

DOI: 10.5846/stxb202002160277

黄小娟, 侯扶江. 高寒典型草原主要物种的株高和盖度预测种群和群落地上生物量. 生态学报, 2021, 41(12): 4942-4952.

Huang X J, Hou F J. Plant height and coverage of main species predict aboveground biomass of population and community on alpine typical steppe. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 4942-4952.

高寒典型草原主要物种的株高和盖度预测种群和群落地上生物量

黄小娟^{1,2}, 侯扶江^{1,2,*}

1 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

2 农业农村部草牧业创新重点实验室, 兰州 730020

摘要:为快速、准确、无破坏地测定草原地上生物量,在祁连山高寒典型草原植物生长旺季,观测了冬季和春秋放牧地 60 个样方内各物种的株高、盖度等生长指标。以冬季牧地紫花针茅 (*Stipa purpurea*)、醉马草 (*Achnatherum inebrians*)、赖草 (*Leymus secalinus*)、扁穗冰草 (*Agropyron cristatum*)、二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*)、银灰旋花 (*Convolvulus ammannii*) 6 个主要物种的株高、盖度、株高和盖度的乘积为自变量,分别预测同物种、其他物种和群落地上生物量。用春秋牧场的数据验证模型的精确性和稳定性。结果表明:主要物种的生长指标可预测其自身、其他物种和群落地上生物量。对自身种群,株高和盖度乘积的复合因子预测效果最好;4 种禾草对其他物种、二裂委陵菜对菊科植物种群,株高、盖度单因子预测效果优于复合因子;6 个主要物种单独或 2—6 个种结合均可预测群落地上生物量,但是以 6 个物种株高和盖度的乘积同时预测时决定系数最大,可解释群落地上生物量 89.5% 的变异,为高寒典型草原群落地上生物量最优预测模型。

关键词:种群;群落;优势种;伴生种;放牧

Plant height and coverage of main species predict aboveground biomass of population and community on alpine typical steppe

HUANG Xiaojuan^{1,2}, HOU Fujiang^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

2 Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: In order to fastly, accurately and non-destructively to predict the biomass on alpine typical steppe in Qilian Mountains, growth indexes of plants species such as plant height, coverage were observed during the growing season under two different pastures, which are Winter grazing land and spring and autumn grazing land. In total 60 quadrats were measured. Taking the Plant height, coverage, the product of plant height and coverage of 6 major species in winter pasture, such as *Stipa purpurea*, *Achnatherum inebrians*, *Leymus secalinus*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla bifurca* and *Convolvulus ammannii* as independent variable, and the main population, other populations and aboveground biomass of the community in the same quadrat were used to develop the predicted model, which was verified and corrected by applying the collected data under Vegetation data of Spring and Autumn Pasture. The results showed that the growth indices of representative species can predict the aboveground biomass of themselves, other species and communities. The composite factor of plant height and coverage product was the best for predicting the population. The single factor of plant height and coverage was better than the compound factor in predicting the other populations of the four grasses and the compositae populations of the

基金项目: 祁连山山地-荒漠-绿洲系统耦合模式研究 (XDA20100102); 教育部创新团队发展计划 (IRT_17R50)

收稿日期: 2020-02-16; 网络出版日期: 2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: cyhoufj@lzu.edu.cn

Potentilla bifurca. Six main species alone or two to six kinds of combining both predictable community biomass on the ground, but the product of 6 species of plant height and coverage to participate in the prediction of regression curve at the same time, decision coefficient is the largest, can explain community biomass of 89.50% of the variation on the ground, can be used as a typical alpine steppe community biomass optimal prediction model on the ground.

Key Words: population; community; dominant species; accompanying species; grazing

生物量是生命的基本表征,是生态系统物质循环和能量流动的载体^[1],也是科学研究的基本参数之一。草原是全球面积最大的陆地生态系统,是世界公认的三大人类粮食生产基地之一^[2-3],其地上生物量一定程度上反映了家畜生产力和生态承载力^[4-7]。地上生物量的快速、准确、无破坏、少干扰测量是世界难题,也是草原健康管理与合理放牧的基础,对于保障人类生态和食物安全具有重要作用。

草原地上生物量的测定方法主要有两种^[8]:一种是直接法,即通过科学地设置样方或样线,刈割样方内植物,称量样地的地上生物量^[9-11];另一种是间接法,利用大量样方法实测的生物量数据,建立植物易测指标与遥感、无人机等参数的关系模型,尤其适合较大时空尺度的地上生物量监测^[12-15]。样方或样线法简单易操作,在中小尺度上准确性高,但破坏地表植被、耗费人力^[16]。野外的研究区面积有限,长期固定样方,频繁移动样点影响结果的准确性^[17-18],直接法准确、限制多,预测模型具有一定优势。国内外关于地上生物量的预测,植被多为乔木和灌木,对草类植物的研究较少^[19-20],预测模型也主要是对同一物种,很少涉及某一物种预测其它物种,或少数主要物种预测群落地上生物量。

株高和盖度表征地上生物量的纵向和横向分布,是种群个体竞争的体现,两者的乘积则是竞争力的综合体现^[21]。由于光照、热量、水分、肥力等空间资源有限,物种之间均会对相同环境产生趋同或趋异响应,并在纵向和横向生长上表现出密切的数量关系^[22]。平均不到 20%的少数主要优势种群,对群落生物量的贡献率却超过 50%^[23],它们的株高、盖度等生长指标可以预测群落地上生物量。高寒草原是世界上主要大江大河的源区、水源涵养地和补给区^[24],是人类生态安全的重要屏障。为此,选定祁连山高寒典型草原的代表性植物种,测定较为容易的植被生长指标,快速、准确预测群落地上生物量,可为草原生产力评估和生态环境保护提供基础手段。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

