

DOI: 10.5846/stxb202006101514

杨晓渊, 马丽, 张中华, 张骞, 郭婧, 周秉荣, 邓艳芳, 汪新川, 王芳, 余延娣, 周华坤. 高寒草甸植物群落生长发育特征与气候因子的关系. 生态学报, 2021, 41(9): 3689-3700.

Yang X Y, Ma L, Zhang Z H, Zhang Q, Guo J, Zhou B R, Deng Y F, Wang X C, Wang F, She Y D, Zhou H K. Relationship between the characteristics of plant community growth and climate factors in alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(9): 3689-3700.

高寒草甸植物群落生长发育特征与气候因子的关系

杨晓渊^{1,4}, 马 丽^{1,4}, 张中华^{1,4}, 张 骞^{1,4}, 郭 婧^{1,4}, 周秉荣², 邓艳芳³, 汪新川⁵,
王 芳¹, 余延娣^{1,4}, 周华坤^{1,*}

1 中国科学院西北高原生物研究所, 青海省寒区恢复生态学重点实验室, 西宁 810001

2 青海省气象研究所, 西宁 810002

3 青海省林草局, 西宁 810002

4 中国科学院大学, 北京 100049

5 青海省牧草良种繁殖场, 同德 813200

摘要:为合理利用高寒草甸资源, 探讨近年来气候变化对高寒草甸的影响, 以青海省甘德县高寒草甸为例, 基于牧业气象站 1976—2006 年的气象资料和 1994—2006 年的牧草观测资料, 分析了草地植被地上生物量、高度、盖度和物候期等群落特征以及当地气温、降雨等气象因素的年际变化趋势, 采用典型相关分析法和逐步回归分析法对草地植物群落特征变化与气象因子的关系进行了研究, 综合分析影响了影响植被生长状况的关键因子, 结果表明: (1) 青藏高原高寒草甸总体呈年均气温和平均地温上升、年降水量下降的“暖干化”趋势, 牧草盖度高度增大, 产量减少, 整体观测水平下的牧草物候期推迟。 (2) 牧草的高度、盖度及产量对不同气候因子的响应程度不同。牧草高度与盖度对温度因子的变化更敏感, 牧草产量对水分因子的变化更敏感。平均地温和相对湿度越高, 牧草高度越高, 产量越多。 (3) 不同牧草的物候期受不同气象因子的影响, 变化趋势也不相同。从整体水平上看, 牧草物候期对温度因子更敏感, 温度越高, 物候期越提前。

关键词:高寒草甸; 群落特征; 物候期; 气候因子; 相关分析

Relationship between the characteristics of plant community growth and climate factors in alpine meadow

YANG Xiaoyuan^{1,4}, MA Li^{1,4}, ZHANG Zhonghua^{1,4}, ZHANG Qian^{1,4}, GUO Jing^{1,4}, ZHOU Bingrong²,
DENG Yanfang³, WANG Xinchuan⁵, WANG Fang¹, SHE Yandi^{1,4}, ZHOU Huakun^{1,*}

1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Cold Regions Restoration Ecology, Xining 810001, China

2 The Qinghai Institute of Meteorological Science, Xining 810002, China

3 Qinghai forestry and grassland administration, Xining 810002, China

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

5 Qinghai Forage Breeding Farm, Tongde 813200, China

Abstract: The impact of global climate change and human activities on grassland ecosystems has been increasing in recent years. The sensitivity of alpine grassland ecosystems to global changes has attracted the attention of many scholars. Forage height, coverage and yield are important basis for determining the growth of grasses. Grassland biomass, as an important indicator of grassland productivity, is of great significance for studying changes in grassland vegetation, evaluating the

基金项目:国家重点研发计划课题(2016YFC0501901); 国家自然科学基金面上项目(31672475); 青海省自然科学基金面上项目(2019-ZJ-908); 中科院先导专项(XDA2005010405)

收稿日期: 2020-06-10; 网络出版日期: 2021-03-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hkzhou@nwipb.cas.cn

growth of grassland, and providing reference for grassland management. Coverage, as one of the important parameters of grassland community structure, can reflect the health status of grasslands. Plant phenology is an important indicator of environmental change, and in alpine meadow ecosystems, which is more sensitive to climate change. At the same time, precipitation and temperature, as important climatic factors, have become the focus of research on factors affecting the growth of grasslands. Alpine meadow is one of the most sensitive alpine grassland type in response to climate change. Studying the response of changes in plant growth characteristics of alpine meadow to the meteorological factors is important for analyzing the effects of climate change on alpine meadow. Therefore, in order to make rational use of alpine meadow resources and explore the impact of climate change on alpine meadow in recent years, this paper takes alpine meadow in Gande County, Qinghai Province, as an example. We analyze the community characteristics such as above-ground biomass, height, coverage and phenological stage of meadow vegetation based on the pasture observation data from 1994—2006, as well as local air temperature, rainfall and other meteorological data from 1976—2006. The results showed that (1) the alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau was warming and drying with averagely annual temperature and average ground temperature rising and annual precipitation falling. The coverage and height of forage were increasing, while the yield is decreasing, and the forage phenology was delayed at the overall observed level. (2) Forage height, coverage, and yield responded differently to different climatic factors. Forage height and coverage were more sensitive to changes in temperature, and forage yield was more sensitive to changes in moisture. The higher the average ground temperature and relative humidity, the higher the height and yield of forage. (3) The trend of phenology is influenced by different meteorological factors. On the whole, the phenological phase of forage is more sensitive to the temperature factor, and the higher the temperature, the earlier the phenological phase.

Key Words: alpine meadow; community characteristics; phenological period; climatic factors; related analysis

近些年来,全球气候变化和人类活动对草地生态系统的影响日益增强。高寒草地生态系统对全球变化的敏感性引起了众多学者的关注^[1]。牧草生长高度、盖度及产量可以作为判断牧草长势好坏的重要依据。草地生物量作为衡量草地生产力的重要指标,对研究草地植被变化、评价草地生长状况和为草地管理提供参考依据等方面均有重要意义^[2]。植被盖度作为草地群落结构的重要参数之一,可以用来反映草地健康状况^[3]。植物物候是反映环境变化的重要指标,在对气候变化更为敏感的高寒草甸生态系统中,更能揭示气候变化对生态系统造成的影响^[4-6]。在草地发展过程中,受到多种环境因素的影响,其中降水和温度作为重要的气候因子,成为影响草地生长发育因素研究中的重点^[7-8]。

