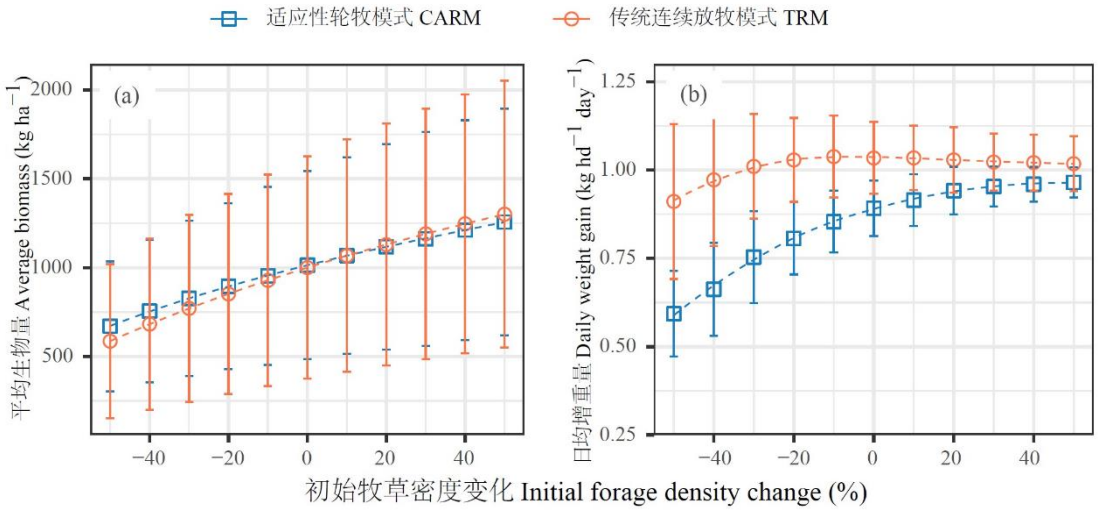


图 5-3 不同牧草初始密度（x 轴）下牧草生物量峰值（a）和日均增重量（b）的模拟结果（当牧草密度变化为 0%代表对照处理）

Figure 5-3 Total biomass (a) and daily weight gain (b) changes for changes in initial forage density (x-axis). By definition, the initial plant population change is 0% for the baseline scenario.

5.2.3 牧草生长和肉牛生产对降水量的响应

本研究利用APEX模型发现，试验期间草原生态系统的总牧草生物量随着年降水量的增加而增加（图5-4a）。当连续5年的降水量减少40%、30%、20%和10%时，在CARM处理下总牧草生物量相对减少583、440、269和71 kg ha^{-1}，在TRM处理下总牧草生物量相对减少615、487、297和65 kg ha^{-1}。当连续5年的年降水量提高10%、20%、

30%和40%时，CARM处理下总牧草生物量相对增加279、597、898和1157 kg ha^{-1}，在TRM处理下总牧草生物量相对增加318、667、972和1213 kg ha^{-1}。图5-4b显示了草原生态系统的肉牛体重增加量随年降水量的变化波动。当试验期间的年降水量从观测值的60%提高到140%时，CARM处理肉牛的日均增重量从0.45 kg hd^{-1} day^{-1}增加到1.02 kg hd^{-1} day^{-1}，TRM处理日均增重量从0.68 kg hd^{-1} day^{-1}增加到1.04 kg hd^{-1} day^{-1}。图5-4b还表明，当降水量为观测值的80%到140%时，TRM处理肉牛的日均增重量变化小于10%，可知降水量达到观测值的80%已满足TRM处理肉牛生长需要。CARM处理降水量维持在观测值的90%时，才能获得与对照组处理相近的日均增重量结果，并且只有观测值的降水量提高20%时，CARM处理才能达到与TRM处理一样的肉牛产量。此外，图5-4还表明，当降水量增加时，模拟结果中总牧草生物量的不确定性增加，而日均增重量的不确定性降低。

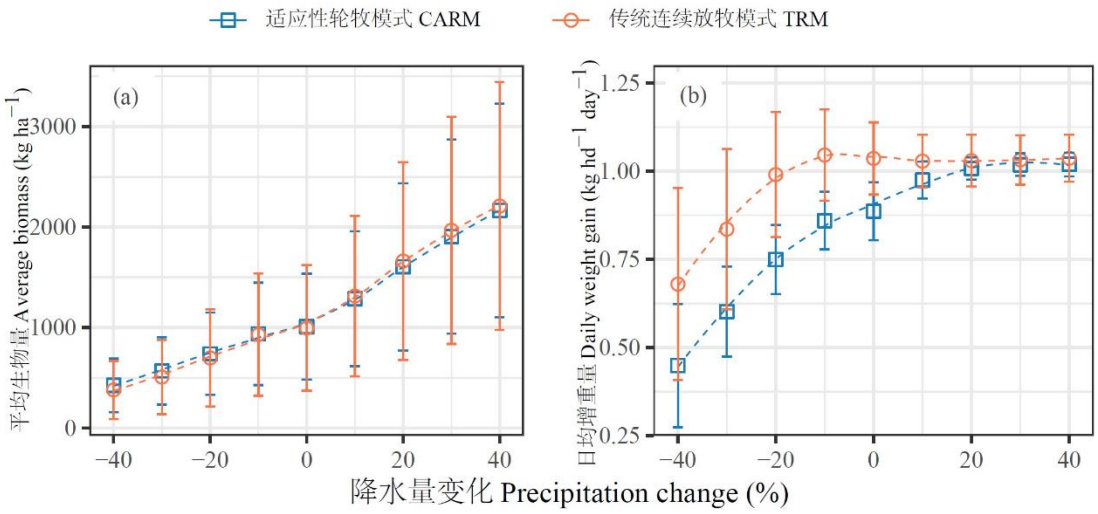


图 5-4 不同降水量（x 轴）下牧草生物量峰值（a）和日均增重量（b）的模拟结果（当降水量变化为 0%代表使用观测降水量的模拟结果）

Figure 5-4 Total biomass (a) and daily weight gain (b) changes for changes in precipitation (x-axis). By definition, the precipitation change is 0% for the baseline scenario.

5.2.4 牧草生长和肉牛生产对年内降水量分布的响应

由于天然草原一般处于年降水量较少且时空分布不均的区域，干旱（例如，2017年6月该区域的降水量仅为9 mm）对牧草生长以及动物生产的影响不容忽视。图5-5为模拟了2014年-2018年期间，每年放牧季内固定月份发生干旱对总牧草生物量（a）和肉牛日均增重量（b）的影响。与对照处理相比较，当干旱分别发生在每年的4月、5月、6月和7月时，牧草生物量在CARM处理下减少了12%、34%、15%和16%，在TRM处理下减少了13%、36%、18%和16%。而干旱发生在每年的8、9月时，对牧草生物

量的影响比较小。就肉牛的日均增重量而言，TRM处理下除了每年5月份发生干旱会使增重量降低19%，其他月份发生干旱对肉牛增重没有影响（均值变化小于5%）。CARM处理下，4、5、6月份发生干旱会使当年肉牛的日均增重量分别降低13%，36%和12%。上述结果表明，当干旱发生时，CARM处理对牧草生长的影响与TRM处理基本一致。由于本研究的放牧率较低（0.17-0.21 animals ha^{-1}），TRM处理较低的放牧密度有利于在牧草生物量较低时维持稳定的动物产量。但当干旱发生在放牧季前期或中期时，由于CARM处理的放牧密度是TRM的10倍，CARM处理导致的肉牛日均增重量的差异扩大，应及时对适应性轮牧模式的轮牧制度进行调整。

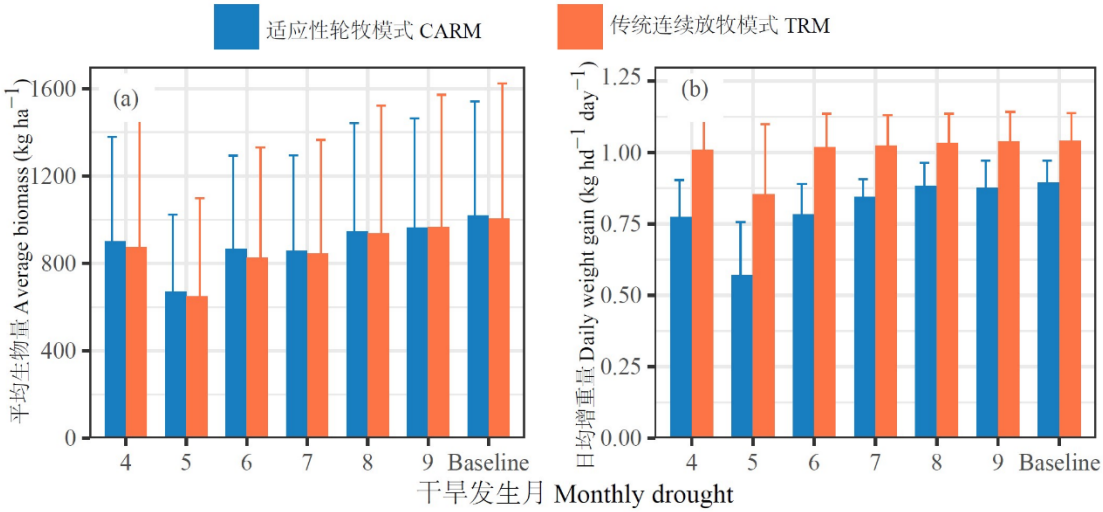


图 5-5 不同月份干旱（x 轴）对下生物量峰值（a）和日均增重量（b）的影响（Baseline 代表对照处理）

Figure 5-5 Mean total biomass (a) and daily weight gain (b) changes for extreme drought in each month (x-axis).

5.2.5 牧草生长和肉牛生产对温度的响应

所有植物生物量对温度变量的响应均与植物的三基点温度的范围相关，低于或高于该范围植物将停止生长发育（Wullschleger et al. 2010）。由于真实的气候数据是连续且相关的，因此无法通过野外试验的方式了解整个或部分生长季节温度变化对植物生物量的影响。试验期间，整个草原生态系统平均气温的观测值从4月到9月依次为：7.0、11.2、18.2、21.0、19.7和15.9 ℃。由于较大的年内温差以及不同种类牧草之间三基点温度的差异，每年不同时期的优势牧草也略有差异，整体表现为冷季牧草随温度的回升率先开始生长，而其他牧草（如暖季多年生牧草）由于最低生长温度较高，需要等环境温度进一步提高才能满足其生长需求。通过APEX模型分析不同月份气温变化对牧草生长和肉牛生产的影响可知，牧草生物量随着4、5月份气温的升高而增加，随着6、7、8月份气温的升高而减少，而9月份气温变化对生物量基本没有影响（表5-1）。

而肉牛生产方面，从4月到7月，日均增重量随着气温的升高而降低，并且日均增重量对6月气温变化的响应最强烈，而8、9月份的温度变化对日均增重量没有影响（小于5%）（表5-2）。这可能是因为肉牛日均增重量对温度变化的响应，主要是由各个种类牧草的生物量决定的。当放牧季中期温度升高时，受高温胁迫导致生物量降低，从而影响了肉牛的进食量。当放牧季初期温度升高时，冷季牧草的生物量增加，种间竞争使得当年暖季牧草的生物量降低，从而减少了放牧季中后期牧草的供应，导致肉牛减产。此外，表5-1和5-2还表明，CARM处理和TRM处理下草原生态系统对不同月份温度变化的响应趋势基本一致。与TRM处理相比较，CARM处理下随温度变化生物量的变化幅度减小，而日均增重量的变化幅度增大。这是由于无论温度任何时间段怎样变化，处于TRM处理较低放牧密度下的肉牛总能获得更多可口的牧草，所以不同条件下肉牛的日均增重量也更接近，同时牧草组成的改变也增加了总生物量的不确定性。而CARM处理由于只有一个牧群，当牧群所在小区生物量受温度影响发生改变时，牧群不得不接受面对饮食组成的变化，而其他处于休牧的小区维持了整个草原生态系统牧草组成的稳定性，进而 减少了总生物量的波动。

表 5-1 不同月份温度变化对生物量（%）的影响

Table 5-1 Total biomass changes (%) for changes in air temperature for each month.

月份 Month	温度变化 Temperature change（℃）								
	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5
CARM									
4 月 April	-3	-2	-2	0	2	4	6	9	12
5 月 May	-6	-4	-2	0	3	5	7	9	10
6 月 June	-1	0	0	0	-1	-2	-5	-7	-10
7 月 July	4	3	1	0	-1	-3	-5	-7	-9
8 月 August	3	2	1	0	-1	-2	-3	-5	-6
9 月 September	0	0	0	0	0	0	0	-1	-1
TRM									
4 月 April	-1	-1	-1	0	2	5	8	11	15
5 月 May	-8	-5	-2	0	3	6	9	12	13
6 月 June	-1	0	0	0	-1	-3	-4	-7	-11
7 月 July	7	4	2	0	-2	-5	-6	-8	-10
8 月 August	2	2	1	0	-1	-2	-4	-5	-6
9 月 September	-1	0	0	0	0	0	0	-1	0

表 5-2 不同月份温度变化对日均增重量（%）的影响

Table 5-2 Daily weight gain changes (%) for changes in air temperature for each month.

月份 Month	温度变化 Temperature change（℃）								
	-3	-2	-1	0	1	2	3	4	5
CARM									
4 月 April	2	0	1	0	1	1	0	-1	-3
5 月 May	-2	-1	-1	0	1	2	-1	-2	-7
6 月 June	8	6	4	0	-2	-4	-8	-13	-17
7 月 July	8	6	3	0	-2	-4	-5	-6	-7
8 月 August	4	2	1	0	-1	-1	-2	-2	-2
9 月 September	1	1	1	0	0	0	-1	0	-1
TRM									
4 月 April	3	2	1	0	-1	-2	-4	-5	-6
5 月 May	4	3	1	0	-1	-3	-5	-7	-10
6 月 June	5	4	2	0	-2	-4	-7	-9	-12
7 月 July	6	3	2	0	-1	-2	-4	-6	-6
8 月 August	2	1	1	0	0	0	-1	-1	-1
9 月 September	0	0	0	0	0	0	0	0	0

5.3 讨论

与TRM处理相比较，所有土壤类型上CARM处理的暖季多年生牧草所占比例较高。而（Augustine et al. 2020）的研究结果表明，CARM处理在壤土草原能提供较高的暖季牧草生物量，而TRM处理的暖季牧草在砂土草原的生物量更高，这是由于他们生物量的观测结果来自隔离笼内，而本研究模拟的是受当年动物放牧活动影响的牧草生物量。同时，正如“逆质地假说”理论描述的那样，在干旱和半干旱地区，砂粒含量较低土壤中较低的有效水含量是限制植物生长的主要因素（Renne et al. 2019）。Lane et al.（1998）在对中部平原试验站牧草生长的研究中也发现，在降水较低的矮草草原，地上部生物量随着土壤田间持水量的增加而显著下降，这与本研究的结果一致（图5-6）。由图5-6可知，本研究中所有20个小区的生物量和田间持水量之间呈负相关关系（$R^2 = 0.79$）。其中，Avar和Zeigweid两种类型土壤的田间持水量均为0.33 g g^{-1}，但是Avar的生物量略高于Zeigweid（图5-1），这是由于Avar类型土壤的砂粒含量（48%）高于Zeigweid类型土壤（37.3%）。在半干旱地区，较高的砂粒含量加速了水分的入渗深度减少了土壤蒸发损失，从而通过提高土壤水分含量增加牧草的生物量。图5-1还显示，无论牧场所处的土壤类型是砂壤土、壤土还是砂质黏壤土，CARM处理下生物量均高于TRM处理。且相同田间持水量的土壤条件下，CARM处理下生物量也要高于TRM处理。这是因为为了控制成本采用的低频率、长轮牧间隔时间的适应性轮牧模

式，延长了其他暂时未放牧小区的休牧时间。但在获得较高牧草生物量的同时，CARM处理未能保证肉牛在当前小区获得足够的牧草供应量，降低了肉牛的日均增重量（图5-2）。

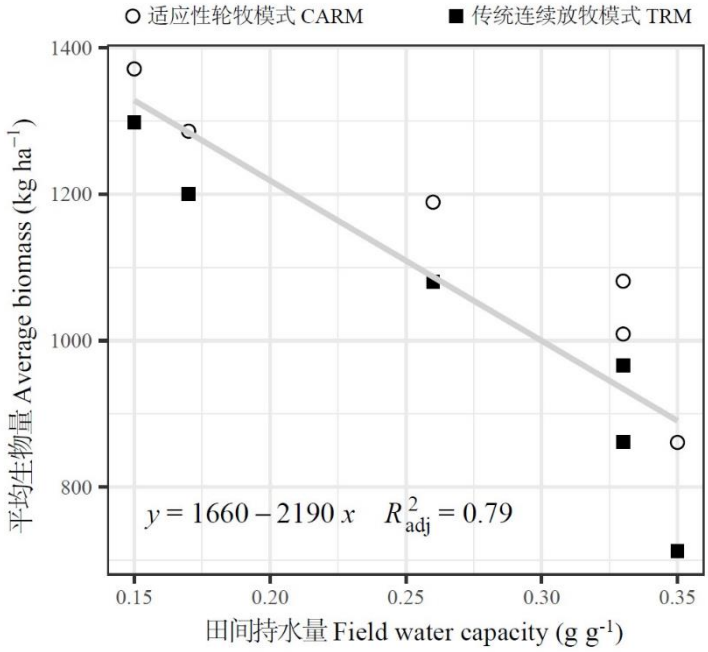


图 5-6 平均生物量对田间持水量的响应

Figure 5-6 Average biomass as a function of field water capacity.

