



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

硕士学位论文

高寒草地植被物候和生产力对气候变化的敏感性研究

作者姓名: _____ 李翔 _____

指导教师: _____ 罗天祥 研究员 _____

_____ 中国科学院青藏高原研究所 _____

学位类别: _____ 理学硕士 _____

学科专业: _____ 自然地理学 _____

研究所: _____ 中国科学院青藏高原研究所 _____

答辩委员会主席: _____

2016年5月

**Sensitivity of vegetation phenology and productivity to climate
change in alpine grassland**

**By
Li Xiang**

**A Dissertation Submitted to
University of Chinese Academy of Sciences
In partial fulfillment of the requirement
For the degree of
Master of Science**

**Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Science
May, 2016**

独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。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成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日

本文得到以下项目的资助

中科院先导专项 B “青藏高原多圈层相互作用及资源环境效应” 子课题
(XDB03030402)

国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 “全球变化影响下我国主要陆地生态系统的脆弱性与适应性研究” 的课题 “全球变化影响下自然生态系统的脆弱性及评价指标” (2010CB951301)

国家自然科学基金面上项目 “叶碳同位素对高寒草甸生产力年际变化及海拔分异的指示” (2012-2015, 31170451)

高寒草地植被物候和生产力对气候变化的敏感性研究

摘要

在全球气候变暖下, 植被物候和生产力对气候变化的敏感性一直是国内外广泛关注的热点议题。青藏高原作为气候变化敏感区和生态脆弱区, 气候变化必然对该区域高寒草地生态系统造成不同程度的影响。但是, 目前针对高寒草地春季物候对温度敏感还是降水敏感还存在争论, 有关春季物候变化的调控因子和机制还不清楚。课题组最新基于青藏高原 3 个站点长期观测数据发现高寒草甸优势植物返青期与季风雨来临时间同步。那么, 在整个高原上不同高寒草地类型是否同样能够感应季风降雨来临还不清楚。此外, 在干旱半干旱地区沿海拔梯度不同水热组合下, 植被生产力一般随海拔升高呈先增加后降低的单峰分布格局。然而, 目前仍缺乏数据阐明沿海拔梯度不同水热环境下高寒植被生产力对气候变化的敏感性差异。为此, 本文利用西藏当雄县念青唐古拉山南坡 7 个海拔梯度固定样地观测数据, 包括生物量实测数据 (2009 - 2013)、物候观测数据 (2007 - 2013)、沿海拔梯度的 HOBO 气象站数据 (2006 - 2013), 结合长时间序列的 NDVI 数据 (2000 - 2013) 和青藏高原 73 个县级气象站数据, 分析了青藏高原的植被返青期与雨季开始日期、返青期前温度降水的关系, 以及高寒草地地上净初级生产力 (ANPP) 对降水、温度和物候变化的敏感性及其随海拔的变化规律, 主要结论如下:

1. 青藏高原 73 个气象站点中有 54 个气象站点雨季开始日期与 NDVI 返青期 (2001 - 2013) 存在显著正相关 ($p < 0.05, n = 47$) 或弱正相关 ($p < 0.10, n = 7$), 表明 NDVI 返青期受到雨季来临的影响, 验证了课题组最新研究发现的普遍意义。驱动返青期的降水阈值受局地降水强度和频度的控制, 并且与植被类型分布有关。高寒草地 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天降水量普遍呈负相关关系, 但与温度的关系存在地理分异, 即 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度在高原北部呈现出负相关关系, 而在高原南部呈现正相关关系。因此, 我们认为, **NDVI 返青期的时空变化受到雨季开始日期以及返青期前 30/60 天降水量的控制, 其对降水变化比较敏感, 但对温度变化不敏感。**

2. 研究区念青唐古拉山南坡多年平均 ANPP 随海拔的变化整体上均表现为先增加后降低的单峰分布格局, 最大值出现在海拔 4893 m - 4942 m, 说明在海拔梯度上存

在一个最适宜植被生长的分布中心；ANPP与生长季降水量呈正相关关系，与生长季平均气温呈负相关关系，其相关斜率的绝对值（指示ANPP的降水敏感性和温度敏感性大小）与ANPP的海拔格局具有相反的变化趋势，即在最适宜植被生长的海拔分布中心附近，ANPP对降水和温度变化的敏感性最低，而在远离该分布中心的较高和较低海拔，ANPP对降水和温度变化的敏感性则相对较大。

3. 2001 - 2013年间，研究区念青唐古拉山南坡植被ANPP普遍呈下降趋势，而返青期呈推迟趋势，枯黄期呈提前趋势，进而导致生长季长度缩短是影响ANPP降低的原因之一。ANPP对返青期、枯黄期和生长季长度变化的敏感性随海拔的变化规律比较复杂，与高寒草甸最适宜海拔分布中心的关系并不明确，这可能是由于ANPP和物候对环境因子的响应机制存在差异。

4. 综上所述，本研究结论认为，青藏高原高寒草地植被返青期主要受到雨季来临时间和返青前1 - 2月的降水的控制，对降水变化比较敏感，但对温度变化不敏感，验证了课题组最新研究发现的普遍意义。研究区念青唐古拉山植被ANPP对温度和降水变化的敏感性在海拔上存在分异，其在中间海拔敏感性最低而在低海拔和高海拔最高。植被返青期和枯黄期通过改变生长季长度对植被生产力产生间接影响。本研究为理解青藏高原春季物候对气候变化的响应机制提供了依据，明确了沿海拔梯度不同水热环境下高寒植被生产力对气候变化的响应规律，这有助于我们对气候变化背景下高寒生态系统的脆弱性评估及生态保护具有重要的指导意义。

关键字：青藏高原，物候，返青期，净初级生产力，高寒草地，气候变化，敏感性

SENSITIVITY OF VEGETATION PHENOLOGY AND PRODUCTIVITY TO CLIMATE CHANGE IN ALPINE GRASSLAND

ABSTRACT

Li Xiang (Physical Geography)

Directed by Luo Tianxiang

Under the global warming, the sensitivity of vegetation phenology and productivity to climate change has always been a hot research focus in the world. As sensitive area of climate change and ecologically fragile area, climate change will inevitably lead to different effects on alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau. However, there is still a big controversy that the spring phenology of alpine grassland is sensitive to temperature changes or precipitation changes. And the response mechanism of vegetation phenology to climate change remains unclear. The latest research of our research group which based on long-term observation data in three sites on the Tibetan Plateau found that leaf unfolding dates of dominant species of alpine meadow synchronized with monsoon onset. However, it is still unclear whether monsoon-related cues may trigger spring phenology of different types of alpine grassland on the whole plateau. In addition, the differences in combination of water and heat along an altitudinal gradient in semi-arid regions result in the unimodal pattern of vegetation productivity which first increase and then decrease with the increasing altitude. However, there is still a lack of data clarifying the differences in sensitivity of alpine vegetation growth to climate change under different hydrothermal conditions. In this study, based on ground observation data at 7 altitudes along the southern slope of Nyainqentanglha Mountains in Tibet, including measurements of aboveground net primary productivity (ANPP) (2009 - 2013), phenological observations (2007 - 2013), and meteorological data obtained from altitudinal HOBO weather stations (2006 - 2013), combined with the long time-series MODIS NDVI data (2000 - 2013) and meteorological data from 73 weather stations on the plateau, we analyzed the relationships of NDVI green-up to rainy season onset and temperature/precipitation before green-up dates. Furthermore, we analyzed the sensitivity of ANPP to precipitation/temperature/phenology changes and their altitudinal pattern. Main conclusions as follows:

1. There were significant positive correlations ($p < 0.05$, $n = 47$) and weak positive

correlation ($p < 0.10$, $n = 7$) between rainy season onset and NDVI green-up in 54 weather stations of 73 weather stations on the Tibetan Plateau during 2001 - 2013, suggesting that NDVI green-up was affected by the rainy season onset, which further verified the universal significance of the latest research of our research group. The precipitation thresholds of green-up, which had relation to the distribution of vegetation, were affected by the local precipitation intensity and frequency. The NDVI green-up of alpine vegetation advanced with increasing precipitation of 30/60 days before mean green-up dates, but had geographical differences in relationship with temperature, namely, with increasing temperature of 60/30 days before mean green-up dates, NDVI green-up advanced in the northern region but delayed in the southern region on the plateau. Therefore, we concluded that NDVI green-up was mainly controlled by the rainy season onset and precipitation of 30/60 days before mean green-up dates, suggesting that NDVI green-up was sensitive to precipitation rather than temperature.

2. A unimodal pattern in multi-year mean ANPP was observed along the altitudes; ANPP increased with increasing altitude up to 4893 - 4942 m and then decreased, demonstrating the altitudinal distribution center of the alpine meadow at mid-altitude. ANPP was positively correlated with growing season precipitation (GSP) but negatively correlated with growing season mean air-temperature (GST) during 2000 - 2013. The absolute values of the linear regression slopes (referred to as the sensitivity of ANPP to changes in precipitation and temperature) showed a pattern opposite to the change in ANPP along the altitudes. The precipitation and temperature sensitivities of ANPP were the lowest around the distribution center but higher at lower or higher altitudes with distance away from the distribution center.

3. During 2001 - 2013, ANPP showed a declined trend in the study area of the southern slope of Nyainqentanglha Mountains. It was indirectly caused by shortening growing season length (GSL) which result in the delays of green-up dates (GUD) and advances of leaf coloration dates (LCD). Moreover, there were more complex altitudinal variations in the sensitivities of ANPP to GUD, LCD and GSL, which may due to the differences of response mechanism of ANPP and phenology to climate change.

4. In conclusion, our finding indicated that alpine grassland green-up on the Tibetan Plateau are mainly controlled by the rainy season onset and precipitation of 30/60 days before mean green-up dates, which further verify the universal significance of the latest research of our research group. And there were altitudinal variations in sensitivities of ANPP

to precipitation and temperature changes in the study area of the southern slope of Nyainqentanglha Mountains, which showed lowest sensitivities around the distribution center but higher at lower or higher altitudes. The GUD and LCD had an indirect effect on vegetation productivity by changing the GSL. Above findings provide a basis for understanding response mechanisms of grassland phenology to climate change on the Tibetan Plateau. These findings also clarify the response characteristics of alpine vegetation productivity to climate change under different hydrothermal conditions along an altitudinal gradient. Moreover, the results are important for vulnerability assessment and ecological protection of alpine ecosystems under future climate change scenarios.

KEY WORDS: Tibetan Plateau, Phenology, Green-up, Net primary productivity, Alpine grassland, Climate change, Sensitivity

目录

摘要	I
ABSTRACT	III
第一章 绪论	1
1.1 研究背景及意义.....	1
1.2 国内外研究现状.....	2
1.2.1 植被物候变化的研究进展.....	2
1.2.2 植被生产力对气候变化的响应.....	9
1.3 拟解决的关键科学问题及研究方法.....	11
1.3.1 拟解决的关键科学问题.....	11
1.3.2 研究目标.....	11
1.3.3 研究内容.....	11
1.3.4 技术路线.....	12
第二章 研究区概况及研究方法.....	13
2.1 研究区域概况.....	13
2.1.1 研究区位置.....	13
2.1.2 气候与植被特征.....	14
2.2 数据来源	14
2.2.1 固定样地最大生物量的测定.....	14
2.2.2 植物物候观测数据.....	15
2.2.3 气象数据.....	16
2.2.4 NDVI 和 DEM 高程数据.....	16
2.3 数据分析	16
第三章 高寒草地春季物候对气候变化的敏感性.....	17
3.1 引言	17
3.2 数据与方法	19
3.2.1 植被返青期的遥感估算.....	19
3.2.2 雨季开始日期的确定.....	20
3.3 研究结果	21
3.3.1 青藏高原 NDVI 返青期与雨季开始日期的关系.....	21
3.3.2 降雨阈值的分布特征.....	23
3.3.4 青藏高原 NDVI 返青期与温度和降水的关系.....	24
3.3.5 青藏高原 NDVI 返青期、雨季来临时间、温度和降水的年际变化.....	25
3.4 讨论	26
3.5 小结	27
第四章 高寒草地生产力对气候变化的敏感性.....	29
4.1 引言	29
4.2 数据和方法	30
4.2.1 样地和样带的布设.....	30
4.2.2 2000 - 2013 年 ANPP 的估算.....	31
4.2.3 ANPP 对降水和温度变化的敏感性分析.....	32
4.2.4 植被枯黄期的遥感估算.....	33
4.3 研究结果	34
4.3.1 ANPP 的海拔分异规律.....	34
4.3.2 ANPP 对降水和温度敏感性的海拔分异规律.....	35
4.3.3 ANPP 对物候变化敏感性的海拔分异.....	37
4.4 讨论	39
4.5 小结	42

第五章 结论与展望	43
5.1 结论	43
5.1.1 高寒草地植被返青期受到雨季开始日期以及返青期前 30/60 天降水量的控制	43
5.1.2 高寒草地 NPP 对气候变化的敏感性存在海拔差异	43
5.2 问题与展望	44
5.2.1 开展降水形态对返青期的影响研究	44
5.2.2 大尺度高寒草地 NPP 对气候变化的敏感性研究	44
参考文献	45
致谢	57
作者简介	59

图目录

图 1.1 技术路线	12
图 2.1 研究区位置.....	13
图 2.2 沿海拔梯度固定样地示意图.....	15
图 3.1 NDVI 比例阈值法计算返青期和枯黄期的示意图.....	20
图 3.2 遥感 NDVI 返青期与当雄 7 个海拔梯度长期地面观测的返青期年际变化对比。观测数据为当地优势物种高山嵩草 (<i>Kobresia pygmaea</i>) 的返青期 (2007-2013)。	20
图 3.3 2001-2013 年 73 个气象站雨季开始日期与 NDVI 返青期的关系。(a) 气象站雨季开始日期与 NDVI 返青期相关系数的空间分布, 圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 背景为植被类型图, 左边插图为 73 个气象站点 5 月份平均温度频率分布图。(b) 气象站多年平均雨季开始日期 (2001-2013) 与多年平均 NDVI 返青期 (2001-2013) 的空间分布图, 不同的颜色表示日期区间。(c) 气象站 (达到弱正相关及显著正相关的站点) 多年平均雨季开始日期 (2001-2013) 与多年平均 NDVI 返青期 (2001-2013) 的相关散点图, 不同的符号表示不同的植被类型, 虚线为 1:1 比例线。.....	22
图 3.4 (a) 气象站 (达到弱正相关及显著正相关的站点) 的降雨阈值与多年平均 (2001-2013) 年降水量的关系, 不同符合表示不同的植被类型, *** $p < 0.001$ 。(b) 不同植被类型下的平均降雨阈值, 误差棒为标准误。.....	23
图 3.5 气象站 NDVI 返青期与多年平均 (2001-2013) 返青期前 30 /60 天的平均温度 (T-30d, T-60d) 和降水量 (P-30d, P-60d) 的关系。圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 红色表示随着温度和降水的增加返青期推迟, 蓝色表示随着温度和降水的增加返青期提前, # $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns 没有显著关系。蓝色线条表示河流。.....	24
图 3.6 (a) 青藏高原 NDVI 返青期年际变化趋势的空间分布图 (2001-2013), 正值表示返青期推迟, 负值表示返青期提前。(b)-(f) 气象站雨季开始日期、多年平均返青期前 30 天 /60 天的平均温度 (T-30d, T-60d) 和降水量 (P-30d, P-60d) 的年际变化趋势 (2001-2013)。圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 红色表示雨季开始日期推迟、温度增加、降水减少, 蓝色表示雨季开始日期提前、降水增加。# $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns 没有显著变化。所有图中的蓝色线条表示河流。.....	26
图 4.1 研究区地理位置、固定样地以及选取的三条海拔样带分布图。.....	31
图 4.2 沿海拔梯度 NDVI 与 ANPP 的回归关系。误差线为标准误。.....	32
图 4.3 2006 - 2013 年沿海拔梯度 HOBO 气象站观测数据与当雄县气象站观测数据的年际变化趋势比较: (a) 生长季降水, (b) 生长季平均气温。.....	33
图 4.4 遥感 NDVI 枯黄期与当雄 7 个海拔梯度长期地面观测的枯黄期年际变化对比。观测数据为当地优势物种高山嵩草 (<i>Kobresia pygmaea</i>) 的枯黄期 (2007 - 2013)。	34
图 4.5 2009 - 2013 年实测 ANPP 和 NDVI 的海拔变化格局。不同字母表示不同海拔之间 ANPP 差异显著 ($p < 0.05$), 误差线为标准误。.....	35
图 4.6 三条海拔样带多年平均 ANPP (a-c)、ANPP 分别与 GSP (d-f) 和 GST (g-i) 的回归斜率随海拔的变化格局。深灰色和浅灰色填充圆圈分别表示显著水平达到 0.05 和 0.10, 虚线表示高寒草甸的海拔分布中心。.....	36
图 4.7 三条海拔样带多年平均 ANPP 分别与其降水回归斜率 (a-c) 和温度回归斜率 (d-f) 之间的关系。.....	37
图 4.8 三条海拔样带 ANPP 分别与返青期 (Green-up date, GUD)、枯黄期 (Leaf coloration date, LCD) 和生长季长度 (Growing season length, GSL) 的回归斜率随海拔的变化格局。灰色填充圆圈表示显著水平达到 $p < 0.05$, 虚线表示高寒草甸的海拔分布中心。.....	38
图 4.9 ANPP 与生长季长度 (GSL) 的关系。# $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ns 没有显著关系。误差线为标准误	39

第一章 绪论

1.1 研究背景及意义

近几十年来,全球气候变暖已经是毋庸置疑的事实(秦大河等,2007; IPCC, 2014b),但是升温速率在空间上还存在着显著差异(Pepin and Seidel, 2005)。研究表明高海拔地区升温速率大于低海拔地区(Liu and Chen, 2000),高海拔生态系统对气候变暖的响应应该更敏感、更强烈(Liu and Chen, 2000; 姚檀栋等, 2000)。高海拔地区环境恶劣,处于生存环境阈值下的高寒生态系统对气候变化具有高度敏感性和脆弱性(姚檀栋和朱立平,2006)。然而,相对于大部分地区温度出现普遍升高的趋势来说,降水的变化趋势在不同地区和不同时段存在着较大差异(Bradley *et al.*, 1987; 林振耀和赵昕奕, 1996; 吴绍洪等, 2005),从而导致不同地区水热组合发生很大变化,进而会对干旱半干旱地区高寒生态系统植被物候、生产力等产生较大影响(Shen *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2013)。因此,研究在不同水热组合环境下高寒生态系统对气候变化的敏感性有助于我们进一步理解未来气候变化背景下高寒生态系统结构和功能的响应模式。

青藏高原是世界上海拔最高的高原,其平均海拔超过 4000 米(Che *et al.*, 2014),是我国响应全球气候变化的敏感区和生态环境脆弱区之一(Liu and Chen, 2000)。青藏高原拥有众多特殊和特有的生态系统类型,其中高寒草地面积 $14 \times 10^8 \text{hm}^2$,占高原总面积的 60%,是高原的主体生态系统(布仁巴音等,2010)。作为地球第三极,青藏高原春季既寒冷又干旱,高寒草地植被春季生长将同时受到低温和干旱的双重胁迫(王忠, 2011; Wang *et al.*, 2013)。印度季风的形成使得青藏高原干季与雨季分明,降水多集中在 5-9 月植被生长季期间(汤懋苍, 1998)。受印度夏季风的影响,青藏高原雨季在 5-6 月份开始,而此时高原的气温一般在 0°C 以上;在雨热同期的季风气候效应下,为避免春季低温和干旱胁迫,高寒草地植被可能普遍形成一种能感应季风雨来临时间的物候适应策略(Li *et al.*, 2016)。最近基于念青唐古拉山南坡海拔梯度实验观测平台的 2007 - 2013 年物候观测数据,并结合青海曲麻莱和河南农牧站 1989 - 2010 年物候观测数据,发现高寒草甸优势植物返青期与季风雨来临时间同步(Li *et al.*, 2016)。然而,由于青藏高原地面长期物候观测数据较少,上述最新发现仅在少数几个地面观测站点得到了验证,而在整个高原上不同高寒草地植被类型是否同样能够感应雨季来临时间并不清楚。

海拔梯度在较小的地理范围内导致环境因子（如温度、降水等）发生较大的变化（Körner, 2007），这为我们研究不同水热组合下植物生长如何响应环境因子变化提供了天然的实验室。一般来说，在海拔跨度较大的情况下，随海拔的升高，温度逐渐降低而降水呈增加的趋势（Wang *et al.*, 2013; 王忠, 2011），这种变化趋势导致在不同海拔上具有不同的水热组合，在一定海拔高度存在一个最适宜植被生长和分布的最佳水热组合环境。已有的研究表明，在干旱半干旱地区，高寒植被生长一般在低海拔受到干旱胁迫，而在高海拔出现低温胁迫，植被 NPP 表现为随海拔先增加，达到一个峰值后再降低的单峰格局（Wang *et al.*, 2013; 王忠, 2011）。这说明植被 NPP 的环境限制因子沿海拔梯度发生变化，其对温度和降水变化的响应方式很可能存在差异。然而，目前尚不清楚在沿一个海拔梯度上，不同水热条件下 NPP 对温度和降水变化的敏感性具有什么样的变化特征。

1.2 国内外研究现状

1.2.1 植被物候变化的研究进展

植物物候是植物长期适应气候季节性变化而形成的生长发育节律，包括发芽、展叶、开花、落叶等现象（陆佩玲等, 2006）。植被物候期是生态系统对气候和环境变化最敏感且最容易观测的指标（Menzel and Fabian, 1999; Peñuelas and Filella, 2001）。当前全球气候变化导致植被物候发生快速变化，进而影响到物种的分布（Pauli *et al.*, 2012; Ernakovich *et al.*, 2014）、物种之间的相互作用（Fitter and Fitter, 2002）、能量和水分交换、碳循环等生态过程（White *et al.*, 1999; Piao *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2010; Richardson *et al.*, 2013）。因此，准确认识影响物候变化的环境因子对预测未来物种以及生态系统如何响应气候变化至关重要（Pau *et al.*, 2011）。

1.2.1.1 植被物候变化的研究方法

（1）长期定位观测

长期定位观测主要是基于站点进行长期人工目视观测（竺可桢, 1973），这种方法简单易行，观测结果客观准确。长期的物候定位观测对于监测气候环境变化非常重要。早在 18 世纪中后期，欧洲一些国家就已经开始进行有组织的物候观测和记录（葛全胜等, 2010）。20 世纪以来，欧洲各国陆续建立了物候观测网，如欧洲物候观测网（EPN, The European Phenology Network）等，大量长期的观测数据促进了欧洲物候变化机制

的深入系统研究 (Ahas, 1999; van Vliet *et al.*, 2003)。欧洲国际物候园计划 (IGP, International Phenological Gardens) 总结了欧洲中西部地区区域尺度的物候观测资料 (Menzel and Fabian, 1999; Menzel *et al.*, 2001)。相比于欧洲的物候观测, 其他大部分地区还缺乏覆盖范围广、时间序列长的植被物候观测数据。我国最早有组织的植物物候观测是在竺可桢的推动下开展的, 上世纪 60 年代初, 在其指导下建立了中国物候观测网, 极大丰富了我国物候观测资料。但在青藏高原高寒植被区, 还缺乏大范围、长时间尺度的植物物候观测。