研究表明,高寒草地生态系统环境逐渐失调,草场退化加快^[9],植物种类和优良牧草比例降低^[10-11],植被盖度降低^[12],物种数减少^[13],生态系统稳定性降低^[14]。另一方面,气候变化使青藏高原高寒草地净初级生产力增加,这可能是由于气候暖湿化有利于高寒植被的生长^[15-17]。关于气候变化对高寒草地的影响及关键因素的研究仍存在一些争议。部分学者认为,气候变化与牧草生长状况呈正相关,郭连云^[18]对三江源兴海高寒草地牧草产量与气候因子的研究分析表明,降水增多和 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温对牧草产量的增加较为有利。王小平等^[19]进一步分析了玛曲县植被与气候变化之间的关系,得出影响草地植物群落生长发育的主要因素为春季气温和夏季降雨,这与杨元合等^[20]的研究结果一致。刘禹等^[21]等的研究表明在高寒草甸进行短期增水处理可以显著提高植被生物量和盖度。另有学者认为^[22],气候变暖是土壤水分减少的直接原因,也是草地退化的重要原因。而陈建军^[23]的研究显示,青藏高原高寒草甸 82.37%的区域植被覆盖度无明显变化,其余区域中,受土壤水分限制的有 23.4%,受土壤温度限制的有 4.36%。此外,大多数学者认为,气候变化对植物物候有一定程度的影响。管琪卉等^[24]的研究表明青藏高原高寒草地的生长季始期呈提前趋势,且气温对其影响更为明显。马晓芳等^[25]的研究也表明与其他因素相比,温度是主要影响植物物候期的气象因素。黄文洁等^[26]认为青藏高原高寒草地整体的生长季长度呈延长趋势。

高寒草甸是对气候变化的响应最为敏感的高寒草地类型之一^[27],研究高寒草甸植物生长发育特征变化对气象因子的响应对分析气候变化对高寒草甸的影响具有重要意义。因此,本文从植物群落生物量、高度、盖度及物候期出发,探讨其与气候因子之间的关系,为高寒草地的合理保护与利用提供理论依据。

1 研究区域概况

研究地点位于青海省甘德县牧业气象站(33°97'N,99°90'E,4050 m),位于青海省西南部,青藏高原腹地。气候具有年温差小,日温差大,日照时间长,辐射强,无明显季节区分的高原大陆性气候特征^[28]。冬长夏短,全年无绝对无霜期,冬春气候干燥,多风雪,夏天多雨^[29]。年均温-2℃,年降水量 550mm。本研究中的草地植被类型是以矮嵩草(*Kobresia humips*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、落草(*Koeleria cristata*)和羊茅(*Festuca ovina*L.)为主组成的典型的高寒草甸化草地。

2 研究方法

2.1 牧草测定方法

草地生物量测定工作于每年的 5—9 月进行,每月 15 日和 30 日各测定 1 次。选取一块面积为 50 m×50 m 的样地进行长期观测,每次在试验区随机选取 6 个重复,地上生物量采样面积为 25 cm×25 cm。测量同时分别用直尺和估测的方法测定其高度和盖度,然后用剪刀齐地面刈割,装入有编号的布袋内。生物量样品放入 65℃ 左右烘箱烘干至恒量,称其烘干质量,研究以测定牧草样品的干质量来表示生物量。

选取 6 块面积约为 3 m² 的固定样地进行物候期观测,于每年 4 月份开始观测,共观测返青、抽穗、开花、成熟、枯黄 5 个阶段。本研究主要选择返青、开花、成熟和枯黄期分析物候期变化:返青期是指≥50%的植株春季越冬后露出心叶,老叶恢复弹性,由黄转青。开花期是指≥50%的植株穗上出现花药或露出花朵。成熟期是指≥50%植株种了变硬,呈现固有颜色,易脱落。枯黄期是指≥50%的植株地上器官约有 2/3 枯萎变色^[27]。本文将儒略历(Julian Calendar)计数法(1 月 1 日为 1 年中第 1 天)用于所有的统计分析和作图^[30]。

2.2 气象数据

气象因子包括气温、降水、相对湿度、平均地温等,数据由青海省甘德县牧业气象站提供。数据获取时段为 1976—2006 年。

2.3 数据处理方法

对气象因子及牧草高度、盖度、产量及物候期的年际变化做线性回归分析,回归分析图均采用 Origin 2017 软件完成,用典型相关分析法对牧草高度、盖度、生物量和气候因子之间的关系进行分析,用逐步回归分析法对牧草生育期与气象因子之间的关系进行分析,数据分析均采用 SPSS 24.0 软件完成。

3 研究结果

3.1 气候因子随年际变化趋势

高寒草甸年平均气温与年平均地温变化差异较大,总体呈上下波动的上升趋势,且趋势相似(图 1)。每年的平均气温均在-1℃之下,年均气温最低为-3.9℃(1997 年),年平均地温最高为 3.37℃(2006 年),最低为-0.13℃(1993 年)。年均气温倾向率为 0.3℃/10a($P<0.05$),年均地表温度以 0.2℃/10a 的趋势在增加,但并不显著($P>0.05$)。

高寒草甸年降水量变化差异较大,总体呈下降趋势(图 1),降雨量最大为 662.8 mm(1981 年),最小为 414.4 mm(2006 年)。同时,降雨量以 9.4 mm/10a 的微弱趋势在减少,但趋势并不显著($P>0.05$)。而年均相对湿度呈现一种极微弱的上升趋势,年均相对湿度最大值为 70.1%(1993 年),最小为 59.9%(2006 年)。年均相对湿度变化率仅为 0.02%/10a,且趋势并不显著($P>0.05$)。

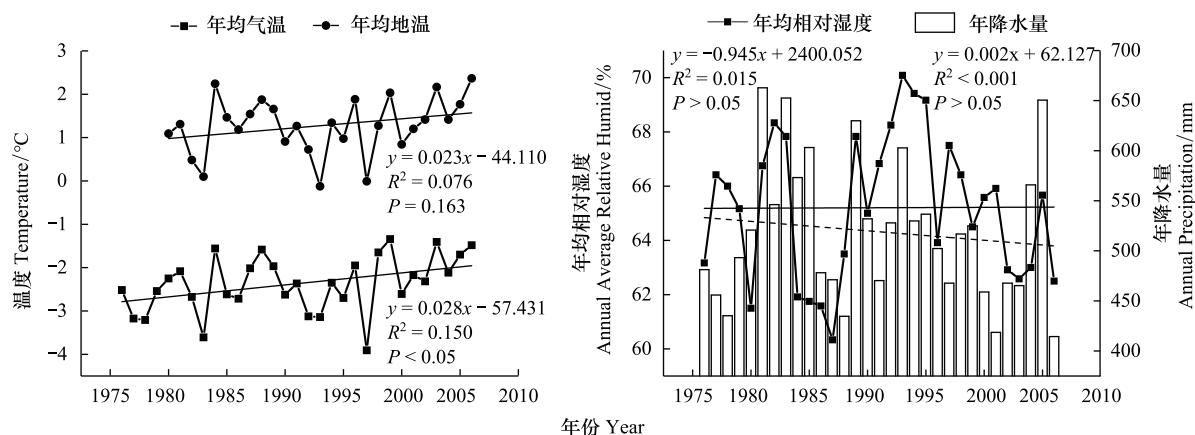


图1 1976—2006年气候因子年际变化特征曲线

Fig.1 Annual change characteristic curve of climate factors in 1976—2006

3.2 牧草生长特征随年际变化趋势

3.2.1 牧草产量变化趋势

高寒草甸牧草产量在1994—2006年间呈现一种波动下降的趋势(图2),年减少率为 91.01 g/m^2 ,平均值为 $(481.4 \pm 85.25) \text{ g/m}^2$,且1996年的年产量最高,为 544.7 g/m^2 ,这可能与1995年和1996年年均气温和地表温度较高,年降水量充足,年均相对湿度较高,能为植物生长提供良好的外界条件有关。从月尺度来看,高寒草甸牧草每月产量总体呈上升趋势,5月产量累积速率为 0.77 g/d ,6月为 1.85 g/d ,7月为 3.01 g/d ,8—9月为 3.93 g/d ,累积速率逐渐增大,表明植物生长越来越快,草地上生产力逐渐增强。