在大范围的空间尺度上，特别是草原生态系统中，年总降水量已被证明是预测地上部净初级生产力（ANPP）的关键因子（Huxman et al. 2004）。本研究的结果表明，牧草的生物量随年降水量的增加而增加，这与Sala et al.（1988）的研究结果基本一致。他们通过对美国大平原地区沿降水梯度的生产力研究发现，牧草的生物量与年降水量呈正相关关系。同理，Teague et al.（2013）的研究表明，在中等放牧强度下，降水量减少将延长牧草的恢复时间。同时，本研究表明矮草草原地区的干旱发生在每年放牧季末期时，对牧草生物量和肉牛日均增重量没有影响。但是5月发生干旱时，CARM和TRM处理下牧草的生物量均大幅下降（大于30%），并且使得肉牛日均增重量分别降低36%和19%。这是由于在模型中除冷季牧草外，其余牧草均在5月得到有效积温开始生长，此时发生干旱胁迫使得牧草的生育期整体推迟，而当之后降水恢复时，较低的叶面积指数影响了在最佳生长时期牧草干物质的合成过程。在矮草草原中，优势草（例如暖季多年生牧草、灌木）萌芽期间的降水量决定了整个草原生态系统当年的ANPP（La Pierre et al. 2016）。Knapp et al.（2006）研究发现，在半干旱地区，生长季节开始时充足的降水为生长季节提供了更多的基础水供应，有利于保持整个生长季节牧草的正常生长。Schwinning and Sala（2004）的研究结果也表明，干旱半干旱地

区，生长季开始时充足的降水可能导致整个区域牧草生长季节提前开始或在后期没有降雨的情况下持续增长，从而提高草原的初级生产力。

本研究牧草生物量对不同月份温度变化的响应表明，总生物量随着4、5月份气温的升高而增加，随着6、7、8月份气温的升高而减少。APEX模型中，与作物三基点温度相关的遗传参数只包含最低温度和最适温度（详见表3-1），当平均温度与某类牧草生长所需最低温度的差值为正数时植物开始生长，并通过有效积温的积累确定植物的生长阶段以及养分含量（Zilverberg et al. 2017）。模型中温度胁迫因子（*Ts*）的表达式为：

$$Ts = \sin(\frac{\pi}{2} \times \frac{TX - TBS_i}{TOP_i - TBS_i}) \quad (5\text{-}1)$$

式中，*TX*表示当天最高气温和最低气温的平均值，TBS_i表示*i*类牧草生长所需的最低温度，TOP_i表示*i*类牧草生长所需的最适温度。在美国中部平原地区不同月份较大的温差，使得在平均温度较低的4、5月份升温有利于牧草的生长，而平均温度较高的6-8月升温增加了牧草生长的温度胁迫。有研究表明，随着气温的升高C3植物通过光合作用对CO_2的富集增加，因此冷季牧草的生物量会随之增加（Eamus 1991）。这与本研究的结果一致，随着4、5月份气温的提高，气温更接近冷季牧草的最适温度，从而增加了冷季牧草的生物量。Hunt et al.（1996）对中部平原试验站的格兰马草和西部麦草生长的模拟发现，升温对西部麦草没有显著影响，只促进了格兰马草的生长，并认为该现象符合冷季多年生牧草和暖季多年生牧草的生长规律，这可能是因为当时的CO_2浓度较低（350 ppm）所导致的。而Wullschleger et al.（2010）通过对美国17个州关于牧草生长的研究总结发现，由于高温会通过增加蒸发量和降低土壤湿度而作用于牧草，当4月到9月的平均气温较高时（26 ℃）牧草的生长受到抑制。本研究研究结果表明，将6-8月份的空气温度降低将有利于牧草生长，这是因为在较为干旱的美国中部区域，降低温度有利于提高土壤有效水含量（Sala et al. 1988）。

5.4 小结

本研究表明，不同土壤类型上CARM处理牧草生物量均高于TRM处理，而肉牛的日均增重量均低于TRM处理，土壤中砂粒含量增加会缩小CARM处理与TRM处理之间差异。当牧草初始密度或年降水量增加时，两个模式下牧草生物量增加，CARM处理对肉牛日均增重量的影响减弱。当干旱发生在每年5月时，对牧草生长和肉牛生产的影响最大。两个处理对温度的响应基本一致，牧草总生物量均随着4、5月份气温的升高而增加，随着6、7、8月份气温的升高而减少。日均增重量随着放牧季前期气温的升高而降低，放牧季后期温度变化对日均增重量没有影响。因此，应基于不同土

壤类型、不同的牧草密度以及不断变化的气候条件，及时对适应性轮牧模式进行调整，以实现该管理模式在不同草原生态系统中的推广应用。

第六章　美国大平原生态系统不同放牧模式的优化与调控

轮牧制度起源于20世纪初，最早用于改善连续放牧引起的草原退化状况（Briske et al. 2011）。近年来，轮牧制度逐渐成为许多牧场放牧管理的专业规范。在企业级规模上大规模轮牧以及多牧场轮牧等放牧模式带来了生态和经济效益，已被社会学家和草原科学家广泛报道（Teague and Barnes 2017; Teague et al. 2013）。然而，仍有许多研究表明，与季节性的连续放牧相比，轮牧并不能改善草原生态状况，且对动物生产没有影响（Briske et al. 2008; Hawkins et al. 2017）。为了解决美国牧业持续60年的关于轮牧制度优劣的争论，Briske et al.（2011）认为有必要在复杂系统的背景下结合人为因素（目标设定、经验知识、决策能力）对适应性轮牧制度进行评估。前文通过野外观测和模型模拟相结合的方法表明，尽管由于饮食数量和质量上的差异，导致适应性轮牧模式（CARM）下肉牛的日均增重量下降，但该放牧模式有利于整个草原生态系统牧场生物量的积累，并在一定程度上抑制了木本植物的生长。然而，前文中对CARM和传统连续放牧模式下放牧活动的模拟都是基于已有放牧管理数据进行的。正如大多数草原模型的研究中报道的，模拟模型尚不具备在复杂的放牧模式下准确预测牛群反应的能力（Derner et al. 2012）。

为了在长时间序列下对适应性轮牧模式进行评估，本章对已校准的APEX模型进行了进一步的改进。利用改进后的APEX模型，将野外试验中适应性牧场管理决策小组所设置的放牧管理标准（每个小区的最低生物量、最小放牧天数和最大放牧天数）作为输入变量，结合1970-2020年矮草草原的气象数据，对长时间序列下适应性轮牧和传统连续放牧模式下牧草生长和动物生产过程进行模拟。以期提高模型作为决策工具的能力，并为当地牧民结合天气条件制定轮牧计划时提供理论参考。

6.1 APEX 模型轮牧模块改进

APEX（version 1605）模型中已经预置一个简单的轮牧管理模块，原模型中任意小区结束放牧的触发条件为最大放牧天数和最低牧草生物量，并且所有年份每个小区的触发条件都是一样的。而在野外试验中，由于年降水量、年平均温度以及不同土壤类型的差异，决策小组制定轮牧标准中不同降水年型每个小区的牧草生物量阈值不同。此外，考虑到轮牧动物时产生的人工成本以及其他休闲小区的牧草生长状况，决策小组的标准中还为不同小区设置了最小放牧天数，即在一定时间内即使该小区生物量低于阈值，仍坚持在该小区放牧。为了增强APEX模型的决策能力，使其能够结合利用真实的决策标准，将适应性轮牧模式下的轮牧过程自动化，本研究对APEX模型中轮

牧模块进行改进，使用户可以自定义每个小区的生物量阈值、最小放牧天数和最大放牧天数，适应性轮牧模式下自动轮牧过程见图6-1。

原APEX模型的轮牧模块中，动物选择下个小区放牧时主要依据：1）按小区序号的顺序选择下一个；2）选择当时生物量最大的小区。在实际生产过程中，受土壤类型和环境因素的影响，不同小区牧草的初级生产力不同，因此牧民一般不按照小区序号进行选择。由于动物进食的选择性，如果某小区内灌木等动物不喜爱的牧草过多，即使该小区的生物量最大也难保证是最佳的放牧区域。为此，本研究将动物喜爱度纳入原模型选择小区时牧草生物量的计算过程，利用新的参数*Bm*用来评价最适合放牧的小区，*Bm*计算过程如下：

$$Q_i = 1 - Anti_quality\ of\ \ forage_i \tag{6-1}$$

$$Bm = \sum_{i=1}^{n} (Biomass_i \times \frac{Q_i}{Q_{max}}) \tag{6-2}$$

式中，Q_i是牧草种类*i*的质量指标（1表示优选草料，0表示不良草料）；*Anti_quality of forage*$_i$是原模型中牧草种类*i*的抗采食性；*Qmax*是各种类牧草中质量指标的最高值；*Biomass*$_i$是牧草种类*i*的生物量。

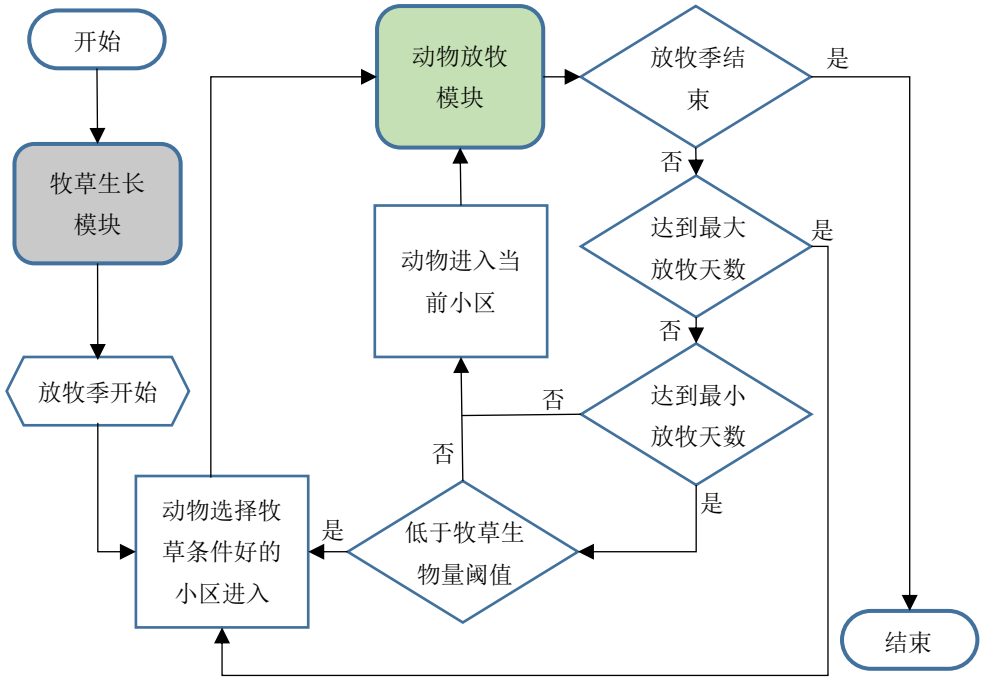


图 6-1 APEX 模型适应性模拟轮牧流程图

Figure 6-1 Simplified diagram of the adaptive rotational grazing process in APEX.

6.2 温度和降水的年变化

从1970年开始，矮草草原的年平均温度呈先升后降的趋势，到1986年回落至历史平均值后变化相对平稳（图6-2）。整体而言，在过去的51年内，年平均温度的变化速率为-0.2 ℃ decade^{-1}。与历史年平均温度比较，1974-1984、1986和2012年属于偏热的年型，而偏冷的年份比较少，依次为：1970、1971、2008、2009、2014和2019年。就过去的51年而言，矮草草原的年降水量呈减少的趋势，平均减少的速率为8.5 mm decade^{-1}。其中1980-2000年内，除1986、1990、1994和2000年降水量分别低于历史均值22.8%、7.8%、53.8%和25.8%外，其余各年的降水量普遍较高超过历史均值。

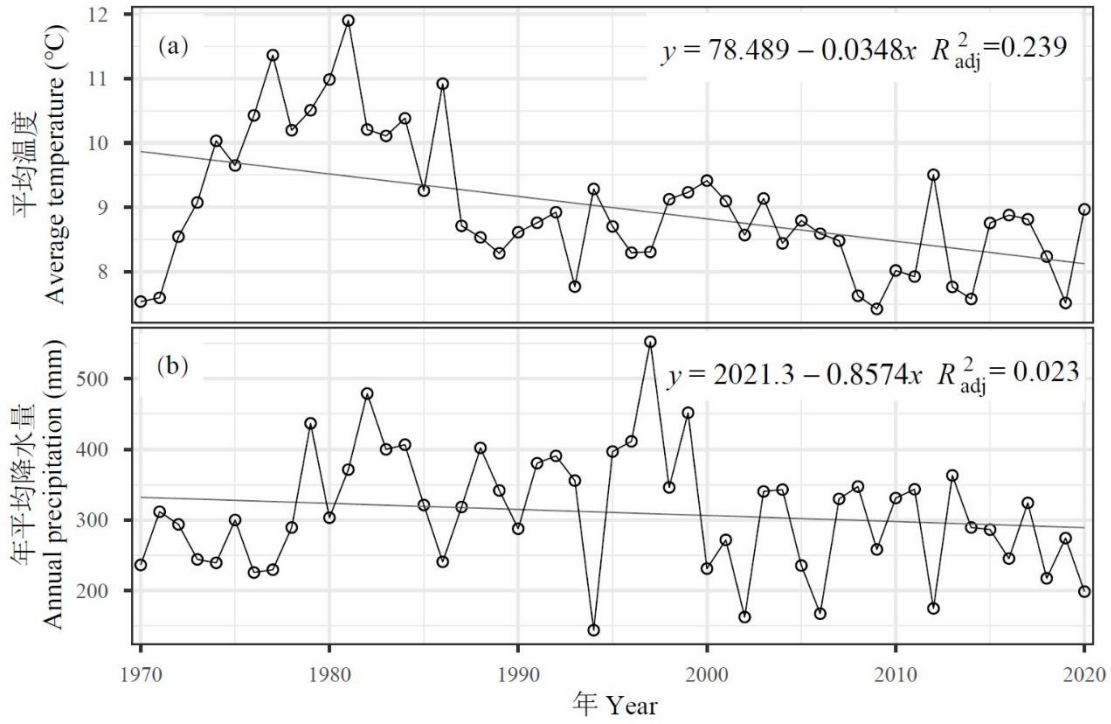


图 6-2 1970-2020 年（a）平均气温和（b）年平均降水量的趋势变化

Figure 6-2 Trends of (a) average temperature and (b) annual precipitation from 1970 to 2020. Straight lines represent the regressions of each variable against the year.