位于甘肃省肃南裕固族自治县马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)养殖场(38.8°N, 99.6°E),地处祁连山中段北坡,是青藏高原牧区向河西走廊农区的过渡带。海拔 2650—2950m,土壤为山地栗钙土,年均气温 3.6℃,年均降水量 253.0mm,蒸发量 1784.6mm。牧草 4、5 月开始返青,7、8 月进入生长旺盛期。根据草原综合顺序分类法,属寒温微干山地草原类^[25],主要物种有紫花针茅(*Stipa purpurea*)、赖草(*Leymus secalinus*)、醉马草(*Achnatherum inebrians*)、扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)等,草地农业系统类型是天然草原-家畜综合生产系统^[25]。

1.2 样地设置

1999 年 8 月,根据对甘肃马鹿放牧行为的观测,在距离冬季牧场和春秋牧场大门口 50、350、650、950、1250、1550m 处,沿直线向牧场深处选择地势平坦、植被均匀地段,分别设置 1 个面积为 100m×100m 的样地^[26-27]。每个样地设置 5 个面积为 1m×1m 的样方,两个牧场各 30 个。每个样方内的物种随机选取 5 株,分种测定其株高、盖度等指标,计算其平均值作为该种群的株高(H)和盖度(C)。分种齐地面刈割样方内植物,65℃恒温箱烘至恒重,称取地上生物量。

1.3 预测模型的建立

根据物种重要值排序(表 1),选取紫花针茅、赖草、扁穗冰草、醉马草、银灰旋花、二裂委陵菜 6 个主要物

种。将其株高(H)、盖度(C)及二者的乘积(CH)逐一与其他种群地上生物量做相关性分析,选取 $P < 0.05$ 的种群,分别以其株高(H)、盖度(C)、株高和盖度的乘积(CH)预测自身物种和其他物种地上生物量。从 6 个主要物种中随机选取 1—6 个物种的组合,用其生长指标预测群落地上生物量。

表 1 冬季放牧地植物物种重要值

Table 1 The important values of each species in winter grazing land

排序 Ranking	物种 Species	重要值 Important value	排序 Ranking	物种 Species	重要值 Important value
1	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	22.46	13	蓝白龙胆 <i>Gentiana leucomelaena</i>	0.988
2	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	17.25	14	茵陈蒿 <i>Artemisia capillaris</i>	0.974
3	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	12.17	15	虻果芥 <i>Torulalia humilis</i>	0.853
4	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	9.02	16	狼紫草 <i>Lycopsis orientalis</i>	0.749
5	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	6.540	17	高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	0.528
6	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	3.953	18	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.476
7	高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	2.565	19	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	0.423
8	波伐早熟禾 <i>Poapophagorum</i>	2.148	20	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.362
9	芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	2.084	21	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.287
10	乳白黄耆 <i>Astragalus galactites</i>	1.984	22	多根葱 <i>Allium polyrhizum</i>	0.264
11	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	1.846	23	山苦荬 <i>Ixeridium chinense</i>	0.183
12	紫花棘豆 <i>Oxytropis subfalcata</i>	1.772	24	碱韭 <i>Allium polyrhizum</i>	0.152

$$\text{物种重要值} = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度}) / 3 \quad (1)$$

自身物种地上生物量预测方程如下:

$$y_i = ax_i + b \quad (2)$$

式中, y_i 为物种 i 的地上生物量, x_i 为物种 i 的 H 、 C 或 CH , a 、 b 为回归常数。

其他物种地上生物量预测方程如下:

$$y_j = ax_j + b \quad (3)$$

式中, y_j 为物种 j 的地上生物量, x_j 为与物种 j 的 H 、 C 或 CH 。

群落地上生物量预测方程为:

$$Y = a_1X_1 + a_2X_2 + \dots + a_iX_i + b \quad (4)$$

式中, Y 为群落地上生物量, X_i 为物种 i 的 H 、 C 或 CH , a_i 为拟合常数。

1.4 预测模型的验证

将春秋牧场的植被数据代入所建预测模型中,通过决定系数、 P 值、平均相对误差绝对值 RMA、总相对误差 RS 等验证预测模型的稳定性和普适性, RMA 应小于 30%^[28] RS 应小于 10%^[29-30]

总相对误差 (RS):

$$RS = [(\sum y_i - \sum \hat{y}_i) / \sum \hat{y}_i] \times 100\% \quad (5)$$

平均相对误差绝对值 (RMA):

$$RMA = \frac{1}{N} \times \sum_i \frac{|y_i - \hat{y}_i|}{|\hat{y}_i|} \times 100\% \quad (6)$$

式中: N 为重复样本数, y_i 为地上生物量实测值, \hat{y}_i 为地上生物量预测值

1.5 数据分析

采用 SPSS 20.0 进行模型方程的回归、检验和验证。非参数检验分析显示数据总体服从正态分布。通过 Pearson 相关分析,筛选出与 6 个主要物种的 3 个任意生长指标具有显著相关性 ($P < 0.05$) 的其他物种。运用广义线性模型,建立主要物种生长指标对种群和群落地上生物量的预测模型。

2 结果与分析

2.1 种群地上生物量预测模型与验证

2.1.1 主要物种地上生物量预测模型

主要物种地上生物量的预测均显著 ($P < 0.05$), 地上生物量随株高、盖度的增加而线性上升, 表明生物量在垂直和水平的空间分布较为均匀 (图 1, 图 2)。斜率反映了生长指标对地上生物量的敏感性, 斜率越大说明物种对水平空间或垂直空间的竞争能力越强。地上生物量对株高响应的敏感性为紫花针茅 > 扁穗冰草 > 银灰旋花 > 赖草 > 醉马草 > 二裂委陵菜 (图 1), 对盖度响应的敏感性为赖草 > 银灰旋花 > 扁穗冰草 > 紫花针茅 > 二裂委陵菜 > 醉马草 (图 2)。