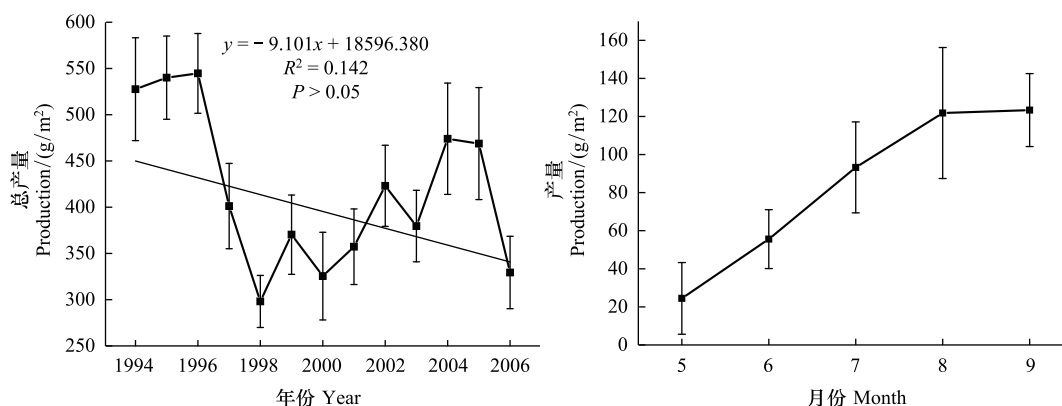


图2 1994—2006年高寒草甸牧草产量季节和年际变异

Fig.2 Seasonal and interannual variation of forage yield in alpine meadow from 1994 to 2006

3.2.2 牧草高度及盖度变化趋势

高寒草甸牧草盖度以 $10.6\%/10\text{a}$ 的趋势显著增加($P < 0.01$),高度以 $1.98 \text{ cm}/10\text{a}$ 的趋势增加,但并不显著($P > 0.05$)(图3)。说明牧草的高度和盖度都在逐渐增加,牧草质量越来越好。牧草盖度在1998年最低,为 71% ,在2004年最高,为 91% ,牧草的高度最低为 18cm (2000年),最高为 32cm (2005年)。从月尺度来看,高寒草甸5—8月的盖度和高度均呈增加趋势,5—6月盖度增加趋势较大,为 $0.28\%/d$,6—8月增加趋势开始缓慢,为 $0.08\%/d$ 。5—6月高度增加趋势为 0.15 cm/d ,6—7月份高度增加趋势较大,为 0.27 cm/d ,7—8月高度增加趋势又开始减缓,为 0.05 cm/d 。这主要是由于5—7月植物以地上生物量累积为主^[21],植物盖度逐渐增大,高度迅速增加。

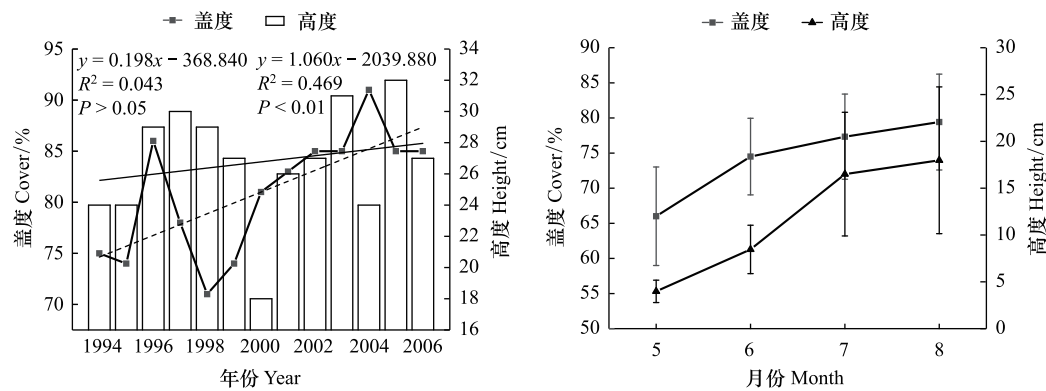


图3 1994—2006年高寒草甸牧草高度和盖度季节和年际变异

Fig.3 Seasonal and interannual variation of forage height and coverage in alpine meadow from 1994 to 2006

3.2.3 牧草物候期变化趋势

由表1可以看出,1994—2006年间,除落草外,其他几种牧草的返青期均为推迟趋势,且所有牧草返青期的变化趋势均不显著($P > 0.05$)。所有牧草返青平均日期在4月23日—27日之间。

表1 1994—2006年高寒草甸几种主要牧草的物候期变化趋势水平及极端日期

Table 1 Phenological change trend level and extreme date of several main forages in alpine meadow from 1994 to 2006

物候期 Phenophase	牧草 Forage	最早日期 (儒略日)/d Earliest date (Julian date)	最晚日期 (儒略日)/d Latest date (Julian date)	平均日期 (儒略日)/d Average date (Julian date)	变幅/d Extent	标准偏差 Standard deviation	变化趋势/ (d/10a) Trends	P
返青期 Reviving	矮嵩草	4.21(111)	5.2(123)	4.26(116)	12	3.2	3.2	0.187
	羊茅	4.19(110)	5.4(125)	4.25(115)	15	5.0	2.3	0.566
	(落)草	4.22(112)	5.6(126)	4.27(117)	14	3.7	-1.3	0.668
	垂穗披碱草	4.19(110)	4.26(117)	4.23(113)	7	2.1	0.7	0.642
	整体水平	4.19(110)	4.26(117)	4.24(114)	7	2.0	0.2	0.920
抽穗期 Heading	矮嵩草	5.6(126)	5.20(141)	5.14(134)	15	4.9	8.7	0.009
	羊茅	5.22(142)	7.4(186)	6.14(166)	44	10.8	5.8	0.497
	(落)草	7.6(187)	7.20(202)	7.12(193)	15	4.2	1.6	0.626
	垂穗披碱草	7.12(193)	8.4(217)	7.18(200)	24	6.6	-0.2	0.975
	整体水平	5.6(126)	5.20(141)	5.14(134)	15	4.9	8.7	0.009
开花期 Blooming	矮嵩草	5.12(132)	5.28(148)	5.23(143)	16	4.9	7.7	0.023
	羊茅	6.27(178)	7.28(210)	7.15(196)	32	7.7	14.1	0.006
	(落)草	7.20(201)	8.6(219)	7.26(207)	18	5.6	-2.8	0.520
	垂穗披碱草	7.26(207)	8.18(231)	8.5(218)	24	7.2	-1.9	0.744
	整体水平	5.12(132)	5.28(148)	5.23(143)	16	4.9	7.7	0.023
成熟期 Mature	矮嵩草	8.12(224)	8.20(232)	8.15(227)	8	2.9	-1.1	0.648
	羊茅	8.12(224)	8.24(236)	8.18(231)	12	4.2	-4.1	0.204
	(落)草	8.16(228)	9.2(245)	8.25(237)	17	4.6	5.1	0.147
	垂穗披碱草	8.22(234)	9.4(248)	8.28(240)	14	4.5	4.6	0.184
	整体水平	8.12(224)	8.18(231)	8.15(227)	7	2.5	0.2	0.912
枯黄期 Withering	矮嵩草	9.14(257)	10.2(275)	9.23(266)	18	4.5	4.4	0.194
	羊茅	9.13(256)	10.2(275)	9.21(264)	19	5.4	6.1	0.134
	(落)草	9.5(249)	10.4(277)	9.22(265)	28	7.0	11.7	0.015
	垂穗披碱草	9.17(260)	10.4(277)	9.24(267)	17	4.8	7.5	0.026
	整体水平	9.5(249)	10.2(275)	9.19(262)	26	6.6	11.0	0.015