(2) 控制实验

控制实验指通过控制 1 个或多个因子, 观测各种物候期所发生的变化, 并将所观测到的变化归因于控制因子的变化。近年来, 控制实验成为研究陆地生态系统对全球变化响应与适应的重要途径。通过控制实验, 可以确定条件与现象之间因果关系、并检验假设, 具有一定的可重复性。但是, 控制实验尺度较小 ($\text{m}^2 \sim \text{ha}$), 难以揭示大时空尺度的生态过程与变化, 同时很难保证实验处理对每个重复都是随机的, 空间异质性和假重复问题也非常严重 (Hurlbert, 1984)。目前针对植物物候变化的控制实验, 控制因子包括增温 (Suzuki and Kudo, 2000; Wolkovich *et al.*, 2012; Dorji *et al.*, 2013)、增水 (Laube *et al.*, 2014)、 CO_2 浓度增加 (高雷明等, 1999; Cleland *et al.*, 2006) 等。有研究认为增温控制实验存在低估植物返青开花提前的响应程度, 因此对增温控制实验的结果要谨慎对待 (Wolkovich *et al.*, 2012)。

(3) 遥感估算

遥感作为一门新的技术和手段, 具有多时相、覆盖范围广、空间连续、时间序列较长并且能够反映植被季节性发育过程及其年际变化等特点 (Moulin *et al.*, 1997; Schwartz, 1998; Reed *et al.*, 2009), 因此常被用来进行大尺度植被物候的动态监测 (Delbart *et al.*, 2006; Ganguly *et al.*, 2010)。自上世纪 70 年代以来, 随着卫星遥感数据的增多, 越来越多的数据被用来监测地表植被的变化。目前可用于监测植被变化的遥感数据有 NOAA-AVHRR、SPOT-VGT、MODIS、MSS、TM、ETM+、ASTER、IKONOS 等。根据研究的目的、方法及精度要求的不同, 可选择不同的数据源, 如 NOAA-AVHRR、SPOT-VGT、MODIS 等低空间分辨率的数据可用于大范围、大尺度的植被监测, 而 MSS、TM、ETM+ 等高空间分辨率的数据可用作植被覆盖变化等研究。遥感反演植被物候不是针对单个植物个体, 而是反映像元尺度上植物群落的生长

状况及其变化特征(陈效逯和王林海,2009),是关于植被生长季节始末划分的概括性描述(Lloyd, 1990; Fischer, 1994)。基于遥感数据,目前很多学者提出了各种物候提取方法(White *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2003; Piao *et al.*, 2006b; Studer *et al.*, 2007; Yu *et al.*, 2010),但由于不同方法通常都是针对特定的研究区域或植被类型发展起来的,因此,不同的方法往往会得到不同的结果,并且由于地面观测数据的匮乏以及尺度的差异,使得遥感提取的物候结果难以得到验证(White *et al.*, 2009)。

(4) 物候模型

植物物候模型是定量描述物候与环境因子(主要是气象因子)关系的模型(王连喜等,2010)。随着全球变化的发生,植物物候常被作为陆面过程模型以及模拟植被生产力与类型变化的全球植被模型的重要参数(Schwartz, 1998; Luo *et al.*, 2002b; van Vliet *et al.*, 2003)。建立物候模型对预测气候变化对植物和生态系统的影响非常重要。目前国内外应用的物候模型主要包括统计分析模型(Maak and vonStorch, 1997)和机理模型(Kramer, 1994),前者主要是利用统计学方法建立的物候期与气象因子之间的关系,而后者则是以植物生理生态过程为基础,通过引入必要的生理参数来模拟植物的生长发育过程。统计分析模型通常仅仅是基于温度的影响,或考虑温度与光照因子的综合影响(deLemos *et al.*, 1997),而很少考虑到同样与物候有关的降水因子。并且作为统计模型,其并不能描述气候与物候之间的机理关系,因此对物候的模拟能力是有限的。由于植物物候与生理生态过程的研究还不够深入,目前机理模型多用于农田生态系统(孟亚利等,2003; Sadras and Monzon, 2006; Setiyono *et al.*, 2007)。在区域和全球尺度的物候模型当中,遥感数据起到了重要作用。一些研究通过遥感归一化植被指数(NDVI)、增强植被指数(EVI)等数据来估算区域尺度的物候(White *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2003)。未来全球变化模拟中,物候模型如何更好地耦合到陆面过程模型和植被动态模型中去将是发展趋势,遥感数据与地面观测数据相结合分析,可以进一步推动物候模型的发展。

1.2.1.2 植被物候变化的限制因子

(1) 温度

温度被认为是影响植被物候变化的最关键因子(Menzel, 2002; Zhang *et al.*, 2004)。每一种植物需要温度达到一定阈值时才能够开始发育和生长,而植物要完成一定的发育期则需要一定量的积温(即积温法则)。因此,温度对于植物的生长发育至关重要。

霍普金斯(Hopkins)物候定律指出,在其它因素相同的条件下,北美温带地区,每向北移纬度 1° ,向东移经度 5° ,或海拔上升约122米,植物的阶段发育在春天和初夏将各延期四天;在晚夏和秋天则各提前四天。温度的升高直接影响到植物物候的变化,如温度升高的情况下,春季物候提前(Schwartz *et al.*, 2006; Shen *et al.*, 2014b),花期提前(Fitter and Fitter, 2002; Hart *et al.*, 2014),秋季物候推迟(Menzel and Fabian, 1999; Suzuki and Kudo, 2000)。一些植物冬季需要一定的冷积温才能打破休眠并开始生长开花,否则其生长发育就会受到延迟或限制(Morin *et al.*, 2009; Ernakovich *et al.*, 2014),因而会导致在温暖的年份里植物春季物候出现延迟(Yu *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2011)。

(2) 光周期

光周期对植物发育具有刺激作用,主要表现在光周期对植物发育进程的影响(韩小梅和申双和, 2008)。光周期对植物物候具有诱导控制作用,控制着冬季芽的形成、叶片脱落、抗寒等感应(Li *et al.*, 2003; Keskitalo *et al.*, 2005),以及冬季休眠打破、生长开始、开花、结果等(Keller and Körner, 2003; Jackson, 2009)。一般来说,光周期和温度共同调节植物物候期。春季和秋季的光周期相同,植物冬季冷积温需求满足后需要这种临界光周期的信号来打破休眠,一旦临界光周期过去,植物发芽就主要受到温度影响(Körner and Basler, 2010)。

(3) 水分

虽然温度和光周期在植被物候变化中起到了关键的作用,但是在干旱半干旱地区,水分对植被物候同样起到不可低估的作用(Ji and Peters, 2003; Yu *et al.*, 2003; Pennington and Collins, 2007)。区域遥感数据表明,春季降水减少与植被生长开始时间延迟存在关联性(Shen *et al.*, 2014b)。对于高寒植被来说,水分不足会限制植物的生长,植被返青时所需水分通常来自积雪融水(Jonas *et al.*, 2008),因此积雪融化时间影响着高寒植被生长期的开始。对于生长季开始前一段时间内无积雪覆盖或者主要受季风雨控制的高寒半干旱区域,雪融化时间便不是最主要的物候影响因子(Cleland *et al.*, 2006; Dorji *et al.*, 2013),季风雨的来临成为控制高寒植被返青期的主要原因(Li *et al.*, 2016)。在这些高寒区,增温在导致一些植物春季物候提前的同时会导致土壤水分降低,从而使得高寒植物衰老提前(Arft *et al.*, 1999; Xu *et al.*, 2013; Ernakovich *et al.*, 2014)。

(4) CO₂ 浓度

CO₂ 浓度的增加具有施肥和增温效应，因而对植物物候期间接产生影响。植物物候怎样响应 CO₂ 的浓度升高，目前的研究还主要依靠短期人工控制实验来实现。不同物种对 CO₂ 浓度升高的响应方式和程度存在很大的差异，如 CO₂ 浓度升高，禾本科草本植物开花出现延迟，而非禾本科草本植物开花出现提前 (Cleland *et al.*, 2006); CO₂ 倍增对羊草物候期和生长的影响均属正效应 (高雷明等, 1999)。

1.2.1.3 物候对气候变化的敏感性

(1) 敏感性的定义

敏感性是指系统受到与气候有关的刺激因素影响的程度，包括不利和有利的影 响。所谓刺激因素是指所有的气候变化因素，包括平均气候状况、气候变率和极端事件的频率和强度 (Watson *et al.*, 1997)。物候对气候变化的敏感性是指物候对气候变化因素的响应程度或敏感程度，可以采用物候变化率来表示 (Lapenis *et al.*, 2014)。气候变化造成物候的斜率大，说明物候对气候变化越敏感。斜率的正、负和零分别表示物候期的推迟、提前以及不变。

(2) 物候敏感性的季节分异

过去几十年来，全球陆地表层温度以每 10 年 0.2℃ 的速度上升 (Hansen *et al.*, 2006)。随着以气候变暖为背景的全球变化，植被物候 (例如：返青期、开花期、枯黄期等) 也发生相应的变化。基于大尺度的遥感数据和地面观测数据表明，过去几十年北半球温带地区春季植被物候整体呈现提前趋势 (Zhang *et al.*, 2004; Menzel *et al.*, 2006; Schwartz *et al.*, 2006; Shen *et al.*, 2014b)，平均提前 1~3 天 (Bertin, 2008)。然而，一些特定物种和区域的春季物候变化并不一致 (Ahas, 1999; Yu *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2014a)。也有研究发现，虽然同时期温度发生了变化，但是春季物候并没有发生显著的变化 (Schwartz and Chen, 2002)。春季物候出现提前或者不变甚至出现推迟，可能由于植物物候受多个环境因子的综合影响，以及不同区域不同物种对气候变化的敏感性存在很大差异。

相比于夏季和秋季物候，春季物候提前趋势更加一致。早春物候期提前的程度比晚春或者初夏的物候大，对气候变化更敏感 (Fitter and Fitter, 2002; Menzel *et al.*, 2006; Miller-Rushing *et al.*, 2007)。在欧洲中西部地区，早春植物开花期提前了 10~20 天，而晚春植物开花期提前了 5~15 天 (Ahas *et al.*, 2002)。利用 PEP725 欧洲物候数据集，Cook 等 (2012) 发现较早开花和展叶的物种具有较高的温度敏感性。这可能是

由于冬季、春季升温速度比年内其它时间都要快有关 (Myneni *et al.*, 1997; Ahas, 1999; Cayan *et al.*, 2001)。另外, 雪融化时间对早春植物物候的影响也要大于晚春植物物候 (Price and Waser, 1998; Molau *et al.*, 2005), 且在北半球大部分地区雪融化时间出现提前趋势 (Burns *et al.*, 2007; Hüttich *et al.*, 2007)。夏季和秋季物候期在对气候变化响应程度上没有春季物候期高 (Walther *et al.*, 2002)。基于上世纪 50 年代到世纪末期欧洲国际物候园长时间序列物候观测数据, 春季物候期平均提前了 6 天, 而秋季物候平均延迟 4~5 天 (Menzel and Fabian, 1999; Menzel, 2000)。Scheifinger 等 (2002) 研究得到早春物候期变化率为每年 0.2~0.6 天, 晚春物候期变化率为每年 0.0~0.3 天, 秋季物候期变化率为每年 0.2~ - 0.2 天。春季和夏秋季物候对气候变化的响应程度不同反应了夏秋季气候变化相对较小, 或者是夏秋季物候对气候变化的敏感性相对较小 (Bertin, 2008)。Wang 等 (2014c) 通过在青藏高原沿海拔梯度的移植实验发现, 高寒植物初次开花期对升温 and 降温的敏感性存在不对称性, 早春开花植物初次开花期对降温的敏感性 (8.4 d/°C) 是升温的敏感性 (-2.1 d/°C) 的四倍, 而盛夏开花的植物初次开花期对升温的敏感性 (-8.0 d/°C) 是降温的敏感性 (4.9 d/°C) 的两倍。

(3) 物候敏感性的地理格局

利用遥感数据研究发现, 北半球植被物候对温度变化的敏感性存在一个沿经度变化的分布格局, 温度敏感性从内陆到沿海逐渐增加, 且这种分布格局与春季增温速度有关 (Wang *et al.*, 2015)。基于爱沙尼亚地区长时间观测数据, Ahas (1999) 发现沿海地区的春季物候提前速度是内陆地区春季物候提前速度的两倍。在 1951 年到 1998 年间的欧洲, 西部地区春季物候提前幅度高于中东部地区 (Scheifinger *et al.*, 2002)。在北美地区, Schwartz 和 Reiter (2000) 发现, 西部地区紫丁香长叶和开花时间的提前幅度要大于东部地区。有研究认为, 物候在亚热带地区比温带地区具有较高的温度敏感性 (Wang *et al.*, 2014a)。

由于太阳辐射差异, 随纬度和海拔的升高, 温度出现规律性递减。相对于温度的规律性变化, 沿纬度方向降水的变化相对复杂。而当海拔高差相对较大时, 降水沿海拔梯度一般呈现先增加后减少的趋势 (Wang *et al.*, 2013)。因此, 受温度、水分条件制约的植被物候对气候变化的敏感性也会存在一定的差异。来自瑞士的物候观测数据显示, 高海拔地区春季物候提前的幅度大于低海拔地区 (Defila and Clot, 2001)。Ziello 等 (2009) 分析了欧洲高山区域植被开花物候沿海拔梯度的变化情况, 发现 1971 - 2000

年植被开花期的变化率沿海拔梯度并没有显著的变化特征,因为沿海拔梯度温度的升温速率是一致的。Wang 等(2014b)对青藏高原沿海拔梯度的物候序列(展叶、开花、结果、枯黄等)观测发现,物候序列并不一定随着海拔的升高而推迟,不同的物候现象对气候变化的响应幅度存在海拔和物种差异。

(4) 青藏高原高寒草地物候变化

青藏高原作为世界第三极,具有寒冷、干旱的气候特点。针对青藏高原草地物候变化,由于缺乏长期地面观测数据,有关高原草地物候变化的认识主要来自区域遥感物候研究(Yu *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2011; Shen *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2011; 丁明军等, 2012)。在全球变暖背景下青藏高原过去几十年普遍升温(Liu and Chen, 2000),然而目前有关青藏高原草地物候的时间变化趋势还存在很大争议: Song 等(2011)利用 MODIS EVI 分析发现, 2001-2010 年藏北高原近 60%区域的植被返青期提前,并且认为返青期的提前主要受到气温升高的影响,与降水关系还不明确; Yu 等(2010)基于 GIMMS NDVI 得出, 1982 年到 90 年代中期青藏高原植被物候提前,而之后物候出现了推迟,并指出这可能是由于冬季升温不利于植物打破冬季芽的休眠从而导致春季物候的推迟; Piao 等(2011)也基于 GIMMS NDVI 对青藏高原春季植被返青时间进行研究,发现 1982 年到 1999 年植被返青时间显著提前,而 1999 年到 2006 年返青时间出现稍稍延迟,这可能与这两个时期春季温度的不同变化趋势有关; Shen(2011)利用 MODIS NDVI 数据研究显示,虽然 1998 到 2009 年冬季温度持续变暖,但是春季物候并没有出现持续推迟的趋势; 丁明军等(2012)基于 SPOT VGT 发现, 1999 年到 2009 年间青藏高原高寒草地春季物候整体呈提前趋势; Zhang 等(2013)综合了 1982 到 2000 年的 GIMMS NDVI 和 2001 到 2011 年的 SPOT VGT 发现,青藏高原观测的冬季和春季温度变暖的同时,高寒植被返青期持续以每年 1.14 天呈提前趋势; Shen 等(2014a)基于 AVHRR NDVI、MODIS NDVI、SPOT NDVI、MODIS EVI 四种数据发现, 2000-2011 年间青藏高原西南区域返青期出现推迟趋势,而其它区域出现提前趋势,返青期的推迟很可能由于季降水的减少造成的,而不是由于春季温度升高所致。

但是,区域遥感物候研究结果仍缺乏地面观测数据的有效验证,使得青藏高原草地物候研究还相对薄弱。目前已经有了部分基于站点物候观测数据(黄瑞灵等, 2012; 王力等, 2012; Dorji *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014b; Wang *et al.*, 2014c; 徐维新等, 2014;

Li *et al.*, 2016)。基于青海 5 个农牧气象站点近 20 年的定位观测数据表明, 高寒草甸优势物种的返青期无显著变化趋势(黄瑞灵等, 2012; 王力等, 2012; 徐维新等, 2014)。目前在物候变化趋势和影响因素上还存在争议, 一方面可能是由于遥感数据源、时间尺度和物候提取方法有关, 另一方面由于有关调控物候变化的因子和机制仍不清楚, 而这正是理解气候变化响应的关键。基于站点观测的物候研究简单易行, 数据可靠, 但是其覆盖面小, 并且在整个高原面上观测站点少以及缺乏长期的观测数据。

青藏高原高寒草甸和草原是适应寒冷和干旱气候的高原地带性植被, 其形成和分布深受印度季风气候效应的影响(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988)。课题组最新基于念青唐古拉山南坡海拔梯度实验观测平台的 2007 - 2013 年物候观测数据, 并结合青海曲麻莱和河南农牧站 1989 - 2010 年物候观测数据, 发现高寒草甸优势植物返青期与季风雨来临时间同步, 对降水变化敏感, 但对温度变化不敏感(Li *et al.*, 2016)。这一新认识为解释高寒草地返青期物候的时空变化格局提供了依据。但是, 由于青藏高原地面物候观测数据较少, 以上最新发现仅在少数几个地面观测站点得到了验证, 而在整个高原上不同高寒草地类型是否同样能够感应降雨来临还不清楚。

1.2.2 植被生产力对气候变化的响应

1.2.2.1 气候因子对植被生产力的影响

植被净初级生产力(Net Primary Productivity, 简写 NPP)是指某一段时间内单位面积上绿色植物生产的全部有机物减去其本身呼吸消耗之后剩余的部分, 反映了植物群落在自然条件下的干物质生产力(罗天祥, 1996; 周广胜和王玉辉, 2003)。NPP 是生态系统功能的重要指标和碳循环的重要组成部分(Loreau *et al.*, 2001; Guo *et al.*, 2006; Houghton *et al.*, 2009), 反映了气候变化和人类活动对陆地植被综合作用的结果(张镱锂等, 2013)。在众多气候因子中, 温度和降水及其组合是影响 NPP 地理分异的主要气候因子(Knapp and Smith, 2001; Luo *et al.*, 2002a; Huxman *et al.*, 2004; Luo *et al.*, 2004a; Wang *et al.*, 2013), 且不同区域 NPP 受到的主要限制因子也有所不同(王忠, 2011; Wang *et al.*, 2013)。

在陆地生态系统中, 水分是限制植物生长和繁殖的一个重要因子(Huxman *et al.*, 2004), 并且能够影响到物种的分布以及生态系统功能(Pau *et al.*, 2011; Penuelas *et al.*, 2013)。研究表明, 水分可利用性的增加可显著地提高 NPP(Knapp and Smith, 2001; Bai *et al.*, 2008)。在青藏高原, 降水由东南向西北逐渐减少, 其自然植被也由森林逐

渐过渡到草地并最终形成荒漠（王金亭, 1988; Luo *et al.*, 2002a; Luo *et al.*, 2004a）。生长季降水可以很好地解释青藏高原草地地上生物量和生产力的空间分布格局（Yang *et al.*, 2009）。

在高海拔地区，低温往往限制了植被往更高海拔分布（Nobel and Hartsock, 1986; Körner, 1999）。温度不直接参与植物生产的能量流动和物质循环过程，而是通过作用于植物生理或物理过程而影响植物生产（王忠, 2011）。研究认为土壤温度过低不利于土壤水分的移动和根系对水分的吸收（Kramer, 1940），从而造成寒冷地区植物生长普遍受到水分或养分的限制（Luo *et al.*, 2004b; Luo *et al.*, 2009）。例如，Wang 等（2013）基于沿海拔梯度高寒草甸优势物种叶性状指标的研究表明，在低海拔地区降水量低导致植物生长受到干旱胁迫，而在高海拔地区降水量丰富但温度较低，低温导致了植物生长的水分或养分胁迫。

1.2.2.2 植被生产力与物候变化的关系

基于地面观测数据（Menzel and Fabian, 1999）、遥感数据（Piao *et al.*, 2007）、模型（Schwartz and Reiter, 2000）等的研究都发现过去几十年植被的生长季长度显著延长。一般来说，物候的变化导致生长季延长会增加植被生产力。例如，Myneni 等（1997）利用遥感数据调查了 1981-1991 年北纬 45° - 70° 区域的植被生产力，发现陆地植被光合生产力整体呈增加趋势，这主要归因于生长季长度的增加。Piao 等（2007）利用 ORCHIDEE 生态模型得到 GPP 和 NPP 与生长季长度都有较强的相关性。实际上，不同区域不同物种的生产力除了受到生长季长度的影响外，还受到降水量、CO₂ 浓度的影响以及温度变化对光合作用和呼吸作用的相对影响（Rustad *et al.*, 2001）。气候变暖使得植被春季物候提前和秋季物候延迟，从而促进植被生产力，但是伴随着变暖导致的干旱又会对植被生产力产生负效应（Barber *et al.*, 2000; Angert *et al.*, 2005）。在高海拔地区，植被生产力不仅受到生长季长度的影响，而且还受到其它因子尤其是水分的控制（Berdanier and Klein, 2011）。环境因子变化既可以直接影响植被生产力，也可以通过改变植被物候影响生长季长度，从而间接影响植被生产力。因此，研究植被物候对生产力的影响有助于理解生产力对气候变化的响应规律。

1.3 拟解决的关键科学问题及研究方法

1.3.1 拟解决的关键科学问题

1. 在雨热同期的季风气候效应下，青藏高原高寒草地的返青期是否普遍受到雨季来临的影响？其对温度敏感还是对降水敏感？
2. 在海拔梯度不同水热环境下，高寒植被生产力对温度和降水变化的敏感性具有什么样的变化规律？

1.3.2 研究目标

针对上述科学问题，本研究选择青藏高原中部当雄县作为主要研究区，以念青唐古拉山南坡沿海拔梯度的地面观测数据为基础，结合长时间序列的遥感数据，分析高寒草地物候和生产力对气候变化的敏感性及其地理分异特征，为理解不同水热环境下高寒草地物候和生产力对气候变化的响应规律以及评估在气候变化背景下高寒生态系统的脆弱性提供科学依据。

1.3.3 研究内容

1.3.3.1 高寒草地春季物候对气候变化的敏感性

利用 MODIS NDVI 时间序列数据，结合现有地面长期物候观测数据，估算青藏高原 73 个气象站点附近典型植被类型的返青期，然后利用气象站的日平均气温和降水数据确定雨季开始时间，统计分析两者之间的相关性及其地理分异规律。进一步探讨分析不同站点 NDVI 返青期变化与返青期前温度和降水变化的关系，旨在进一步明确青藏高原高寒草地植被生长对气候变化的敏感性特征。

1.3.3.2 高寒草地生产力对气候变化的敏感性

系统收集整理西藏当雄县念青唐古拉山南坡 7 个海拔梯度固定样地地上最大生物量（即地上 NPP）实测数据、优势物种高山嵩草物候观测数据（返青期、枯黄期）、沿海拔梯度的短期气象观测数据、当雄县气象站长期观测数据以及长时间序列 MODIS NDVI 数据，旨在阐明 2000 - 2013 年沿海拔梯度高寒草甸 NPP 对降水、温度以及物候变化的敏感性差异及其与高寒草甸最适宜海拔分布中心的关系。