由于矮草草原的海拔较高，使得其整体湿度偏低、太阳辐射强烈。此外，该地区处于内陆位置，进一步导致了较大的昼夜温差和较大的季节性温度变化。图6-3显示了1970-2020年该区域温度和降水的月分布状况，整体表现为夏季高温湿润、冬季寒冷干燥，属于典型的温带大陆性气候。过去的51年内，生长季（5-9月）降水量占全年降水量的41.1%-91.8%。通过降水和温度的季节性分布，可以更准确的判断生长季的干旱情况。例如，尽管1994年年降水量只有144 mm，但大部分降水（78.0%）集中

分布在4-8月份，并且前一年9、10两个月高达100 mm的降水也有效缓解了当年的干旱状况。而2006年和2012年，4、5月份牧草生长季初期都经历了严重的干旱情况，伴随着6、7月的高温天气，加剧了这两年草原生态系统的干旱状况。

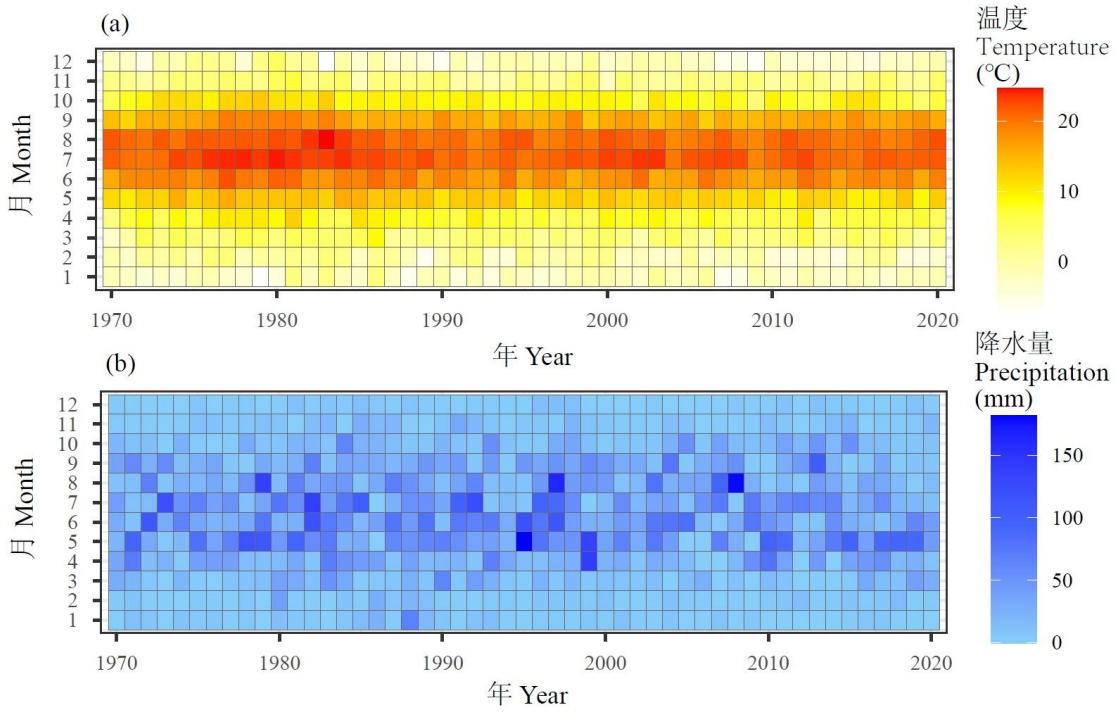


图 6-3 温度（a）和降水（b）的季节分布

Figure 6-3 Seasonal distributions of air temperature (a) and precipitation (b).

6.3 结果分析

6.3.1 牧草生物量动态特征

整个草原生态系统的生物量均在每年1月最低，在7、8月份达到峰值（图6-4）。受年降水量和年平均温度的影响，CARM和TRM两个处理总生物量的动态变化基本一致。最初两年，总生物量随年降水量的升高而增加，随后由于年平均温度的增加和年降水量的减少，生物量也逐渐降低。随着整个草原生态系统向更加干燥炎热的方向发展，直至1977年生物量的峰值下降到前10年的最低点（CARM处理下1485 kg ha^{-1}，TRM处理下1502 kg ha^{-1}），该年的年降水量比历史平均值低28.1%，但年平均温度比历史平均值高2.8 ℃（图6-2）。1978年到1983年，生物量随着逐渐提高的年降水量而增加至过去51的的最高值，1983年CARM处理下牧草总生物量为3773 kg ha^{-1}，TRM处理下牧草总生物量为4102 kg ha^{-1}。这是由于1982年的降水量较高（479 mm）且牧草生长季末期降水充沛（9月以后降水占年降水量的22.0%，图6-3），促进了1983年冷季牧草的生长，加之1983年的降水主要分布在生长季前期（3-5月降水量占年降水量的

66.9%），暖季牧草的生物量也因此增加。2000年之后，由于年降水量降低且年际之间波动较大，牧草总生物量逐渐减少。除2011年之外，总生物量的峰值维持在500-100kg ha^{-1}范围内。2020年，受极端干旱天气的影响，牧草产量达到最低值，此时CARM处理下总生物量为537 kg ha^{-1}，TRM处理下总生物量为和454 kg ha^{-1}。整体而言，与TRM处理相比较，CARM处理下，牧草总生物量在1970-1980年和1981-1990年之间分别降低了3.1%和10.4%，而在1991-2000年、2001-2010年和2011-2020年之间分别提高了9.4%、8.6%和7.2%。以上结果表明，尽管在最初的20年适应性轮牧模式降低了牧草的总生物量，但在长时间序列条件下，该模式更有利于整个草原系统维持相对稳定的总生物量。

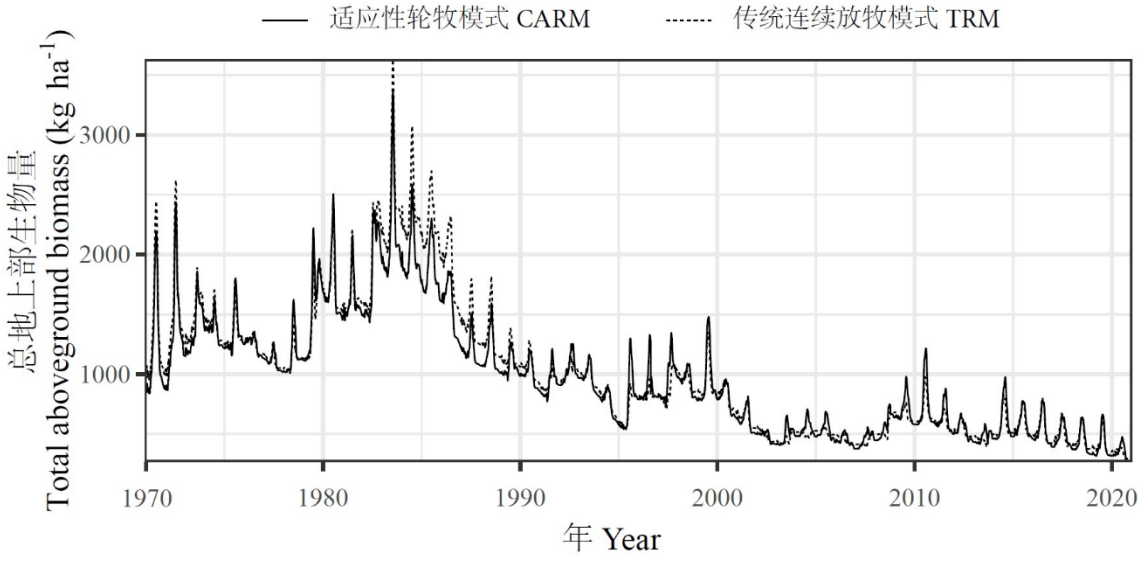


图 6-4 1970-2020年适应性轮牧和传统连续放牧模式下总地上部生物量

Figure 6-4 Average simulated total aboveground biomass for collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) from 1970 to 2020.

6.3.2 牧草组成的年际特征

由图6-5可知，在最初的几年6个种类牧草的生长过程受初始生物量的影响比较大，此时CARM处理和TRM处理的牧草组成基本一致。直到1973年，CARM和TRM处理的各类牧草比例的年际波动开始减小，此时TRM处理下各种类的牧草所占比例分别为：暖季多年生牧草12.9%、冷季多年生牧草18.3%、冷季单年生牧草0.5%、非禾本科牧草3.2%、亚灌木8.3%和灌木56.8%（图 6-5）。而1973年CARM处理下木本植物（灌木和亚灌木）所占比例要高于TRM处理，各种类的牧草所占比例依次为：暖季多年生牧草14.7%、冷季多年生牧草8.6%、冷季单年生牧草0.1%、非禾本科牧草7.2%、亚灌木8.7%和灌木60.7%。自1973年开始，CARM和TRM处理下暖季多年生牧草占比的年变

化速率分别为1.2% decade^{-1}和-1.3% decade^{-1}，冷季多年生牧草占比的年变化速率分别为2.2% decade^{-1}和0.7% decade^{-1}，灌木占比的年变化速率分别为-2.1% decade^{-1}和1.6% decade^{-1}，亚灌木占比的年变化速率分别为-0.9% decade^{-1}和-0.5% decade^{-1}。结果表明，与传统连续放牧处理相比较，长期采用适应性轮牧模式可以有效减少草原生态系统中木本植物的比例，并提高暖季多年生牧草和冷季多年生牧草的比例。在整个研究期间，由于冷季单年生牧草的生长周期很短，其生物量占总生物量的比例始终很低（< 4%），而非禾本科牧草的占比也比较低。

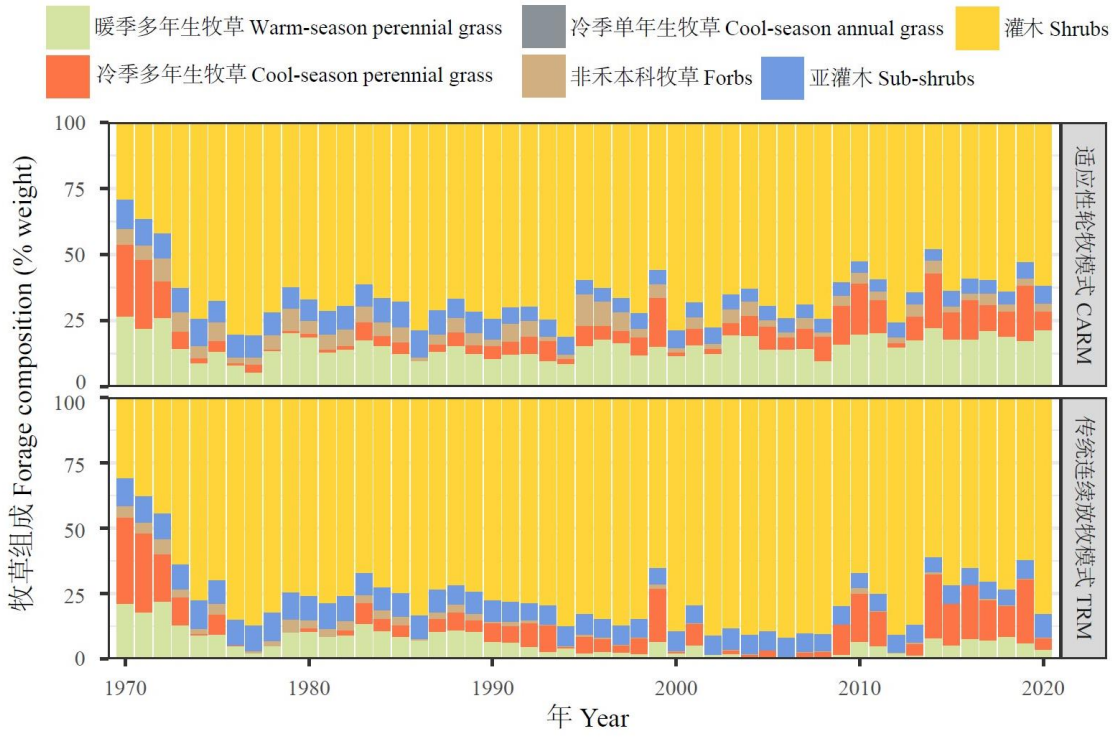


图 6-5 1970-2020年适应性轮牧（CARM）和传统连续放牧（TRM）模式下的牧草组成

Figure 6-5 Simulated forage composition for collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) from 1970 to 2020.

6.3.3 肉牛增重的年际变化

利用APEX模型对1970年到2020年间，CARM处理和TRM处理下肉牛生产的过程进行模拟可知，2000年之后，受气候变化的影响，肉牛日均增重量的年际变化差异较大（图 6-6）。过去的51年中，在大多数的年份CARM处理下肉牛的日均增重量低于TRM处理，而在1974、1975、1982、1985、1987、1989、1996、1998和2009年这9年中，CARM处理的日均增重量比TRM处理提高了5.5%-30.7%。总体而言，两处理的日均增重量均呈逐渐减少的趋势，其中CARM处理减少速率为0.07 kg decade^{-1}，TRM处

理的减少速率为0.03 kg decade^{-1}。在模拟初期，由于CARM处理和TRM处理下各类牧草的初始密度基本一致，使得两处理的肉牛可获得的牧草生物量基本一致。虽然两处理总的放牧率一致，但由于适应性放牧处理的放牧密度是连续放牧处理的10倍，随着2000年以来年降水量的减少，牧草生物量无法满足适应性轮牧模式下肉牛采食需求，导致该管理模式下日均增重量的下降幅度更大。

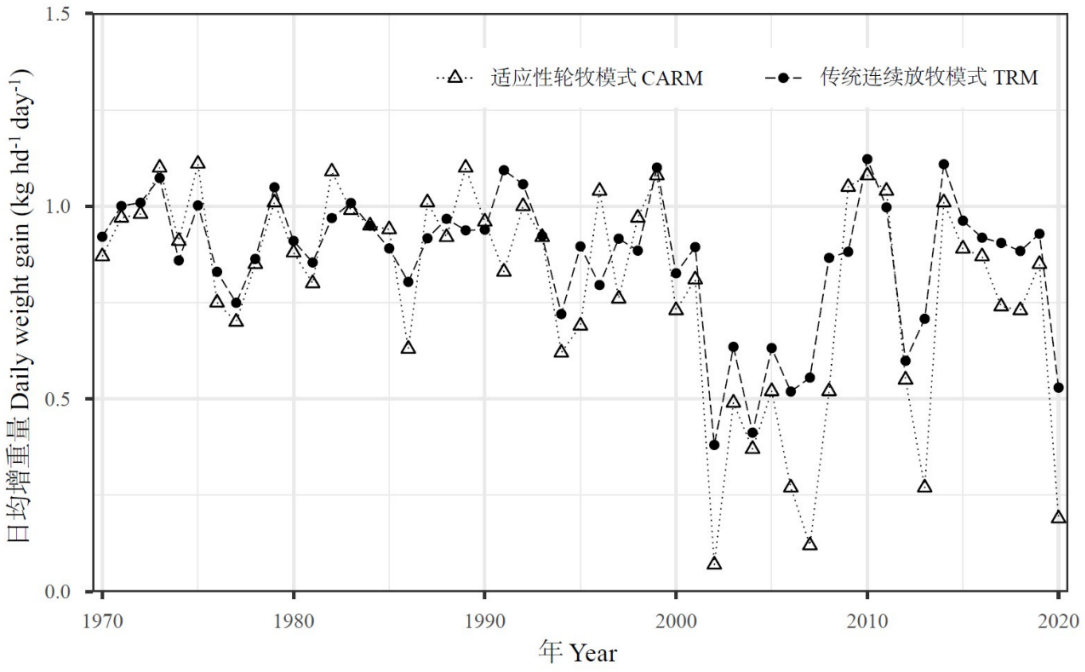


图 6-6 适应性轮牧和传统连续放牧模式下日均增重量

Figure 6-6 Average daily weight gains for steers grazing under adaptive rational grazing management and traditional continual grazing management from 1970 to 2020.