垂穗披碱草的抽穗期外以 0.2 d/10 a 的微弱趋势提前 ($P>0.05$), 矮嵩草及整体观测水平下的牧草均以 8.7 d/10a 的趋势推迟抽穗 ($P<0.01$)。

落草和垂穗披碱草的开花期均有提前的趋势 ($P>0.05$), 其他种牧草开花期均为推迟趋势 ($P<0.05$)。其中羊茅的推迟趋势最大, 为 14.1 d/10a ($P<0.01$)。从牧草开花期的平均日期来看, 禾本科牧草的开花期为 7 月中旬后, 莎草科牧草开花期为 5 月下旬。

矮嵩草和羊茅均有提前成熟的趋势, 其他种牧草成熟期为推迟趋势, 落草的推迟趋势最大, 为 5.1 d/10a, 但变化趋势均不显著 ($P>0.05$)。所有牧草的成熟期最早日期和最晚日期差异不大, 垂穗披碱草的平均成熟日期最晚, 为 8 月 28 日。

所有牧草的枯黄期均为推迟趋势, 其中落草的推迟趋势最大, 为 11.7 d/10a, 且推迟趋势显著 ($P<0.05$)。牧草的平均成熟期在 9 月 19 日—24 日之间。

从整体来看, 禾本科牧草的抽穗期和开花期晚于莎草科。所有牧草的物候期大多呈推迟的趋势, 少部分呈提前趋势, 羊茅的返青期、抽穗期和开花期变异性最大, 落草的成熟期和枯黄期变异性最大。所有物候期中变异性最大的为抽穗期。

3.3 气象因子对高寒草甸牧草生长发育情况的影响

3.3.1 气象因子对高寒草甸牧草高度、盖度及牧草产量的影响

将影响牧草生长的降水、平均相对湿度、平均地温和气温分别与牧草高度、盖度及产量进行回归分析, 结果表明: 气温对牧草高度影响最大 ($R^2 = 0.69$, $P<0.001$) (图 4), 平均地温对盖度的影响最大 ($R^2 = 0.24$, $P<0.001$) (图 5), 平均相对湿度对牧草产量的影响最大 ($R^2 = 0.42$, $P<0.001$) (图 6)。而降水对牧草高度、盖度及产量的影响都较为微弱。

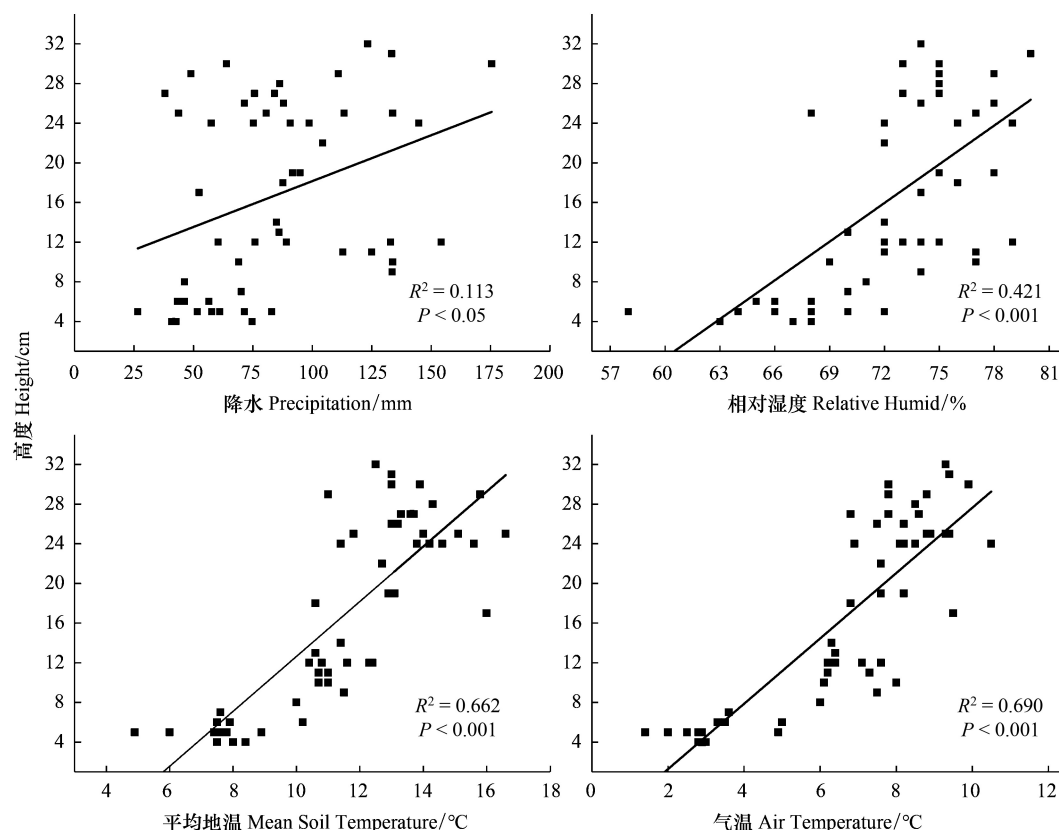


图 4 高寒草甸牧草高度与气象因子关系

Fig. 4 Relationship between height of forage and meteorological factors in alpine meadow