1.3.4 技术路线

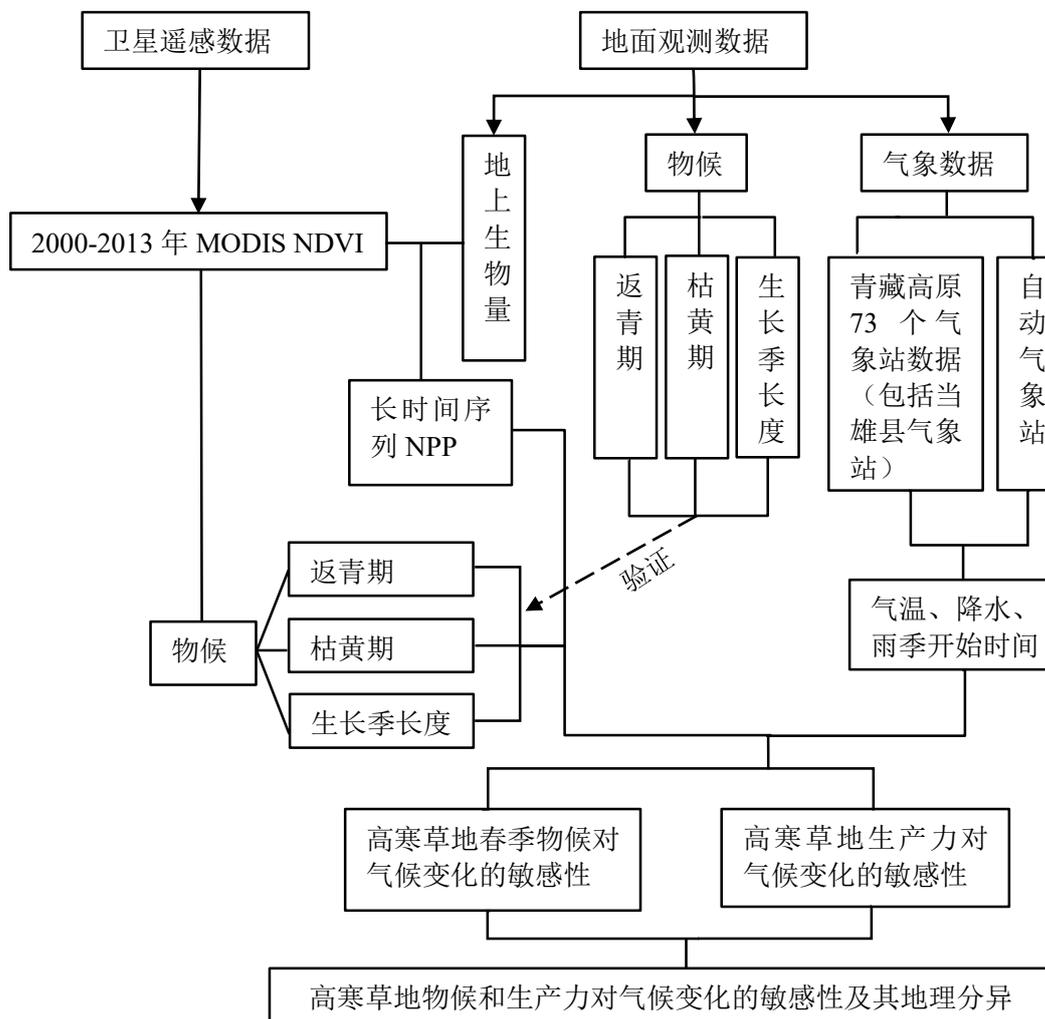


图 1.1 技术路线

Fig. 1.1 Research scheme of this study

第二章 研究区概况及研究方法

2.1 研究区域概况

2.1.1 研究区位置

青藏高原面积约为 $2.572 \times 10^6 \text{ km}^2$ ，平均海拔超过 4000 米，是世界上海拔最高的高原（张镜铨等, 2002）。青藏高原地区地形地貌复杂，气候环境独特，并且受大气环流和高原地势格局的制约，高原地区呈现出从东南温暖湿润向西北寒冷干旱的水热组合变化特征（吴绍洪等, 2005）。受水热组合的空间变化，高原区域从东南向西北依次分布着森林、灌丛、草甸、草原和荒漠等植被类型。

本研究定位观测地点位于西藏自治区当雄县境内，地处青藏高原中部念青唐古拉山南坡，地理位置为 $30^\circ 23' \sim 30^\circ 33'$ ， $90^\circ 57' \sim 91^\circ 08' \text{ E}$ 。该区域最高海拔约为 5800 m，草线的位置大致在海拔 5200 m，从山脚当雄县气象站（4288 m）到山顶的海拔跨度达 1500 m。

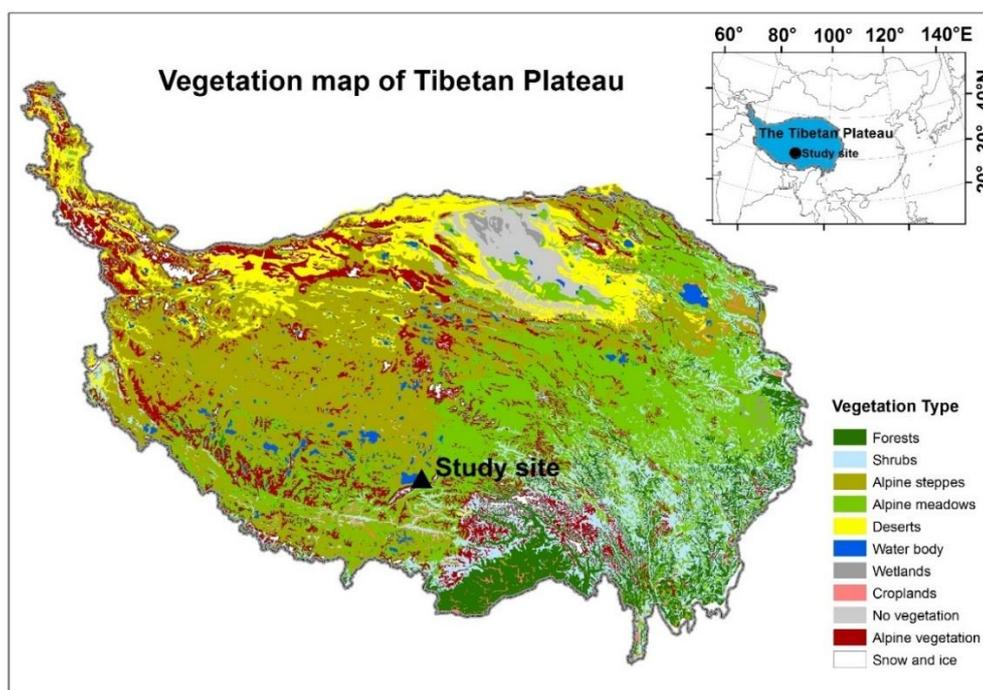


图 2.1 研究区位置^①

Fig. 2.1 The location of study site on the Tibetan Plateau

^①数据来自于中国科学院植被图编辑委员会（2001），科学出版社，地球系统科学数据共享网，<http://www.geodata.cn>

2.1.2 气候与植被特征

本研究定位观测地区气候属于高原亚寒带季风半干旱气候(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1984), 雨热同期, 干湿季明显。根据当雄县气象站记载(1963 - 2013), 该区域年平均气温为 1.8°C, 最冷月 1 月平均气温-9°C, 最热月 7 月平均气温 11.1°C。同期平均年降水量为 442 mm, 90%的降水集中在 5 - 9 月植被生长季期间。近 50 多年以来, 该区域气温总体呈显著升高趋势, 且最近十几年来升温速率明显加快。年平均气温、生长季平均气温和非生长季平均气温在 1963 - 1999 年分别以 0.29°C/10a、0.19°C/10a、0.36°C/10a 的速率升高, 而在 2000 - 2013 年分别为 0.66°C/10a、0.96°C/10a、0.44°C/10a。降水量在这两个阶段的变化规律有所不同, 1963 - 1999 年间, 全年降水量、生长季降水量和非生长季降水量均呈增加趋势, 但生长季降水量的年际变化不显著; 在 2000 - 2013 年间, 全年降水量和生长季降水量均呈减少趋势, 非生长季降水量略呈增加趋势, 其中全年降水量和非生长季降水量的年际变化并不显著。基于沿海拔梯度自动气象站记录(2006 - 2013), 该区域随着海拔的升高, 温度逐渐降低, 而降水表现为先增加后降低的格局, 峰值出现在海拔 5100 m 左右。

该区域处于高寒草甸向高寒草原的过渡带(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988), 植被类型以高寒草甸为主, 较高海拔(4700 - 5200 m)是以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)和垫状点地梅(*Androsace tapete*)为优势种的高寒草甸, 较低海拔(4300 - 4650 m)是以丝颖针茅(*Stipa capillacea*)和矮生嵩草(*Kobresia humilis*)为优势种的草原化草甸, 在海拔 4300 m 以下地带主要是由河流与低洼地形成的沼泽湿地。

2.2 数据来源

2.2.1 固定样地最大生物量的测定

我们于 2006 年在念青唐古拉山南坡(阳坡)沿海拔梯度植被样带建立了 7 个 20 m × 20 m 固定样地, 海拔跨度包括草甸的上、下限, 高度分别为 4390 m, 4500 m, 4640 m, 4800 m, 4950 m, 5110 m 和 5210 m (图 2.2)。在 2009 年, 我们在每个固定样地机械布设了 6 个 1 m × 1 m 的定位观测样方, 每年 7 - 8 月调查样方内的物种组成、盖度和高度等。

我们将各海拔固定样地 1 m × 1 m 的固定样方划分为 4 个 0.5 m × 0.5 m 的小样方, 然后进一步划分为 0.1 m × 0.1 m 的小格子, 以小格子为单位进行群落调查

(每年 7-8 月), 定位观测物种组成、高度和盖度等变化。作为长期定位观测研究平台, 固定样方的地上生物量采用基于盖度 \times 高度的生物量体积回归方程法进行估测, 以避免人为干扰并确保数据的连续性和可比性。为此, 我们在每一海拔固定样地外另选取 3 个 $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ 样方, 对每一样方左上角的 $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ 的小样方进行群落调查并以收获法实测地上生物量(用剪刀贴地表剪取植物地上部分, 不包括枯死物), 按物种建立实测生物量(干重)与盖度 \times 高度的经验方程(综合 7 个海拔测定数据, 具体方法和经验方程详见文献(王忠, 2011))。基于固定样方的物种组成、高度和盖度等连续观测数据(按 $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ 的小样方), 利用已建立的生物量体积经验方程估算了 2009 - 2013 年 7 个海拔样地的地上最大生物量及其变化。由于研究区优势物种地上部分均为一年生, 且群落调查和生物量收集时间都在其最大生物量时期, 我们将地上最大生物量视为地上净初级生产力(Aboveground Net Primary Productivity, ANPP)(王忠, 2011)。



图 2.3 沿海拔梯度固定样地示意图

Fig. 2.2 Illustration of sampling plots along the altitudinal gradient.

2.2.2 植物物候观测数据

我们在上述念青唐古拉山南坡每个海拔固定样地分别布设有 10 个 $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ 长期固定样方, 然后采用固定样方拍照法对高山嵩草等优势物种进行物候观测。具体为: 从 2007 年到 2013 年每年 4 月初到 11 月初, 我们在每个样方 1.5m 处用数码相机(2048 * 1536 像素)俯视拍照, 拍照频率为 3 - 4 天一次, 时间选择在晴天当地时间 11:00 - 14:00, 采用 Adobe Photoshop Elements 软件进行绿色像素识别, 详细方法详见文献(Li *et al.*, 2016)。

2.2.3 气象数据

我们在上述念青唐古拉山南坡（阳坡）沿海拔梯度 7 个样地旁分别架设了 Onset HOBO 自动气象站（于 2005 年 8 月架设），数据采集间隔为每 30 分钟一次，其中气温数据记录时间范围为 2005 年 8 月到 2013 年 12 月，降水数据记录时间范围为 2006 年 7 月至 2013 年 12 月。

此外，我们还获取了青藏高原上 73 个气象站的气象数据（来自中国气象科学数据共享服务网：<http://cdc.nmic.cn/home.do>），内容包括气温和降水，时间分辨率为日值，时间范围为 2000 年 1 月至 2013 年 12 月。这其中当雄县气象站距离 4390m 固定样地 4 km，海拔 4288 米。

2.2.4 NDVI 和 DEM 高程数据

归一化植被指数（NDVI）被定义为近红外波段的反射值与红光波段的反射值之差与两者之和的比值，能够反映植被生长的季节和年际变化特征（Huete *et al.*, 2002）。本研究使用的 NDVI 数据来自 NASA 官网 LAADS Web 数据中心（<https://ladsweb.nascom.nasa.gov/data/>）提供的 16 天最大值合成的 MODIS 植被指数产品（MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250m SIN Grid，简称：MOD13Q1），空间分辨率为 250 米，数据质量等级为 5 级，数据格式为 EOS-HDF，时间覆盖为 2000 - 2013 年。该产品基于一套复杂的算法，采用 16 天最大值合成（MVC）而来，并且进行了有效的质量控制（Huete *et al.*, 2002）。使用 MRT（MODIS Reprojection Tools）软件将下载的 MOD13Q1 产品数据进行格式和地图投影转换，把 HDF 格式转换为 TIF 格式，并将 SIN 投影转换为 Albers 等面积割圆锥投影。DEM 高程数据来自 SRTM DEM，分辨率为 90 米^②。

2.3 数据分析

本研究中，要素之间相关性、气象因子的年际变化趋势都采用线性回归模型（ $y = a + bx$ ）来进行分析。统计分析、二维坐标图均在 Excel 2013 和 OriginPro 9.0 软件中进行，地图采用软件 ArcGIS 10.3 绘制。

^② 数据来源于中国科学院计算机网络信息中心国际科学数据镜像网站(<http://www.gscloud.cn>)

第三章 高寒草地春季物候对气候变化的敏感性

3.1 引言

植被物候期被认为是生态系统对气候和环境变化最敏感且最容易观测的指标 (Menzel and Fabian, 1999; Peñuelas and Filella, 2001)。当前全球气候变化导致植被物候发生快速变化, 进而影响到物种的分布 (Inouye, 2008; Pauli *et al.*, 2012; Ernakovich *et al.*, 2014)、物种之间的相互作用 (Fitter and Fitter, 2002)、能量和水分交换、碳循环等生态过程 (White *et al.*, 1999; Piao *et al.*, 2007; Richardson *et al.*, 2010; Richardson *et al.*, 2013)。因此, 准确认识影响物候变化的环境因子对预测未来物种以及生态系统如何响应气候变化至关重要 (Pau *et al.*, 2011)。

一般认为, 温度是影响植被春季返青期变化的主要因子 (Richardson *et al.*, 2013; Ernakovich *et al.*, 2014)。一些研究指出在温带、高寒地区, 植被返青期受到冬季、春季冷积温的影响 (Menzel, 2002; Yu *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2011), 如冬季温度升高不利于植物打破休眠, 从而导致植物春季返青期出现延迟 (Yu *et al.*, 2010)。全球观测数据显示, 气候变暖下中高纬度湿润区植被返青期普遍提前 (Menzel *et al.*, 2006; Schwartz *et al.*, 2006)。但是, 在干旱半干旱区, 返青期的变化趋势却复杂多样。青藏高原过去几十年气温普遍升高且升温速率远高于全球其它地区 (Liu and Chen, 2000), 但是, 基于遥感数据和地面观测数据的草地植被返青期表现为推迟、提前、没有变化等不同趋势 (Yu *et al.*, 2010; Piao *et al.*, 2011; 丁明军等, 2011; 王力等, 2012; Zhang *et al.*, 2013; Shen *et al.*, 2014a; 徐维新等, 2014; Chen *et al.*, 2015)。目前对于高寒草地物候变化的调控因子和机制的认识还存在较大争论, 而这方面知识是理解高寒生态系统对气候变化响应的关键。

在陆地生态系统中, 水分是限制植物生长和繁殖的一个重要因子 (Huxman *et al.*, 2004), 并且能够影响到物种的分布以及生态系统功能 (Inouye, 2008; Pau *et al.*, 2011; Penuelas *et al.*, 2013)。植被春季返青期的空间变化特征与水热梯度密切相关 (Piao *et al.*, 2007; Ding *et al.*, 2013)。水分条件的变化将对干旱半干旱区植被春季物候产生重要影响 (Peñuelas *et al.*, 2004; Piao *et al.*, 2006a; Lambert *et al.*, 2010; Wu and Liu, 2013)。Pangtey 等 (1990) 发现, 积雪融水会影响喜马拉雅山中部高寒植被的生长始期。在青藏高原, Piao 等 (2006b) 认为生长季前降水的增加会导致高寒植被的返青期推迟,

而 Shen 等 (2014a) 指出春季降水减少可能导致草地植被返青期的推迟。此外, Chen 等 (2015) 基于青藏高原 23 个站点的物候观测数据, 发现在生长季前降雪相对较少以及海拔较低的站点, 植被春季返青期只受温度的控制, 而在生长季前降雪丰富以及海拔较高的站点, 植被春季返青期受到温度和降水的共同控制。虽然目前多数研究认为降水能够影响到草地春季返青期的变化, 但是有关降水对春季物候的响应机制并不清楚。由于降水在不同时空尺度上的变化趋势差异很大 (Bradley *et al.*, 1987), 如何理解高寒草地返青期与气候变化的关系一直存在困难。

青藏高原的隆升促进了印度季风的形成 (Sato and Kimura, 2007; Wu *et al.*, 2012)。在西风与季风的交互作用下, 青藏高原具有冬春干旱、夏季暖湿的气候特征 (汤懋苍, 1998)。印度洋夏季风通过喜马拉雅山脉东部高山峡谷通道为高原内部输送大量水汽 (Curio *et al.*, 2015), 因而每年夏季风的来临意味着雨季的开始 (Ding *et al.*, 2015), 并且降水多集中在 5 - 9 月植被生长季期间。我们课题组最近基于念青唐古拉山南坡海拔梯度实验观测平台的 2007 - 2013 年物候观测数据, 并结合青海曲麻莱和河南农牧站 1989 - 2010 年物候观测数据, 发现高寒草甸优势植物返青期与季风雨来临时间同步, 对降水变化敏感, 但对温度变化不敏感 (Li *et al.*, 2016)。青藏高原春季既寒冷又干旱, 高寒植被春季生长将同时受到低温和干旱的双重胁迫 (Wang *et al.*, 2013)。受印度夏季风的影响, 青藏高原雨季在 5-6 月份开始, 而此时高原的气温一般在 0°C 以上。在雨热同期的季风气候效应下, 为避免春季低温和干旱胁迫, 高寒草地植被可能普遍形成一种能感应季风雨来临时间的物候适应策略 (Li *et al.*, 2016)。由于青藏高原地面长期物候观测数据较少, 以上最新发现仅在少数几个地面观测站点得到了验证, 而在整个高原上不同高寒草地植被类型是否同样能够感应降雨来临时间并不清楚。

为了验证课题组这一最新研究发现的普遍意义, 本研究利用来自 MODIS 时间序列 (2001 - 2013 年) 的归一化植被指数 (NDVI), 结合现有地面长期物候观测数据, 估算青藏高原 73 个气象站点附近典型植被类型的返青期, 然后利用气象站的日平均气温和降水数据确定雨季开始时间, 统计分析两者之间的相关性及其地理分异规律。此外, 我们进一步讨论了不同站点 NDVI 返青期变化与返青期前温度和降水变化的关系, 旨在进一步明确青藏高原高寒植被生长对气候变化的敏感性特征。

3.2 数据与方法

3.2.1 植被返青期的遥感估算

在估算植被物候前，我们需要对时间序列 NDVI 数据进行预处理，以排除积雪、长时间云雾等因素的干扰。首先，积雪会导致 NDVI 出现较低的值，从而会使得在植被物候的估算中出现较大误差 (Zhang *et al.*, 2007; Shen *et al.*, 2013)。为了消除积雪覆盖对 NDVI 的影响，针对每一个像元我们选取冬季 (11 月至次年 3 月) 没有积雪覆盖的 NDVI 中间值来替代积雪覆盖的 NDVI 值 (Ganguly *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2014a; Shen *et al.*, 2015)。同时，为了消除稀疏植被、常绿林、裸地等的影响，本研究中像元必须满足以下条件：①7~9 月份平均 NDVI 值需大于 0.1；②年最大 NDVI 值需大于 0.15，且最大值应出现在 7~9 月份之间；③7~9 月份平均 NDVI 值需大于 1.2 倍冬季 (11 月至次年 3 月) 平均 NDVI 值 (Shen *et al.*, 2011; Shen *et al.*, 2014a)。此外，受到云和大气状况的影响，NDVI 最大值在夏季会出现突降的情况，因此，接下来我们利用 Savitzky-Golay 滤波的方法重建 NDVI 值来替代原突降的 NDVI 值 (Chen *et al.*, 2004)。

在对时间序列 NDVI 数据进行预处理之后，我们开始计算植被返青期。在本研究中，返青期 (Green-up Date) 的计算采用由 White 等 (1997) 开发的比例阈值法。该方法定义返青期开始时间为 NDVI 增长达到当年 NDVI 振幅的某一百分比的时刻，即 $NDVI_{ratio}$ 值第一次超过某一阈值出现的时刻。这里， $NDVI_{ratio} = (NDVI_t - NDVI_{min}) / (NDVI_{max} - NDVI_{min})$ ，其中， $NDVI_t$ 为某一时间的 NDVI 值， $NDVI_{max}$ 和 $NDVI_{min}$ 分别为当年 NDVI 的最大值和最小值 (图 3.1)。比例阈值法在遥感物候的计算中被广泛使用 (White *et al.*, 2009; Yu *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2014b; Wang *et al.*, 2015)，其中，Yu 等 (2010) 结合青藏高原地面物候观测数据分析得出 20% 为最佳的返青期阈值。在本研究中，我们利用当雄地区 7 个海拔梯度固定样地长达 7 年 (2007-2013) 的物候观测数据进一步比较验证，表明在海拔小于 4950 m 地带返青期阈值确定为 20% 是合理的。图 3.2 表明，利用该阈值提取出的 NDVI 返青期与 7 个海拔梯度地面观测的返青期在海拔 4390 m - 4800m 具有较好的同步变化趋势，而在 4950 m - 5210 m 高海拔地区两者的变化趋势并不同步，这可能与高海拔地区春季降雪及积雪融化等因素对遥感物候估算产生影响有关 (Li *et al.*, 2016)。

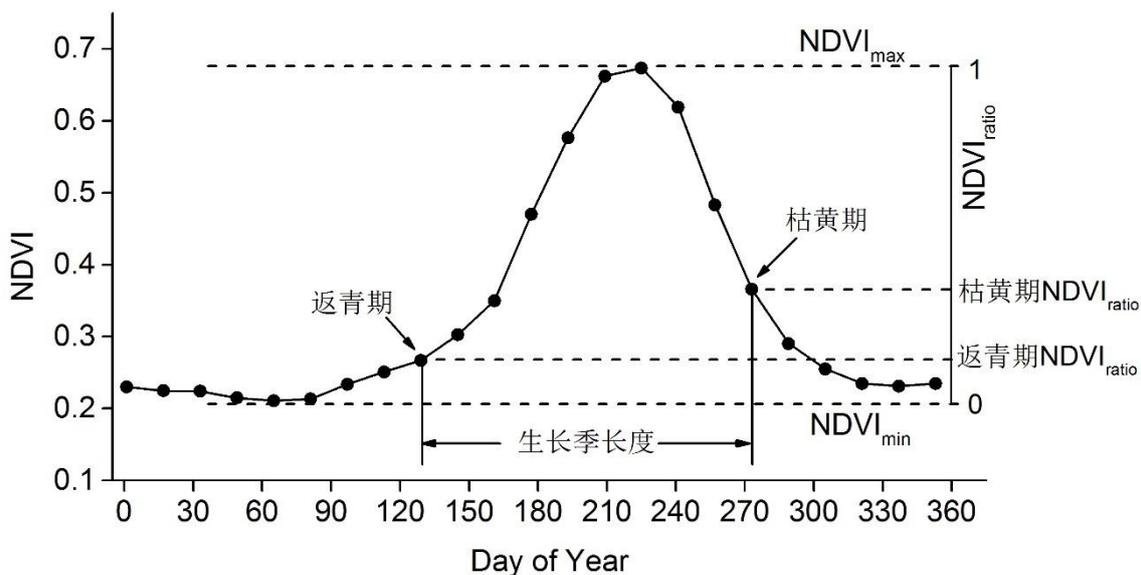


图 3.1 NDVI 比例阈值法计算返青期和枯黄期的示意图

Fig. 3.1 Illustration of the NDVI ratio threshold method used to model the green-up date and leaf coloration date.