6.4 讨论

1970-2020年的历史气象数据表明，在过去的51年矮草草原地区的平均温度总体呈下降趋势。Pielke Sr et al.（2002）通过对比美国科罗拉多州东部11个气象站80年的气象数据发现，有近一半气象站的夏季和秋季最高温度显著下降，并且受地理条件等因素的影响，相邻气象站的变化幅度差异很大，或具有显著相反的趋势。同样，苟娇娇等（2018）在黄土高原的研究表明，植被对局部地区气候变化的影响也至关重要，他们发现当地植被增加促进了生长季持续的降温反馈。

本研究结合1970-2020年的历史气象数据发现，整个草原的生物量随时间的变化呈先升后降的趋势，特别是2000年之后，由于极端干旱天气的影响导致牧草总生物量的峰值在2002、2006、2013和2020年均低于650 kg ha^{-1}。Fang et al.（2014b）运用

GPFARM-Range对1982-2012年该地区牧草生长的模拟结果表明，由于模型无法准确模拟牧草从严重干旱中快速恢复的过程（Andales et al. 2005），在严重干旱的2002年牧草生物量的峰值明显下降。本研究中，极端干旱的年份较低的牧草生物量，可能与APEX模型无法模拟植物干旱胁迫随时间的剧烈变化有关（Zilverberg et al. 2017）。此外，本研究还表明，干旱对牧草生长的影响与年降水量的分布有关。例如，1994年的年降水量仅为144.1 mm，是过去51年的最低值，但降水主要分布在牧草生长季初期（图6-3），加之前一年充沛的降水，有效的缓解了由于当年降水量偏少引起的干旱胁迫。同理，Derner et al.（2008）通过在矮草草原的长期定位试验研究表明，春季降雨量（4月至6月）对该地区牧草生物量的峰值有显著影响。与TRM处理相比较，长时间序列下CARM处理对牧草总生物量的影响整体表现为先减少后增加，且对生物量峰值的影响范围在-19.4%到34%之间。在保持中等放牧率不变的情况下，CARM处理更有利于整个草原系统维持相对稳定的总生物量。

图6-7表明，两种放牧模式下不同土壤类型小区的生物量略有差异，CARM处理能够在不同土壤类型上保持相对稳定的生物量。特别地，TRM处理下砂质黏壤土小区的生物量明显低于另外两种土壤，这是因为砂质黏壤土较低砂粒含量减缓了水分在土壤中的入渗和再分配速率，加之半干旱的气候条件，使得土壤蒸发相对较多，降低了土壤中有效水含量（Augustine et al. 2017）。然而，通过最低生物量的限制和最优小区的选择，CARM处理降低了砂质黏壤土小区的放牧活动，从而有效的提高了此土壤类型小区上牧草的生物量。本研究第三章的研究（Cheng et al. 2021）结果也表明，适应性轮牧模式有利于减缓木本植物（灌木和亚灌木）在砂质黏壤土的分布，说明适应性轮牧模式更有利于该地区草原系统的稳定可持续发展。

本研究发现，长时间序列下CARM处理有利于提高动物喜爱的暖季多年生牧草和冷季多年生牧草占总生物量的比例，并可以降低灌木和亚灌木的占比。这与Wang et al.（2016）的研究结果一致，他们的模拟结果表明，无论牧草的组成初始比例如何，轮牧处理比连续放牧处理更有利于提高动物喜爱牧草的生物量。本研究中，CARM处理和TRM处理下，0-5 cm表层土壤有机碳的含量分别为0.81±0.19 kg ha^{-1}和0.74±0.17 kg ha^{-1}，可能是因为与矮草草原其他种类的牧草相比较，属于C4植物的暖季多年生牧草（如格兰马草）通常具有很高的根茎比，使其将更多的光合作用固定的碳转移到地下生物量，从而提高整个草原的有机碳含量（Reeder et al. 2004）。Briske et al.（2008）研究也发现，在长期的草原生态系统进化过程中，大型食草动物的采食活动促进了牧草的生物量向根系分配，有利于整个系统的碳固定。与TRM处理相比较，CARM处理可以降低灌木占总生物量的比例，这是由于在模拟过程中较高的放牧密度加速了肉牛所在小区牧草的消耗速度，而较低轮牧频率会迫使肉牛采食更多的灌木和亚灌木（例如4.2.2）。Jakoby et al.（2014）指出，高密度、短时间的轮牧管理模式是减轻气候条

件变化对草原生态系统影响的最有力手段。同样，Teague（2015）通过对比多小区轮牧管理模式和连续放牧模式指出，适应性轮牧模式是应对草原生态系统中气候和季节性变化很大的最佳策略。此外，Chen et al.（1996）等通过模拟研究发现，升高大气中CO_2浓度更有利于提高冷季牧草的生物量，CO_2浓度、降水、温度和牧草的生物量之间存在很强的相互作用。但当前版本的APEX模型中CO_2浓度只能作为一个定值输入（Williams and Izaurralde 2006），当连续模拟长时间序列下牧草生长时，无法将CO_2浓度的波动作为输入变量进行模拟研究。

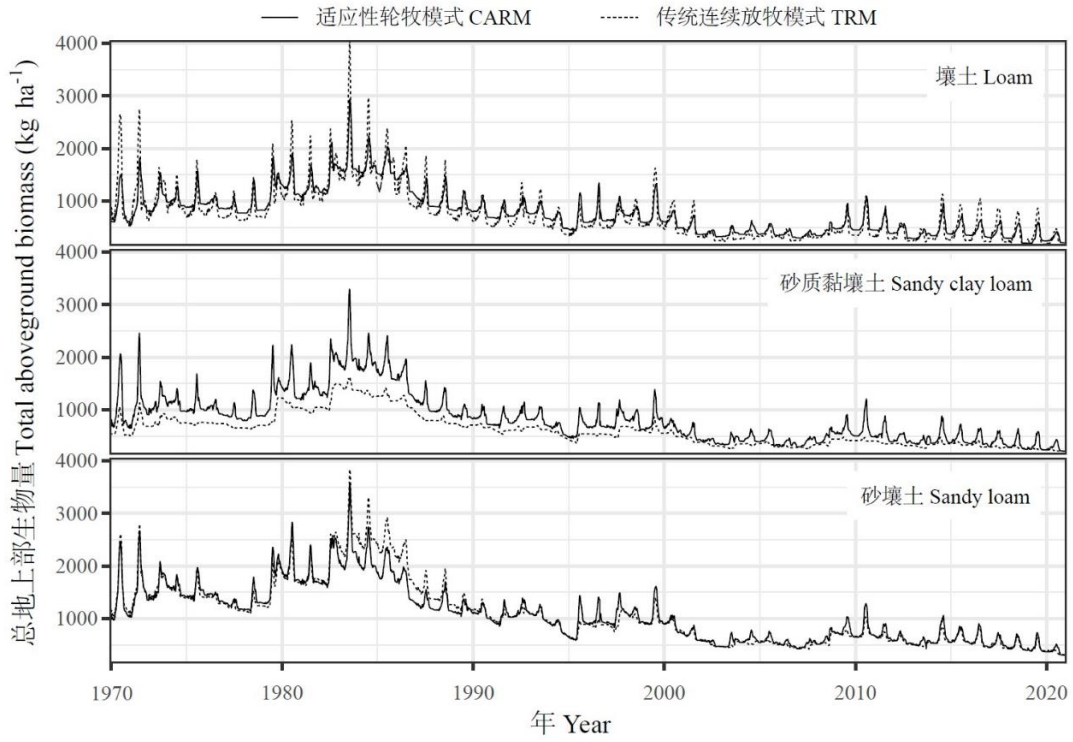


图 6-7 1970-2020 年适应性轮牧和传统连续放牧模式下总地上部生物量

Figure 6-7 Average simulated total aboveground biomass for collaborative adaptive rangeland management (CARM) and traditional rangeland management (TRM) from 1970 to 2020.

就肉牛日均增重量而言，2000年之前CARM处理和TRM处理之间的差异相对较小，这是因为放牧活动对动物生产的影响被有利的生长季节所掩盖（Milchunas et al. 1989）。而2000年之后，由于年降水量普遍较低，加之极度干旱天气频发，使得牧草的生物量明显下降。由于放牧活动的空间限制，CARM处理下的肉牛不得不采食口感较差的非禾本科牧草、亚灌木、灌木，而饮食数量和质量下降导致了该处理下肉牛的增重量下降幅度增大（Augustine et al. 2020）。并且Augustine et al.（2020）还指出，在干旱年份，轮牧系统中动物饮食质量的下降，与休闲期间小区内积累了大量枯死的

牧草生物量也有关系。Briske et al.（2008）通过总结前人的研究发现，在相同放牧率下，轮牧处理动物体重的增加量一致低于连续放牧处理，且差异随着放牧密度的提高而扩大。McCollum et al.（1999）的研究结果也说明，在轮牧系统中，动物增重减少与高放牧密度下动物饮食质量的下降相关。因此，为了提高适应性轮牧模式下动物的体重，在干旱严重的年份应当将动物分为两三个牧群进行轮牧，或者将相邻两个小区的隔离栏拆除，从而降低轮牧处理中肉牛的放牧密度。

6.5 小结

本研究证明，长时间序列下与传统连续放牧相比较，适应性轮牧模式下草原生态系统可以维持相对稳定的总生物量，并且动物喜爱的暖季多年生牧草和冷季多年生牧草占总生物量的比例上升，灌木和亚灌木的占比降低。在牧草生长旺盛的湿润年份，适应性轮牧模式与传统连续放牧模式下肉牛的增重情况基本一致。当牧草生物量较低时，由于放牧活动的空间限制，适应性轮牧模式下肉牛的饮食数量和质量下降，导致了该模式下肉牛的增重量低于传统连续放牧模式。并且严重干旱的天气条件会加剧两处理之间的肉牛增重的差异。此时应考虑降低轮牧处理中动物的放牧密度，从而提高动物生产水平。此外，APEX模型关于CO_2浓度影响牧草生长的部分需要进一步改进，以更好地模拟长时间序列下草原生态系统中牧草生长对气候变化的响应。

第七章　不同采食选择性对 APEX 模型模拟牧草生长和肉牛生产的影响

近年来，草原模型的关注程度日益提高，但由于动物生产过程的复杂性，此类模拟模型尚不具备在复杂的放牧模式下准确预测动物反应的能力。特别是在干旱半干旱地区，由于放牧活动的空间限制，适应性轮牧模式下动物的采食牧草数量和质量的不确定性提高（第三章, Cheng et al. 2021），进而导致动物增重量大幅降低（Augustine et al. 2020）。因此，探索最佳的模拟动物选择性采食过程的方法尤为重要。

大多数草原模型对动物选择性采食的模拟方法有：1）由用户定义的牧草偏爱系数决定的，例如GPFARM-Range模型（Fang et al. 2014b）和GRAZPLAN模型（Freer et al. 1997）；2）由牧草的养分含量和消化率共同决定，例如SAVANNA模型（Coughenour 1993）和PaSim模型（Jouven et al. 2008）；3）由纤维素、蛋白质和可溶物含量决定，例如如SGS模型（Johnson 2013）。大部分模型未考虑牧草纤维含量对动物采食选择性的影响，且计算过程基本是先求出每个种类牧草消耗的比例，然后将动物的总采食量按该比例分配。这类模拟过程的弊端在于，动物采食选择性的模拟往往受模型用户主观意识的影响，且模型默认会消耗所有种类的牧草。尽管Zilverberg et al.（2018）使用PHYGROW模型中的方法，对APEX模型中动物的选择性采食过程进行了优化，并通过牧草抗采食参数代表了动物对牧草纤维的需求。但牧草抗采食参数和动物的忍耐度，作为决定APEX模型中牧草品质的关键因素，需要用户自行设定。因此，为了进一步减少人为主观因素对模型模拟结果的干扰，提高APEX模型模拟动物放牧过程的客观性，本研究中使用IFSM模型的放牧过程对APEX模型的原过程进行替换，结合牧草的氮含量、可消化养分含量和纤维含量，利用线性规划的方法对采食过程中不同种类牧草的消耗进行模拟。

本章的目标是，结合前文适应性轮牧模式中已校准的作物遗传参数，对比分析APEX模型和耦合IFSM之后的APEX模型（APEX-IFSM模型）模拟肉牛日均增重量、干物质采食量、牧草生物量和牧草组成的差异，为今后APEX模型放牧过程的完善工作奠定基础。

7.1 APEX-IFSM 耦合模型

IFSM模型主要用于评估农业系统的环境和经济可持续性。该模型可用于对不同天气条件下肉牛或奶牛养殖场中，牧草生长、动物生产、饲料使用以及排泄物还田进行模拟（Rotz et al. 2005; Snow et al. 2014）。目前，该模型主要用于模拟整个农场的温室气体排放（Rotz et al. 2016），土壤中氮淋失、农场边界的侵蚀和径流等，并结

合碳或氮足迹的方法对牛奶或牛肉生产系统进行评估。与APEX模型类似，IFSM模型的动物生产过程同样参考了基于美国国家研究理事会公布的肉牛营养需要。其中，牧草作为农场中一种可用的饲料，与其他购买和生产的饲料一起计算，以满足组成畜群的动物群体的能量和营养需求（Corson et al. 2007）。各类饲料的消耗量通过解以下线性规划问题得到：

$$\begin{cases} \min & \sum xi(Pi) \\ & \sum xi(FUi) < (FIC)(SBW) \\ & \sum xi(RUi) \geq (EF)(DMI) \\ s.t. & \sum xi(NEMi) = (NEMD)(DMI) + 0.7(EP) \\ & \sum xi(CPi)(DEGRi + 0.15) \geq MCP / 0.9 \\ & \sum xi(CPi)(1 - DEGRi - UPi) > MPR - 0.64(MCP) \end{cases} \quad (7\text{-}1)$$

式中，*xi*表示*i*类饲料的消耗量，*Pi*表示购买*i*类饲料的价格，*FUi*为*i*类饲料中细颗粒占比，*FIC*为纤维采食能力，*RUi*为*i*类饲料中粗颗粒占比，*EF*为纤维需求，*NEMi*为动物代谢所需能量，*NEMD*为动物已获得饲料的净能量含量，*EP*为过量蛋白质消耗量，*CPi*为*i*类饲料中粗蛋白质含量，*DEGRi*为*i*类饲料中粗蛋白质在瘤胃中的降解率，*MCP*为微生物粗蛋白产量，*UPi*为*i*类饲料中无效蛋白质含量，*MPR*为动物代谢所需蛋白质量。

为了减少主观因素对模型模拟结果的干扰，提高APEX模型模拟动物放牧过程的客观性。本研究中使用IFSM模型的放牧过程对APEX模型的原过程进行替换，具体过程为：由APEX模型提供当日放牧开始前动物体重、牧草生物量、牧草养分含量等，经IFSM模型计算后，将放牧后动物体重、牧草消耗量传递给APEX并输出，然后APEX根据牧草消耗量对当天牧草生物量进行更新。

7.2 结果分析

7.2.1 肉牛增重量和采食量变化

由图7-1可知，2014-2018年适应性轮牧模式下，APEX模型日均增重量的依次为：1.00、0.91、0.90、0.91和0.76 kg hd^{-1} day^{-1}，但APEX-IFSM的日均增重量稳定在1.65 kg hd^{-1} day^{-1}。这是因为本研究旨在对比同一参数条件下两种放牧过程方法之间的差异，由APEX模型校准获得参数使APEX-IFSM高估了肉牛的日均增重量。此外，由于目前模型所用到的6个种类牧草的氮含量、TDN含量和纤维含量的差异较小，导致APEX-IFSM模型会选择性采食任意种类的牧草以满足动物生长需求（图7-2）。APEX-IFSM模型中肉牛的干物质年总采食量在2014-2018年分别为1861、1940、1756、1552、1933 kg hd^{-1} $year^{-1}$。从2014年到2018年，就适应性轮牧模式下肉牛的年采食量

而言，APEX-IFSM模型的模拟值比APEX模型增加了19.7%-74.4%，5年平均年采食量比APEX模型高44.6%。由于放牧过程算法的不同，两个模型下不同种类牧草在肉牛饮食中所占比例也存在明显差异。就肉牛饮食的5年平均结果而言，APEX模型下暖季多年生牧草和冷季多年生牧草共占90.0%，其次是非禾本科牧草占6.3%，冷季单年生牧草只占2.4%，而亚灌木和灌木所占比例最低仅为1.3%。而APEX-IFSM模型的模拟结果显示，暖季多年生牧草在肉牛饮食中所占比例最高为54.1%，其次是冷季多年生牧草、灌木和非禾本科牧草，分别占肉牛饮食的19.0%、13.7%和9.4%，亚灌木和冷季单年生牧草只占3.2%和0.6%。

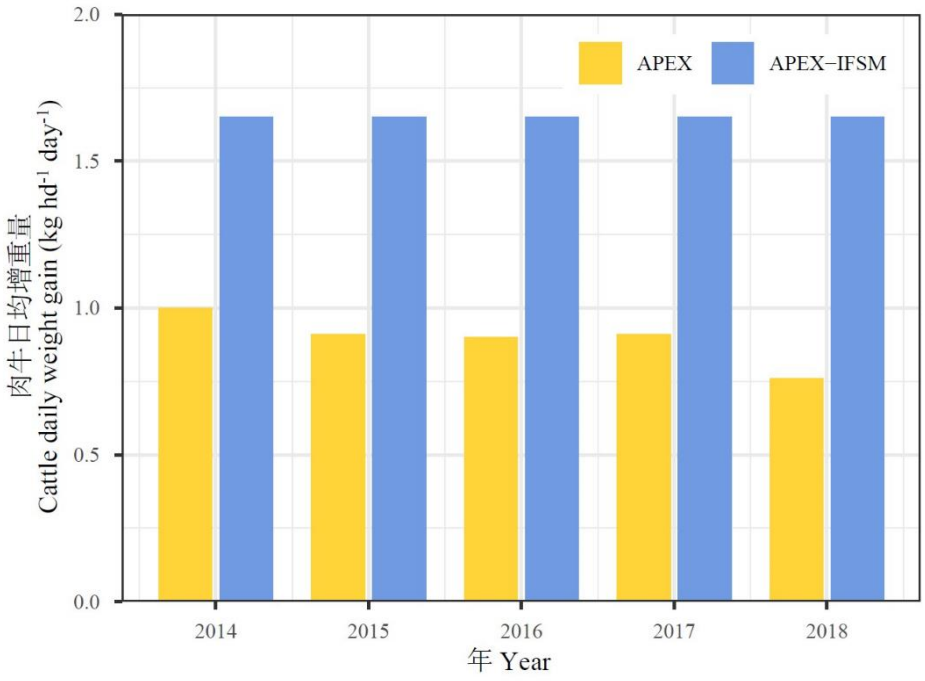


图 7-1 APEX 模型（APEX）和 APEX-IFSM 模型（APEX-IFSM）下肉牛日均增重量模拟结果

Figure 7-1 Simulated cattle daily weight gains for original APEX model and APEX-IFSM model.