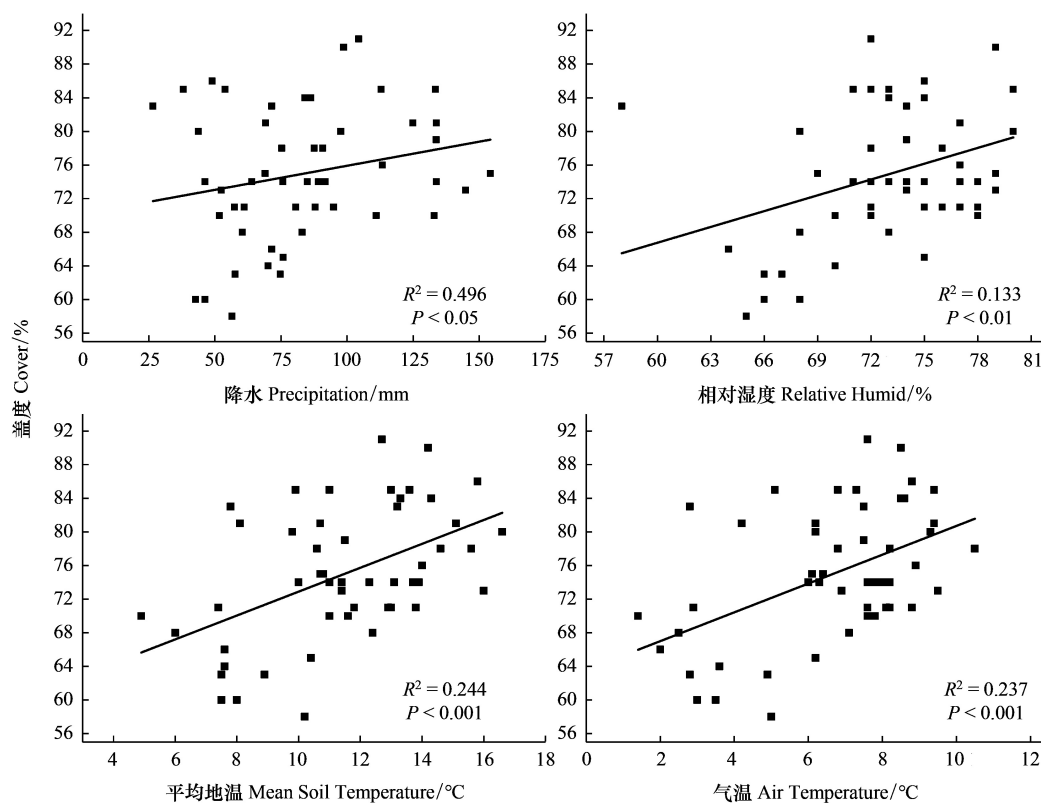


图5 高寒草甸牧草盖度与气象因子关系

Fig.5 Relationship between coverage of forage and meteorological factors in alpine meadow

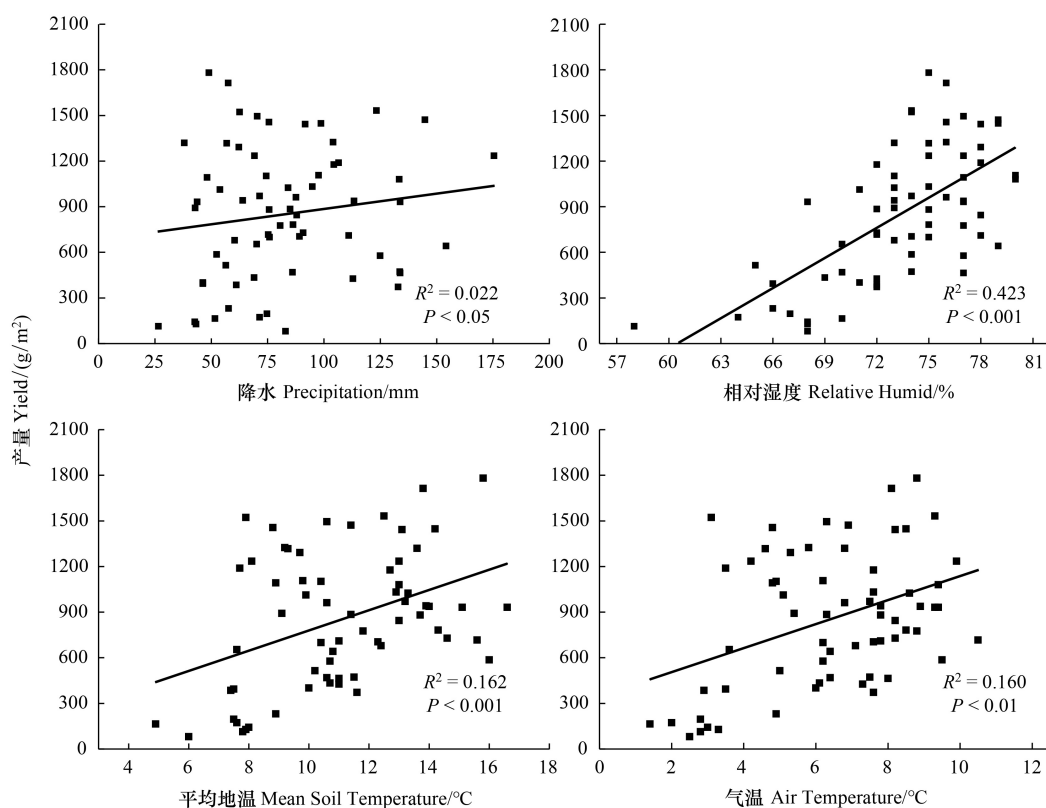


图6 高寒草甸牧草产量与气象因子关系

Fig.6 Relationship between forage yield and meteorological factors in alpine meadow

将牧草高度作为 X_1 , 牧草盖度作为 X_2 , 牧草产量作为 X_3 , 三者共同组成生长状况因子 W_1 , 将降水作为 Y_1 , 平均相对湿度作为 Y_2 , 平均地温作为 Y_3 , 气温作为 Y_4 , 四者共同组成气象因子 W_2 。使用 SPSS 24.0 进行典型相关分析。

由表 2 可以看出, 第一对典型变量间的相关性较强, 且通过了 0.001 显著性水平检验, 因此, 选取第一组典型相关系数进行研究。两组变量间相关关系为: $W_1 = 0.882W_2$ 。

表 2 牧草生长状况因子与气象因子的典型相关系数及显著性

Table 2 Typical correlation coefficients and significance of forage growth status factors and meteorological factors

数据组 Data set	相关性 Correlation	特征值 Characteristic value	威尔克统计 Wilk test	F	分子自由度 Molecular degrees of freedom	分母自由度 Denominator degrees of freedom	P
1	0.882	3.497	0.168	8.494	12.000	106.122	<0.001
2	0.443	0.243	0.758	2.035	6.000	82.000	0.070
3	0.241	0.062	0.942				

由表 3 可知, 选取第一对典型相关变量后, 生长状况因子的线性组合则为:

$$W_1 = -0.651X_1 - 0.027X_2 - 0.388X_3$$

气象因子的线性组合为:

$$W_2 = 0.197Y_1 - 0.587Y_2 - 0.919Y_3 + 0.283Y_4$$

气象因子与牧草的生长状况相关性极强, 生长状况因子中, 牧草高度作用最大, 产量次之。气象因子中, 平均地温作用最大, 平均湿度次之。由此可以看出, 牧草的高度及产量对平均地温和湿度的响应较强, 平均地温和湿度越大, 牧草高度及产量越大。

表 3 两组变量的标准化典型相关系数

Table 3 Standardized typical correlation coefficients of two groups of variables

	变量 Variable	1	2	3
生长状况因子 W_1 Growth factor	高度 X_1	-0.651	-0.791	1.353
	盖度 X_2	-0.027	-0.745	-0.982
	产量 X_3	-0.388	1.334	-0.796
气象因子 W_2 Meteorological factor	降水 Y_1	0.197	-0.722	-1.184
	平均湿度 Y_2	-0.587	1.456	0.096
	平均地温 Y_3	-0.919	0.764	-2.849
	气温 Y_4	0.283	-1.833	3.167