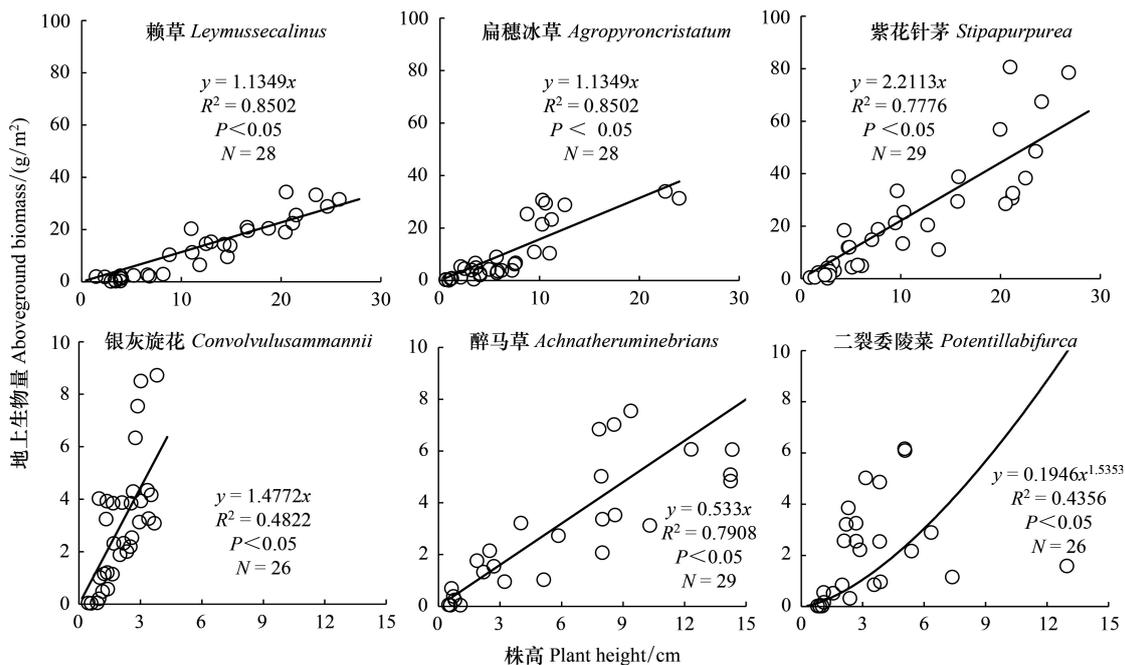


图 1 主要物种株高预测自身种群地上生物量

Fig.1 The plant height of main species predicts aboveground biomass of their own populations

株高和盖度的乘积一定程度上是种群体积的测度, 代表着种群的空间的综合竞争力。主要物种地上生物量均随株高和盖度乘积的增加而上升, 地上生物量对株高和盖度乘积的敏感性为银灰旋花 > 赖草 > 二裂委陵菜 > 扁穗冰草 > 紫花针茅 > 醉马草 (图 3), 斜率大小反映了种群空间竞争能力的强弱。

主要物种株高和盖度的乘积对地上生物量的预测绝大多数在 $P < 0.001$ 水平显著 (表 2), 平均相对误差绝对值 $RMA < 30\%$, 总相对误差 RS 分布在 $-2\% - 8\%$ 之间, 在模型允许误差范围内, 拟合优度高。株高对自身种群地上生物量的预测, 除银灰旋花、醉马草和二裂委陵菜外, 其余均在 $P < 0.05$ 水平显著, 大部分 $RMA > 30\%$, 预测误差较大。盖度对种群地上生物量的预测, RMA 除紫花针茅外均大于 30% , 仅有紫花针茅、赖草和银灰旋花的 $RS < 10\%$, 误差较大。

2.1.2 其他物种地上生物量预测模型

主要物种生长指标对其他物种地上生物量的最优预测模型为一元线性方程 (表 3), 赖草株高预测高山唐松草地上生物量决定系数最高 ($R^2 = 0.7674$), 紫花针茅盖度预测多根葱地上生物量决定系数最低 ($R^2 = 0.501$)。4 种禾本科牧草的株高、盖度对禾本科、菊科和百合科植物的地上生物量预测效果较好, 二裂委陵菜对菊科植物种群的预测, 株高、盖度单因子预测效果较优。