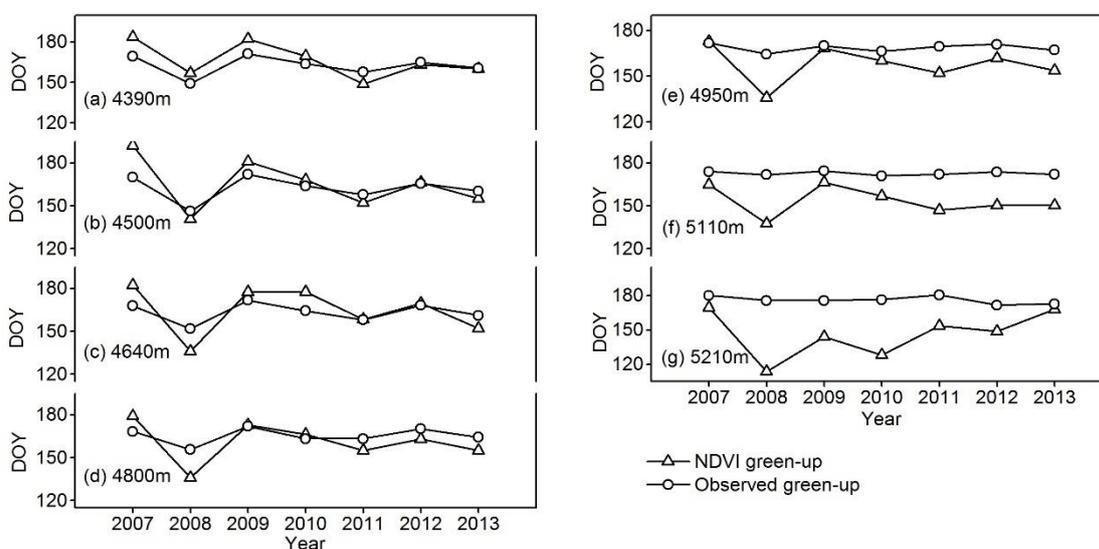


图 3.2 遥感 NDVI 返青期与当雄 7 个海拔梯度长期地面观测的返青期年际变化对比。观测数据为当地优势物种高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 的返青期 (2007 - 2013)。

Fig. 3.2 Comparisons of interannual changes in NDVI green-up dates and the observed data at seven altitudinal sites along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains.

3.2.2 雨季开始日期的确定

不同学科领域在确定雨季开始日期 (Rainy season onset, RSO) 的方法是不一样的 (Boyard-Micheau *et al.*, 2013)。在农林气象学上, 通常利用多种经验性的降雨阈值来

确定雨季开始日期，其中降雨阈值需要根据不同气候条件下农作物生长需求而定（Stern *et al.*, 1981; Moron *et al.*, 2009）。例如，雨季开始日期被定义为连续 3 天降水总量第一次大于 20 mm 时出现的日期，并且在 4 月 15 日后的 20 天内降水量不能连续 10 天小于 1 mm（Marteau *et al.*, 2011）。

青藏高原大部分地区具有干旱半干旱气候特征，受季风雨影响，具有水热同期的特点。在本研究中，我们利用青藏高原 73 个气象站点的日温度和降水数据来确定每个气象站点的雨季开始日期。

雨季开始日期定义为 5 天滑动平均气温连续稳定通过 0°C 阈值时，5 天滑动平均降水量第一次大于某一降雨阈值（Precipitation threshold）的时间。由于不同区域气候环境和植被特征差异较大，植被开始生长所需降雨不同，且降雨阈值受地形、降水强度和频度的控制，因此在确定雨季开始日期时，不同区域降雨阈值会有所不同。为了得到每个站点的雨季开始日期，我们结合气象站周边植被 NDVI 返青期来确定最佳的降雨阈值。根据青藏高原降雨的特点，我们选取 1 mm、1.5 mm、2 mm、2.5 mm、3 mm、3.5 mm、4 mm、4.5 mm、5 mm 共 9 个预设降雨阈值，估算出不同预设降雨阈值下某一气象站点每年的雨季开始日期，分别与该气象站周围 NDVI 返青期（2001-2013）建立线性回归关系，根据相关系数 R 最大值确定最佳降雨阈值及其相应站点的雨季开始日期。利用该最佳降雨阈值，计算相应站点不同年份的雨季开始日期。

在这里，考虑到气象站多邻近于城镇等人口聚集区、降雨的空间差异较大、植被类型分布不均一等因素，我们在选取气象站周围像元的 NDVI 返青期时，遵守以下四个原则：①距离气象站点不超过 5 km；②与气象站点的海拔高差不大于 300 米；③非人工植被、非人工建筑区、非河谷湿地，植被类型均一；④位于同一山谷。基于以上四个原则，在实际操作中，我们结合高分辨率卫星影像、等高线、青藏高原植被类型图进行人工目视选取，最大限度地保证了所提取的 NDVI 返青期能够代表气象站点的植被生长状况。73 个气象站周围的植被类型主要包括：荒漠、草原、草甸、灌丛。

3.3 研究结果

3.3.1 青藏高原 NDVI 返青期与雨季开始日期的关系

在整个青藏高原，基于遥感得到的 NDVI 返青期与气象站点的雨季开始日期具有很好的相关性（图 3.3a）。在 73 个气象站点中，有 47 个（约占 64%）的站点达到显

显著正相关 ($p < 0.05$), 另有 7 个 (约占 10%) 的站点达到弱正相关 ($p < 0.10$)。在达到弱正相关及显著正相关的站点中 (图 3.3a 中符号颜色为蓝色的站点), 草甸植被类型最多, 占 42.6%, 其次分别为草原占 29.6%, 灌丛占 22.2%, 荒漠仅占 5.6%。在空间上, 多年平均雨季开始日期 (2001 - 2013) 与多年平均 NDVI 返青期 (2001 - 2013) 具有相同的变化格局, 即两者从高原东部到西部均呈现逐渐推迟的空间格局 (图 3.3b)。图 3.3c 显示, 在达到弱正相关及显著正相关的站点中, 气象站点多年平均雨季开始日期 (2001 - 2013) 与多年平均 NDVI 返青期 (2001 - 2013) 的拟合曲线十分接近 1:1 比例线, 表明雨季开始日期与 NDVI 返青期在数值上接近。

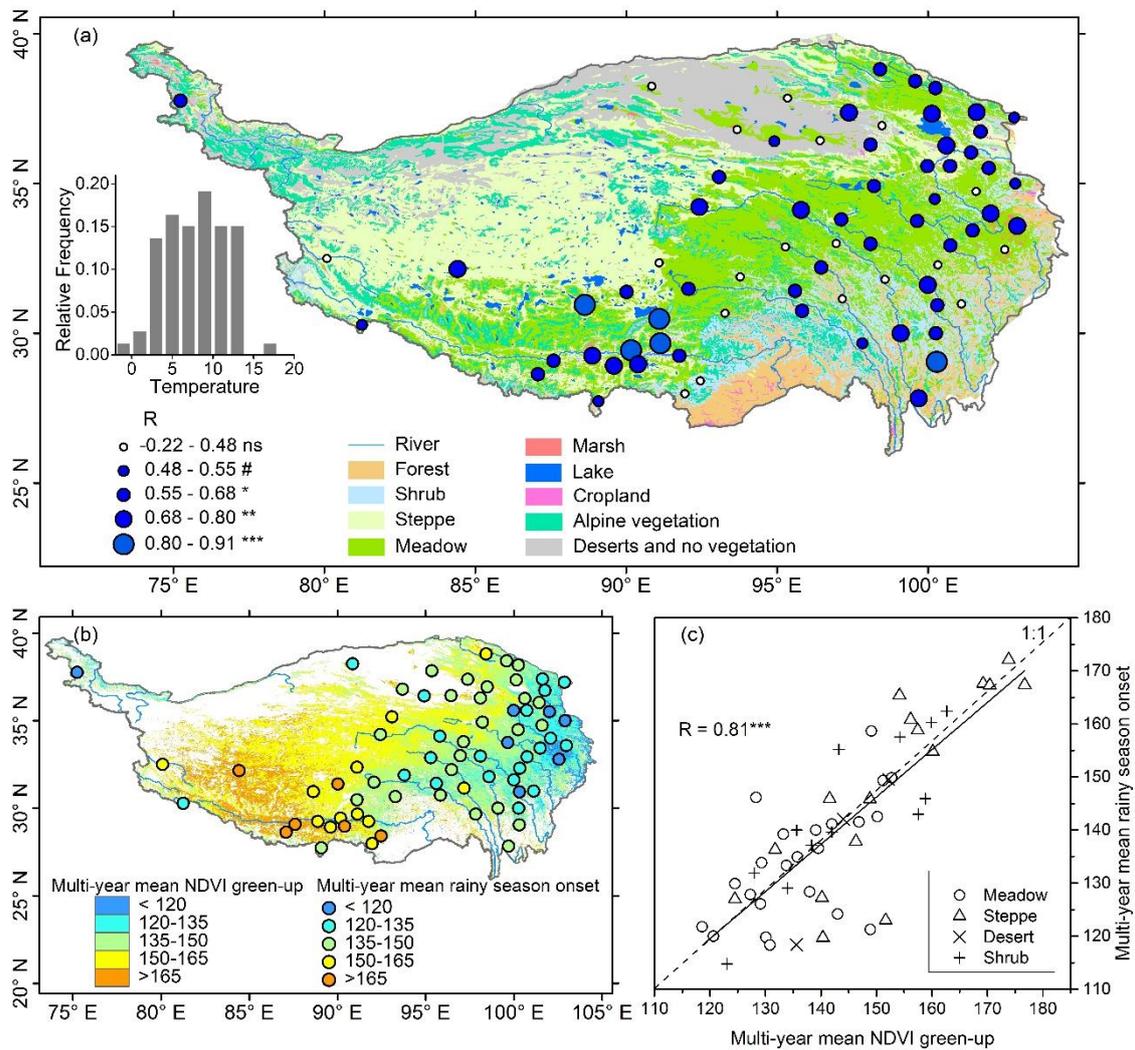


图 3.3 2001 - 2013 年 73 个气象站雨季开始日期与 NDVI 返青期的关系。(a) 气象站点雨季开始日期与 NDVI 返青期相关系数的空间分布, 圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 背景为植被类型图, 左边插图为 73 个气象站点 5 月份平均温度频率分布图。(b) 气象站点多年平均雨季开始日期 (2001 - 2013) 与多年平均 NDVI 返青期 (2001 - 2013) 的空间分布图, 不同的颜色表示日期

区间。(c) 气象站点（达到弱正相关及显著正相关的站点）多年平均雨季开始日期（2001 - 2013）与多年平均 NDVI 返青期（2001 - 2013）的相关散点图，不同的符号表示不同的植被类型，虚线为 1:1 比例线。

Fig. 3.3 Relationships between rainy season onset and NDVI green-up during 2001 - 2013. (a) Spatial distribution of the correlation coefficients between rainy season onset and NDVI green-up across meteorological stations. Different sizes of the circles indicate significant levels of correlation coefficients. The background is the distribution map of vegetation types. The left inset shows the frequency distributions of multi-year mean temperature in May among 73 meteorological stations. (b) Spatial distribution of multi-year mean rainy season onset and NDVI green-up dates across 73 meteorological stations. Different colors indicate the range of date. (c) Scatter plot of multi-year mean rainy season onset and NDVI green-up dates across the meteorological stations with weak and significant positive correlations. Dashed line indicates 1: 1 line.

3.3.2 降雨阈值的分布特征

如图 3.4a 所示，降雨阈值与多年平均（2001 - 2013）年降水量呈显著正相关关系（ $p < 0.001$ ），表示在沿着降水增加的梯度上，降雨阈值也逐渐增大。图 3.4b 显示，不同植被类型的降雨阈值存在差异，其降雨阈值大小依次表现为沙漠<草原<草甸<灌丛。

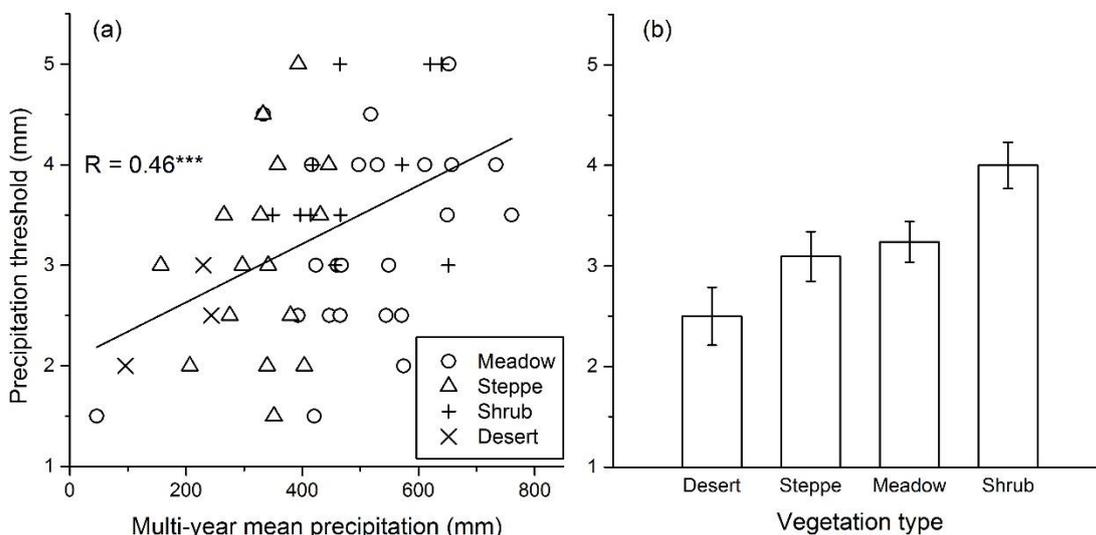


图 3.4 (a) 气象站点（达到弱正相关及显著正相关的站点）的降雨阈值与多年平均（2001 - 2013）年降水量的关系，不同符号表示不同的植被类型，*** $p < 0.001$ 。(b) 不同植被类型下的平均降雨阈值，误差棒为标准误。

Fig. 3.4 (a) Relationships between site-specific precipitation threshold and multi-year mean precipitation (2001 - 2013) across the meteorological stations with weak and significant positive

correlations. Different symbols indicate vegetation type. *** indicate significance at $p < 0.001$ level. (b) Mean precipitation threshold of different vegetation types. Bar lines indicate standard error of the mean.

3.3.4 青藏高原 NDVI 返青期与温度和降水的关系

从 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度 (T_{-30d} , T_{-60d}) 和降水量 (P_{-30d} , P_{-60d}) 的关系来看, NDVI 返青期与降水普遍呈负相关关系, 而与温度的关系存在地理分异 (图 3.5)。具体来看, NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度在高原北部呈现出负相关关系, 而在高原南部呈现正相关关系 (图 3.5a-b); NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的降水量在整个高原上普遍呈现负相关关系, 仅有极少点呈现正相关关系 (图 3.5c-d)。此外, 高原上还存在多数站点 NDVI 返青期与温度和降水关系不显著的站点 (图 3.5)。

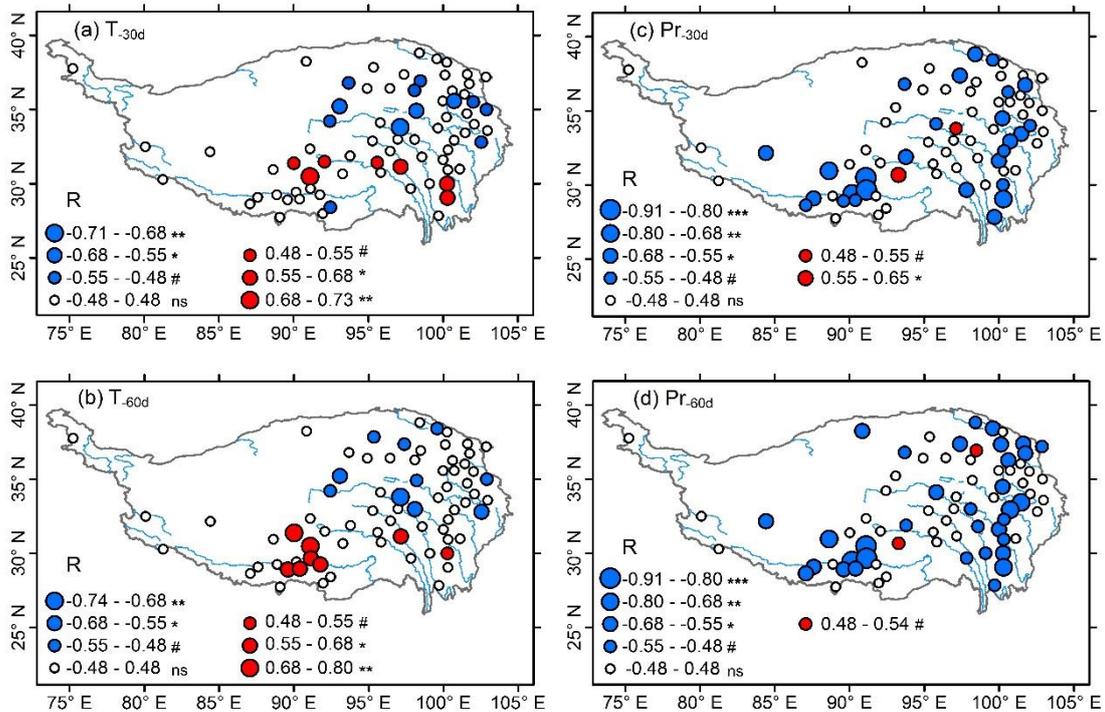


图 3.5 气象站点 NDVI 返青期与多年平均 (2001 - 2013) 返青期前 30/60 天的平均温度 (T_{-30d} , T_{-60d}) 和降水量 (P_{-30d} , P_{-60d}) 的关系。圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 红色表示随着温度和降水的增加返青期推迟, 蓝色表示随着温度和降水的增加返青期提前, # $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ns 没有显著关系。蓝色线条表示河流。

Fig. 3.5 Relationships of NDVI green-up to mean temperatures (T_{-30d} , T_{-60d}) and precipitations (P_{-30d} , P_{-60d}) of 30/60 days before multi-year mean NDVI green-up dates during 2001 - 2013. Different sizes of the circles indicate the significant levels of correlation coefficients. Red circles, green-up delayed with

increasing temperature and precipitation. Blue circles, green-up advanced with increasing temperature and precipitation. Blue lines indicate rivers.

3.3.5 青藏高原 NDVI 返青期、雨季来临时间、温度和降水的年际变化

图 3.6 显示了 2001- 2013 年 NDVI 返青期、雨季开始日期、多年平均返青期前 30/60 天的平均温度 (T_{-30d} , T_{-60d}) 和降水量 (P_{-30d} , P_{-60d}) 的年际变化趋势。在高原面上, NDVI 返青期在高原东部和北部区域呈提前趋势, 而在西南区域呈推迟趋势 (图 3.6a)。在站点上, 雨季开始时间在东部和北部区域显著提前, 在西南区域显著推迟的站点较少 (图 3.6b)。此外, 高原上返青期前 30/60 天的平均温度 (T_{-30d} , T_{-60d}) 普遍呈现显著增加趋势 (图 3.6c, e), 但是返青期前 30/60 天的降水量 (P_{-30d} , P_{-60d}) 在大部分区域并没有显著变化, 而在西南区域却有部分站点呈显著减少趋势 (图 3.6d, f)。

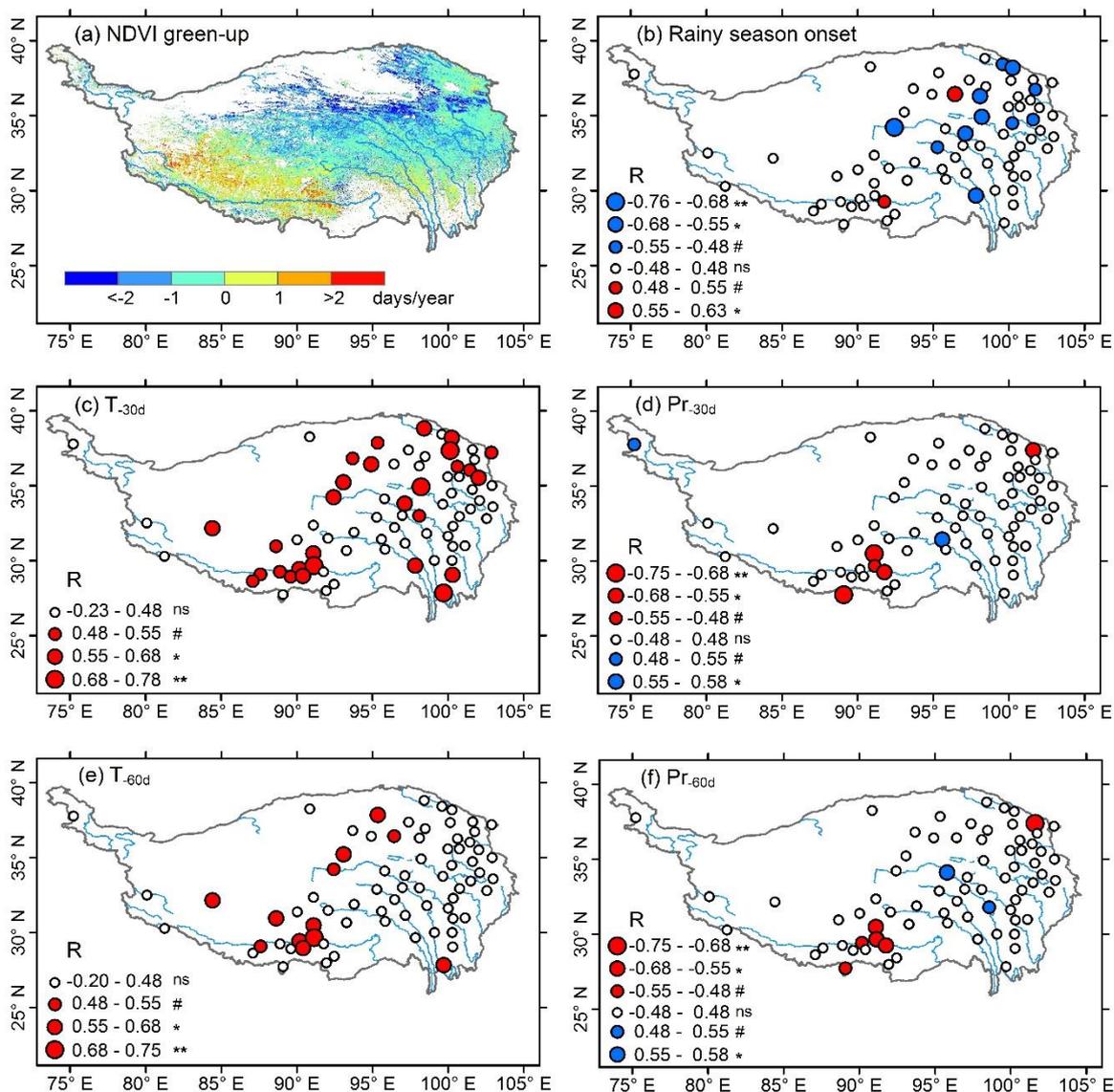


图 3.6 (a)青藏高原 NDVI 返青期年际变化趋势的空间分布图 (2001 - 2013), 正值表示返青期推迟, 负值表示返青期提前。(b) - (f) 气象站点雨季开始日期、多年平均返青期前 30 天/60 天的平均温度 (T-30d, T-60d) 和降水量 (P-30d, P-60d) 的年际变化趋势 (2001 - 2013)。圆圈大小表示相关系数 R 的大小, 红色表示雨季开始日期推迟、温度增加、降水减少, 蓝色表示雨季开始日期提前、降水增加。# $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns 没有显著变化。所有图中的蓝色线条表示河流。

Fig. 3.6 (a) Spatial distribution of interannual changes in NDVI green-up dates on the Tibetan Plateau during 2001 - 2013. Positive and negative values mean delay and advance of green-up, respectively. (b) - (f) Interannual changes in rainy season onset, mean temperatures (T_{-30d}, T_{-60d}) and precipitations (P_{-30d}, P_{-60d}) of 30/60 days before multi-year mean NDVI green-up during 2001 - 2013. Different sizes of the circles indicate the significant levels of correlation coefficients. Red circles indicate that rainy season onset was delayed, temperature increased, and precipitation decreased. Blue circles indicate that rainy season onset was advanced, precipitation increased. Blue lines indicate rivers.