3.3.2 气象因子对高寒草甸牧草生育期的影响

由表 4 可以看出, 物候期与气象因子呈负相关时, 表示气象条件越高, 物候期越提前, 呈正相关时, 表示气象条件越高, 物候期越推迟。垂穗披碱草的开花期受前三个月与前一个月的降水显著影响 ($P < 0.05$), 前三个月的降水影响也会显著影响羊茅抽穗期 ($P < 0.05$), 羊茅的成熟期、落草的返青、开花和枯黄期均受前一个月的地温影响 ($P < 0.05$)。落草抽穗期主要受当月地温影响 ($P < 0.01$)。矮嵩草开花期受当月气温 ($P < 0.051$) 及提前三个月的相对湿度 ($P < 0.05$) 影响, 成熟期受当月相对湿度影响 ($P < 0.05$), 枯黄期仅受前三个月相对湿度影响 ($P < 0.05$)。从整体水平上看, 返青期受提前一个月的气温影响 ($P < 0.05$), 开花期受提前三个月的相对湿度及当月气温影响 ($P < 0.05$), 枯黄期受提前一个月的气温和降水影响 ($P < 0.05$)。

牧草的生育期单独与每种气象因子的相关性分析, 并不能完全解释牧草的物候期变化, 因此分别将牧草物候期与当月及前三月的气象因子进行逐步回归分析, 讨论多种气象因子对牧草生育期的综合影响。选取回归系数显著的方程进行分析。

表 4 几种牧草物候期与当月及超前三个月的气象因子相关性分析

Table 4 Correlation Analysis of Several Herbage phenology and meteorological factors in the current month and three months ahead

牧草 Forage	物候期 Phenophase	P_3	P_1	T_1	T	RH_3	RH	ST_2	ST_1	ST
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	开花	-0.648 *	0.613 *	0.124	-0.238	-0.55	0.183	0.116	0.032	-0.102
羊茅 <i>Festuca ovina</i> L	抽穗	-0.555 *	0.016	-0.55	-0.286	-0.414	0.174	-0.283	-0.422	-0.157
	成熟	0.408	0.161	-0.544	0.319	0.442	0.14	-0.227	-0.578 *	0.344
(落)草 <i>Koeleria cristata</i>	返青	0.215	-0.068	-0.435	0.178	0.231	-0.16	-0.167	-0.560 *	0.314
	抽穗	-0.329	-0.205	0.274	0.295	-0.314	-0.145	-0.075	0.182	0.691 **
	开花	-0.449	0.16	0.503	-0.049	-0.253	0.31	0.287	0.610 *	0.184
	枯黄	0.003	0.5	0.089	0.502	-0.212	-0.146	0.042	-0.604 *	0.215
矮嵩草 <i>Kobresia humips</i>	开花	-0.184	-0.204	-0.106	-0.725 **	-0.592 *	-0.273	0.007	-0.121	-0.474
	成熟	-0.009	-0.08	-0.287	-0.06	0.127	0.554 *	0.019	-0.016	-0.211
	枯黄	-0.411	0.405	0.386	-0.154	-0.658 *	0.17	0.004	-0.088	-0.544
整体水平 Overall observation	返青	0.228	0.208	-0.664 *	-0.266	0.187	0	-0.301	-0.489	-0.043
	开花	-0.184	-0.204	-0.106	-0.725 *	-0.592 *	-0.273	0.007	-0.121	-0.474
	枯黄	-0.024	0.561 *	0.156	0.549	-0.15	0.033	0.024	-0.565 *	0.186

* 表示相关系数通过 0.05 显著性检验水平, ** 表示通过 0.01 显著性检验水平; P_3 表示提前三个月的降水量, P_1 表示提前一个月的降水量; T_1 表示提前一个月的气温, T 表示当月气温; RH_3 表示提前三个月的相对湿度, RH 表示当月的相对湿度; ST_2 表示提前两个月的平均地温, ST_1 表示提前一个月的平均地温, ST 表示当月的平均地温

由表 5 可以看出,逐步回归分析后,发现羊茅的返青期与提前两个月的地温及提前三个月的降水有一定的相关性 ($P<0.05$),二者共同解释羊茅返青期 40.0% 的变化,地温越高,返青期越推迟,降水越多,返青期越提前。羊茅的抽穗期除与前三个月的降水有关外,还与前两个月和前一个月的气温产生相关性 ($P<0.01$),三者共同解释羊茅抽穗期变化的 69.7%,三种气象因子对羊茅抽穗均有推动作用。落草的枯黄期除受前一个月的地温影响外,前三个月的地温也对落草枯黄期产生了影响 ($P<0.01$),二者共同解释落草枯黄期 38.1% 的变化,两种气象因子也促进了落草枯黄期的提前。

表 5 牧草物候期与当月及超前三个月的气象因子的逐步回归分析

Table 5 Stepwise regression analysis of herbage phenology and meteorological factors in the current month and three months ahead

牧草 Forage	物候 Phenophase	回归方程 Regression equation	R^2	Adj- R^2	F	P
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	开花	$Y = -0.257P_3 + 0.087P_1 + 215.775$	0.551	0.461	6.129	0.018
羊茅 <i>Festuca ovina</i> L	返青	$Y = 1.063ST_2 - 0.351P_3 + 122.742$	0.500	0.400	5.005	0.031
	抽穗	$Y = -1.357P_3 - 5.156T_2 - 4.925T_1 + 196.469$	0.773	0.697	10.211	0.003
	成熟	$Y = -1.667ST_1 + 254.272$	0.335	0.274	5.531	0.038
落草 <i>Koeleria cristata</i>	返青	$Y = -1.739T_1 + 111.562$	0.560	0.314	5.034	0.046
	抽穗	$Y = 1.967ST + 165.273$	0.477	0.429	10.027	0.009
	开花	$Y = 4.789ST_1 + 154.038$	0.372	0.315	6.520	0.027
	枯黄	$Y = -3.775ST_1 - 5.395ST_3 + 374.135$	0.637	0.564	8.763	0.006
矮嵩草 <i>Kobresia humips</i>	开花	$Y = -3.517T + 153.599$	0.525	0.482	12.175	0.005
	成熟	$Y = 0.645RH + 178.442$	0.307	0.244	4.866	0.050
	枯黄	$Y = -0.999RH_3 + 339.198$	0.433	0.381	8.401	0.014
整体水平 Overall observation	返青	$Y = -1.145T_1 + 105.404$	0.441	0.390	8.671	0.013
	开花	$Y = -3.517T + 153.599$	0.525	0.482	12.175	0.005
	枯黄	$Y = -4.111ST_1 - 6.525ST_3 + 0.080P_2 + 381.121$	0.782	0.710	10.791	0.002

而对矮嵩草来说,在考虑气象因子对其物候期的综合影响后,前三个月的相对湿度对其开花期的影响可以忽略不计,主要受当月气温的影响 ($P<0.01$),且气温可以解释开花期 48.2% 的变化。整体观测水平下的牧

草开花期影响因素也同矮嵩草有相同的变化,枯黄期由之前受前一个月地温和降水影响,转变为受前一个月和前三个月地温及前两个月降水影响($P<0.01$),三者共同解释牧草枯黄期 71.0% 的变化,降水会推迟牧草枯黄期,而地温会提前枯黄期。