7.2.2 可消化养分浓度变化

由于APEX模型和IFSM模型中有关肉牛生产的计算方法，都参考自美国国家研究理事会公布的第八次修订版肉牛营养需要。因此两种方法中，肉牛饮食中TDN浓度对日均增重量也至关重要。将IFSM模型的放牧过程融入APEX模型后，APEX-IFSM模型在整个放牧季的大部分时间里保持比APEX模型更高的TDN浓度，说明APEX-IFSM模型中肉牛的饮食质量更高。图7-3表明，APEX模型和APEX-IFSM模型肉牛饮食的TDN浓度均在放牧季节早期最大（均为0.69g g^{-1}），并随着放牧季逐渐降低，这是因为所有种类牧草的TDN含量均由积温决定。本研究中牧草TDN参数的设置为萌芽期最高，并随着牧草的生长逐渐降低，当牧草死亡时达到最低值。随着放牧活动的进行，在6

月初到8月中旬，APEX模型模拟的TDN浓度略高于APEX-IFSM模型。8月中旬之后，APEX模型饮食中的TDN浓度快速降低，此时APEX-IFSM模型中TDN的模拟值高于APEX模型。在10月初的放牧季末期，APEX模型和APEX-IFSM模型模拟的TDN浓度分别为为0.20和0.46 g g^{-1}。

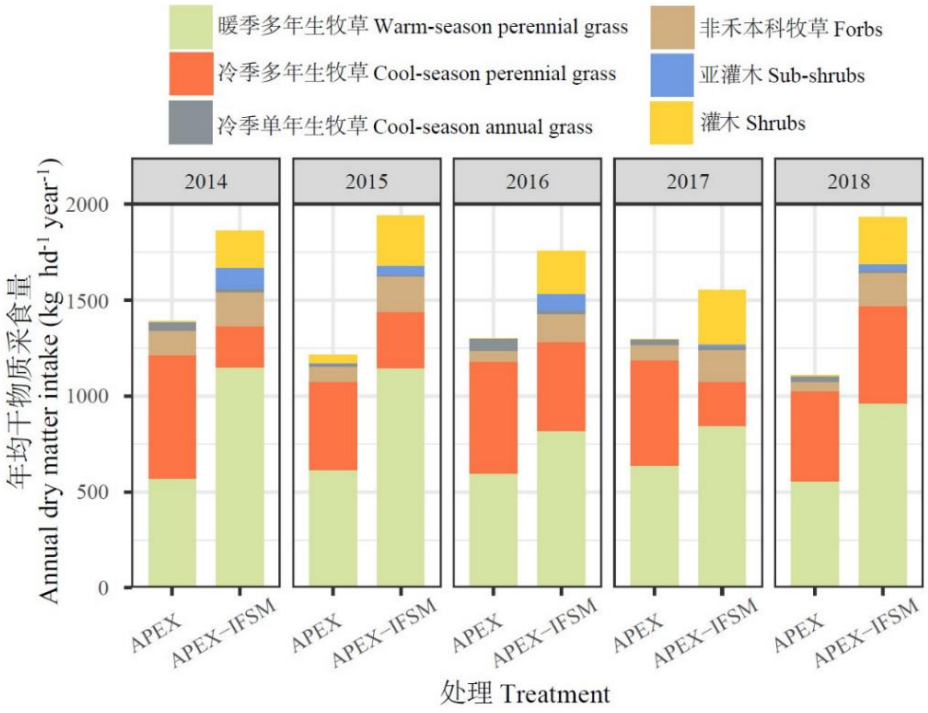


图 7-2 APEX模型（APEX）和APEX-IFSM模型（APEX-IFSM）下干物质采食量模拟结果

Figure 7-2 Simulated annual dry matter intake for original APEX model and APEX-IFSM model.

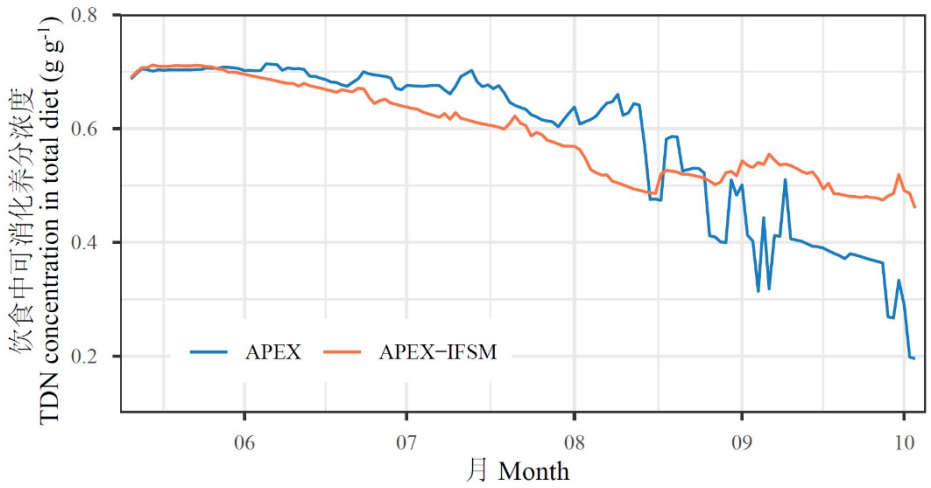


图 7-3 APEX 模型（APEX）和 APEX-IFSM 模型（APEX-IFSM）下干物质采食量模拟结果

Figure 7-3 Simulated annual dry matter intake for original APEX model and APEX-IFSM model.

7.2.3 牧草生物量变化

由图7-4可知，两个模型对牧草生长趋势的模拟基本一致，总生物量均在3、4月份开始增长，并在每年7、8月份达到峰值。与APEX模拟结果相似，整个模拟试验期间，受年降水量的影响APEX-IFSM模型总地上部生物量的峰值由高到低依次为：2014年1855 kg ha^{-1}、2015年1389 kg ha^{-1}、2016年1230 kg ha^{-1}、2017年1091 kg ha^{-1}和2018年1115 kg ha^{-1}。而总地上部生物量的模拟值，在APEX和APEX-IFSM模型下存在明显的差异。与APEX模型牧草总生物量的模拟值比较，APEX-IFSM模型的模拟值在2014年增加了9.3%，而在随后的2015-2018年，APEX-IFSM模型中总生物量的峰值减少了1.5%-13.3%。

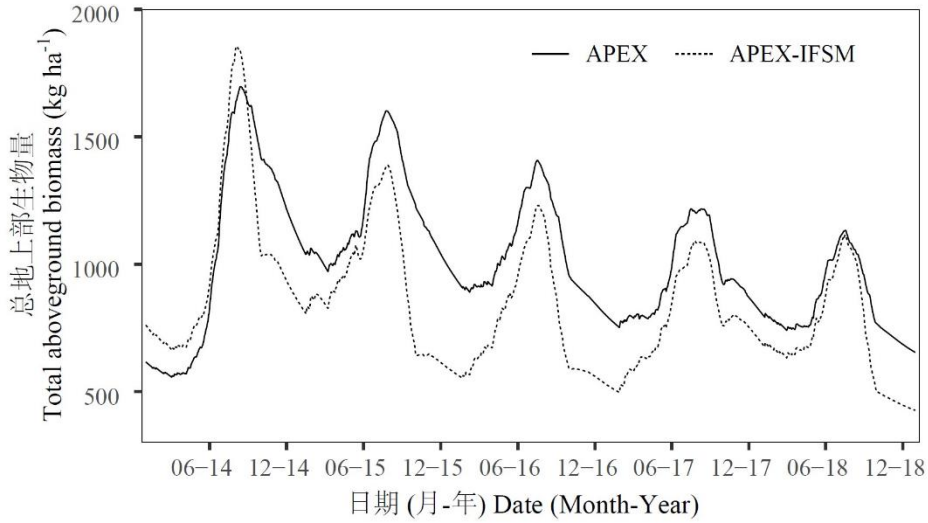


图 7-4 APEX 模型（APEX）和 APEX-IFSM 模型（APEX-IFSM）下牧草总地上部生物量模拟结果

Figure 7-4 Simulated total aboveground biomass for original APEX model and APEX-IFSM model.

7.2.4 牧草组成变化

图7-5表明，APEX模型的模拟结果中暖季多年生牧草、冷季多年生牧草和灌木的平均生物量占总生物量的比例比较高分别为18.2%、28.1%和41.7%，非禾本科牧草和亚灌木的占比分别为4.3%和5.9%，而冷季单年生牧草占总生物量的比例最低，仅为1.8%。APEX-IFSM模型的模拟结果中，暖季多年生牧草、冷季多年生牧草、灌木、非禾本科牧草、亚灌木和冷季单年生牧草的平均生物量占总生物量的比例依次是21.6%、35.5%、33.0%、4.0%、5.0%和0.9%。在整个研究期间，灌木占总地上部生物量的比例比较高，在APEX模型下占27.5%-50.1%，在APEX-IFSM模型下灌木的占比为25.2%-37.8%，因为APEX-IFSM模型中动物对灌木的消耗量高于APEX模型。而冷季多年生牧草作为矮草草原的优势牧草，在APEX模型下占比由33.7%下降到21.3%，在APEX-IFSM模型下占比由39.7%下降到31.0%。此外，从2014年到2018年，暖季多

年生牧草的占比呈先降低后提高的趋势，两个模型的暖季多年生牧草的占比均在2016年达到最小值（APEX模型为14.6%，APEX-IFSM模型为18.5%）。这些结果表明，与APEX模型相比较，APEX-IFSM模型中动物活动消耗了更多的灌木，但降低了冷季多年生牧草的消耗量。这可能是因为当前使用的植物参数中，冷季多年生牧草的TDN和纤维含量均低于灌木，且氮含量低于暖季多年生牧草，使APEX模型中对此类牧草的消耗在APEX-IFSM模型的放牧过程中被灌木或暖季多年生牧草代替。

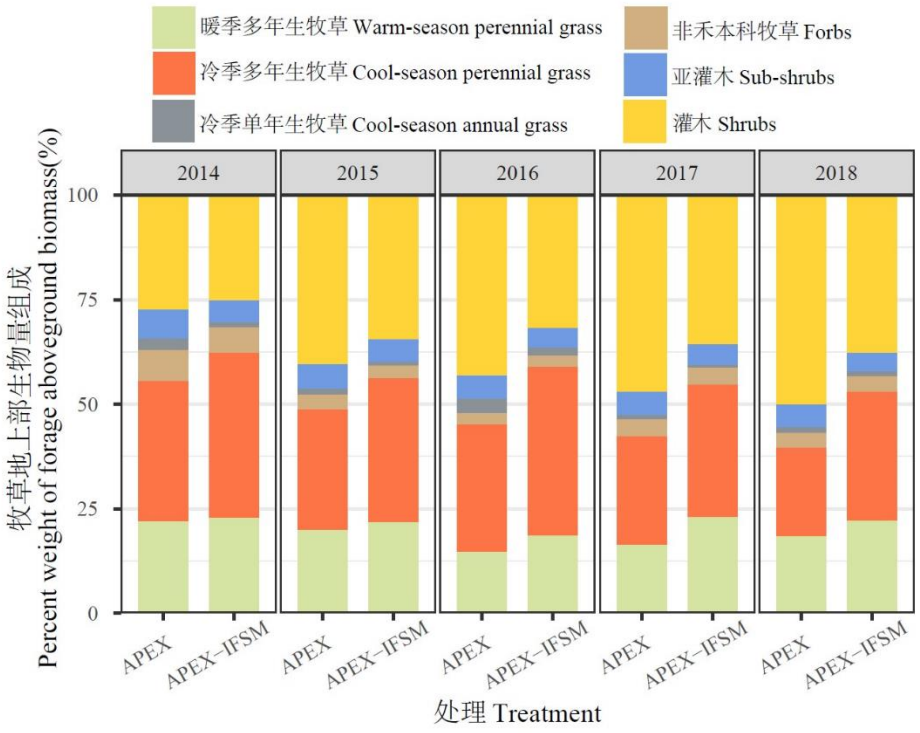


图 7-5 APEX 模型（APEX）和 APEX-IFSM 模型（APEX-IFSM）下牧草组成

Figure 7-5 Simulated forage composition for original APEX model and APEX-IFSM model.