验证方程均在 $P < 0.001$ 水平显著 (表 4)。RMA 分布在 $11\% - 29\%$ 之间, 均小于 30% 。RS < 10%, 预测精

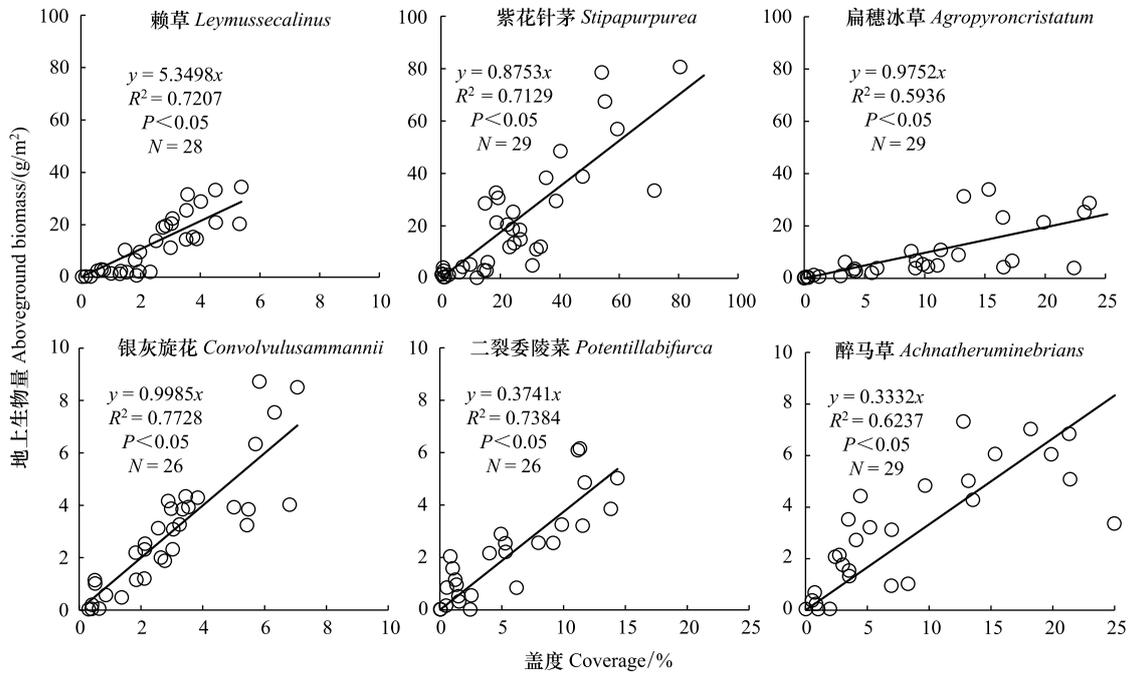


图 2 主要物种盖度预测自身种群地上生物量

Fig.2 The coverage of main species predicts the aboveground biomass of their own populations

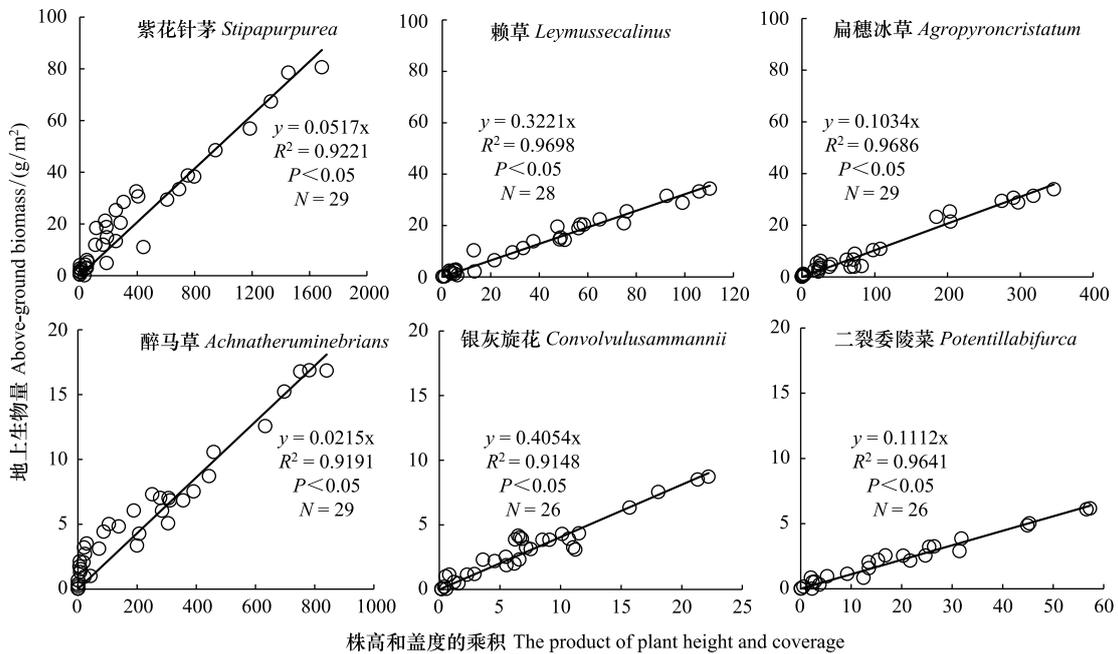


图 3 主要物种株高和盖度的乘积预测自身种群地上生物量

Fig.3 Plant height and coverage of main species predicts aboveground biomass of their own populations

度高,稳定性和普适性好。

2.2 群落地上生物量预测模型与验证

群落地上生物量预测模型均在 $P < 0.001$ 水平显著(表 5)。以株高和盖度的乘积为自变量建立的预测模型决定系数高于株高或盖度单因子。随物种个数从 1 个逐渐增加到 6 个,模型的决定系数也从 0.399 增加到

0.895, 物种每增加 1 个, 决定系数平均增加 0.3326 ($y = 0.1042x + 0.2284, R^2 = 0.896, N = 18$)。6 个物种株高和盖度的乘积同时预测的模型, 可解释群落地上生物量 89.5% 的变异, 为高寒典型草原群落地上生物量最优预测模型。

表 2 主要物种地上生物量预测模型精度检验

Table 2 Accuracy test of aboveground biomass prediction model of main species

生长指标 Growth index	主要物种 Main species	样本数量 Sample sizes	R^2	P	标准误 Standard error	RMA/%	RS/%
H	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	29	0.664	0.004	0.0173	37	-41
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	30	0.861	0.000	0.0126	33	-1
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	28	0.370	0.038	0.0334	39	-38
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	30	0.369	0.056	0.0415	31	-21
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	28	0.265	0.016	0.0211	38	44
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	30	0.943	0.000	0.0162	27	-17
C	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	29	0.664	0.004	0.0235	27	-6
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	30	0.680	0.005	0.0122	35	-16
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	28	0.439	0.332	0.0136	85	5
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	30	0.841	0.000	0.0314	50	47
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	28	0.617	0.004	0.0182	75	48
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	30	0.681	0.000	0.0258	68	64
CH	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	29	0.881	0.001	0.0266	24	8
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	30	0.981	0.000	0.0327	21	4
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	28	0.784	0.005	0.0268	26	2
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	30	0.906	0.000	0.0142	12	1
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	28	0.969	0.000	0.0362	16	4
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	30	0.978	0.000	0.0145	6	-2