4 讨论

4.1 高寒草甸牧草长势变化

受全球气候变暖的影响,青藏高原高寒草甸年均气温逐渐升高^[31],年降水量也在缓慢减少^[32],气候整体呈“暖干化趋势”^[33]。本研究中牧草高度主要受气温影响,这可能是由于气候变暖会导致莎草科植被减少,禾本科植物和杂类草增多,从而使植株高度升高^[34]。多数研究认为,增温可以增加植被盖度,但增加效应同降水程度有关^[1],而王志鹏等^[35]的研究表明高寒草甸 NDVI 对降水特征没有表现出显著的相关关系,5—6 月地温升高,牧草生长加快,盖度快速增大^[18],这与本研究结果一致。本研究中,对牧草产量造成较大影响的是平均相对湿度,李晓东等^[36]的研究也表明生长季的降水对高寒草地群落地上生物量的影响更大,降水减少的同时,高原增温导致蒸发量增加,环境相对湿度减少,导致地上生物量减少^[37-38]。但降水量过多也会造成生物量不再继续增加^[39-40],这可能是由于降水增加降低了环境温度^[41],使植物生长受到限制。

4.2 高寒草甸牧草生育期变化

物候变化对未来气候与植物的共存具有重要影响^[42],而高寒生态系统植物物候对气候变化更为敏感^[1]。温度升高可以促进植物中酶的活性,从而使植物生长加快,提前返青^[43],但本研究发现多数牧草返青推迟,这可能是由于返青初期气温升高,降水量少,导致牧草生长所需水分不足,从而造成的推迟^[18,34]。也可能是由于春季气温较低,牧草受前一个到两个月的气温影响较大^[44-45]。牧草返青大多集中在四月下旬,三四月份地温升高对牧草返青具有积极意义,而在温度过高引起植物返青期推迟时,可以通过降水减缓其推迟作用^[34]。

牧草返青后,生长发育迅速,温度升高、降水增加都能使牧草抽穗期提前^[18],而本研究中大多牧草抽穗期推迟,这可能是由于降水量不足,地温过高,土壤蒸发和植物蒸腾作用增加,而植物生长耗水量大,造成土壤水分不足限制了牧草抽穗期的结果。

一般认为,气温越高,开花期越提前,同时,开花期与当年前三个月的降水和气温具有显著的相关关系^[30],但不同的是,本研究中对于受降水影响较多的垂穗披碱草,前三月降水量越多,开花期越提前,这可能是由于前三月降水量多时,牧草恰好处于生长发育旺盛阶段,对水分的利用率较高,因此开花提前^[46]。而超前一个月的降水过多又造成开花期的推迟,这可能是由于高寒草甸生态系统水分利用效率随着环境水分条件的增加而降低^[33]。同时,降水量过多又会造成气温和土壤温度的下降,对受土壤温度影响较多的落草又有提前开花期的作用,而对受气温影响较大的矮嵩草则具有推迟作用。

牧草成熟期主要集中在 8 月份,其中羊茅的成熟期主要受提前一个月的地温影响,温度升高使得植物生长加快^[43],成熟期提前,矮嵩草受当月相对湿度影响,8 月降水开始减少,土壤相对湿度较小,矮嵩草对水分的利用效率较高,成熟期提前^[33]。

部分研究表明,秋季温度升高会造成枯黄期的推后^[47],前期降水偏多也会在一定程度上推迟枯黄期。但 Zavaleta 等^[48]的实验发现增温会诱导植物衰老,这可能是由于前期温度的升高满足了植物叶片生长所需的积温,导致枯黄期提前^[49]。本研究中所有牧草的枯黄期全部推迟,且受前一到三个月的平均地温影响较大,这与肖芳等^[50]苗白领^[51]等的研究一致。

水分因子与温度因子并不能解释甘德县高寒草甸植被的整体变化特征^[23]。不同区域、时间、植物种类和物候记录方法都可能导致不同的研究中物候期的差异。

高寒草地物候变化由多种因素共同影响^[43]。单因子线性相关分析有时可以揭示气候变化与牧草物候期变化间的相互关系,如落草的返青、抽穗期在两种分析方式下得到的结果一致,但单因子也可能忽略因子间的相互关系,从而得出不同结论,如矮嵩草的开花期在单因子分析下受气温和相对湿度的影响,但在多因子回

归分析下,仅受气温影响^[30]。因此,在研究气候因子对物候期的影响时,需综合多因素影响进行分析^[43]。

5 结论

(1)青藏高原高寒草甸总体呈年均气温和平均地温上升、年降水量下降的“暖干化”趋势,牧草盖度高度增大,产量减少,整体观测水平下的牧草物候期推迟。

(2)牧草的高度、盖度及产量对不同气候因子的响应程度不同。牧草高度与盖度对温度因子的变化更敏感,牧草产量对水分因子的变化更敏感。平均地温和相对湿度越高,牧草高度越高,产量越多。

(3)不同牧草的物候期受不同气象因子的影响,变化趋势也不相同。从整体水平上看,牧草物候期对温度因子更敏感,温度越高,物候期越提前。

参考文献 (References):

- [1] 王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 姜丽丽, 白玲, 汪诗平. 青藏高原草地生态系统对气候变化的响应. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1587-1595.
- [2] 赖炽敏, 赖日文, 薛炯, 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地上生物量估算. 中国沙漠, 2019, 39(5): 127-134.
- [3] 任世龙, 宜树华, 陈建军, 秦彧. 高山草地植被盖度对气候变暖和人类活动的响应. 草业科学, 2013, 30(4): 506-514.
- [4] Piao S L, Cui M D, Chen A P, Wang X H, Ciais P, Liu J, Tang Y H. Altitude and temperature dependence of change in the spring vegetation green-up date from 1982 to 2006 in the Qinghai-Xizang plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(12): 1599-1608.
- [5] 竺可桢. 中国近五千年来气候变迁的初步研究. 中国科学, 1973, (2): 168-189.
- [6] 方修琦, 余卫红. 物候对全球变暖响应的研究综述. 地球科学进展, 2002, 17(5): 714-719.
- [7] Yang Y H, Fang J Y, Ji C Y, Han W X. Above-and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. Journal of Vegetation Science, 2009, 20(1): 177-184.
- [8] Gill R A, Kelly R H, Parton W J, Day K A, Jackson R B, Morgan J A, Scurlock J M O, Tieszen L L, Castle J V, Ojima D S, Zhang X S. Using simple environmental variables to estimate below-ground productivity in grasslands. Global Ecology and Biogeography, 2002, 11(1): 79-86.
- [9] Wang Z Q, Zhang Y Z, Yang Y, Zhou W, Gang C C, Zhang Y, Li J L, An R, Wang K, Odeh I, Qi J G. Quantitative assess the driving forces on the grassland degradation in the Qinghai-Tibet Plateau, in China. Ecological Informatics, 2016, 33: 32-44.
- [10] Wang C T, Cao G M, Wang Q L, Jing Z C, Ding L M, Long R J. Changes in plant biomass and species composition of alpine *Kobresia* meadows along altitudinal gradient on the Qinghai-Tibetan Plateau. Science in China Series C: Life Sciences, 2008, 51(1): 86-94.
- [11] Wang C T, Long R J, Wang Q L, Jing Z C, Shi J J. Changes in plant diversity, biomass and soil C, in alpine meadows at different degradation stages in the headwater region of three rivers, China. Land Degradation & Development, 2009, 20(2): 187-198.
- [12] Lehnert L W, Meyer H, Wang Y, Miede G, Thies B, Reudenbach C, Bendix J. Retrieval of grassland plant coverage on the Tibetan Plateau based on a multi-scale, multi-sensor and multi-method approach. Remote Sensing of Environment, 2015, 164: 197-207.
- [13] 周华坤, 赵新全, 温军, 陈哲, 姚步青, 杨元武, 徐维新, 段吉闯. 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. 草业学报, 2012, 21(5): 1-11.
- [14] 郝爱华, 薛炯, 彭飞, 尤全刚, 廖杰, 段翰晨, 黄翠华, 董斯扬. 青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究. 生态学报, 2020, 40(3): 964-975.
- [15] Chen H, Zhu Q A, Peng C H, Wu N, Wang Y F, Fang X Q, Gao Y H, Zhu D, Yang G, Tian J Q, Kang X M, Piao S L, Ouyang H, Xiang W H, Luo Z B, Jiang H, Song X Z, Zhang Y, Yu G R, Zhao X Q, Gong P, Yao T D, Wu J H. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. Global Change Biology, 2013, 19(10): 2940-2955.
- [16] Hu M Q, Mao F, Sun H, Hou Y Y. Study of normalized difference vegetation index variation and its correlation with climate factors in the three-river-source region. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 2011, 13(1): 24-33.
- [17] Sun J, Cheng G W, Li W P, Sha Y K, Yang Y C. On the variation of NDVI with the principal climatic elements in the Tibetan Plateau. Remote Sensing, 2013, 5(4): 1894-1911.
- [18] 郭连云. 三江源区气候变化及其对牧草产量的潜在影响. 草业科学, 2013, 30(10): 1613-1618.
- [19] 王小平, 郭锐, 杨嘉. 黄河上游玛曲县气候变化对植被的影响研究. 西北植物学报, 2007, 27(4): 776-783.
- [20] 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. 植物生态学报, 2006, 30(1): 1-8.
- [21] 刘禹, 李兴福, 丁成翔, 蒋福祯, 林长存, 维拉, 苏德荣. 短期增水对高寒草甸补播草地植被群落和土壤养分的影响. 草地学报, 2019, 27(6): 1622-1632.