7.3 讨论

原版的APEX模型缺乏动物对纤维以及牧草中特定组分（如单宁、生物碱）需求的模拟，因此通过设置牧草的抗采食参数来控制特定牧草的采食（Zilverberg et al. 2018）。本研究中6个种类牧草TDN含量的平均值为：灌木0.73 g g^{-1}、暖季多年生牧草0.69 g g^{-1}、非禾本科牧草0.6 9g g^{-1}、亚灌木0.63 g g^{-1}、冷季多年生牧草0.61g g^{-1}和冷季单年生牧草0.56 g g^{-1}。APEX模型中，尽管灌木的TDN含量最高，但受较高的抗采食参数影响，该类植物的采食量只在放牧小区数量极少的2015年超过了1%。同时，Zilverberg et al.（2018）的研究结果也表明，当抗采食参数设置的较高时，动物选择性采食过程对不同种类牧草中养分含量的响应减弱。与APEX模型相比较，

APEX-IFSM模型中动物活动消耗了更多的灌木，但降低了冷季多年生牧草的消耗量。这是由于灌木的TDN含量和纤维含量都相对较高，因此模拟结果中对灌木的采食量提高。本研究表明，两个模型中动物饮食组成以暖季多年生牧草和冷季多年生牧草为主（APEX模型中占90%，APEX-IFSM模型中占73.1%）。Belsky（2010）研究发现，放牧活动能够消耗草原中那些适口性较好、耐牧性较低的优势植物类群，从而提高植物群落的物种多样性。作为矮草草原的优势牧草，暖季多年生牧草和冷季多年生牧草在放牧季为食草动物供应的生物量更多（Teague et al. 2001）。同时本研究表明，两个模型中肉牛采食的亚灌木和冷季单年生牧草都相对较少，可能是因为这两类牧草的生物量比较低，且冷季单年生牧草的生长周期仅有6周，而适应性轮牧模式较长的轮牧间隔使牧群错过了大部分小区的冷季单年生牧草。

两个模型的TDN模拟结果显示，动物饮食中的TDN浓度随放牧季呈逐渐降低的趋势，这与Zilverberg et al.（2018）的研究结果一致。在放牧季初期，由于各种类牧草的TDN含量都比较高，两模型饮食中TDN浓度也基本一致。随着牧草的生长TDN含量在不同种类牧草中的差异逐渐扩大，由于作物参数中，灌木后期的TDN含量远高于其他牧草。因此在放牧季后期，APEX-IFSM模型中较高的灌木采食量使得动物饮食中总TDN浓度提高。

当前对动物选择性采食的模拟，主要集中在牧草的质量上。而Bailey et al.（1996）的研究表明，大型食草动物采食过程还表现出对草原特定位置的偏好，例如靠近水源的地方、缓坡上或优质牧草密集的区域。Gersie（2020）通过基于Agent的模型，结合矮草草原中放牧肉牛的GPS数据，分析肉牛的放牧分布、放牧时间和消耗牧草生物量发现，在异质性高的草原中，肉牛的选择性放牧行为与牧草质量和坡度有关，并会根据记忆返回更高质量的牧草区域进行采食。尽管APEX模型可将草原细分为若干小区，并设置每个小区内的气候条件、植物类型、土壤和坡度，但模型无法模拟这些因素对动物选择性采食过程的影响。在后续研究中，应尝试将APEX模型与更注重个体行为的基于Agent的模型相结合，以更精准的反映动物与牧草之间的相互关系。

7.4 小结

本研究表明，APEX模型和APEX-IFSM模型对牧草生长趋势的模拟基本一致。但与APEX模型相比较，APEX-IFSM模型中动物活动消耗了更多的灌木和暖季多年生牧草，并降低了冷季多年生牧草的消耗量，使得模拟的干物质采食量和TDN浓度都明显增加，从而导致该模型较高的日均增重量。上述结果表明，APEX-IFSM模型可通过牧草养分、氮含量和纤维含量，对动物采食的选择性进行模拟。在后续的工作中，应利用观测结果，结合实际生产需要，对APEX-IFSM模型做进一步的评估。

第八章　结论与展望

8.1 主要结论

本文利用野外试验与模型模拟相结合的方法，评价APEX模型在美国大平原中部模拟适应性轮牧模式和传统连续放牧模式下牧草生长和动物生产的适用性，并分析不同放牧模式、不同草原环境条件以及长时间序列下草畜生长状况，为适应性轮牧模式在美国大平原地区的推广以及利用APEX模型为参考构建高效、稳定、可持续的草原放牧管理体系提供理论依据。得到结论主要包括以下几个方面：

（1）校准后的APEX模型准确地模拟了适应性轮牧和传统连续放牧模式下地上部生物量的相对差异。模型还能够准确模拟年降水量、土壤质地和调整放牧管理方案对牧草总地上部生物量和各功能类型牧草生长的影响。但由于高估了暖季多年生牧草在生长季的干旱胁迫，APEX模型低估了2015年和2017年的牧草产量。同时，通过对放牧率、轮牧间隔时间和轮牧制度的模拟表明，与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式对整个草原的各类牧草生物量没有显著影响，但在砂质黏壤土和砂壤土上灌木的占比减少了7%。此外，当放牧率±50%对适应性轮牧模式的总地上部生物量没有影响（变化小于10%）。与适应性轮牧模式相比较，固定7天或14天间隔轮牧处理的总地上部生物量分别降低了9%-21%和3%-11%。这些结果表明APEX模型能够评估牧草生产过程中不同放牧管理决策的影响，并改善对半干旱环境（如美国西部大平原地区）适应性轮牧模式的决策支持。另外，模型关于水分胁迫的部分仍需要进一步改进，以更好地模拟高年内降水变化对牧草生产的影响。

（2）改进后的APEX模型能够准确模拟传统连续放牧和适应性轮牧模式下肉牛的日均增重量。与观测结果一致，模拟的肉牛日均增重量在适应性轮牧模式下低于传统连续放牧模式。模拟结果表明，与传统连续放牧模式相比较，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量和干物质采食量分别减少了8.7%-22.3%和6.4%-17.4%，适应性轮牧模式肉牛体重低于传统连续放牧模式主要是受相对较低的干物质采食量的影响，并且适应性轮牧模式肉牛的饮食成分的变异性较高。通过对放牧率、轮牧间隔时间和轮牧制度的模拟表明，日均增重量的不确定性随着放牧率的增加而增加，这说明过度放牧会导致肉牛的生产能力的不确定性，而放牧率较低时肉牛产能更稳定，通过模型模拟的结果也更可靠。在干旱的2018年，通过将当地牧民的经验、天气、土壤和植被等因素结合，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量比最大生物量轮牧处理高0.07 kg hd^{-1} day^{-1}。而在2014-2017年，适应性轮牧模式的肉牛日均增重量比最大生物量轮牧处理低0.06-0.14

kg hd^{-1} day^{-1}。这说明参考APEX模型提供的决策信息有利于提高适应性轮牧模式的效果。例如，通过模型模拟将牧群准确的迁入具有最高牧草生物量的小区。

（3）不同土壤类型上适应性轮牧模式牧草生物量均高于传统连续放牧模式，而肉牛的日均增重量均低于传统连续放牧模式，土壤中砂粒含量增加会缩小适应性轮牧模式与传统连续放牧模式之间差异。当牧草初始密度或年降水量增加时，两个模式下牧草生物量增加，CARM处理对肉牛日均增重量的影响减弱。当干旱发生在每年5月时，对牧草生长和肉牛生产的影响最大。而两个处理对温度的响应基本一致，牧草总地上部生物量均随着4、5月份气温的升高而增加，随着6、7、8月份气温的升高而减少。日均增重量随着放牧季前期气温的升高而降低，放牧季后期温度变化对日均增重量没有影响。因此，应基于不同土壤类型、不同的牧草密度以及不断变化的降雨条件，及时对适应性轮牧模式进行调整，以实现该管理模式在不同草原生态系统中的推广应用。

（4）通过修改APEX模型轮牧管理模块，模型具有在长时间序列下模拟适应性轮牧模式的能力。在气候波动条件下与传统连续放牧相比较，长期采用适应性轮牧模式有利于草原生态系统维持相对稳定的总地上部生物量。与TRM处理相比较，CARM处理下动物喜爱的暖季多年生牧草和冷季多年生牧草占总地上部生物量的比例上升，灌木和亚灌木的占比降低。自1973年开始，CARM和TRM处理下暖季多年生牧草占比的年变化速率分别为1.2% $decade^{-1}$和-1.3% $decade^{-1}$，冷季多年生牧草占比的年变化速率分别为2.2% $decade^{-1}$和0.7% $decade^{-1}$，灌木占比的年变化速率分别为-2.1% $decade^{-1}$和1.6% $decade^{-1}$，亚灌木占比的年变化速率分别为-0.9% $decade^{-1}$和-0.5% $decade^{-1}$。在湿润年份牧草生长旺盛时，适应性轮牧模式与传统连续放牧模式下肉牛的增重情况基本一致。当干旱年份牧草生物量较低时，由于放牧活动的空间限制，适应性轮牧模式下肉牛的饮食数量和质量下降，导致了该模式下肉牛的增重量低于传统连续放牧模式。此时应考虑降低轮牧处理中动物的放牧密度，从而提高动物生产水平。另外，APEX模型关于CO_2浓度影响牧草生长的部分需要进一步改进，以更好地模拟气候变化条件下草原生态系统中牧草的生长。

8.2 创新点

本研究通过对APEX模型进行算法改进、参数校准以及实际验证，评估了APEX模型模拟美国大平原地区牧草生长和肉牛生产的适用性；通过在不同土壤类型、初始植物状况、降水量、干旱条件以及温度变化下与传统连续放牧模式比较，研究了采用大型轮牧和牧草生长季休闲相结合的适应性轮牧模式对牧草生物量和肉牛产量的影响；通过在气候波动条件下与传统连续放牧模式比较，证明了长期采用适应性轮牧模

式的科学性和可持续性，为有关部门的决策者和牧民建立更合理、科学的放牧管理制度提供理论依据。

8.3 展望

目前，利用模型对草原生态系统进行科学研究的成熟度还未能达到类似农田生态系统的水平。尽管本文改进并运用APEX模型对牧草生长规律及肉牛生产过程进行了模拟研究，然而APEX模型作为EPIC作物生长模型在小流域尺度上的扩展，APEX模型未能准确模拟水分胁迫对牧草生长过程的影响。因此，在今后的工作中应从APEX模型内部对牧草的水分胁迫进行改进。在模拟牧草生长的过程中，模型当前版本的CO_2浓度为用户输入的一个定值，因此当连续模拟长时间序列下牧草生长时，很难模拟CO_2浓度变化对牧草生长的影响，须在后续的工作中结合CO_2浓度变化对牧草生长模块进行完善。

此外，APEX（version 1605）模型尽管对动物选择性采食的模拟进行了优化，但动物对牧草的喜爱程度与大多数草原模型一样依赖模型用户的主观评价（如牧草的抗采食性）。在现阶段研究过程中，已成功将APEX模型中增加IFSM模型的放牧过程。后续工作需结合野外试验对新改进的模型进行校准，进而提高模型模拟结果的准确性与客观性。

参考文献

高英志, 韩兴国, 汪诗平. 2004. 放牧对草原土壤的影响. *生态学报*, 24(4): 790-797.

苟娇娇, 王飞, 金凯, 董强. 2018. 黄土高原植被恢复引发区域气温下降. *生态学报*, 38(11): 3970-3978.

李香真, 陈佐忠. 1998. 不同放牧率对草原植物与土壤 C、N、P 含量的影响. *草地学报*, 6(2): 90-98.

李艳波, 李文军. 2012. 草畜平衡制度为何难以实现 “草畜平衡”. *中国农业大学学报: 社会科学版*, 29(1): 124-131.

刘军. 2015. 放牧对松嫩草地植物多样性、生产力的作用及机制 [博士学位论文]. 长春: 东北师范大学.

王德利, 王岭. 2011. 草食动物与草地植物多样性的互作关系研究进展. *草地学报*, 19(4): 699-704.

王仁忠, 李建东. 1995. 松嫩草原碱化羊草草地放牧空间演替规律的研究. *应用生态学报*, 6(3): 277-281.

王艳芬. 1998. 人类活动对锡林郭勒地区主要草原土壤有机碳分布的影响. *植物生态学报*, 22(6): 545-551.

于强, 王天铎. 2001. 农田生态系统模型与农业资源高效利用. *世界科技研究与发展*, 23(5): 22-27.

赵娜, 邵新庆, 吕进英, 王堃. 2011. 草地生态系统碳汇浅析. *草原与草坪*, 31(6): 75-82.

Abril A, Bucher E. 1999. The effects of overgrazing on soil microbial community and fertility in the Chaco dry savannas of Argentina. *Applied Soil Ecology*, 12(2): 159-167.

Adiku S, Ahuja L, Dunn G, Derner J, Andales A, Garcia L, Bartling P. 2011. Parameterization of the GPFARM-Range Model for simulating rangeland productivity. *Methods of Introducing System Models into Agricultural Research*, (2): 209-228.

Adler PB, Lauenroth WK. 2000. Livestock exclusion increases the spatial heterogeneity of vegetation in Colorado shortgrass steppe. *Applied vegetation science*, 3(2): 213-222.

Anadon JD, Sala OE, Maestre FT. 2014. Climate change will increase savannas at the expense of forests and treeless vegetation in tropical and subtropical A mericas. *Journal of Ecology*, 102(6): 1363-1373.

Andales AA, Ahuja LR 2006. Using a Range-Livestock Model to Estimate Maximum Cow-Calf Stocking Rates on a Mixed-Grass Prairie.//*ASAE Annual Meeting*. American Society of Agricultural and Biological Engineers.

Andales AA, Derner JD, Ahuja LR, Hart RH. 2006. Strategic and tactical prediction of forage production in northern mixed-grass prairie. *Rangeland Ecology & Management*, 59(6): 576-584.

Andales AA, Derner JD, Bartling PNS, Ahuja LR, Dunn GH, Hart RH, Hanson JD. 2005. Evaluation of GPFARM for simulation of forage production and cow–calf weights. *Rangeland Ecology & Management*, 58(3): 247-255.

Anwar M, Badgery W, Mwendwa J, Herrmann N, Moore A 2015. Modeling the effects of mixed farming

systems on soil carbon and crop-livestock productivity in central-west NSW.

Archer SR, Andersen EM, Predick KI, Schwinning S, Steidl RJ, Woods SR 2017. Woody Plant Encroachment: Causes and Consequences.// Briske DD, *Rangeland Systems: Processes, Management and Challenges.* Cham: Springer International Publishing.

Augustine DJ, Brewer P, Blumenthal DM, Derner JD, Von Fischer JC. 2014. Prescribed fire, soil inorganic nitrogen dynamics, and plant responses in a semiarid grassland. *Journal of Arid Environments*, 104: 59-66.

Augustine DJ, Derner JD, Fernández-Giménez ME, Porensky LM, Wilmer H, Briske DD. 2020. Adaptive, multipaddock rotational grazing management: A ranch-scale assessment of effects on vegetation and livestock performance in semiarid rangeland. *Rangeland Ecology & Management*.

Augustine DJ, Derner JD, Milchunas D, Blumenthal D, Porensky LM. 2017. Grazing moderates increases in C3 grass abundance over seven decades across a soil texture gradient in shortgrass steppe. *Journal of Vegetation Science*, 28(3): 562-572.

Avissar R, Avissar P, Mahrer Y, Bravdo BA. 1985. A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 34(1): 21-29.

Bailey DW, Gross JE, Laca EA, Rittenhouse LR, Coughenour MB, Swift DM, Sims PL. 1996. Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives, 49(5): 386-400.

Bardgett RD, Wardle DA. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84(9): 2258-2268.

Barrett PD, Laidlaw AS, Mayne CS. 2005. GrazeGro: a European herbage growth model to predict pasture production in perennial ryegrass swards for decision support. *European Journal of Agronomy*, 23(1): 37-56.

Basarab J, Colazo M, Ambrose D, Novak S, Mccartney D, Baron V. 2011. Residual feed intake adjusted for backfat thickness and feeding frequency is independent of fertility in beef heifers. *Canadian Journal of Animal Science*, 91(4): 573-584.

Belsky AJ. 2010. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 3(2): 187-200.

Bertram HC, Engelsen SB, Busk H, Karlsson AH, Andersen HJ. 2004. Water properties during cooking of pork studied by low-field NMR relaxation: effects of curing and the RN−-gene. *Meat Science*, 66(2): 437-446.

Bharati L, Lee KH, Isenhart TM, Schultz RC. 2002. Soil-water infiltration under crops, pasture, and established riparian buffer in Midwestern USA. *Agroforestry Systems*, 56(3): 249-257.

Bilotta GS, Brazier RE, Haygarth PM. 2007. The impacts of grazing animals on the quality of soils, vegetation, and surface waters in intensively managed grasslands. *Advances in Agronomy*, 94: 237-280.

Blackburn H, Kothmann M. 1991. Modelling diet selection and intake for grazing herbivores. *Ecological Modelling*, 57(1-2): 145-163.

Bleier JS, Jackson RD. 2007. Manipulating the quantity, quality, and manner of C addition to reduce soil

inorganic N and increase C4: C3 grass biomass. *Restoration Ecology*, 15(4): 688-695.

Bobbink R, Willems JH. 1993. Restoration management of abandoned chalk grassland in the Netherlands. *Biodiversity & Conservation*, 2(6): 616-626.

Boone RB, Hobbs NT. 2004. Lines around fragments: effects of fencing on large herbivores. *African Journal of Range & Forage Science*, 21(3): 147-158.

Boone RB, Wang G. 2007. Cattle dynamics in African grazing systems under variable climates. *Journal of Arid Environments*, 70(3): 495-513.

Briske DD 2017. Rangeland Systems: Foundation for a Conceptual Framework.// Briske DD, *Rangeland Systems: Processes, Management and Challenges*. Cham: Springer International Publishing.

Briske DD, Derner JD, Brown JR, Fuhlendorf SD, Teague WR, Havstad KM, Gillen RL, Ash AJ, Willms WD. 2008. Rotational grazing on rangelands: Reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*, 61(1): 3-17.