3.4 讨论

青藏高原高寒草地是适应寒冷和干旱气候的高原地带性植被, 其形成和分布深受印度季风气候效应的影响 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988)。我们基于遥感 NDVI 数据与气象站气象数据研究发现, 青藏高原 73 个气象站点中, 有 54 个站点的 NDVI 返青期与雨季开始日期具有显著正相关 ($p < 0.05$, $n = 47$) 或弱正相关 ($p < 0.10$, $n = 7$) 关系, 约占总站点数的 73% (图 3.3a)。多年平均 NDVI 返青期与多年平均雨季开始日期在空间上具有相同的分布格局, 即从东部到西部均呈现逐渐推迟的空间格局 (图 3.3b), 并且两者的拟合曲线接近 1:1 比例线 (图 3.3c)。课题组基于本研究区念青唐古拉山南坡海拔梯度 2007 - 2013 年物候观测数据和青海曲麻莱和河南农牧站 1989 - 2010 年物候观测数据, 发现高寒草甸优势植物返青期与季风雨来临时间同步 (Li *et al.*, 2016)。本研究从整个高原 73 个站点数据进一步发现, 不同高寒草地植被类型返青期与雨季开始时间同步, 进一步支持和拓展了 Li 等 (2016) 的研究发现。

我们的数据还显示, NDVI 返青期与返青期前 30/60 天降水量普遍呈负相关关系, 但与温度的关系存在地理分异, 即 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度在高原北部呈现出负相关关系, 而在高原南部呈现正相关关系 (图 3.5)。为了探究这种现象的原因, 我们进一步分析了 2001 - 2013 年 NDVI 返青期、雨季开始日期、多年平均返青期前 30/60 天的平均温度 (T_{-30d}, T_{-60d}) 和降水量 (P_{-30d}, P_{-60d}) 的年际变化趋势

(图 3.6)。从区域面上 NDVI 返青期年际变化的空间分布格局来看, NDVI 返青期在青藏高原东部和北部区域呈提前趋势, 而在西南区域呈推迟趋势(图 3.6a), 这一结果与 Shen 等(2014a)一致。气象站点雨季开始时间与面上 NDVI 返青期的年际变化趋势在东部和北部区域有显著提前, 但雨季开始时间在西南区域显著推迟的站点较少(图 3.6b), 这可能与气象站点的分布不均有关。高原上大部分站点返青期前的平均温度(T_{-30d} , T_{-60d})呈增加趋势(图 3.6c, e), 但降水量(P_{-30d} , P_{-60d})仅在西南区域有部分站点呈显著减少趋势, 其它区域并没有显著变化(图 3.6d, f)。因此, 在高原返青期前普遍升温的情况下, 返青期的空间变化差异尤其是在西南区域返青期推迟, 很可能是由于返青期前降水减少导致的。青藏高原返青期与雨季开始日期普遍出现在 5 月到 6 月(图 3.3b), 从 73 个气象站点 5 月份平均温度频率分布(图 3.3a 插图)可以看到, 高原上 5 月份平均气温已经普遍大于 0°C 。对于青藏高原干旱半干旱区的生态系统来说, 为避免春季低温和干旱胁迫, 高寒草地植被很可能普遍形成一种能感应雨季开始时间的物候适应策略(Li *et al.*, 2016)。由于雨季开始时间受到印度洋夏季风环流及其强度和复杂地形因素的影响(Maussion *et al.*, 2014; Curio *et al.*, 2015), 导致雨季开始时间发生较大的时空变化, 因此我们可以看到植被返青期具有不同的时空变化趋势。温度的普遍增加并不能很好地解释植被返青期的这种时空变化差异, 温度增加很可能通过改变降水形态而产生间接影响(Li *et al.*, 2016)。由此可以看出, NDVI 返青期的时空变化受到雨季开始日期和返青期前的降水量的控制, 对降水变化比较敏感, 而对温度变化不敏感。同时, 我们也注意到, 还有很多站点 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度和降水量的关系没有达到显著相关, 这可能是由于返青期前夜间降水量很高(Mölg *et al.*, 2012; Maussion *et al.*, 2014), 低温导致总降水量中有大量降雪形式, 而固态水不能被植物吸收因而不能对植物生长产生影响(Li *et al.*, 2016)。

此外, 我们的研究结果还显示, 驱动返青期的降雨阈值与年降水量呈显著正相关关系($p < 0.001$), 并且降雨阈值依次从沙漠、草原、草甸再到灌丛逐渐增大。这表明驱动返青期的降水阈值受局地降水强度和频度的控制, 并且与植被类型分布有关。

3.5 小结

青藏高原过去 30 年气温普遍升高且升温速率远高于全球其它地区, 但是植被返青期的变化趋势复杂, 深入理解高寒草地植被春季物候变化的调控因子和机制是当前

相关研究的热点和难点。我们的研究表明，青藏高原 73 个气象站点中有 54 个气象站点雨季开始日期与 NDVI 返青期存在显著正相关 ($p < 0.05$, $n = 47$) 或弱正相关 ($p < 0.10$, $n = 7$)，验证了课题组最新研究发现的普遍意义。驱动返青期的降水阈值受局地降水强度和频度的控制，并且与植被类型分布有关。高寒草地 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天降水量普遍呈负相关关系，但与温度的关系存在地理分异，即 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度在高原北部呈现出负相关关系，而在高原南部呈现正相关关系。因此，我们认为，NDVI 返青期的时空变化受到雨季开始日期以及返青期前 30/60 天降水量的控制，其对降水变化比较敏感，但对温度变化不敏感。

第四章 高寒草地生产力对气候变化的敏感性

4.1 引言

通常认为高海拔地区的生态系统对气候变化的响应更为敏感 (Diaz *et al.*, 2003; Yao *et al.*, 2012)。过去 100 年的时间里, 全球气温普遍升高, 并预测未来将持续加剧 (IPCC, 2014a)。然而, 与温度普遍升高的趋势不同, 降水的变化趋势存在很大的时空差异 (Bradley *et al.*, 1987), 从而导致不同地区温度和水分组合发生很大变化, 这无疑会增加干旱半干旱地区生态系统生产力变化的复杂性。植被净初级生产力 (Net Primary Productivity, 简写 NPP) 是生态系统功能的重要指标和碳循环的重要组成部分 (Loreau *et al.*, 2001; Guo *et al.*, 2006; Houghton *et al.*, 2009)。温度和降水及其组合是影响 NPP 地理分异的主要气候因子 (Knapp and Smith, 2001; Luo *et al.*, 2002a; Huxman *et al.*, 2004; Luo *et al.*, 2004a; Wang *et al.*, 2013)。一个生态系统的脆弱性往往取决于生态系统对气候变化的敏感性以及应对这种状态的适应能力 (脆弱性 = 适应性 - 敏感性) (Young *et al.*, 2010; IPCC, 2014a)。因此, 理解 NPP 对温度和降水变化的敏感性及其地理分异性将有助于我们科学评估陆地生态系统对未来气候变化的敏感性和脆弱性 (IPCC, 2014a)。

海拔梯度在较小的地理范围内导致环境因子 (如温度、降水等) 发生较大的变化 (Körner, 2007), 这为我们研究不同水热环境植物生长如何响应环境因子变化提供了天然的实验室。一般来说, 在海拔跨度较大的情况下, 随海拔的升高, 温度逐渐降低而降水呈增加的趋势 (王忠, 2011; Wang *et al.*, 2013), 这种变化趋势导致在不同海拔上具有不同的水热组合, 在一定海拔高度存在一个最适宜植被生长和分布的最佳水热组合环境。已有的研究表明, 在干旱半干旱地区, 高寒植被生长一般在低海拔受到干旱胁迫, 而在高海拔出现低温胁迫, 优势或关键物种盖度、群落物种丰富度及植被 NPP 等表现为随海拔先增加, 达到一个峰值后再降低的单峰格局 (王忠, 2011; Wang *et al.*, 2013)。这说明植被生长和分布的环境限制因子沿海拔梯度发生变化, 其对温度和降水变化的响应方式很可能存在差异。然而, 目前尚不清楚在沿一个海拔梯度上, 不同水热组合条件下 NPP 对温度和降水变化的敏感性具有怎样的变化特征。

环境因子变化既可以直接影响植被 NPP, 也可以通过改变植被物候影响生长季长度, 从而间接影响植被 NPP (Piao *et al.*, 2007; 杨柏娟等, 2015)。一般来说, 物候

的变化导致生长季延长会增加植被 NPP。对于寒冷干旱的高海拔地区来说, 植被 NPP 不仅受到生长季长度的影响, 而且还受到其它因子尤其是水分的控制 (Berdanier and Klein, 2011)。气候变暖使得植被春季物候提前和秋季物候延迟, 从而促进植被生产力, 但是伴随着变暖导致的干旱又会对植被生产力产生负效应 (Barber *et al.*, 2000; Angert *et al.*, 2005)。因此, 不同水热环境下 NPP 对物候的响应存在差异。

作为世界第三极, 青藏高原平均海拔超过 4000 米, 是响应气候变化的生态敏感区之一 (Liu and Chen, 2000; Che *et al.*, 2014)。位于青藏高原中部的念青唐古拉山中段地区, 典型植被类型为高寒草甸, 属半干旱气候区 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1984)。这里海拔高差大, 从低海拔到高海拔气候干旱度逐渐降低, 高寒草甸分布存在明显的海拔上限和下限, 因而该地区为明确上述问题提供了很好的研究平台。近几十年来, 遥感技术的迅速发展为在景观和区域尺度上研究植被生长的长期变化提供了可能。长时间序列的归一化植被指数 (NDVI) 能够反映植被生长的季节和年际变化特征 (Huete *et al.*, 2002), 因而被广泛运用于分析植被生长状况的时空变化及其与气候变化的关系 (Pettorelli *et al.*, 2005; Ding *et al.*, 2007; Mao *et al.*, 2012; Piao *et al.*, 2014)。

本章中, 我们系统收集整理了西藏当雄县念青唐古拉山南坡 7 个海拔梯度固定样地地上最大生物量 (即地上 NPP) 实测数据、优势物种高山嵩草物候观测数据 (返青期、枯黄期)、沿海拔梯度的短期气象观测数据、当雄县气象站长期观测数据以及长时间序列 MODIS NDVI 数据, 旨在阐明 2000 - 2013 年沿海拔梯度高寒草甸 NPP 对降水、温度以及物候变化的敏感性差异及其与最适宜海拔分布中心的关系, 为理解不同水热环境下高寒植被生产力对气候变化的响应规律, 以及评估在气候变化背景下高寒生态系统的脆弱性提供科学依据。

4.2 数据和方法

4.2.1 样地和样带的布设

本研究在念青唐古拉山南坡 (阳坡) 沿海拔梯度建立了 7 个固定样地 (图 4.1), 样地的具体布设详见第二章。

坡向是重要的地形因子之一, 其通过影响光照、温度及降水的空间分配进而影响到植物群落的组成与分布。为理解坡向是否会影响植被生产力对温度和降水变化的敏

感性及其海拔变化格局，并且考虑到固定样地实测数据的代表性，本研究着重选择三条宽 2 km 的海拔梯度样带进行剖析（图 4.1），海拔跨度包括草甸的上、下限。样带 1 设置在 7 个固定样地所在的坡面，海拔范围 4350 m - 5250 m；样带 2 设置在样带 1 以西海拔跨度更大的坡面，海拔范围 4350 m - 5400 m；样带 3 设置在阳坡（南坡）对面的阴坡（北坡），海拔范围 4250 m - 5250 m，其最高海拔低于南坡，草线位置几乎接近峰顶。

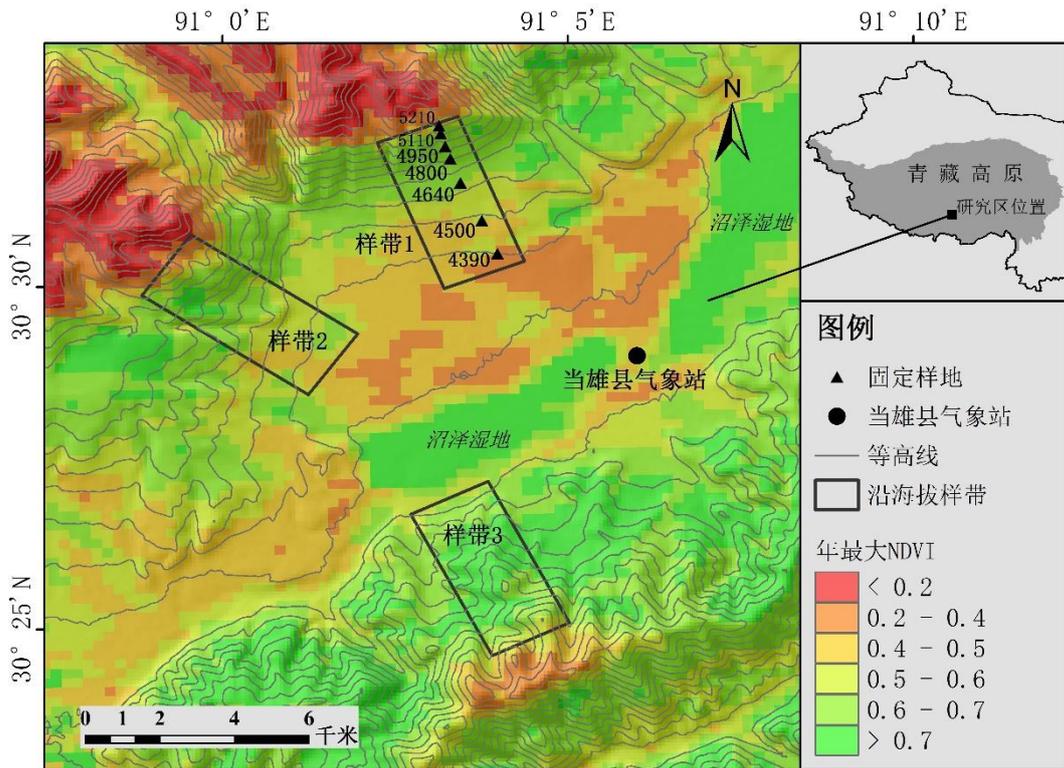


图 4.1 研究区地理位置、固定样地以及选取的三条海拔样带分布图。

Fig. 4.1 Location of the study area, sampling plots and the three selected altitudinal transects.

4.2.2 2000 - 2013 年 ANPP 的估算

固定样地最大生物量的测定方法详见第二章。

利用 ArcGIS 软件，提取出 2000 - 2013 年 7 个海拔对应点的 NDVI 值。为了保持 NDVI 值与实测的地上生物量在时间上一致，我们分别采用 2009 - 2013 年第 209 天（7 月 28 至 8 月 12 日最大值合成）的 NDVI 作为回归分析值。以每个海拔 6 个固定样方的地上生物量平均值作为该海拔的地上净初级生产力，记为 ANPP。如图 4.2 所示，NDVI 与 ANPP 表现为非常密切的线性关系 ($R^2 = 0.80, p < 0.001, n = 35$)，因而建立 NDVI 与 ANPP 的线性回归模型为： $ANPP = 742.04 \times NDVI - 79.42$ 。每年最大

NDVI 值代表了植被生长盛期的信息。通过建立的回归模型，我们利用年最大 NDVI 值来估算出整个研究区域内 14 年（2000 - 2013）的地上净初级生产力。

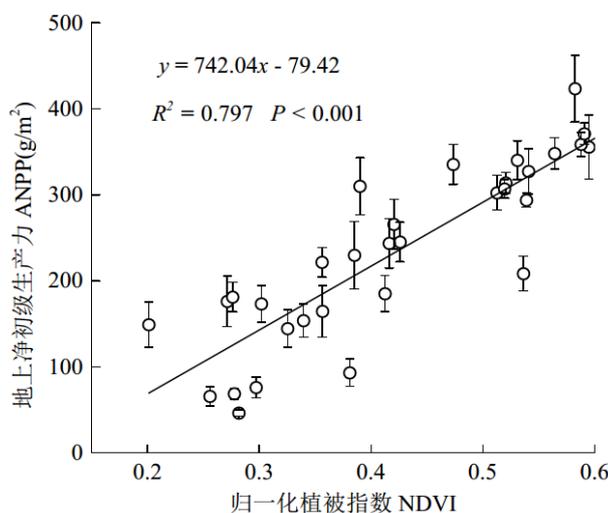


图 4.2 沿海拔梯度 NDVI 与 ANPP 的回归关系。误差线为标准误。

Fig. 4.2 Relationship between NDVI and ANPP along an altitudinal gradient. Bar lines indicate standard error of the mean.

4.2.3 ANPP 对降水和温度变化的敏感性分析

基于估算的 2000 - 2013 年 ANPP，分析 ANPP 对降水和温度变化的敏感性。气候因子选取与植被生长关系最为密切的生长季降水量（GSP）和生长季平均气温（GST），其中生长季定义为 5 - 9 月。通过比较分析发现，2006 - 2013 年沿海拔梯度自动气象站观测的生长季降水量和平均气温的年际变化与当雄县气象站观测数据具有很好的一致性（图 4.3），说明在距离当雄县气象站一定范围内，降水和气温都应该表现为相同的年际变化趋势。因此，在整个研究区范围内（距离当雄县气象站都不超过 15 km），我们可以利用当雄县气象站长期观测的气象数据来分析不同海拔 ANPP 对降水和温度变化的敏感性。

敏感性大小采用 ANPP 与气候因子（温度、降水）之间线性回归方程的斜率来表示，斜率绝对值表示 ANPP 对气候因子变化的敏感性大小，正、负斜率分别表示 ANPP 对气候因子的变化表现为正响应、负响应。

根据当雄县气象站观测数据，利用编写的 IDL 程序，计算研究区内每个像元 ANPP 与 GSP 和 GST 的线性回归斜率以及多年平均（2000 - 2013 年）ANPP。利用 ArcGIS 10.3 软件，分别统计出三个海拔样带内每个像元的多年平均 ANPP、回归斜率以及像元中心对应的 DEM 海拔高程值。利用三次多项式方程（ $y = ax^3 + bx^2 + cx + d$ ），我们

分别拟合了 ANPP 与海拔的非线性关系以及其 ANPP-GSP 和 ANPP-GST 的关系斜率与海拔的相关模式。根据拟合的多年平均 ANPP 随海拔的变化曲线方程, 利用求导数的方法找到曲线极大值所对应的海拔高度, 并以此海拔作为高寒草甸最适宜海拔分布中心, 该分布中心代表了高寒草甸生长最适宜的海拔地带。

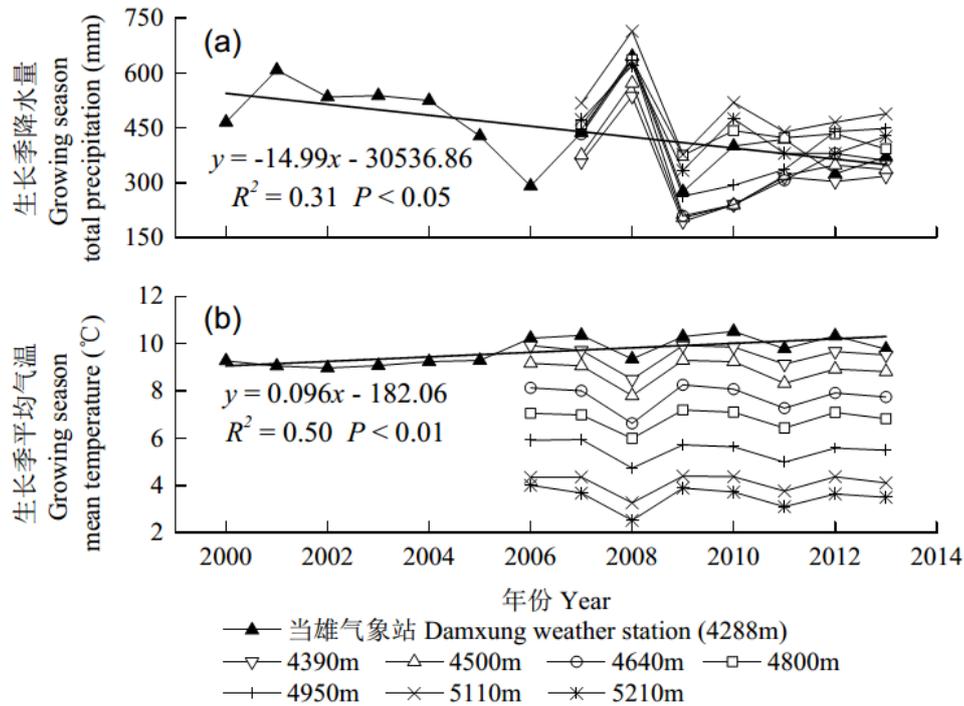


图 4.3 2006 - 2013 年沿海拔梯度 HOBO 气象站观测数据与当雄县气象站观测数据的年际变化趋势比较: (a) 生长季降水, (b) 生长季平均气温。

Fig. 4.3 Comparisons of inter-annual trends in (a) growing season precipitation and (b) growing season mean air-temperature obtained from altitudinal HOBO weather stations (2006 - 2013) and Damxung weather station (2000 - 2013).