- [22] 祁如英, 李应业, 王启兰, 张成昭. 青海省高寒草地土壤水分变化特征. 水土保持通报, 2009, 29(3): 206-210, 224-224.
- [23] 陈建军. 青藏高原高寒草地植被覆盖度变化及其环境影响因子研究. 测绘学报, 2020, 49(4): 533-533.
- [24] 管琪卉, 丁明军, 张华敏. 青藏地区高寒草地春季物候时空变化及其对气候变化的响应. 山地学报, 2019, 37(5): 639-648.
- [25] 马晓芳, 陈思宇, 邓婕, 冯琦胜, 黄晓东. 青藏高原植被物候监测及其对气候变化的响应. 草业学报, 2016, 25(1): 13-21.
- [26] 黄文洁, 曾桐瑶, 黄晓东. 青藏高原高寒草地植被物候时空变化特征. 草业科学, 2019, 36(4): 1032-1043.
- [27] Zhao W L, Qi J G, Sun G J, Li F M. Spatial patterns of top soil carbon sensitivity to climate variables in northern Chinese grasslands. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*, 2012, 62(8): 720-731.
- [28] 赵全顺. 青海甘德地区气候变化特征及其对牧草产量的影响分析. 青海气象, 2018, (3): 39-42.
- [29] 贾顺斌. 1978—2007 年甘德县气温与降水量变化特征分析. 青海草业, 2016, 25(4): 23-26, 31-31.
- [30] 徐维新, 辛元春, 张娟, 校瑞香, 王晓明. 近 20 年青藏高原东北部禾本科牧草生育期变化特征. 生态学报, 2014, 34(7): 1781-1793.
- [31] 戴广婷, 庞搏. 青海省近 50 年来的气温变化特征初探. 青海气象, 2018, (4): 32-37.
- [32] 朱西德, 李林, 秦宁生, 周陆生, 江青春. 青藏高原年降水量的气候变化及其异常类型研究. 气象科学, 2003, 23(4): 452-459.
- [33] 沈振西, 付刚. 藏北高原高寒草甸水分利用效率与环境温湿度的关系. 生态环境学报, 2016, 25(8): 1259-1263.
- [34] 干珠扎布. 模拟气候变化对高寒草地物候期、生产力和碳收支的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [35] 王志鹏, 张宪洲, 何永涛, 李猛, 石培礼, 俎佳星, 牛犇. 2000-2015 年青藏高原草地归一化植被指数对降水变化的响应. 应用生态学报, 2018, 29(1): 75-83.
- [36] 李晓东, 李凤霞, 周秉荣, 肖宏斌, 杨鑫光, 周万福. 青藏高原典型高寒草地水热条件及地上生物量变化研究. 高原气象, 2012, 31(4): 1053-1058.
- [37] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1170-1179.
- [38] 伏洋, 张国胜, 李凤霞, 汪青春, 肖建设, 杨琼. 青海高原气候变化的环境响应. 干旱区研究, 2009, 26(2): 267-276.
- [39] Wang Z, Luo T X, Li R C, Tang Y H, Du M Y. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(1): 189-201.
- [40] Wu J S, Zhang X Z, Shen Z X, Shi P L, Yu C Q, Chen B X. Effects of livestock exclusion and climate change on aboveground biomass accumulation in alpine pastures across the Northern Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2014, 59(32): 4332-4340.
- [41] Shen Z X, Li Y L, Fu G. Response of soil respiration to short-term experimental warming and precipitation pulses over the growing season in an alpine meadow on the Northern Tibet. *Applied Soil Ecology*, 2015, 90: 35-40.
- [42] 李德辉, 张宝成. 气候变化对青藏高原高寒草甸优势植物物候期的影响. 黑龙江畜牧兽医, 2017, (2 上): 126-128, 294-294.
- [43] 张晓克, 杜心栋, 鲁旭阳, 王小丹. 青藏高原高寒草地物候的研究进展. 遥感技术与应用, 2019, 34(2): 337-344.
- [44] Shen M G, Tang Y H, Chen J, Zhu X L, Zheng Y H. Influences of temperature and precipitation before the growing season on spring phenology in grasslands of the central and eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(12): 1711-1722.
- [45] Shen M G. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(19): E91-E92.
- [46] Fukai S. Phenology in rainfed lowland rice. *Field Crops Research*, 1999, 64(1/2): 51-56.
- [47] Piao S L, Fang J Y, Zhou L M, Ciais P, Zhu B. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 2006, 12(4): 672-685.
- [48] Zavaleta E S, Thomas B D, Chiariello N R, Asner G P, Shaw M R, Field C B. Plants reverse warming effect on ecosystem water balance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2003, 100(17): 9892-9893.
- [49] 陈效述, 李惊. 内蒙古草原羊草物候与气象因子的关系. 生态学报, 2009, 29(10): 5280-5290.
- [50] 肖芳, 桑婧, 王海梅. 气候变化对内蒙古鄂温克旗典型草原植物物候的影响. 生态学报, 2020, 40(8): 2784-2792.
- [51] 苗百岭, 梁存柱, 韩芳, 梁茂伟, 张自国. 内蒙古主要草原类型植物物候对气候波动的响应. 生态学报, 2016, 36(23): 7689-7701.