Briske DD, Sayre NF, Huntsinger L, Fernández-Giménez M, Budd B, Derner J. 2011. Origin, persistence, and resolution of the rotational grazing debate: integrating human dimensions into rangeland research. *Rangeland Ecology & Management*, 64(4): 325-334.

Bryant JR, Snow V. 2008. Modelling pastoral farm agro-ecosystems: a review. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 51(3): 349-363.

Bunting EL, Fullman T, Kiker G, Southworth J. 2016. Utilization of the SAVANNA model to analyze future patterns of vegetation cover in Kruger National Park under changing climate. *Ecological Modelling*, 342: 147-160.

Burke IC, Lauenroth WK. 1993. What do LTER results mean? Extrapolating from site to region and decade to century. *Ecological Modelling*, 67(1): 19-35.

Burke IC, Yonker CM, Parton WJ, Cole CV, Schimel D, Flach K. 1989. Texture, climate, and cultivation effects on soil organic matter content in US grassland soils. *Soil Science Society of America Journal*, 53(3): 800-805.

Chen D, Hunt H, Morgan J. 1996. Responses of a C3 and C4 perennial grass to CO2 enrichment and climate change: comparison between model predictions and experimental data. *Ecological Modelling*, 87(1-3): 11-27.

Chen Y, Tao Y, Cheng Y, Ju W, Ye J, Hickler T, Liao C, Feng L, Ruan H. 2018. Great uncertainties in modeling grazing impact on carbon sequestration: a multi-model inter-comparison in temperate Eurasian Steppe. *Environmental Research Letters*, 13(7): 075005.

Cheng G, Harmel R, Ma L, Derner J, Augustine D, Bartling P, Fang Q, Williams J, Zilverberg C, Boone R, Hoover D, Yu Q. 2021. Evaluation of APEX modifications to simulate forage production for grazing management decision-support in the Western US Great Plains. *Agricultural Systems*, 191: 103139.

Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335): 1302-1310.

Corson MS, Rotz CA, Skinner RH. 2007. Evaluating warm-season grass production in temperate-region pastures: a simulation approach. Agricultural Systems, 93(1-3): 252-268.

Coughenour MB. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptations, exaptations,

and interacting processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*: 852-863.

Coughenour MB. 1993. Savanna—landscape and regional ecosystem model: model description. *Fort Collins, CO, USA: Natural Resource Ecology Laboratory, Colorado State University*.

Cox AH, Amador JA. 2018. How grazing affects soil quality of soils formed in the glaciated northeastern United States. *Environmental monitoring and assessment*, 190(3): 159.

Crawley MJ 1983. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. University of California Press.

D'odorico P, Bhattachan A, Davis KF, Ravi S, Runyan CW. 2013. Global desertification: drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources*, 51: 326-344.

Davis M, Lancaster P, Rutledge J, Cundiff L. 2018. Life cycle efficiency of beef production: IX. Relationship between residual feed intake of heifers and cow efficiency ratios based on harvest, carcass, and wholesale cut weight outputs. *Journal of Animal Science*, 96(2): 430-443.

Del Grosso SJ, Parton WJ, Mosier AR, Ojima DS, Kulmala AE, Phongpan S. 2000. General model for N2O and N2gas emissions from soils due to dentrification. *Global Biogeochemical Cycles*, 14(4): 1045-1060.

Derner JD, Augustine DJ. 2016. Adaptive management for drought on rangelands. *Rangelands*, 38(4): 211-215.

Derner JD, Augustine DJ, Ascough JC, Ahuja LR. 2012. Opportunities for increasing utility of models for rangeland management. *Rangeland Ecology & Management*, 65(6): 623-631.

Derner JD, Augustine DJ, Briske DD, Wilmer H, Porensky LM, Fernández-Giménez ME, Peck DE, Ritten JP. 2021. Can collaborative adaptive management improve cattle production in multipaddock grazing systems? *Rangeland Ecology & Management*, 75: 1-8.

Derner JD, Hart RH. 2005. Heifer performance under two stocking rates on fourwing saltbush-dominated rangeland. *Rangeland Ecology & Management*, 58(5): 489-494.

Derner JD, Hart RH, Smith MA, Waggoner Jr JW. 2008. Long-term cattle gain responses to stocking rate and grazing systems in northern mixed-grass prairie. *Livestock Science*, 117(1): 60-69.

Donnelly JR, Freer M, Salmon L, Moore AD, Simpson RJ, Dove H, Bolger TP. 2002. Evolution of the GRAZPLAN decision support tools and adoption by the grazing industry in temperate Australia. *Agricultural Systems*, 74(1): 115-139.

Eamus D. 1991. The interaction of rising CO2 and temperatures with water use efficiency. *Plant, Cell & Environment*, 14(8): 843-852.

Ellis JE, Swift DM. 1988. Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Rangeland Ecology & Management*, 41(6): 450-459.

Ellis JE, Wiens JA, Rodell CF, Anway JC. 1976. A conceptual model of diet selection as an ecosystem process. *Journal of Theoretical Biology*, 60(1): 93-108.

Fales SL, Muller LD, Ford SA, O'sullivan M, Hoover RJ, Holden LA, Lanyon LE, Buckmaster DR. 1995. Stocking Rate Affects Production and Profitability in a Rotationally Grazed Pasture System. *Journal of Production Agriculture*, 8(1): 88-96.

Fang QX, Ahuja L, Andales AA, Derner JD 2014a. Using a model and forecasted weather to predict forage and livestock production for making stocking decisions in the coming growing

season.// Practical Applications of Agricultural System Models to Optimize the Use of Limited Water.

Fang QX, Andales AA, Derner JD, Ahuja LR, Ma L, Bartling PNS, Reeves JL, Qi Z. 2014b. Modeling weather and stocking rate effects on forage and steer production in northern mixed-grass prairie. *Agricultural Systems*, 129: 103-114.

Faostat F. 2009. Statistical databases. *Food and Agriculture Organization of the United Nations*.

Farrie B, Jouven M, Launay F, Moreau JC, Moulin CH, Piquet M, Taverne M, Tchakerian E, Thenard V, Martin G. 2015. Rangeland Rummy - a board game to support adaptive management of rangeland-based livestock systems. *J Environ Manage*, 147(2015): 236-245.

Frank A, Hofmann L. 1989. Relationship among grazing management, growing degree-days, and morphological development for native grasses on the Northern Great Plains. *Journal of Range Management*: 199-202.

Frank AB, Tanaka DL, Hofhmnn L, Follett, F R. 1995. Soil Carbon and Nitrogen of Northern Great Plains Grasslands as Influenced by Long-Term Grazing. *Journal of Range Management*, 48(5): 470-474.

Frank DA, Groffman PM. 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*, 79(7): 2229-2241.

Freer M, Moore AD, Donnelly JR. 1997. GRAZPLAN: Decision support systems for Australian grazing Enterprises - II. The animal biology model for feed intake, production and reproduction and the GrazFeed DSS. *Agricultural Systems*, 54(1): 77-126.

Fryxell JM. 1991. Forage quality and aggregation by large herbivores. *The American Naturalist*, 138(2): 478-498.

Fust P, Schlecht E. 2018. Integrating spatio-temporal variation in resource availability and herbivore movements into rangeland management: RaMDry—An agent-based model on livestock feeding ecology in a dynamic, heterogeneous, semi-arid environment. *Ecological Modelling*, 369: 13-41.

Fynn RWS, Chase M, Roder A. 2014. Functional habitat heterogeneity and large herbivore seasonal habitat selection in northern Botswana. *South African Journal of Wildlife Research*, 44(1): 1-15.

Gassman PW, Osei E, Saleh A, Rodecap J, Norvell S, Williams J. 2006. Alternative practices for sediment and nutrient loss control on livestock farms in northeast Iowa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 117(2-3): 135-144.

Gassman PW, Williams JR, Wang X, Saleh A, Osei E, Hauck LM, Izaurralde RC, Flowers J. 2009. The Agricultural Policy Environmental Extender (APEX)model: An emerging tool for landscape and watershed environmental analyses.

Gersie, S. 2020. Predicting Cattle Grazing Distributions: An Agent-Based Modeling Approach [Doctoral dissertation]. Fort Collins: Colorado State University.

Graux AI, Gaurut M, Agabriel J, Baumont R, Delagarde R, Delaby L, Soussana JF. 2011. Development of the Pasture Simulation Model for assessing livestock production under climate change. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 144(1): 69-91.

Greenwood K, Macleod D, Hutchinson K. 1997. Long-term stocking rate effects on soil physical properties. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 37(4): 413-419.

Grime JP 2006. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. John Wiley & Sons.

Groeneveld HW. 1998. Measuring the RGR of individual grass plants. *Annals of Botany*, 82(6): 803-808.

Gugino BK, Abawi GS, Idowu OJ, Schindelbeck RR, Smith LL, Thies JE, Wolfe DW, Van Es HM 2009. Cornell soil health assessment training manual. Cornell University College of Agriculture and Life Sciences.

Guo Q, Hu Z, Li S, Li X, Sun X, Yu G. 2012. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution. *Global Change Biology*, 18(12): 3624-3631.

Guthery FS, Bingham RL. 1996. A theoretical basis for study and management of trampling by cattle. *Journal of Range Management*, 49(3): 264-269.

Hawkins H-J, Short A, Kirkman KP. 2017. Does Holistic Planned Grazing™ work on native rangelands? *African Journal of Range & Forage Science*, 34(2): 59-63.

Haynes R, Williams P. 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy*, 49: 119-199.

Heisler-White JL, Blair JM, Kelly EF, Harmoney K, Knapp AK. 2009. Contingent productivity responses to more extreme rainfall regimes across a grassland biome. *Global Change Biology*, 15(12): 2894-2904.

Herrero M, Thornton PK. 2013. Livestock and global change: emerging issues for sustainable food systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(52): 20878-20881.

Hiernaux P, Bielders CL, Valentin C, Bationo A, Fernandez-Rivera S. 1999. Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soils in Sahelian rangelands. *Journal of Arid Environments*, 41(3): 231-245.

Hodgson J. 1979. Nomenclature and definitions in grazing studies. *Grass and Forage Science*, 34(1): 11-17.

Hofstede RG. 1995. The effects of grazing and burning on soil and plant nutrient concentrations in Colombian páramo grasslands. *Plant and Soil*, 173(1): 111-132.

Hu Z, Yu G, Fan J, Zhong H, Wang S, Li S. 2010. Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6): 842-851.

Hunt H, Elliott E, Detling J, Morgan J, Chen DX. 1996. Responses of a C3 and a C4 perennial grass to elevated CO2 and temperature under different water regimes. *Global Change Biology*, 2(1): 35-47.

Huxman TE, Smith MD, Fay PA, Knapp AK, Shaw MR, Loik ME, Smith SD, Tissue DT, Zak JC, Weltzin JF. 2004. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 429(6992): 651-654.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL. 2007. Climate Change: The Physical Science Basis.

Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York: Cambridge University Press.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Pachauri RK and Meyer LA. 2014. Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York: Cambridge University Press.

Jakoby O, Quaas MF, Müller B, Baumgärtner S, Frank K. 2014. How do individual farmers' objectives influence the evaluation of rangeland management strategies under a variable climate? *Journal of Applied Ecology*, 51(2): 483-493.

Johnson I. 2013. DairyMod and the SGS pasture model: a mathematical description of the biophysical model structure. *IMJ Consultants: Dorrigo, NSW*.

Jouven M, Agabriel J, Baumont R. 2008. A model predicting the seasonal dynamics of intake and production for suckler cows and their calves fed indoors or at pasture. *Animal Feed Science and Technology*, 143(1-4): 256-279.

Kannan N, Osei E, Gallego O, Saleh A. 2017. Estimation of green water footprint of animal feed for beef cattle production in Southern Great Plains. *Water Resources and Industry*, 17: 11-18.

Kiniry JR, Williams JR, Gassman PW, Debaeke P. 1992. A general, process-oriented model for two competing plant species. *Transactions of the ASAE*, 35(3): 801-810.

Kirkman GA, Gut A, Ammann C, Gatti LV, Cordova AM, Moura MaL, Andreae MO, Meixner FX. 2002. Surface exchange of nitric oxide, nitrogen dioxide, and ozone at a cattle pasture in Rondonia, Brazil. *Journal of Geophysical Research*, 107(D20): 1-17.

Knapp AK, Burns CE, Fynn RW, Kirkman KP, Morris CD, Smith MD. 2006. Convergence and contingency in production–precipitation relationships in North American and South African C4 grasslands. *Oecologia*, 149(3): 456-464.

Kobayashi T, Hori Y, Nomoto N. 1997. Effects of trampling and vegetation removal on species diversity and micro-environment under different shade conditions. *Journal of Vegetation Science*, 8(6): 873-880.

La Pierre KJ, Blumenthal DM, Brown CS, Klein JA, Smith MD. 2016. Drivers of Variation in Aboveground Net Primary Productivity and Plant Community Composition Differ Across a Broad Precipitation Gradient. *Ecosystems*, 19(3): 521-533.

Lane DR, Coffin DP, Lauenroth WK. 1998. Effects of soil texture and precipitation on above-ground net primary productivity and vegetation structure across the Central Grassland region of the United States. *Journal of Vegetation Science*, 9(2): 239-250.

Lauenroth WK, Burke IC, Gutmann MP. 1999. The structure and function of ecosystems in the central North American grassland region. *Great Plains Research*, 9(2): 223-259.

Lauenroth WK, Burke IC, Morgan JA 2008. The shortgrass steppe the region and research sites.// Ecology of the Shortgrass steppe: a long-term perspective.

Li W, Huntsinger L. 2011. China’s grassland contract policy and its impacts on herder ability to benefit in Inner Mongolia: tragic feedbacks. *Ecology and Society*, 16(2): 1.

Liu J, Feng C, Wang D, Wang L, Wilsey BJ, Zhong Z. 2015. Impacts of grazing by different large

herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52(4): 1053-1062.

Ludwig JA, Coughenour MB, Liedloff AC, Dyer R. 2001. Modelling the resilience of Australian savanna systems to grazing impacts. *Environment International*, 27(2-3): 167-172.

Ma L, Ahuja LR, Ascough JC, Shaffer MJ, Rojas KW, Malone RW, Cameira MR. 2001. Integrating system modeling with field research in agriculture: Applications of the root zone water quality model (RZWQM). *Advances in Agronomy*, 71: 233-292.

Ma L, Derner JD, Harmel RD, Tatarko J, Moore AD, Rotz CA, Augustine DJ, Boone RB, Coughenour MB, Beukes PC. 2019. Application of grazing land models in ecosystem management: Current status and next frontiers. *Advances in Agronomy*, 158: 173-215.

Mccollum F, Gillen RL, Karges BR, Hodges ME. 1999. Stocker cattle response to grazing management in tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives*, 52(2): 120-126.

Mcnaughton S. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113(5): 691-703.

Mcsherry ME, Ritchie ME. 2013. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global Change Biology*, 19(5): 1347-1357.

Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Alvarez JA, Jobbágy EG. 2014. Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte, Argentina. *Ecohydrology*, 7(2): 600-611.

Milchunas DG, Forwood JR, Lauenroth WK. 1994. Productivity of Long-Term Grazing Treatments in Response to Seasonal Precipitation. *Journal of Range Management*, 47(2): 133-139.

Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments. *Ecological Monographs*, 63(4): 328-366.

Milchunas DG, Lauenroth WK, Chapman PL, Kazempour MK. 1989. Effects of grazing, topography, and precipitation on the structure of a semiarid grassland. *Vegetatio*, 80(1): 11-23.

Mobley ML, Mcculley RL, Burke IC, Peterson G, Schimel DS, Cole CV, Elliott ET, Westfall DG. 2014. Grazing and no-till cropping impacts on nitrogen retention in dryland agroecosystems. *J Environ Qual*, 43(6): 1963-1971.

Monteith JL. 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 281(980): 277-294.

Moore AD, Donnelly JR, Freer M. 1997. GRAZPLAN: Decision support systems for Australian grazing enterprises. III. Pasture growth and soil moisture submodels, and the GrassGro DSS. *Agricultural Systems*, 55(4): 535-582.

Moore AD, Ghahramani A. 2013. Climate change and broadacre livestock production across southern Australia. 1. Impacts of climate change on pasture and livestock productivity, and on sustainable levels of profitability. *Global Change Biology*, 19(5): 1440-1455.