4.2.4 植被枯黄期的遥感估算

为了进一步分析物候变化如何影响植被生产力, 我们基于遥感 NDVI 数据计算出返青期 (GUD) 和枯黄期 (LCD), 确定生长季长度 (GSL), 利用上述三个海拔样带, 分析 ANPP 与返青期、枯黄期和生长季长度的关系及其沿海拔变化。分析方法与 ANPP 对降水和温度变化的敏感性分析类似。这里, 遥感物候的计算方法采用比例阈值法 (White *et al.*, 1997), 该方法请详见第三章的介绍, 这里着重介绍植被枯黄期的计算。

枯黄期的遥感计算与返青期类似, 定义为在 NDVI 下降阶段 $NDVI_{ratio}$ 在第一次低于某一阈值出现的时刻 (图 3.1)。在计算返青期时, 利用 20% 阈值估算的返青期与当雄 7 个海拔梯度地面观测的返青期在海拔 4390 m - 4800 m 具有非常好的同步变化

趋势。这里，枯黄期阈值采用 60%，该阈值提取出的 NDVI 枯黄期与 7 个海拔梯度地
 面观测数据在海拔 5110 m 以下具有很好的年际同步变化趋势。

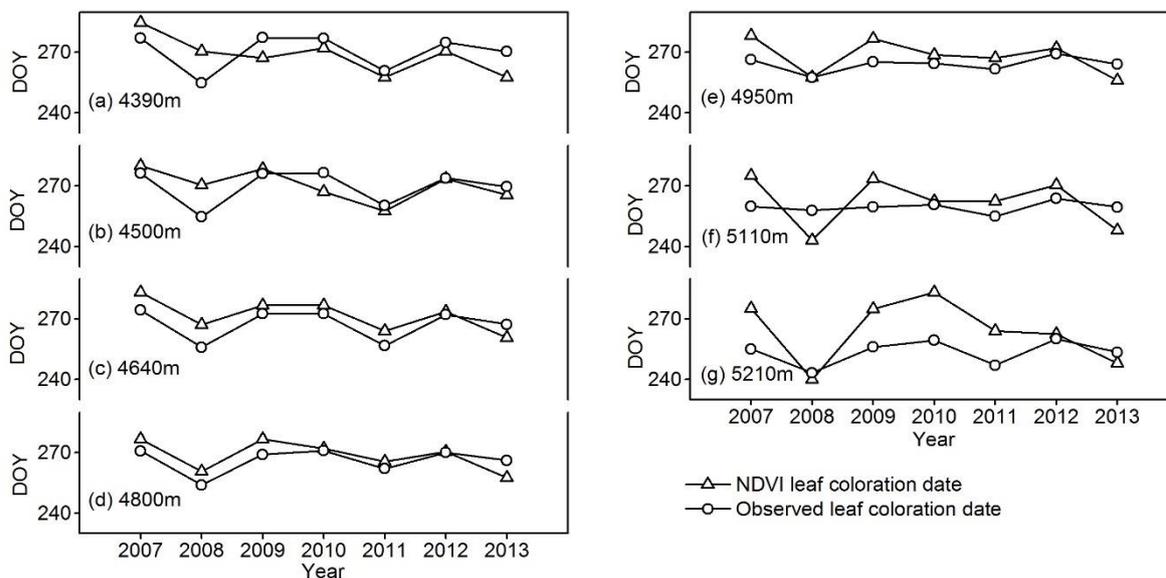


图 4.4 遥感 NDVI 枯黄期与当雄 7 个海拔梯度长期地面观测的枯黄期年际变化对比。观测数据
 为当地优势物种高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 的枯黄期 (2007 - 2013)。

Fig. 4.4 Comparisons of interannual changes in NDVI leaf coloration dates and the observed data at
 seven altitudinal sites along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains.

4.3 研究结果

4.3.1 ANPP 的海拔分异规律

图 4.5 显示，随着海拔的升高，固定样地的实测 ANPP 与同期 NDVI 值均表现为
 先升高后降低的单峰格局，不同年份 ANPP 一般在海拔 4950 m 达到最大值（除了
 2012 年外）。与 ANPP 海拔格局类似，NDVI 随着海拔升高也呈先升高后降低的格局，
 不同年份 NDVI 最大值均出现在海拔 4950 m。

在三个海拔梯度样带中，三次多项式方程很好地拟合了多年平均 ANPP 沿海拔梯
 度的变化，其中样带 1 海拔变化对 ANPP 变化的解释度最高，达到 85%，其次分别是
 样带 2 和样带 3，解释度分别为 70%和 48%（图 4.6a-c）。从拟合曲线可以看出，随着
 海拔的升高，多年平均 ANPP 呈现出先升高后降低的单峰格局（图 4.6a-c），这与固
 定样地的实测 ANPP 海拔变化格局一致。如图 4.6 所示，虚线表示 ANPP 随海拔的拟
 合曲线最大值出现的海拔高度，该海拔可视为高寒草甸最适宜海拔分布中心。样带 1、
 2、3 的高寒草甸最适宜海拔分布中心分别出现在海拔 4893 m、4942 m 和 4856 m。

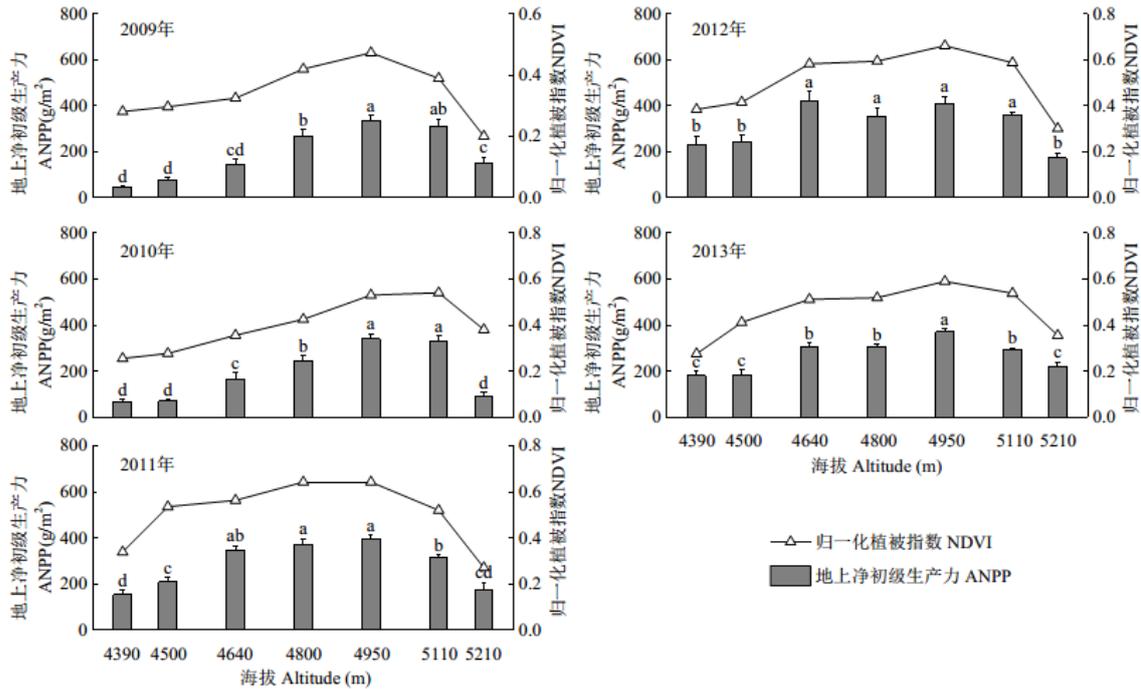


图 4.5 2009 - 2013 年实测 ANPP 和 NDVI 的海拔变化格局。不同字母表示不同海拔之间 ANPP 差异显著 ($p < 0.05$), 误差线为标准误。

Fig. 4.5 Altitudinal variations in observed ANPP and NDVI during 2009 - 2013. Different letters indicate significant differences among the seven altitudes ($p < 0.05$). Bar lines indicate standard error of the mean.

4.3.2 ANPP 对降水和温度敏感性的海拔分异规律

由当雄县气象站观测数据的年际变化趋势可知 (图 4.3), 2000 - 2013 年间, 该区域 GSP 年际变化呈显著降低趋势 ($p < 0.05$), GST 呈显著增加趋势 ($p < 0.01$)。三个海拔梯度样带 ANPP 与 GSP 呈正相关关系, 其降水回归斜率为正值 (图 4.6d-f); 而 ANPP 与 GST 呈负相关关系, 其温度回归斜率为负值 (图 4.6g-i)。在高寒草甸最适宜海拔分布中心以下的低海拔地区, 占 81% 的像元 ANPP 与 GSP 和 GST 关系达到显著相关 ($p < 0.05$) 或弱相关 ($p < 0.10$), 而在分布中心以上高海拔地区, 达到显著相关 ($p < 0.05$) 或弱相关 ($p < 0.10$) 的像元数则相对较少 (44%) (图 4.6d-f)。

三个海拔梯度样带均表现为在高寒草甸最适宜海拔分布中心附近, ANPP 与降水和温度的回归斜率的绝对值最低, 而在远离该分布中心的较高或较低海拔, 其回归斜率的绝对值逐渐增大。综上所述, ANPP 对降水和温度变化的敏感性与多年平均 ANPP 在海拔格局上具有相反的变化趋势, 即在高寒草甸最适宜海拔分布中心附近, ANPP

对降水和温度变化的敏感性最低，而在远离该分布中心的较高和较低海拔，ANPP 对降水和温度变化的敏感性则相对较大。

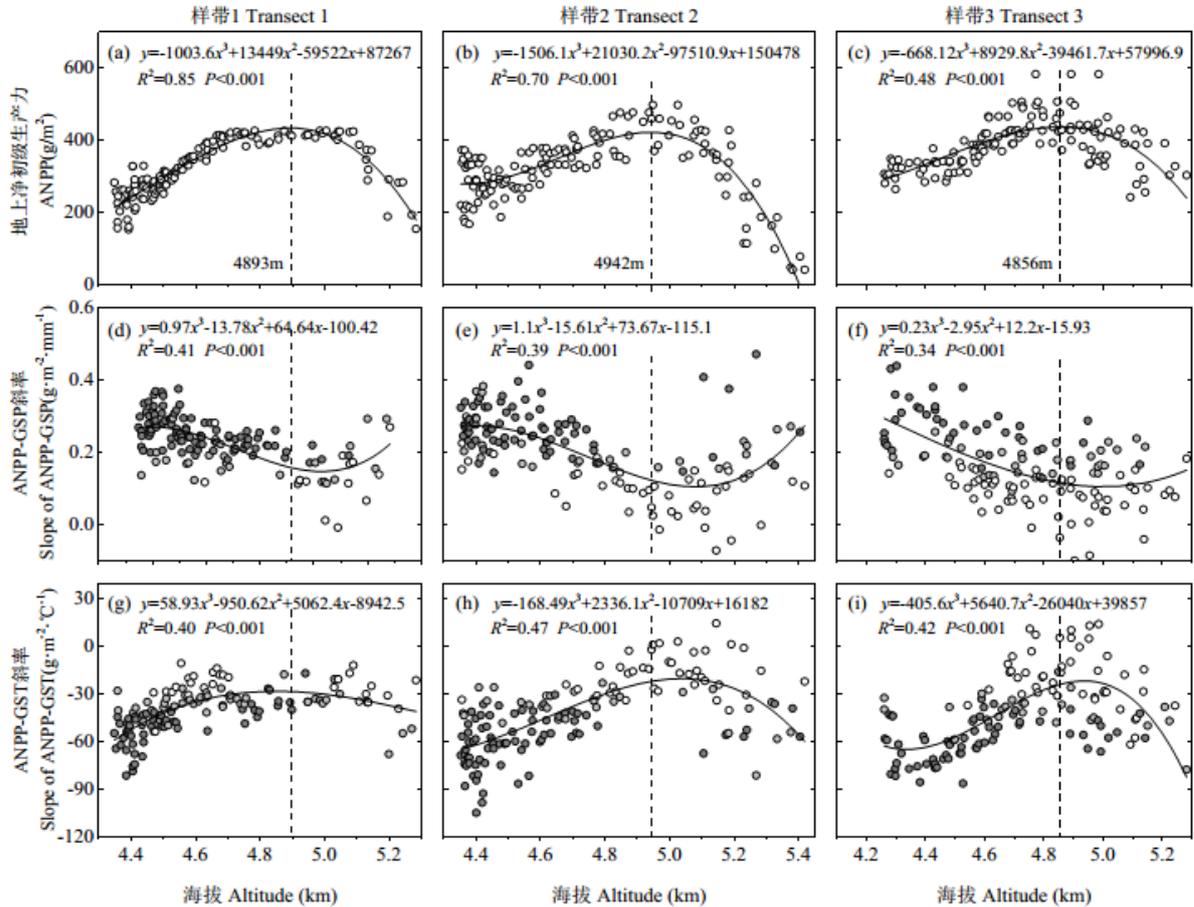


图 4.6 三条海拔样带多年平均 ANPP (a-c)、ANPP 分别与 GSP (d-f) 和 GST (g-i) 的回归斜率随海拔的变化格局。深灰色和浅灰色填充圆圈分别表示显著水平达到 0.05 和 0.10，虚线表示高寒草甸的海拔分布中心。

Fig. 4.6 Altitudinal variations in multi-year mean ANPP (a-c) and the regression slopes of (d-f) ANPP vs GSP and (g-i) ANPP vs GST along the three altitudinal transects. The dark gray and light gray filled circles indicate statistical significance at the 0.05 and 0.10 levels, respectively. Dashed lines indicate the altitudinal distribution center of the alpine meadow.

我们进一步分析了三个海拔梯度样带内所有像元 ANPP 的降水和温度敏感性与多年平均 ANPP 的关系。如图 4.7 所示，三条样带 ANPP-GSP 回归斜率与多年平均 ANPP 都呈显著负相关关系 ($p < 0.001$)，而 ANPP-GST 回归斜率与多年平均 ANPP 都呈显著正相关关系 ($p < 0.001$)。因此，从敏感性的角度看，ANPP 的降水和温度敏感性（回归斜率的绝对值）与 ANPP 均呈显著负相关关系 ($p < 0.001$)，即随着 ANPP 的升高，ANPP 对降水和温度变化的敏感性逐渐降低。

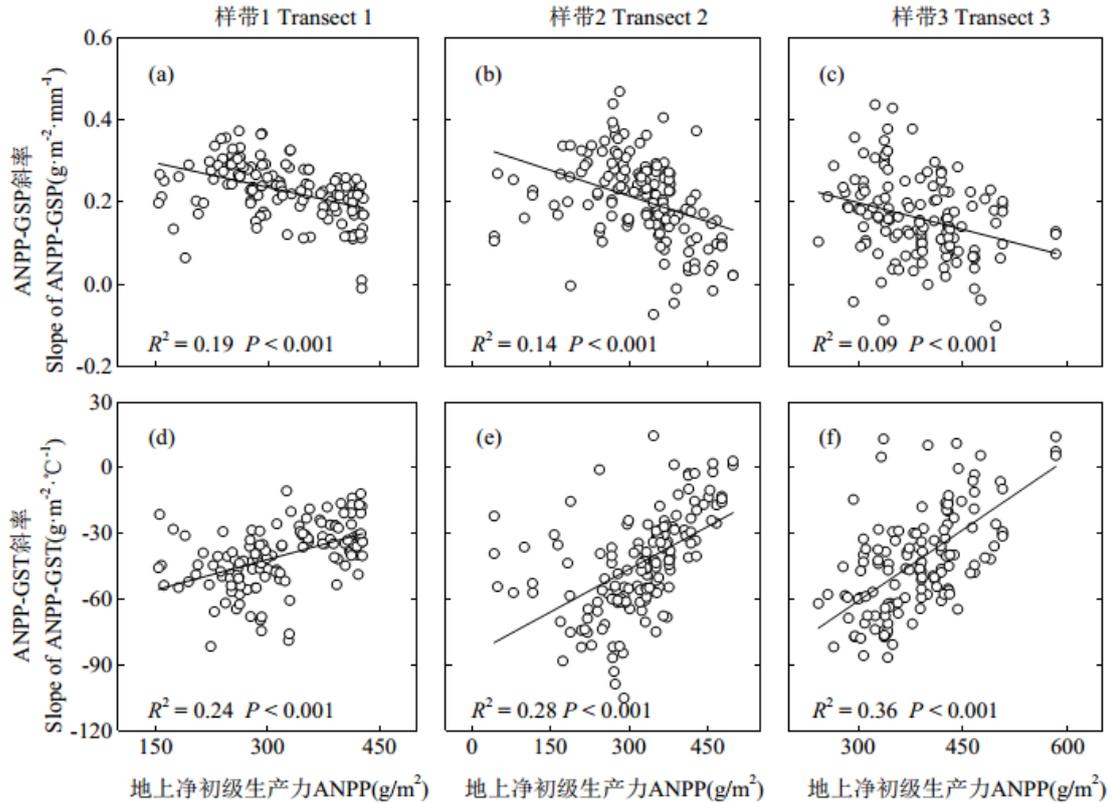


图 4.7 三条海拔样带多年平均 ANPP 分别与其降水回归斜率(a-c)和温度回归斜率(d-f)之间的关系。

Fig. 4.7 Relationships of multi-year mean ANPP to the regression slopes of ANPP vs GSP (a-c) and ANPP vs GST (d-f) along the three altitudinal transects.

4.3.3 ANPP 对物候变化敏感性的海拔分异

图 4.8 显示了 ANPP 与返青期、枯黄期和生长季长度的回归斜率随海拔的变化格局。回归斜率表示 ANPP 对返青期、枯黄期和生长季长度变化的敏感性大小。ANPP 与返青期的回归斜率主要为负值,但在三条样带中,两者的相关性在多数像元点上(占 90.2%)均没有达到显著水平 ($p < 0.05$) (图 4.8a-c); ANPP 与枯黄期的回归斜率为主要正值,其中达到显著相关 ($p < 0.05$) 的像元点在样带 1、样带 2 和样带 3 中分别占总数的 84.6%、66.2%和 28.7% (图 4.8d-f); ANPP 与生长季长度的回归斜率为正值,其中达到显著相关 ($p < 0.05$) 的像元点在样带 1、样带 2 和样带 3 中分别占总数的 79.4%、81.1%和 62.5% (图 4.8g-i)。

ANPP 与返青期、枯黄期和生长季长度的回归斜率随海拔的变化规律及其与高寒草甸最适宜海拔分布中心的关系比较复杂。具体从拟合曲线海拔变化趋势来看,在样带 1 中,ANPP 与返青期、枯黄期、生长季长度的回归斜率随海拔升高呈现先升高后

降低的格局，且在最适宜海拔分布中心 4893 m 附近较高，而在低海拔和高海拔较低（图 4.8a, d, g）；样带 2 中，ANPP 与返青期的回归斜率随海拔升高呈先升高后降低格局（图 4.8b），而与枯黄期的回归斜率随海拔升高呈线性降低趋势（图 4.8e），与生长季长度的回归斜率在最适宜海拔分布中心 4942 m 以下变化不明显，而在最适宜海拔分布中心以上呈降低趋势（图 4.8h）；样带 3 中，ANPP 与返青期的回归斜率随海拔升高呈降低趋势（图 4.8c），与枯黄期和生长季长度的回归斜率随海拔升高呈先下降后升高的格局，其中与枯黄期的回归斜率在最适宜海拔分布中心 4857 m 附近达到最低（图 4.8f, i）。

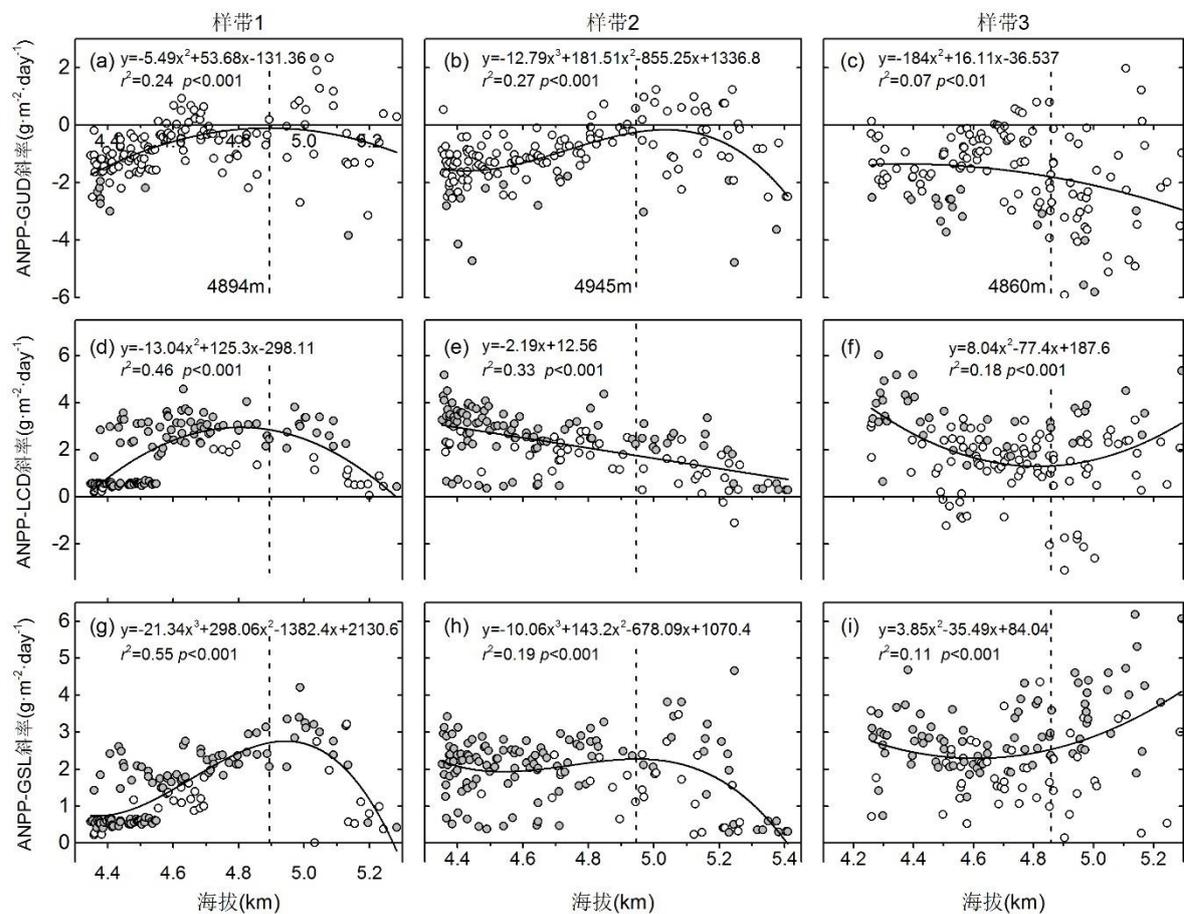


图 4.8 三条海拔样带 ANPP 分别与返青期 (Green-up date, GUD)、枯黄期 (Leaf coloration date, LCD) 和生长季长度 (Growing season length, GSL) 的回归斜率随海拔的变化格局。灰色填充圆圈表示显著水平达到 $p < 0.05$ ，虚线表示高寒草甸的海拔分布中心。

Fig. 4.8 Altitudinal variations in the regression slopes of ANPP vs green-up date (GUD), Leaf coloration date (LCD), and growing season length (GSL) along the three altitudinal transects. The gray filled circles indicate significance at the $p < 0.05$ level. Dashed lines indicate the altitudinal distribution center of the alpine meadow.