H: 株高 plant height; C: 盖度 Coverage; B: 生物量 Biomass

表 3 其他物种地上生物量的预测

Table 3 Prediction of aboveground biomass of other species

生长指标 Growth index	预测种群 Predicted population	预测模型 Prediction model	R^2	P	样本数 Sample sizes
1H	8B	$y = 0.2645x + 0.2574$	0.6618	0.002	24
1C	9B	$y = 0.0279x + 0.2323$	0.6087	0.000	18
1C	10B	$y = 0.0585x - 0.4727$	0.5010	0.000	15
2H	11B	$y = 0.3308x + 0.5265$	0.7674	0.004	14
2C	7B	$y = 0.0858x + 0.5899$	0.6391	0.001	16
2H	7B	$y = 0.2848x + 0.2368$	0.5702	0.000	17
4H	12B	$y = 0.1762x + 2.4094$	0.5834	0.000	22
4H	13B	$y = 0.0319x + 0.0412$	0.5870	0.000	21
5C	7B	$y = 0.5262x + 0.7811$	0.5572	0.000	23
6H	12B	$y = -0.0223x + 1.095$	0.4285	0.002	15
6H	13B	$y = 0.2977x + 0.4468$	0.5601	0.000	20

1: 紫花针茅 *Stipa purpurea* 2: 赖草 *Leymus secalinus* 4: 醉马草 *Achnatherum inebrians* 5: 二裂委陵菜 *Potentilla bifurca* 6: 扁穗冰草 *Agropyron cristatum* 7: 波伐早熟禾 *Poa poophagorum* 8: 垂穗披碱草 *Elymus nutans* 9: 碱韭 *Allium polyrhizum* 10: 多根葱 *Allium polyrhizum* 11: 高山唐松草 *Thalictrum alpinum* 12: 茵陈蒿 *Artemisia capillaris* 13: 山苦荬 *Ixeridium chinense*

表 4 其他种群地上生物量预测模型精度检验

Table 4 Accuracy test of other aboveground biomass prediction models

生长指标 Growth index	预测种群 Predicted population	样本数 Sample sizes	R^2	P	标准误差 Standard error	RMA/%	RS/%
1H	8B	17	0.7523	0.000	0.0186	23.25	-11.15
1C	9B	16	0.5987	0.000	0.0254	16.16	-9.57
1C	10B	15	0.6321	0.000	0.0312	29.98	9.30
2H	11B	15	0.4896	0.000	0.0211	19.49	-11.64
2C	7B	16	0.7544	0.001	0.0194	20.65	7.45
2H	7B	16	0.6241	0.000	0.0220	20.03	3.50
4H	12B	15	0.5283	0.000	0.0128	21.00	5.32
4H	13B	15	0.7742	0.000	0.0257	19.55	4.87
5C	7B	18	0.5001	0.000	0.0470	17.22	-9.14
6H	12B	16	0.4672	0.000	0.0532	26.50	4.35
6H	13B	17	0.6357	0.000	0.0260	25.28	-8.62

表 5 群落地上生物量预测模型

Table 5 Aboveground biomass prediction model of community

物种数量 Number of species	生长指标 Growth index	预测模型 Prediction model	R^2	P
1	H	$y = 5.979 + 4.805H_1$	0.288	0.000
	C	$y = 12.011 + 1.582C_1$	0.363	0.000
	CH	$y = 3.5647 + 0.189C_1H_1$	0.399	0.000
2	H	$y = -2.879 + 3.244H_1 + 2.179H_2$	0.357	0.000
	C	$y = -8.644 + 0.944C_1 + 17.915C_2$	0.365	0.000
	CH	$y = 20.119 + 0.100C_1H_1 + 0.764C_2H_2$	0.428	0.000
3	H	$y = -10.613 + 3.340H_1 + 2.207H_2 - 1.766H_3$	0.558	0.000
	C	$y = -10.613 + 0.381C_1 + 12.982C_2 + 10.316C_3$	0.534	0.000
	CH	$y = 7.280 + 0.118C_1H_1 + 0.380C_2H_2 + 3.679C_3H_3$	0.634	0.000
4	H	$y = -0.408 + 3.293H_1 + 2.353H_2 - 1.462H_3 - 0.220H_4$	0.558	0.000
	C	$y = -10.719 + 0.415C_1 + 12.314C_2 + 9.593C_3 + 0.192C_4$	0.635	0.000
	CH	$y = 5.093 + 0.135C_1H_1 + 0.211C_2H_2 + 3.678C_3H_3 + 0.031C_4H_4$	0.781	0.000
5	H	$y = -4.8 + 3.654H_1 + 0.826H_2 - 2.845H_3 + 0.610H_4 + 2.130H_5$	0.709	0.000
	C	$y = -21.764 + 0.716C_1 + 10.201C_2 + 7.060C_3 - 0.051C_4 + 1.835C_5$	0.715	0.000
	CH	$y = 6.297 + 0.160C_1H_1 + 0.202C_2H_2 + 3.713C_3H_3 + 0.030C_4H_4 - 0.049C_5H_5$	0.821	0.000
6	H	$y = -8.515 + 3.638H_1 + 0.756H_2 - 1.770H_3 + 0.643H_4 + 0.798H_5 + 1.985H_6$	0.821	0.000
	C	$y = -22.350 + 0.767C_1 + 9.528C_2 + 6.538C_3 - 0.113C_4 + 0.404C_5 + 1.910C_6$	0.816	0.000
	CH	$y = 6.802 + 0.158C_1H_1 + 0.235C_2H_2 + 3.82C_3H_3 + 0.29C_4H_4 - 0.092C_5H_5 - 0.053C_6H_6$	0.895	0.000

将春秋牧场数据代入高寒典型草原群落地上生物量最优预测模型中,得出一个预测值,以此为纵坐标,以实测值为横坐标,做散点图并与直线 $y=x$ 比较(图4)。预测值与实测值的拟合方程自变量系数为 0.856,接近 1,拟合方程与 $y=x$ 的变化趋势一致,表明预测值接近实测值,而且可以相互校正。

2.3 校正系数

2.3.1 主要物种地上生物量预测模型校正系数

预测值和实测值的线性关系即为模型的校正方程,斜率即为校正系数。株高对代表性物种地上生物量的预测,醉马草、二裂委陵菜的校正系数较低,分别为0.339和0.097(表6),其余在0.58以上;盖度对主要物种地上生物量的预测,校正系数分布在0.262—0.793之间;株高和盖度的乘积预测主要物种地上生物量,校正系数只有银灰旋花低于0.7,其余在0.78以上。