Moore AD, Ghahramani A. 2014. Climate change and broadacre livestock production across southern Australia. 3. Adaptation options via livestock genetic improvement. *Animal Production Science*, 54(2): 111-124.

Moore KJ, White T, Hintz R, Patrick P, Brummer E. 2004. Sequential grazing of cool-and warm-season pastures. *Agronomy Journal*, 96(4): 1103-1111.

Moreno García CA, Schellberg J, Ewert F, Brüser K, Canales-Prati P, Linstädter A, Oomen RJ, Ruppert JC, Perelman SB. 2014. Response of community-aggregated plant functional traits along grazing gradients: insights from A frican semi-arid grasslands. *Applied vegetation science*, 17(3): 470-481.

Mosier AR, Parton WJ, Valentine DW, Ojima DS, Schimel DS, Heinemeyer O. 1997. CH4and N2O fluxes in the Colorado shortgrass steppe: 2. Long-term impact of land use change. *Global Biogeochemical Cycles*, 11(1): 29-42.

Müller B, Frank K, Wissel C. 2007. Relevance of rest periods in non-equilibrium rangeland systems–a modelling analysis. *Agricultural Systems*, 92(1-3): 295-317.

Nichols KL, Del Grosso SJ, Derner JD, Follett RF, Archibeque SL, Delgado JA, Paustian KH. 2018. Nitrous Oxide and Ammonia Emissions from Cattle Excreta on Shortgrass Steppe. *Journal of Environmental Quality*, 47(3): 419-426.

Nichols KL, Del Grosso SJ, Derner JD, Follett RF, Archibeque SL, Stewart CE, Paustian KH. 2016. Nitrous oxide and methane fluxes from cattle excrement on C3 pasture and C4-dominated shortgrass steppe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 225: 104-115.

No'am GS, Cavagnaro JB, Horno ME. 1992. Simulation of defoliation effects on primary production of a warm-season, semiarid perennial-species grassland. *Ecological Modelling*, 60(1): 45-61.

Noy-Meir I. 1976. Rotational grazing in a continuously growing pasture: a simple model. *Agricultural Systems*, 1(2): 87-112.

Olff H, Ritchie ME. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(7): 261-265.

Osei E, Gassman P, Jones R, Pratt S, Hauck L, Beran L, Rosenthal W, Williams J. 2000. Economic and environmental impacts of alternative practices on dairy farms in an agricultural watershed. *Journal of Soil and Water Conservation*, 55(4): 466-472.

Park J-Y, Ale S, Teague WR. 2017a. Simulated water quality effects of alternate grazing management practices at the ranch and watershed scales. *Ecological Modelling*, 360: 1-13.

Park J-Y, Ale S, Teague WR, Jeong J. 2017b. Evaluating the ranch and watershed scale impacts of using traditional and adaptive multi-paddock grazing on runoff, sediment and nutrient losses in North Texas, USA. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 240: 32-44.

Parton WJ, Stewart JWB, Cole CV. 1988. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. *Biogeochemistry*, 5(1): 109-131.

Pielke Sr R, Stohlgren T, Schell L, Parton W, Doesken N, Redmond K, Moeny J, Mckee T, Kittel T. 2002. Problems in evaluating regional and local trends in temperature: an example from eastern Colorado, USA. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society*, 22(4): 421-434.

Prowse TaA, Johnson CN, Cassey P, Bradshaw CJA, Brook BW, Du Toit J. 2015. Ecological and economic benefits to cattle rangelands of restoring an apex predator. *Journal of Applied Ecology*, 52(2): 455-466.

Qi Z, Bartling PNS, Ahuja LR, Derner JD, Dunn GH, Ma L. 2012. Development and evaluation of the carbon–nitrogen cycle module for the GPFARM-Range model. *Computers and Electronics in Agriculture*, 83: 1-10.

Quiroga A, Fernández R, Noellemeyer E. 2009. Grazing effect on soil properties in conventional and no-till systems. *Soil and Tillage Research*, 105(1): 164-170.

Rakkar MK, Blanco H, Drewnoski ME, Macdonald JC, Klopfenstein TJ. 2017. Effect of Long-Term Corn Residue Grazing on Soil Properties. *Nebraska Beef Cattle Reports*: 1010.

Rauzi F, Smith FM. 1973. Infiltration rates: three soils with three grazing levels in northeastern Colorado. *Journal of Range Management*: 126-129.

Reeder JD, Schuman GE. 2002. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, 116(3): 457-463.

Reeder JD, Schuman GE, Morgan JA, Lecain DR. 2004. Response of organic and inorganic carbon and nitrogen to long-term grazing of the shortgrass steppe. *Environ Manage*, 33(4): 485-495.

Renne RR, Bradford JB, Burke IC, Lauenroth WK. 2019. Soil texture and precipitation seasonality influence plant community structure in North American temperate shrub steppe. *Ecology*, 100(11): e02824.

Riedo M, Grub A, Rosset M, Fuhrer J. 1998. A pasture simulation model for dry matter production, and fluxes of carbon, nitrogen, water and energy. *Ecological Modelling*, 105(2-3): 141-183.

Roche LM, Cutts BB, Derner JD, Lubell MN, Tate KW. 2015. On-ranch grazing strategies: context for the rotational grazing dilemma. *Rangeland Ecology & Management*, 68(3): 248-256.

Rotz C, Buckmaster D, Comerford J. 2005. A beef herd model for simulating feed intake, animal performance, and manure excretion in farm systems. Journal of Animal Science, 83(1): 231-242.

Rotz CA, Skinner RH, Stoner AMK, Hayhoe K. 2016. Evaluating Greenhouse Gas Mitigation and Climate Change Adaptation in Dairy Production Using Farm Simulation. Transactions of the Asabe, 59(6): 1771-1781.

Sala OE, Parton WJ, Joyce L, Lauenroth W. 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 69(1): 40-45.

Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS, Gignoux J, Higgins SI, Le Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PG, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HH, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J, Zambatis N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature*, 438(7069): 846-849.

Savory A, Parsons SD. 1980. The Savory grazing method. *Rangelands*: 234-237.

Scheirs J, De Bruyn L, Verhagen R. 2001. A test of the C3–C4 hypothesis with two grass miners. *Ecology*, 82(2): 410-421.

Schwinning S, Sala OE. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 141(2): 211-220.

Siri-Prieto G, Reeves DW, Raper RL. 2007. Tillage systems for a cotton–peanut rotation with

winter-annual grazing: Impacts on soil carbon, nitrogen and physical properties. *Soil and Tillage Research*, 96(1-2): 260-268.

Skopec MM, Lewinsohn J, Sandoval T, Wirick C, Murray S, Pence V, Whitham L. 2017. Managed grazing is an effective strategy to restore habitat for the endangered autumn buttercup (Ranunculus aestivalis). *Restoration Ecology*, DOI: 10.1111/rec.12633.

Smart A, Derner J, Hendrickson J, Gillen R, Dunn B, Mousel E, Johnson P, Gates R, Sedivec K, Harmoney K. 2010. Effects of grazing pressure on efficiency of grazing on North American Great Plains rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 63(4): 397-406.

Snow VO, Rotz CA, Moore AD, Martin-Clouaire R, Johnson IR, Hutchings NJ, Eckard RJ. 2014. The challenges and some solutions to process-based modelling of grazed agricultural systems. *Environmental Modelling & Software*, 62: 420-436.

Snyman H. 2003. Short-term response of rangeland following an unplanned fire in terms of soil characteristics in a semi-arid climate of South Africa. *Journal of Arid Environments*, 55(1): 160-180.

Stoddart LA, Smith AD. 1956. Range management. *Soil Science*, 81(1): 77.

Stout W, Vona L, Skiles J, Shaffer J, Jung G, Reid R. 1990. Evaluating SPUR model for predicting animal gains and biomass on eastern hill land pastures. *Agricultural Systems*, 34(2): 169-178.

Stumpp M, Wesche K, Retzer V, Miehe G. 2005. Impact of grazing livestock and distance from water source on soil fertility in southern Mongolia. *Mountain Research and Development*, 25(3): 244-251.

Sullivan S, Rohde R. 2002. On non-equilibrium in arid and semi-arid grazing systems. *Journal of Biogeography*, 29(12): 1595-1618.

Suttie JM, Reynolds SG, Batello C 2005. Grasslands of the World. Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Tainton NM 1999. Veld management in South Africa. University of Natal Press.

Teague R, Barnes M. 2017. Grazing management that regenerates ecosystem function and grazingland livelihoods. *African Journal of Range & Forage Science*, 34(2): 77-86.

Teague R, Grant B, Wang H-H. 2015. Assessing optimal configurations of multi-paddock grazing strategies in tallgrass prairie using a simulation model. *Journal of Environmental Management*, 150: 262-273.

Teague R, Provenza F, Kreuter U, Steffens T, Barnes M. 2013. Multi-paddock grazing on rangelands: why the perceptual dichotomy between research results and rancher experience? *J Environ Manage*, 128: 699-717.

Teague W, Dowhower S. 2003. Patch dynamics under rotational and continuous grazing management in large, heterogeneous paddocks. *Journal of Arid Environments*, 53(2): 211-229.

Teague W, Dowhower S, Waggoner J. 2004. Drought and grazing patch dynamics under different grazing management. *Journal of Arid Environments*, 58(1): 97-117.

Teague WR, Dowhower SL, Baker SA, Haile N, Delaune PB, Conover DM. 2011. Grazing management impacts on vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall

grass prairie. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 141(3-4): 310-322.

Teague W, Ansley R, Kreuter U, Pinchak W, Mcgrann J. 2001. Economics of managing mesquite in north Texas: a sensitivity analysis. Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives, 54(5): 553-560.

Thomas D. 1994. Range ecology at disequilibrium: New models of natural variability and pastoral adaptation in African Savannas. *Land Degradation and Development*, 5(1): 57-59.

Tilman D, Wedin D, Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379(6567): 718.

USDA-NRCS. 2020. The PLANTS Database (http://plants. usda. gov, 24 April 2020). National Plant Data Team, Greensboro.

Van Ittersum MK, Leffelaar PA, Van Keulen H, Kropff MJ, Bastiaans L, Goudriaan J. 2003. On approaches and applications of the Wageningen crop models. *European Journal of Agronomy*, 18(3-4): 201-234.

Van Laar H, Goudriaan J, Van Keulen H 1992. Simulation of crop growth for potential and water-limited production situations: as applied to spring wheat.//*Simulation Reports CABO-TT*. Wageningen.

Van Staden PJ, Bezuidenhout H, Ferreira S, Bredenkamp GJ. 2017. The effects of elephants and fire on vegetation at Marakele National Park, South Africa. *Pachyderm*, (58): 107-122.

Venter ZS, Cramer MD, Hawkins H-J. 2019. Rotational grazing management has little effect on remotely-sensed vegetation characteristics across farm fence-line contrasts. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 282: 40-48.

Villamil MB, Amiotti NM, Peinemann N. 2001. Soil degradation related to overgrazing in the semi-arid southern Caldenal area of Argentina. *Soil Science*, 166(7): 441-452.

Vuichard N, Soussana J-F, Ciais P, Viovy N, Ammann C, Calanca P, Clifton-Brown J, Fuhrer J, Jones M, Martin C. 2007. Estimating the greenhouse gas fluxes of European grasslands with a process-based model: 1. Model evaluation from in situ measurements. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(1): 1-14.

Wan S, Norby RJ, Ledford J, Weltzin JF. 2010. Responses of soil respiration to elevated CO2, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13(11): 2411-2424.

Wang T, Teague WR, Park SC. 2016. Evaluation of continuous and multipaddock grazing on vegetation and livestock performance-a modeling approach. *Rangeland Ecology & Management*, 69(6): 457-464.

Wang T, Teague WR, Park SC, Bevers S. 2018. Evaluating long-term economic and ecological consequences of continuous and multi-paddock grazing-a modeling approach. *Agricultural Systems*, 165: 197-207.

Williams JR 1995. The EPIC model.// Computer models of watershed hydrology.

Williams JR, Izaurralde R 2006. The APEX model.// Watershed models.

Wilmer H, Derner JD, Fernandez-Gimenez ME, Briske DD, Augustine DJ, Porensky LM, Grp CS. 2018. Collaborative adaptive rangeland management fosters management-science partnerships.

Rangeland Ecology & Management, 71(5): 646-657.

Woodward SJ, Wake GC, Mccall DG. 1995. Optimal grazing of a multi-paddock system using a discrete time model. *Agricultural Systems*, 48(2): 119-139.

Wullschleger SD, Davis EB, Borsuk ME, Gunderson CA, Lynd L. 2010. Biomass production in switchgrass across the United States: Database description and determinants of yield. *Agronomy Journal*, 102(4): 1158-1168.

Zilverberg CJ, Angerer J, Williams J, Metz LJ, Harmoney K. 2018. Sensitivity of diet choices and environmental outcomes to a selective grazing algorithm. *Ecological Modelling*, 390: 10-22.

Zilverberg CJ, Williams J, Jones C, Harmoney K, Angerer J, Metz LJ, Fox W. 2017. Process-based simulation of prairie growth. *Ecological Modelling*, 351: 24-35.

致谢

从2010年初秋来到杨凌，已经在西北农林科技大学度过10余年了。站在毕业的尾巴上回头看，读博期间经历了高低起伏，酸甜苦辣，心里却满了感恩。在这里，由衷的对每位尊敬的老师、亲爱的家人、朋友以及所有与我一起前进的人道一声谢谢！

首先要向导师于强教授致以衷心的感谢！将近五年的学习生涯，导师对我的帮助不仅仅局限于论文的选题、内容及整体结构的指导，他渊博的知识、独到的见解、前瞻的学术视野与兢兢业业的工作精神也时刻感染着我。于老师长期致力于作物模型在实际生产中的应用，强调理论与实践相结合。在工作与生活中，于老师总是尽已所能帮助后学，每次跟老师交流总能加深对自己研究工作的信心。学习上，于老师鼓励我们开放合作，在老师的帮助下我顺利完成在美国两年的联培生涯。能够成为您的学生，我深感荣幸。

感谢马立望老师和房全孝老师对我工作的悉心指导，从研究选题、模型改进到最后论文的撰写，每个阶段都离不开两位老师的辛勤指导。初到美国时，马老师对我生活中各方面细致入微的关怀让我可以很快的适应当地的生活。工作中，模型运行时出现问题、论文写作时遇到不顺，马老师和房老师总是及时并耐心的指导、答疑解惑。每次与马老师和房老师的交流都让我备受启发。

感谢美国科罗拉多州立大学自然资源实验室Randall Boone教授的邀请，以及国家留学基金委给予的资助，使我有到美国联培学习的机会。

感谢同门梁楚涛对我研究工作的帮助，感谢戎亮秉、贾倩兰、张艳、赵杰等师弟师妹，有你们的帮助使研究工作得以顺利进行。

感谢参加论文开题论证的老师们，您们的意见让我在科研的道路上少走了许多弯路。感谢论文评阅、以及参加论文答辩的各位专家老师，感谢您们的宝贵意见。

成功

2021.11.20

个人简历

成功，男，汉族，中国共产党员，1989年12月出生于山西省晋城市。2010年9月~2014年7月，就读于西北农林科技大学资源环境学院，获理学学士学位。2014年9月~2017年7月，就读于西北农林科技大学资源环境学院，获农学硕士学位。2017年9月~2021年12月，就读于西北农林科技大学资源环境学院，攻读土壤学专业博士学位。2018年11月~2021年1月，美国科罗拉多州立大学自然资源实验室（Colorado State University Natural Resource Ecology Laboratory）CSC联合培养博士研究生。

博士在读期间发表论文情况：

1. Cheng G, Harmel R, Ma L, Derner J, Augustine D, Bartling P, Fang Q, Williams J, Zilverberg C, Boone R, Hoover D, Yu Q. 2021. Evaluation of APEX modifications to simulate forage production for grazing management decision-support in the Western US Great Plains. *Agricultural Systems*, 191: 103139.

2. Cheng G, Harmel R, Ma L, Derner J, Augustine D, Bartling P, Fang Q, Williams J, Zilverberg C, Boone R, Yu Q. Evaluation of the APEX cattle weight gain component for grazing decision-support in the Western Great Plains.（under review）