从区域来看, ANPP 与生长季长度具有密切的关系 (图 4.9), 其中弱相关 ($p < 0.10$) 及显著相关 ($p < 0.05$) 的像元面积占总面积的 70.6%, 表明 ANPP 的变化受到生长季长度变化的影响。

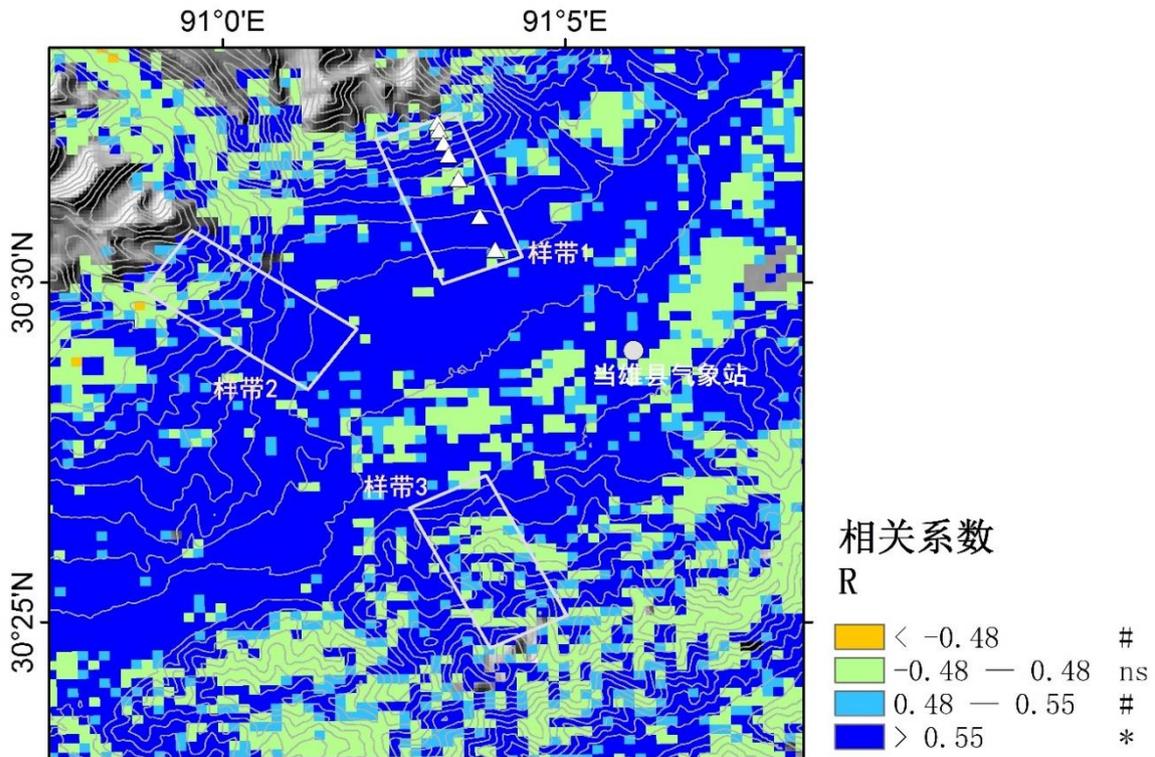


图 4.9 ANPP 与生长季长度 (GSL) 的关系。# $p < 0.10$, * $p < 0.05$, ns 没有显著关系。误差线为标准误差

Fig. 4.9 Relationships of ANPP and growing season length (GSL). #, * indicate significance at $p < 0.10$ and $p < 0.05$ levels, respectively. ns means no significant. Bar lines indicate standard error of the mean.

4.4 讨论

多数情况下, 随海拔升高, 温度降低而降水增加 (Körner, 2007)。在干旱半干旱地区, 水热组合因子沿海拔梯度的变化控制着高寒草地优势或关键物种的生长和分布 (Klimeš and Dolezal, 2010; 王忠, 2011; Li *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2016)。因此, 不同海拔高度的植被对气候变化的响应方式应该有所不同。我们的研究结果显示, 固定样地的实测 ANPP 与同期 NDVI 值随海拔均表现为先升高后降低的单峰格局 (图 4.5), 三个海拔梯度样带的多年平均 ANPP 随海拔同样表现出先升高后降低的单峰格局 (图 4.6a-c), 说明在海拔梯度上存在一个最适宜高寒草甸植被生长的分布

中心。ANPP 对降水和温度变化的敏感性在这个分布中心附近最低，而远离该分布中心的较高和较低海拔则相对较大（图 4.6b-c）。

根据限制因子作用律，植被生物量 and 生产力一般在最适宜环境条件下达到最大，在远离该适宜区时呈降低趋势（Odum, 1971; 罗天祥和赵士洞, 1997; 罗天祥等, 1999）。植物的生长和分布依赖于各环境因子的综合作用，并且必然受到一种或几种关键因子的限制。在干旱半干旱地区，植被生产力的限制因子随海拔会发生转变。在低海拔地区，NPP 主要受到低降水导致的干旱胁迫（王忠, 2011; Wang *et al.*, 2013），同时相对较高的温度导致蒸散增加进一步加剧了植物的水分胁迫（Webb *et al.*, 1983; Epstein *et al.*, 1997; 李娜等, 2011）。在较高海拔地区，低温也会导致植物生长普遍出现水分或养分限制（Vitousek *et al.*, 1991; Luo *et al.*, 2009），从而导致较低的生产力（Wang *et al.*, 2013）。在生理生态机制上，当土壤温度低于 7°C 时，叶同化 CO₂ 的日总量显著下降；而当土壤温度大于 7°C 时，植物光合生产力对温度的敏感性显著下降（Wieser *et al.*, 2007）。在本研究区念青唐古拉山南坡，Wang 等（2013）研究发现，水热组合因子决定了生产力沿海拔梯度的单峰分布格局，在海拔梯度上存在最适宜植被生长的水热组合环境，其生长季平均气温和土壤温度分别为 5.4 - 5.9°C 和 7.4 - 8.5°C，水热组合指标即生长季降水与积温（ $\geq 5^\circ\text{C}$ ）的比值为 0.80 - 0.84，与光合生产力机理模型一致（Luo *et al.*, 2009）。根据联系叶氮含量和碳稳定同位素与土壤水量平衡的光合生产力机理模型，当植被蒸腾与蒸散量比值小于 0.85 时，土壤水分供给是生产力的主要限制因子，而当植被蒸腾与蒸散量比值大于该阈值时，土壤氮素养分供给是生产力的主要限制因子（Luo *et al.*, 2009）。因此，在最适宜海拔分布中心附近，植物生长具有最适宜的水热组合环境，其所面临的环境胁迫相对较小，水热因子的年际波动很少会超出其最适宜的水热组合范围，因而其对水热因子年际变化的敏感性相对较低。而在远离最适宜海拔分布中心的高海拔和低海拔时，植物生长受到的环境胁迫较大（如低海拔地区高温和降水较少导致干旱胁迫，高海拔地区低温导致水分和养分胁迫），因而对水热因子年际变化的响应更为敏感。

此外，从物种多样性的角度看，一个高度稳定的生态系统往往同时具有较高的物种丰富度（Bai *et al.*, 2008）。由于共存物种对限制资源的利用存在互补性，群落物种丰富度增加会增强生态系统的稳定性（Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Naeem and Li, 1997）。在本研究区此前的研究结果显示，物种丰富度与 ANPP 的海拔格局类

似,随海拔升高也呈先升高后降低的单峰分布格局,两者具有相同的海拔分布中心(王忠,2011; Wang *et al.*, 2013)。因此,在最适宜海拔分布中心,物种丰富度最高且 ANPP 最大,生态系统结构相对稳定,因而其对环境变化的敏感性较低。

对比不同坡向三个海拔梯度样带的结果,坡向并没有改变植被生产力对温度和降水变化的敏感性随海拔的变化格局(图 4.6d-i),这可能与季风气候效应有关。青藏高原高寒草甸和草原是适应寒冷和干旱气候的高原地带性植被,其形成和分布深受印度季风气候效应的影响。在西风与季风交互作用下,生长季早期既寒冷又干旱。我们前期研究发现,在雨热同期的季风气候效应下,为避免春季低温和干旱胁迫,高寒草地广布优势物种普遍形成一种能感应季风雨来临时间的返青物候适应策略(Li *et al.*, 2016),草地植被生长主要受生长季降水的控制(Zhao *et al.*, 2016)。由于印度洋水汽主要沿雅鲁藏布江大峡谷通道向高原内陆输送,同一峡谷相对分布的南坡与北坡具有相似的生长季降水变化格局(Liu *et al.*, 2011)。因此,高寒草地生产力对季风降水的敏感性及其沿海拔梯度的单峰分布格局应该具有普遍性。研究结果进一步显示,ANPP 对降水和温度的敏感性(其回归关系斜率的绝对值)与 ANPP 呈显著负相关关系(图 4.7),即 ANPP 越大,其对温度和降水变化的敏感性越低,这与两者在海拔梯度上的分布格局是一致的。该结果指出,在植被生长状况较差的地区,高寒草地生态系统受到的环境胁迫较大,其对气候变化的响应更加敏感和脆弱。

我们的结果还显示,研究区 ANPP 与生长季长度主要呈显著正相关($p < 0.05$)或弱正相关($p < 0.10$)关系(图 4.8g-i, 图 4.9)。2001 - 2013 年间研究区 ANPP 呈降低趋势,返青期推迟,枯黄期提前,导致生长季长度缩短是影响 ANPP 降低的原因之一。此外,ANPP 对返青期、枯黄期和生长季长度变化的敏感性随海拔的变化规律比较复杂,与最适宜海拔分布中心的关系并不明确,这可能是由于 ANPP 和物候对环境因子的响应机制存在差异,如 ANPP 主要受到整个生长季期间温度和降水等因子的综合影响,而返青期则主要是受到返青期前的降水以及雨季来临时间的影响(Li *et al.*, 2016)。

据当雄县气象站记录,研究区最近 14 年(2000 - 2013 年)生长季平均气温显著升高,生长季降水量显著减少,气候出现暖干化趋势(图 4.3)。气候变暖可能会减弱高海拔地区植被生长的低温胁迫,但同时也会进一步加剧其在低海拔的干旱胁迫,进而可能使高寒嵩草草甸最适宜海拔分布中心沿海拔发生上移(Wang *et al.*, 2013)。在

嵩草草甸海拔分布中心以下的低海拔地区,降水减少和温度升高共同加剧了干旱胁迫,ANPP 的降低趋势更加明显(图 4.6d-i)。因此,在暖干化气候变化背景下,高寒草甸生态系统将变得更加脆弱,并将加剧人类活动引起的草地退化(郑度等, 2002; 李克让等, 2005; Chen *et al.*, 2014)。

4.5 小结

本章分析了西藏当雄县念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力对降水、温度和物候变化的敏感性及其随海拔的变化规律。研究结果表明:(1) ANPP 随海拔的变化整体上均表现为先增加后降低的单峰分布格局,说明在海拔梯度上存在一个最适宜植被生长的分布中心;(2) ANPP 的降水和温度敏感性与 ANPP 在海拔格局上具有相反的变化趋势,即 ANPP 对降水和温度变化的敏感性在最适宜植被生长的海拔分布中心附近最低,而在远离该分布中心的较高和较低海拔则相对较大;(3) ANPP 普遍呈下降趋势,返青期推迟和枯黄期提前导致生长季长度缩短是影响 ANPP 降低的原因之一。ANPP 对返青期、枯黄期和生长季长度变化的敏感性随海拔的变化规律比较复杂,与最适宜海拔分布中心的关系并不明确。本研究结果阐明了不同海拔高寒草甸生产力对降水和温度变化的敏感性差异及其与最适宜海拔分布中心的关系,这有助于我们更好地理解 and 预测未来气候变化下不同水热组合环境的高寒植被对气候变化的响应规律。

第五章 结论与展望

5.1 结论

本研究基于西藏当雄县念青唐古拉山南坡 7 个海拔梯度固定样地实验平台, 利用地面数据, 包括生物量实测数据、物候观测数据、沿海拔梯度的 HOBO 气象站数据, 结合长时间序列的遥感 NDVI 数据和青藏高原 73 个气象站数据, 分析了青藏高原的植被返青期与雨季开始日期、返青期前温度降水的关系, 以及高寒草地 ANPP 对降水、温度和物候变化的敏感性及其随海拔的变化规律。主要结论如下:

5.1.1 高寒草地植被返青期受到雨季开始日期以及返青期前 30/60 天降水量的控制

本研究发现, 青藏高原 73 个气象站点中有 47 个气象站点雨季开始日期与 NDVI 返青期 (2001 - 2013) 存在显著正相关, 表明 NDVI 返青期受到雨季来临的影响。高寒草地 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天降水量普遍呈负相关关系, 但与温度的关系存在地理分异, 即 NDVI 返青期与返青期前 30/60 天的平均温度在高原北部呈现出负相关关系, 而在高原南部呈现正相关关系。NDVI 返青期的时空变化受到雨季开始日期以及返青期前 30/60 天降水量的控制, 其对降水变化比较敏感, 但对温度变化不敏感。研究结果验证了课题组最新研究发现的普遍意义。青藏高原春季既寒冷又干旱, 高寒植被春季生长将同时受到低温干旱的双重胁迫。在雨热同期的季风气候效应下, 为避免春季低温和干旱胁迫, 高寒草地植被很可能普遍形成一种能感应季风雨来临时间的物候适应策略。

5.1.2 高寒草地 NPP 对气候变化的敏感性存在海拔差异

在干旱半干旱地区, 高寒植被生长一般在低海拔受到干旱胁迫, 而在高海拔出现低温胁迫。植被 NPP 的环境限制因子沿海拔梯度发生变化, 其对温度和降水变化的响应方式存在差异。我们的研究表明: (1) 多年平均 ANPP 随海拔的变化整体上均表现为先增加后降低的单峰分布格局, 说明在海拔梯度上存在一个最适宜植被生长的分布中心; (2) ANPP 与生长季降水量呈正相关关系, 与生长季平均气温呈负相关关系, 其相关斜率的绝对值 (指示 ANPP 的降水敏感性和温度敏感性大小) 与 ANPP 的海拔格局具有相反的变化趋势, 即在最适宜植被生长的海拔分布中心附近, ANPP 对降水和温度变化的敏感性最低, 而在远离该分布中心的较高/较低海拔, ANPP 对降

水和温度变化的敏感性则相对较大。(3) ANPP 与生长季长度密切相关, 而生长季长度受返青期和枯黄期的影响, ANPP 与返青期、枯黄期和生长季长度的回归斜率随海拔的变化规律比较复杂, 与最适宜海拔分布中心的关系并不明确。

5.2 问题与展望

5.2.1 开展降水形态对返青期的影响研究

本研究发现青藏高原大多数站点 NDVI 返青期与雨季开始日期和返青期前 30/60 天降水量具有很好的关系, 但是仍然存在一些站点两者之间的关系不明显, 这可能是由于返青前低温尤其是夜间低温导致总降水量中有大量降雪形式, 而固态水不能被植物吸收因而不能对植物生长产生影响, 从而对研究结果产生影响。因此, 今后的工作需要进一步开展春季返青期前降水形态对返青期的影响研究。

5.2.2 大尺度高寒草地 NPP 对气候变化的敏感性研究

不同水热环境下, 高寒草地 NPP 对温度和降水的响应程度不同。本研究阐明了不同海拔高寒草地 NPP 对降水和温度变化的敏感性差异及其与最适宜海拔分布中心的关系。那么, 在大尺度沿经纬度水平方向导致的水热环境变化下, 高寒草地 NPP 对降水和温度变化敏感性是否具有相同的分异特征, 仍需进一步的研究。

参考文献

1. 杨柏娟, 王思远, 常清等. 青藏高原植被净初级生产力对物候变化的响应. 地理与地理信息科学, 2015, (05): 115-120.
2. 布仁巴音, 徐广平, 段吉闯等. 青藏高原高寒草甸初级生产力及其主要影响因素. 广西植物, 2010, (06): 760-769.
3. 陈效述, 王林海. 遥感物候学研究进展. 地理科学进展, 2009, (01): 33-40.
4. 丁明军, 张镱铨, 刘林山等. 青藏高原植物返青期变化及其对气候变化的响应. 气候变化研究进展, 2011, (05): 317-323.
5. 丁明军, 张镱铨, 孙晓敏等. 近 10 年青藏高原高寒草地物候时空变化特征分析. 科学通报, 2012, (33): 3185-3194.
6. 高雷明, 黄银晓, 林舜华. CO₂ 倍增对羊草物候和生长的影响. 环境科学, 1999, (05): 28-32.
7. 葛全胜, 戴君虎, 郑景云. 物候学研究进展及中国现代物候学面临的挑战. 中国科学院院刊, 2010, (03): 310-316.
8. 韩小梅, 申双和. 物候模型研究进展. 生态学杂志, 2008, (01): 89-95.
9. 黄瑞灵, 周华坤, 刘泽华等. 长江源区高山嵩草物候与生物量动态及其对气候变化的响应. 西北植物学报, 2012, (05): 1021-1026.
10. 李克让, 曹明奎, 於琍等. 中国自然生态系统对气候变化的脆弱性评估. 地理研究, 2005, 24(5): 653-663.
11. 李娜, 王根绪, 杨燕等. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响. 生态学报, 2011, 31(4): 895-905.
12. 林振耀, 赵昕奕. 青藏高原气温降水变化的空间特征. 中国科学, 1996, 26(4): 354-358.
13. 陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 植物物候对气候变化的响应. 生态学报, 2006, (03): 923-929.
14. 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型. 北京: 中国科学院研究生院(国家计划委员会自然资源综合考察委员会), 1996.
15. 罗天祥, 李文华, 罗辑等. 青藏高原主要植被类型生物生产量的比较研究. 生态学报, 1999, (06): 823-831.
16. 罗天祥, 石培礼, 罗辑等. 青藏高原植被样带地上部分生物量的分布格局. 植物生态学报, 2002, 26(6): 668-676.
17. 罗天祥, 赵士洞. 中国杉木林生物生产力格局及其数学模型. 植物生态学报, 1997, 21(5): 12-24.
18. 孟亚利, 曹卫星, 周治国等. 基于生长过程的水稻阶段发育与物候期模拟模型. 中国农业科学, 2003, (11): 1362-1367.
19. 秦大河, 陈振林, 罗勇等. 气候变化科学的最新认知. 气候变化研究进展, 2007,

- (02): 63-73.
20. 汤懋苍. 青藏高原季风的形成、演化及振荡特性. 甘肃气象, 1998, (01): 3-16.
 21. 王金亭. 青藏高原高山植被的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1988, (02): 3-12.
 22. 王力, 李凤霞, 周万福等. 气候变化对不同海拔高山嵩草物候期的影响. 草业科学, 2012, (08): 1256-1261.
 23. 王连喜, 陈怀亮, 李琪等. 植物物候与气候研究进展. 生态学报, 2010, (02): 447-454.
 24. 王忠. 念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力沿海拔梯度的变化机理研究. 北京: 中国科学院研究生院, 2011.
 25. 吴绍洪, 尹云鹤, 郑度等. 青藏高原近 30 年气候变化趋势. 地理学报, 2005, (01): 3-11.
 26. 徐维新, 辛元春, 张娟等. 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, (07): 1781-1793.
 27. 姚檀栋, 刘晓东, 王宁练. 青藏高原地区的气候变化幅度问题. 科学通报, 2000, (01): 98-106.
 28. 姚檀栋, 朱立平. 青藏高原环境变化对全球变化的响应及其适应对策. 地球科学进展, 2006, (05): 459-464.
 29. 张镔锂, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积. 地理研究, 2002, (01): 1-8.
 30. 张镔锂, 祁威, 周才平等. 青藏高原高寒草地净初级生产力(NPP)时空分异. 地理学报, 2013, 68(9): 1197-1211.
 31. 郑度, 林振耀, 张雪芹. 青藏高原与全球环境变化研究进展. 地学前缘, 2002, 9(1): 95-102.
 32. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏气候. 北京: 科学出版社, 1984.
 33. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏植被. 北京: 科学出版社, 1988.
 34. 周广胜, 王玉辉. 全球生态学. 北京: 气象出版社, 2003.
 35. 竺可桢. 中国近五千年来气候变迁的初步研究. 中国科学, 1973, (02): 168-189.
 36. Ahas R. Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *International Journal of Biometeorology*, 1999, 42(3): 119-123.
 37. Ahas R, Aasa A, Menzel A, *et al.* Changes in European spring phenology. *International Journal of Climatology*, 2002, 22(14): 1727-1738.
 38. Angert A, Biraud S, Bonfils C, *et al.* Drier summers cancel out the CO₂ uptake enhancement induced by warmer springs. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, 102(31): 10823-10827.
 39. Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, *et al.* Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 1999, 69(4): 491-511.
 40. Bai YF, Wu JG, Xing Q, *et al.* Primary production and rain use efficiency across a

- precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 2008, 89(8): 2140-2153.
41. Barber VA, Juday GP, Finney BP. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 2000, 405(6787): 668-673.
 42. Berdanier AB, Klein JA. Growing season length and soil moisture interactively constrain High elevation aboveground net primary production. *Ecosystems*, 2011, 14(6): 963-974.
 43. Bertin RI. Plant phenology and distribution in relation to recent climate change. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 2008, 135(1): 126-146.
 44. Boyard-Micheau J, Camberlin P, Philippon N, *et al.* Regional-scale rainy season onset detection: a new approach based on multivariate analysis. *Journal of Climate*, 2013, 26(22): 8916-8928.
 45. Bradley RS, Diaz HF, Eischeid JK, *et al.* Precipitation fluctuations over northern-hemisphere land areas since the mid-19th century. *Science*, 1987, 237(4811): 171-175.
 46. Burns DA, Klaus J, McHale MR. Recent climate trends and implications for water resources in the Catskill Mountain region, New York, USA. *Journal of Hydrology*, 2007, 336(1-2): 155-170.
 47. Cayan DR, Kammerdiener SA, Dettinger MD, *et al.* Changes in the onset of spring in the western United States. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, 82(3): 399-415.
 48. Che ML, Chen BZ, Innes JL, *et al.* Spatial and temporal variations in the end date of the vegetation growing season throughout the Qinghai-Tibetan Plateau from 1982 to 2011. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189-190: 81-90.
 49. Chen BX, Zhang XZ, Tao J, *et al.* The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189-190: 11-18.
 50. Chen J, Jonsson P, Tamura M, *et al.* A simple method for reconstructing a high-quality NDVI time-series data set based on the Savitzky-Golay filter. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 91(3-4): 332-344.
 51. Chen XQ, An S, Inouye D, *et al.* Temperature and snowfall trigger alpine vegetation green-up on the world's roof. *Global Change Biology*, 2015: n/a-n/a.
 52. Cleland EE, Chiariello NR, Loarie SR, *et al.* Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2006, 103(37): 13740-13744.
 53. Cook B, Wolkovich E, Davies TJ, *et al.* Sensitivity of spring phenology to warming across temporal and spatial climate gradients in two independent databases. *Ecosystems*, 2012, 15(8): 1283-1294.
 54. Curio J, Maussion F, Scherer D. A 12-year high-resolution climatology of atmospheric water transport over the Tibetan Plateau. *Earth System Dynamics*, 2015, 6(1): 109-124.