2.3.2 其他物种地上生物量预测模型校正系数

预测模型有一半校正系数分布在0.426—0.754之间,其余均大于0.780,约有一半校正系数接近1,说明主要物种株高、盖度对其他物种地上生物量的影响较大(表7)。

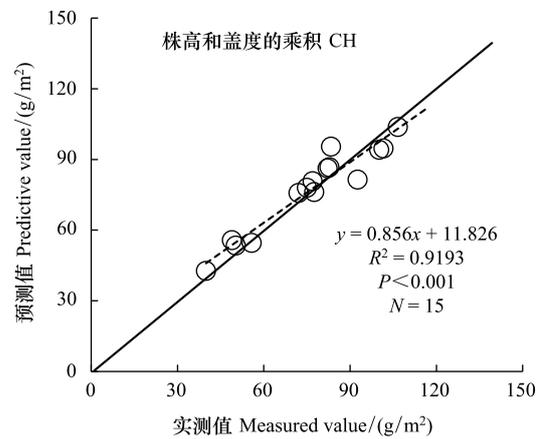


图4 群落地上生物量最优预测模型精度检验

Fig.4 Accuracy test of optimal prediction model of community aboveground biomass

表6 主要物种地上生物量预测模型校正系数

Table 6 Correction coefficient of aboveground biomass prediction model for main species

生长指标 Growth index	预测种群 Predicted population	拟合方程 Fitted equation	校正系数 Correction coefficient	标准误差 Standard error	R ²	样本数量 Sample sizes
H	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	$y = 0.5873x + 22.9$	0.5873	0.0134	0.6410	29
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	$y = 0.6396x + 8.243$	0.6396	0.0152	0.7407	32
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	$y = 0.6176x + 4.7801$	0.6176	0.0124	0.1071	28
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	$y = 0.3393x + 9.0049$	0.3393	0.0137	0.1358	31
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	$y = 0.097x + 1.5766$	0.0970	0.0129	0.0708	28
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	$y = 0.8422x + 6.7849$	0.8422	0.0283	0.8898	31
C	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	$y = 0.5815x + 9.87$	0.5815	0.0195	0.4406	29
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	$y = 0.7928x + 6.6843$	0.7928	0.0275	0.4619	32
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	$y = 0.262x + 3.2249$	0.2620	0.0126	0.0061	28
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	$y = 0.634x + 0.4655$	0.6340	0.0275	0.7800	31
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	$y = 0.3864x + 1.2357$	0.3864	0.0233	0.3801	28
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	$y = 0.2717x + 6.4218$	0.2717	0.0465	0.4641	31
CH	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	$y = 0.8821x + 1.8751$	0.8821	0.0361	0.7771	29
	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	$y = 0.8799x + 2.1853$	0.8799	0.0198	0.9621	32
	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	$y = 0.6696x + 1.5188$	0.6696	0.0285	0.4691	28
	醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	$y = 0.9322x + 0.5426$	0.9322	0.0147	0.2813	31
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	$y = 0.8344x + 3.6312$	0.8344	0.0230	0.9384	28
	扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	$y = 0.9894x + 0.5469$	0.9894	0.1229	0.9559	31

3 讨论

3.1 主要物种的生长指标预测自身种群地上生物量

株高对自身种群地上生物量的预测,预测值多大于实测值,可能是因为研究区主要物种多为禾本科植物,茎较长且直立,预测生物量容易导致生物量偏高。盖度对种群地上生物量的预测,预测值较实测值偏低,与青

藏高原砂生槐(*Sophora moorcroftiana*)和雪层杜鹃(*Rhododendron nivale*)盖度对群落地上生物量的预测结果不一致^[31],可能缘于植物生长茂盛,叶片互相遮掩,观测时低估其盖度。研究的预测值和实测值具有极好的线性关系,预测偏差也可通过模型校正。株高和盖度的乘积一定程度上代表了植物对空间的占有水平,用其预测种群和群落地上生物量,精度优于株高或盖度为自变量建立的预测模型。

表 7 其他物种地上生物量预测模型校正系数

Table 7 Correction coefficients for other aboveground biomass prediction models

生长指标 Growth index	预测种群 Predicted population	拟合方程 Fitted equation	校正系数 Correction coefficient	标准误差 Standard error	R^2	样本数量 Sample sizes
1H	8B	$y = 0.536x - 14.90$	0.936	0.0167	0.732	17
1C	9B	$y = 0.829x + 0.343$	0.829	0.0412	0.543	16
1C	10B	$y = 0.514x + 0.280$	0.514	0.0237	0.672	15
2H	11B	$y = 0.692x - 0.3824$	0.692	0.0325	0.584	15
2C	7B	$y = 0.426x - 0.3825$	0.426	0.0137	0.611	16
2H	7B	$y = 0.432x + 0.312$	0.432	0.0284	0.638	16
4H	12B	$y = 0.625x + 0.937$	0.625	0.0156	0.436	15
4H	13B	$y = 0.78x - 1.034$	0.780	0.0385	0.609	15
5C	7B	$y = 0.908x - 0.3864$	0.908	0.0102	0.501	18
6H	12B	$y = 0.754x + 0.4655$	0.754	0.0415	0.532	16
6H	13B	$y = 0.834x - 0.2357$	0.834	0.0632	0.461	17

3.2 主要物种的生长指标预测其他种群地上生物量

主要物种株高、盖度对禾本科、菊科、蔷薇科种群的地上生物量预测效果较好,对豆科植物的预测效果较差。可能是因为不同功能群对营养物质响应存在差异,导致家畜的选择性采食在种群之间不均匀,从而改变了牧草的竞争力^[32-33]。高寒典型草原两个放牧季节的模型预测精度高,稳定性和普适性好,表明该预测模型受放牧季节的影响较小。该预测方法基于同一区域主要物种的株高、盖度等生长指标,草原管理方式发生变化时,整个群落的环境也会改变,而主要物种对环境变化响应敏感^[34],因此用其预测其他种群地上生物量也更为准确。主要物种生长指标对其他种群地上生物量的预测,株高、盖度单因子预测效果优于二者乘积的复合因子。