55. Defila C, Clot B. Phytophenological trends in Switzerland. *International Journal of Biometeorology*, 2001, 45(4): 203-207.
56. Delbart N, Le Toan T, Kergoat L, *et al.* Remote sensing of spring phenology in boreal regions: A free of snow-effect method using NOAA-AVHRR and SPOT-VGT data (1982-2004). *Remote Sensing of Environment*, 2006, 101(1): 52-62.
57. deLemos JP, Nova NAV, Pinto HS. A model including photoperiod in degree days for estimating Hevea bud growth. *International Journal of Biometeorology*, 1997, 41(1): 1-4.
58. Diaz HF, Grosjean M, Graumlich L. Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic Change*, 2003, 59(1-2): 1-4.
59. Ding MJ, Zhang YL, Liu LS, *et al.* The relationship between NDVI and precipitation on the Tibetan Plateau. *Journal of Geographical Sciences*, 2007, 17(3): 259-268.
60. Ding MJ, Zhang YL, Sun XM, *et al.* Spatiotemporal variation in alpine grassland phenology in the Qinghai-Tibetan Plateau from 1999 to 2009. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(3): 396-405.
61. Ding YH, Liu YJ, Song YF, *et al.* From MONEX to the global monsoon: a review of monsoon system research. *advances in atmospheric sciences*, 2015, 32(1): 10-31.
62. Dorji T, Totland O, Moe SR, *et al.* Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 459-472.
63. Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the U.S. great plains. *Ecology*, 1997, 78(8): 2628-2631.
64. Ernakovich JG, Hopping KA, Berdanier AB, *et al.* Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global Change Biology*, 2014, 20(10): 3256-3269.
65. Fischer A. A model for the seasonal variations of vegetation indexes in coarse resolution data and its inversion to extract crop parameters. *Remote Sensing of Environment*, 1994, 48(2): 220-230.
66. Fitter AH, Fitter RSR. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 2002, 296(5573): 1689-1691.
67. Ganguly S, Friedl MA, Tan B, *et al.* Land surface phenology from MODIS: characterization of the collection 5 global land cover dynamics product. *Remote Sensing of Environment*, 2010, 114(8): 1805-1816.
68. Guo R, Wang XK, Ouyang ZY, *et al.* Spatial and temporal relationships between precipitation and ANPP of four types of grasslands in northern China. *Journal of Environmental Sciences*, 2006, 18(5): 1024-1030.
69. Hüttich C, Herold M, Schmullius C, *et al.* Indicators of northern Eurasia's land-cover change trends from SPOT-VEGETATION time-series analysis 1998-2005. *International*

- Journal of Remote Sensing, 2007, 28(18): 4199-4206.
70. Hansen J, Sato M, Ruedy R, *et al.* Global temperature change. Proc Natl Acad Sci U S A, 2006, 103(39): 14288-14293.
71. Hart R, Salick J, Ranjitkar S, *et al.* Herbarium specimens show contrasting phenological responses to Himalayan climate. Proc Natl Acad Sci U S A, 2014, 111(29): 10615-10619.
72. Houghton RA, Hall F, Goetz SJ. Importance of biomass in the global carbon cycle. Journal of Geophysical Research Biogeosciences, 2009, 114(G2), G00E03.
73. Huete A, Didan K, Miura T, *et al.* Overview of the radiometric and biophysical performance of the MODIS vegetation indices. Remote Sensing of Environment, 2002, 83(1-2): 195-213.
74. Hurlbert SH. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs, 1984, 54(2): 187-211.
75. Huxman TE, Smith MD, Fay PA, *et al.* Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. Nature, 2004, 429(6992): 651-654.
76. Inouye DW. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. Ecology, 2008, 89(2): 353-362.
77. IPCC. Climate change 2014: impacts, adaptation, and vulnerability. Cambridge: Cambridge University Press, 2014a.
78. IPCC. Climate change 2014: synthesis report. Cambridge: Cambridge University Press, 2014b.
79. Jackson SD. Plant responses to photoperiod. New Phytologist, 2009, 181(3): 517-531.
80. Ji L, Peters AJ. Assessing vegetation response to drought in the northern Great Plains using vegetation and drought indices. Remote Sensing of Environment, 2003, 87(1): 85-98.
81. Jonas T, Rixen C, Sturm M, *et al.* How alpine plant growth is linked to snow cover and climate variability. Journal of Geophysical Research-Biogeosciences, 2008, 113(G3).
82. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1999.
83. Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(11): 569-574.
84. Körner C, Basler D. Phenology under global warming. Science, 2010, 327(5972): 1461-1462.
85. Keller F, Körner C. The role of photoperiodism in alpine plant development. Arctic Antarctic and Alpine Research, 2003, 35(3): 361-368.
86. Keskitalo J, Bergquist G, Gardstrom P, *et al.* A cellular timetable of autumn senescence. Plant Physiology, 2005, 139(4): 1635-1648.
87. Klimeš L, Doležal J. An experimental assessment of the upper elevational limit of flowering plants in the western Himalayas. Ecography, 2010, 33(3): 590-596.

88. Knapp AK, Smith MD. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
89. Kramer K. Selecting a model to predict the onset of growth of *Fagus-Sylvatica*. *Journal of Applied Ecology*, 1994, 31(1): 172-181.
90. Kramer PJ. Root resistance as a cause of decreased water absorption by plants at low temperatures. *Plant Physiology*, 1940, 15(1): 63-79.
91. Lambert AM, Miller-Rushing AJ, Inouye DW. Changes in snowmelt date and summer precipitation affect the flowering phenology of *Erythronium Grandiflorum* (Glacier Lily; Liliaceae). *American Journal of Botany*, 2010, 97(9): 1431-1437.
92. Lapenis A, Henry H, Vuille M, *et al.* Climatic factors controlling plant sensitivity to warming. *Climatic Change*, 2014, 122(4): 723-734.
93. Laube J, Sparks TH, Estrella N, *et al.* Does humidity trigger tree phenology? Proposal for an air humidity based framework for bud development in spring. *New Phytologist*, 2014, 202(2): 350-355.
94. Li CY, Junttila O, Ernstsén A, *et al.* Photoperiodic control of growth, cold acclimation and dormancy development in silver birch (*Betula pendula*) ecotypes. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(2): 206-212.
95. Li RC, Luo TX, Tang YH, *et al.* The altitudinal distribution center of a widespread cushion species is related to an optimum combination of temperature and precipitation in the central Tibetan Plateau. *Journal of Arid Environments*, 2013, 88: 70-77.
96. Li RC, Luo TX, Mölg T, *et al.* Leaf unfolding of Tibetan alpine meadows captures the arrival of monsoon rainfall. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20985.
97. Liu XD, Chen BD. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(14): 1729-1742.
98. Liu XS, Luo TX. Spatiotemporal variability of soil temperature and moisture across two contrasting timberline ecotones in the Sergyemla Mountains, Southeast Tibet. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2011, 43(2): 229-238.
99. Lloyd D. A phenological classification of terrestrial vegetation cover using shortwave vegetation index imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 1990, 11(12): 2269-2279.
100. Loreau M, Naeem S, Inchausti P, *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294(5543): 804-808.
101. Luo TX, Li W, Zhu H. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2002a, 12(4): 980-997.
102. Luo TX, Neilson RP, Tian HQ, *et al.* A model for seasonality and distribution of leaf area index of forests and its application to China. *Journal of Vegetation Science*, 2002b, 13(6): 817-830.
103. Luo TX, Pan YD, Ouyang H, *et al.* Leaf area index and net primary productivity along

- subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2004a, 13(4): 345-358.
104. Luo TX, Zhang L, Zhu HZ, *et al.* Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect. *Ecography*, 2009, 32(3): 526-538.
105. Luo YQ, Su B, Currie WS, *et al.* Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience*, 2004b, 54(8): 731-739.
106. Mölg T, Maussion F, Yang W, *et al.* The footprint of Asian monsoon dynamics in the mass and energy balance of a Tibetan glacier. *Cryosphere*, 2012, 6(6): 1445-1461.
107. Maak K, vonStorch H. Statistical downscaling of monthly mean air temperature to the beginning of flowering of *Galanthus nivalis* L. in Northern Germany. *International Journal of Biometeorology*, 1997, 41(1): 5-12.
108. Mao D, Wang Z, Luo L, *et al.* Integrating AVHRR and MODIS data to monitor NDVI changes and their relationships with climatic parameters in Northeast China. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2012, 18: 528-536.
109. Marteau R, Sultan B, Moron V, *et al.* The onset of the rainy season and farmers' sowing strategy for pearl millet cultivation in Southwest Niger. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(10): 1356-1369.
110. Maussion F, Scherer D, Molg T, *et al.* Precipitation seasonality and variability over the Tibetan Plateau as resolved by the High Asia Reanalysis. *Journal of Climate*, 2014, 27(5): 1910-1927.
111. Menzel A. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44(2): 76-81.
112. Menzel A. Phenology: Its importance to the global change community. *Climatic Change*, 2002, 54(4): 379-385.
113. Menzel A, Estrella N, Fabian P. Spatial and temporal variability of the phenological seasons in Germany from 1951 to 1996. *Global Change Biology*, 2001, 7(6): 657-666.
114. Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe. *Nature*, 1999, 397(6721): 659-659.
115. Menzel A, Sparks TH, Estrella N, *et al.* European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 2006, 12(10): 1969-1976.
116. Miller-Rushing AJ, Katsuki T, Primack RB, *et al.* Impact of global warming on a group of related species and their hybrids: Cherry tree (*Rosaceae*) flowering at Mt. Takao, Japan. *American Journal of Botany*, 2007, 94(9): 1470-1478.
117. Molau U, Nordenhall U, Eriksen B. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: A 10-year study from Swedish Lapland. *American Journal of Botany*, 2005, 92(3): 422-431.

118. Morin X, Lechowicz MJ, Augspurger C, *et al.* Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 2009, 15(4): 961-975.
119. Moron V, Lucero A, Hilario F, *et al.* Spatio-temporal variability and predictability of summer monsoon onset over the Philippines. *Climate Dynamics*, 2009, 33(7-8): 1159-1177.
120. Moulin S, Kergoat L, Viovy N, *et al.* Global-scale assessment of vegetation phenology using NOAA/AVHRR satellite measurements. *Journal of Climate*, 1997, 10(6): 1154-1170.
121. Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, *et al.* Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 1997, 386(6626): 698-702.
122. Naeem S, Li SB. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 1997, 390(6659): 507-509.
123. Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, *et al.* Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 1994, 368(6473): 734-737.
124. Nobel PS, Hartsock TL. Temperature, water, and PAR influences on predicted and measured productivity of *Agave Deserti* at various elevations. *Oecologia*, 1986, 68(2): 181-185.
125. Odum EP. *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, PA: Saunders, 1971.
126. Pangtey YPS, Rawal RS, Bankoti NS, *et al.* Phenology of high-altitude plants of Kumaun in Central Himalaya, India. *International Journal of Biometeorology*, 1990, 34(2): 122-127.
127. Pau S, Wolkovich EM, Cook BI, *et al.* Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science. *Global Change Biology*, 2011, 17(12): 3633-3643.
128. Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, *et al.* Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science*, 2012, 336(6079): 353-355.
129. Peñuelas J, Filella I. Responses to a warming world. *Science*, 2001, 294(5543): 793-794.
130. Peñuelas J, Filella I, Zhang XY, *et al.* Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*, 2004, 161(3): 837-846.
131. Pennington DD, Collins SL. Response of an aridland ecosystem to interannual climate variability and prolonged drought. *Landscape Ecology*, 2007, 22(6): 897-910.
132. Penuelas J, Sardans J, Estiarte M, *et al.* Evidence of current impact of climate change on life: a walk from genes to the biosphere. *Global Change Biology*, 2013, 19(8): 2303-2338.
133. Pepin NC, Seidel DJ. A global comparison of surface and free-air temperatures at high elevations. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2005, 110(D3).
134. Pettorelli N, Vik JO, Mysterud A, *et al.* Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in ecology & evolution*, 2005,

- 20(9): 503-510.
135. Piao SL, Cui MD, Chen AP, *et al.* 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.
136. Piao SL, Mohammad A, Fang JY, *et al.* NDVI-based increase in growth of temperate grasslands and its responses to climate changes in China. *Global Environmental Change*, 2006a, 16(4): 340-348.
137. Piao SL, Nan HJ, Huntingford C, *et al.* Evidence for a weakening relationship between interannual temperature variability and northern vegetation activity. *Nature Communications*, 2014, 5: 5018.
138. Piao SL, Fang JY, Zhou LM, *et al.* Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 2006b, 12(4): 672-685.
139. Piao SL, Friedlingstein P, Ciais P, *et al.* Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(3).
140. Price MV, Waser NM. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 1998, 79(4): 1261-1271.
141. Reed BC, Schwartz MD, Xiao XM. *Phenology of Ecosystem Processes: Applications in Global Change Research*. New York, NY: Springer New York; 2009. p. 231-246.
142. Richardson AD, Andy Black T, Ciais P, *et al.* Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity 2010, 3227-3246 p.
143. Richardson AD, Keenan TF, Migliavacca M, *et al.* Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, 169: 156-173.
144. Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, *et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
145. Sadras VO, Monzon JP. Modelled wheat phenology captures rising temperature trends: Shortened time to flowering and maturity in Australia and Argentina. *Field Crops Research*, 2006, 99(2-3): 136-146.
146. Sato T, Kimura F. How does the Tibetan Plateau affect the transition of Indian monsoon rainfall? *Monthly Weather Review*, 2007, 135(5): 2006-2015.
147. Scheifinger H, Menzel A, Koch E, *et al.* Atmospheric mechanisms governing the spatial and temporal variability of phenological phases in central Europe. *International Journal of Climatology*, 2002, 22(14): 1739-1755.
148. Schwartz MD. Green-wave phenology. *Nature*, 1998, 394(6696): 839-840.
149. Schwartz MD, Ahas R, Aasa A. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 343-351.

150. Schwartz MD, Chen ZQ. Examining the onset of spring in China. *Climate Research*, 2002, 21(2): 157-164.
151. Schwartz MD, Reiter BE. Changes in North American spring. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(8): 929-932.
152. Setiyono TD, Weiss A, Specht J, *et al.* Understanding and modeling the effect of temperature and daylength on soybean phenology under high-yield conditions. *Field Crops Research*, 2007, 100(2-3): 257-271.
153. Shen MG, Piao SL, Jeong SJ, *et al.* Evaporative cooling over the Tibetan Plateau induced by vegetation growth. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, 112(30): 9299-9304.
154. Shen MG, Tang YH, Chen J, *et al.* 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.
155. Shen MG, Zhang GX, Cong N, *et al.* Increasing altitudinal gradient of spring vegetation phenology during the last decade on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014a, 189-190: 71-80.
156. Shen MG. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2011, 108(19): E91-E92.
157. Shen MG, Sun ZZ, Wang SP, *et al.* No evidence of continuously advanced green-up dates in the Tibetan Plateau over the last decade. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110(26): E2329-E2329.
158. Shen MG, Tang YH, Chen J, *et al.* Earlier-season vegetation has greater temperature sensitivity of spring phenology in Northern Hemisphere. *Plos One*, 2014b, 9(2).
159. Song CQ, You SC, Ke LH, *et al.* Spatio-temporal variation of vegetation phenology in the Northern Tibetan Plateau as de-tected by MODIS remote sensing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(8): 853-863.
160. Stern RD, Dennett MD, Garbutt DJ. The start of the rains in West Africa. *Journal of Climatology*, 1981, 1(1): 59-68.
161. Studer S, Stockli R, Appenzeller C, *et al.* A comparative study of satellite and ground-based phenology. *International Journal of Biometeorology*, 2007, 51(5): 405-414.
162. Suzuki S, Kudo G. Responses of alpine shrubs to simulated environmental change during three years in the mid-latitude mountain, northern Japan. *Ecography*, 2000, 23(5): 553-564.
163. Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379(6567): 718-720.
164. van Vliet AJH, de Groot RS, Bellens Y, *et al.* The European phenology network. *International Journal of Biometeorology*, 2003, 47(4): 202-212.
165. Vitousek PM, Howarth RW. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur?

- Biogeochemistry, 1991, 13(2): 87-115.
166. Walther GR, Post E, Convey P, *et al.* Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416(6879): 389-395.
167. Wang C, Cao RY, Chen J, *et al.* Temperature sensitivity of spring vegetation phenology correlates to within-spring warming speed over the Northern Hemisphere. *Ecological Indicators*, 2015, 50: 62-68.
168. Wang HJ, Dai JH, Zheng JY, *et al.* Temperature sensitivity of plant phenology in temperate and subtropical regions of China from 1850 to 2009. *International Journal of Climatology*, 2014a: n/a-n/a.
169. Wang SP, Wang CS, Duan JC, *et al.* Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014b, 189-190: 220-228.
170. Wang SP, Meng FD, Duan JC, *et al.* Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants. *Ecology*, 2014c, 95(12): 3387-3398.
171. Wang Z, Luo TX, Li RC, *et al.* 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): 189-702.
172. Watson RT, Zinyowera MC, Moss RH. *The regional impacts of climate change: an assessment of vulnerability*. UK: Cambridge University Press, 1997.
173. White MA, de Beurs KM, Didan K, *et al.* Intercomparison, interpretation, and assessment of spring phenology in North America estimated from remote sensing for 1982-2006. *Global Change Biology*, 2009, 15(10): 2335-2359.
174. White MA, Running SW, Thornton PE. The impact of growing-season length variability on carbon assimilation and evapotranspiration over 88 years in the eastern US deciduous forest. *International Journal of Biometeorology*, 1999, 42(3): 139-145.
175. White MA, Thornton PE, Running SW. A continental phenology model for monitoring vegetation responses to interannual climatic variability. *Global Biogeochemical Cycles*, 1997, 11(2): 217-234.
176. Wieser G, Tausz M. *Trees at their upper limit: treelife limitation at the alpine timberline*. Netherlands: Springer, 2007.
177. Wolkovich EM, Cook BI, Allen JM, *et al.* Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 2012, 485(7399): 494-497.
178. Wu GX, Liu YM, Dong BW, *et al.* Revisiting Asian monsoon formation and change associated with Tibetan Plateau forcing: I. Formation. *Climate Dynamics*, 2012, 39(5): 1169-1181.
179. Wu XC, Liu HY. Consistent shifts in spring vegetation green-up date across temperate biomes in China, 1982-2006. *Global Change Biology*, 2013, 19(3): 870-880.
180. Xu WF, Yuan WP, Dong WJ, *et al.* A meta-analysis of the response of soil moisture to

- experimental warming. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(4).
181. Yang YH, Fang JY, Pan YD, *et al.* Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(1): 91-95.
 182. Yao TD, Thompson L, Yang W, *et al.* Different glacier status with atmospheric circulations in Tibetan Plateau and surroundings. *Nature Climate Change*, 2012, 2(9): 663-667.
 183. Young G, Zavala H, Wandel J, *et al.* Vulnerability and adaptation in a dryland community of the Elqui Valley, Chile. *Climatic Change*, 2010, 98(1-2): 245-276.
 184. Yu FF, Price KP, Ellis J, *et al.* Response of seasonal vegetation development to climatic variations in eastern central Asia. *Remote Sensing of Environment*, 2003, 87(1): 42-54.
 185. Yu HY, Luedeling E, Xu JC. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2010, 107(51): 22151-22156.
 186. Zhang GL, Zhang YJ, Dong JW, *et al.* Green-up dates in the Tibetan Plateau have continuously advanced from 1982 to 2011. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2013, 110(11): 4309-4314.
 187. Zhang XY, Friedl MA, Schaaf CB, *et al.* Climate controls on vegetation phenological patterns in northern mid- and high latitudes inferred from MODIS data. *Global Change Biology*, 2004, 10(7): 1133-1145.
 188. Zhang XY, Friedl MA, Schaaf CB, *et al.* Monitoring vegetation phenology using MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 2003, 84(3): 471-475.
 189. Zhang XY, Tarpley D, Sullivan JT. Diverse responses of vegetation phenology to a warming climate. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34(19).
 190. Zhao JX, Luo TX, Li RC, *et al.* Grazing effect on growing season ecosystem respiration and its temperature sensitivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 218-219: 114-121.
 191. Ziello C, Estrella N, Kostova M, *et al.* Influence of altitude on phenology of selected plant species in the Alpine region (1971-2000). *Climate Research*, 2009, 39(3): 227-234.

致谢

光阴荏苒，转眼间硕士研究生的三年学习生活即将结束，但在这三年时光中学到的知识注定使我终生受益。回首往昔，在青藏所求学生活的点滴历历在目，奋斗和辛劳成为丝丝的记忆，甜美与欢笑也都尘埃落定。在硕士学位论文完成之际，我怀着激动的心情，向所有关心、支持和帮助我的人们表示最诚挚的感谢与最美好的祝愿。

首先，我要衷心感谢我的导师罗天祥研究员在学习和生活中给予的指导和关怀。在我硕士期间，罗老师严谨踏实的科研态度、求实创新的科研作风以及孜孜以求的科研精神给了我巨大的启迪和鞭策，让我受益终生。从最开始的论文选题，到后来的数据分析、学术和毕业论文的撰写直到论文的最终完成，罗老师始终都给予了细心的指导和不懈的支持。我取得的每一点成绩都凝聚着导师的汗水和心血，在此我向罗老师表示深切的谢意与祝福！

感谢日本国立农业环境技术研究所杜明远研究员为研究提供气象资料数据。感谢中国科学院青藏高原研究所梁尔源研究员、汪诗平研究员、沈妙根副研究员在数据分析和论文写作中给我的帮助和意见。感谢青藏所所有帮助和指导过我的老师，特别要感谢研究生部吴薇老师和甄晓林老师在学习和生活中的关怀和帮助。

感谢课题组张林副研究员在野外工作、数据分析以及论文写作等方面给予的指导和帮助。感谢师兄李瑞成、王忠、赵景学，师姐魏海霞、沈维，以及邓昭衡、王媛韬、崔光帅、郭莹在野外工作、样品分析以及数据处理等方面提供的帮助。感谢我的同学李帅华、李颖、黄茹、耿晓东、顾政权、李洋、张骞、武广明、王奇、蔡忠银、孙权、吴航、齐嘉、方楠、陆美美、邵莉莉、梁洁、王莉、张腾、崔颖颖、方亚会、旦增卓嘎、刘晓惠和郭晨露的支持和帮助，愿友谊长存！

需要特别感谢的是我的父母，是你们在我求学生涯中给予我无微不至的关怀和照顾，一如既往地支持我、鼓励我。

最后，再一次感谢所有帮助过我的良师益友，同时感谢在百忙之中评审我的毕业论文的各位专家学者！祝你们幸福快乐！

李翔

2016年5月于北京中国科学院青藏高原研究所

作者简介

李翔，男，汉族，1990年生，四川眉山人

主要学习经历

2009.09 – 2013.06 成都信息工程学院，遥感科学与技术专业 工学学士

2013.09 – 2016.06 中国科学院青藏高原研究所，自然地理学专业 硕士研究生

攻读学位期间发表的学术论文

李翔, 赵景学, 王忠, 罗天祥. 念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力对降水和温度变化的敏感性及其海拔分异. 生态学报, 2016.

Zhao JX, Luo TX, Li RC, Li X, Tian LH. Grazing effect on growing season ecosystem respiration and its temperature sensitivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 218-219: 114-121.

Li RC, Luo TX, Mölg T, Zhao JX, Li X, Cui XY, Du MY, Tang YH. Leaf unfolding of Tibetan alpine meadows captures the arrival of monsoon rainfall. *Scientific Reports*, 2016, 6.

Zhao J, Li X, Li RC, Tian LH, Zhang T. Effect of grazing exclusion on ecosystem respiration among three different alpine grasslands on the central Tibetan Plateau. *Ecological Engineering*, 2016, 94: 599-607.