3.3 种群生长指标预测群落地上生物量

主要物种的生长可以预测群落地上生物量。株高、盖度、株高和盖度的乘积对群落地上生物量的预测中,二者乘积的预测效果优于株高、盖度单因子,原因可能是研究区禾本科和菊科植物较多,茎多直立生长,二者的乘积一定程度上代表了植株的体积,能更真实地反映植株的空间竞争能力,因而预测模型精确性、稳定性好。随着共同预测的种群数量增多,预测模型的精确性也越来越高,6个主要种群共同预测时组成的回归方程可解释群落地上生物量约90%的变异,稳定性和普适性好,可作为高寒典型草原群落地上生物量最优预测模型。据此推理,对过度放牧、严重退化草原地上生物量的预测,可能会因为阔叶类毒害草的优势度增强,模型缺乏必要的验证,精确性和稳定性会下降^[35],因此在退化的高寒草原,用植物株高、盖度估测地上生物量时,预测模型可能需要根据退化阶段做相应的调整^[36]。

3.4 预测模型的优点

根据1999—2019年在研究区域做过多年的样方调查,在高寒典型草原,1个样方一般需要2人合作完成,2人完成1个1m×1m样方的分种测定需要2小时左右。破坏性取样对草原植被造成的破坏短期内难恢复,频繁移动样点对观测结果的准确性干扰较大,而且野外测定生物量还需要烘箱等大型设备,制约了空间大尺度的野外工作。模型预测法只需对样方内主要物种的株高和盖度等生长指标进行观测,1人即可工作,用时仅为样方法的1/24,人力资本是样方法的1/2,资金成本是样方法的1/23(表8),样本数量越大优势越明

显。而且有利于遥感影像、无人机技术和植物生长指标结合测定地上生物量的研究^[37-41],可操作性强,能进一步降低工作强度、提高工作效率。

表 8 样方法与模型预测法计算群落地上生物量成本比较

Table 8 Comparison of aboveground biomass cost between sample method and model prediction method

耗费资本 Cost of capital	样方法 Sample method	模型预测法 Model prediction method
时间 Time	12d	1d
人力 Labor	2 人	1 人
材料 Material	直尺、剪刀、记录本、信封袋、天平、烘箱	直尺、剪刀、记录本
总成本 Captial	14650 元	650 元

成本以 60 个 1m×1m 的样方计算,人工费用为 350 元 人⁻¹ d⁻¹

由于草原环境的变化,同种植物在多个生境下的最适生物量预测模型可能会存在差异^[42]。祁连山高寒典型草原主要物种生长指标对自身物种、其他物种和群落地上生物量预测模型,应用于其他区域需对模型重新验证并校正。验证结果也可能反映出模型适用于更广泛区域,均需通过进一步研究。用株高和盖度等指标预测种群和群落生物量取得理想效果,也有可能用植物的频度、密度、分蘖、生长点和密度等体现植物生长能力的指标预测生物量,值得今后的研究中检验。

致谢:兰州大学草地农业科技学院刘永杰博士帮助写作,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Ni J. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 2002, 50(2): 205-218.
- [2] Jansen V S, Kolden C A, Taylor R V, Newingham B A. Quantifying livestock effects on bunchgrass vegetation with landsat ETM+ data across a single growing season. *International Journal of Remote Sensing*, 2016, 37(1): 150-175.
- [3] Smith A M, Hill M J, Zhang Y Q. Estimating ground cover in the mixed prairie grassland of southern Alberta using vegetation indices related to physiological function. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 2015, 41(1): 51-66.
- [4] O'Sullivan M, O'keefe W F, Flynn M J. The value of pasture height in the measurement of dry matter yield. *IRISH Journal of Agricultural Research*, 1987, 26: 63-68.
- [5] López-Díaz J E, Roca-Fernández A I, González-Rodríguez A. Measuring herbage mass by non-destructive methods: a review. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2011, 1A: 303-314.
- [6] L'Huillier P J, Thomson N A. Estimation of herbage mass in ryegrass/white clover dairy pastures. *Proceedings of the New Zealand Grassland Association*, 1988, 49: 117-122.
- [7] T'Mannetje L, Jones R M. Field and Laboratory Methods for Grassland and Animal Production Research. *Animal Feed Science and Technology*, 2000, 4(12): 447.
- [8] Liang T G, Yang S X, Feng Q S, Liu B K, Zhang R P, Huang X D, Xie H J. Multi-factor modeling of above-ground biomass in alpine grassland: a case study in the three-river headwaters region, China. *Remote Sensing of Environment*, 2016, 186: 164-172.
- [9] 马文红, 方精云, 杨元合, 安尼瓦尔·买买提. 中国北方草地生物量动态及其与气候因子的关系. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 632-641.
- [10] 李春萍, 李刚, 肖春旺. 异速生长关系在陆地生态系统生物量估测中的应用. *世界科技研究与发展*, 2007, 29(2): 51-57.
- [11] 刘陟, 黄奇, 周延林, 李政海, 孙振, 柳琳秀, 米红胤, 樊亚娟. 毛乌素沙地油蒿生物量估测模型研究. *中国草地学报*, 2014, 36(4): 24-30.
- [12] Redjadj C, Duparc A, Lavorel S, Grigulis K, Bonenfant C, Maillard D, Saïd S, Loison A. Estimating herbaceous plant biomass in mountain grasslands: a comparative study using three different methods. *Alpine Botany*, 2012, 122(1): 57-63.
- [13] 马普, 陶梦, 吕世海, 苏德荣, 叶生星, 刁兆岩. 库布齐沙地柠条叶生物量及营养估测模型. *北京林业大学学报*, 2018, 40(8): 33-41.
- [14] 党晓宏, 高永, 虞毅, 蒙仲举, 刘阳, 王珊, 吴昊, 丁延龙, 刘斌. 库布其沙漠北缘 8 种荒漠灌丛生物量预测模型研究. *干旱区资源与环境*, 2016, 30(5): 168-174.
- [15] 党晓宏, 高永, 蒙仲举, 高君亮, 王珊, 包蕾, 余新春, 王祯仪, 王则宇. 西鄂尔多斯地区 5 种荒漠优势灌丛生物量分配格局及预测模型.

- 中国沙漠, 2017, 37(1): 100-108.
- [16] Lu D S. The potential and challenge of remote sensing-based biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 2006, 27(7): 1297-1328.
- [17] Oliveras I, Van Der Eynden M, Malhi Y, Cahuana N, Menor C, Zamora F, Haugaasen T. Grass allometry and estimation of above - ground biomass in tropical alpine tussock grasslands. *Austral Ecology*, 2014, 39(4): 408-415.
- [18] Quan X W, He B B, Yebra M, Yin C M, Liao Z M, Zhang X T, Li X. A radiative transfer model-based method for the estimation of grassland aboveground biomass. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2017, 54: 159-168.
- [19] Cho M A, Mathieu R, Asner G P, Naidoo L, van Aardt J, Ramoelo A, Debba P, Wessels K, Main R, Smit L P J, Erasmus B. Mapping tree species composition in south African savannas using an integrated airborne spectral and LiDAR system. *Remote Sensing of Environment*, 2012, 125: 214-226.
- [20] Zolkos S G, Goetz S J, Dubayah R. A meta-analysis of terrestrial aboveground biomass estimation using lidar remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 128: 289-298.
- [21] Gaudet C L, Keddy P A. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, 1988, 334(6179): 242-243.
- [22] Tealdi S, Camporeale C, Ridolfi L. Inter-species competition-facilitation in stochastic riparian vegetation dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 2013, 318: 13-21.
- [23] Jørgensen S E, Fath B D. *Encyclopedia of Ecology*. Newnes, 2014.
- [24] 杨青, 陆荫, 张强. 基于 RS 和 GIS 技术的自然保护区生态保护状况评价——以祁连山国家级自然保护区为例. *绿色科技*, 2019, (16): 21-23.
- [25] 袁晓波, 牛得草, 吴淑娟, 蒲向东, 王龙, 滕家明, 傅华. 黄土高原典型草原地上生物量估测模型. *生态学报*, 2016, 36(13): 4081-4090.
- [26] 胡俊奇, 陈先江, 侯扶江. 高寒草原群落特征对甘肃马鹿冬季放牧的响应. *草业科学*, 2016, 33(6): 1028-1034.
- [27] 侯扶江. 草地-马鹿系统的草地表现[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2000.
- [28] 段文彬, 韩永星. 高寒草原生态旅游承载力研究——以甘南州当周草原为例. *甘肃高师学报*, 2016, 21(6): 49-51.
- [29] 王化, 侯扶江, 袁航, 万秀丽, 徐磊, 陈先江, 常生华. 高山草原放牧率与群落物种丰富度. *草业科学*, 2013, 30(3): 328-333.
- [30] 刘陟. 毛乌素沙地主要灌木生物量及其模型的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2014.
- [31] Zhang L, Cui G S, Shen W, Liu X S. Cover as a simple predictor of biomass for two shrubs in Tibet. *Ecological Indicators*, 2016, 64: 266-271.
- [32] Xiao X, Zhang T, Angerer J P, Hou F J. Grazing seasons and stocking rates affects the relationship between herbage traits of alpine meadow and grazing behaviors of Tibetan sheep in the Qinghai-Tibetan plateau. *Animals*, 2020, 10(3): 488.
- [33] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用. *生态学报*, 2006, 26(1): 244-264.
- [34] 张丽, 张鲜花. 天山北坡山地草原类组草地植物群落特征及多样性动态分析. *新疆农业科学*, 2017, 54(1): 148-155.
- [35] 臧润国, 董鸣, 李俊清, 陈小勇, 曾宋君, 江明喜, 李镇清, 黄继红. 典型极小种群野生植物保护与恢复技术研究. *生态学报*, 2016, 36(22): 7130-7135.
- [36] 杨烁. 不同类型草地上生物量的估测[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- [37] 赖焯敏, 赖日文, 薛娴, 李成阳, 尤全刚, 黄翠华, 彭飞. 基于植被盖度和高度的不同退化程度高寒草地上生物量估算. *中国沙漠*, 2019, 39(5): 127-134.
- [38] Axmanová I, Tichý L, Fajmonová Z, Hájková P, Hettenbergerová E, Li C F, Merunková K, Nejezchlebová M, Otypková Z, Vymazalová M, Zelený D. Estimation of herbaceous biomass from species composition and cover. *Applied Vegetation Science*, 2012, 15(4): 580-589.
- [39] Brummer J E, Nichols J T, Engel R K, Eskridge K M. Efficiency of different quadrat sizes and shapes for sampling standing crop. *Journal of Range Management*, 1994, 47(1): 84-89.
- [40] Zhang H F, Sun Y, Chang L, Qin Y, Chen J J, Qin Y, Du J X, Yi S H, Wang Y L. Estimation of grassland canopy height and aboveground biomass at the quadrat scale using unmanned aerial vehicle. *Remote Sensing*, 2018, 10(6): 851.
- [41] 叶静芸, 吴波, 刘明虎, 高莹, 高君亮, 雷渊才. 乌兰布和沙漠东北缘荒漠-绿洲过渡带植被地上生物量估算. *生态学报*, 2018, 38(4): 1216-1225.
- [42] 石松利, 王迎春, 李骁, 周红兵. 不同生育期四合木抗氧化系统的变化及生境间差异. *中国沙漠*, 2012, 32(3): 771-779.