

密级:\_\_\_\_\_

# 中国科学院研究生院

## 博士学位论文

念青唐古拉山垫状点地梅沿海拔梯度的  
分布、物候和生存率格局及其成因

作者姓名: 李瑞成

指导教师: 罗天祥 研究员 中国科学院青藏高原研究所

唐艳鸿 研究员 日本国立环境研究所

学位类别: 理学

学科专业: 自然地理学

培养单位: 中国科学院青藏高原研究所

2012年 5 月

**Altitudinal pattern in distribution, phenology and survival  
of *Androsace tapete* in relation to micro-environments along  
a south-facing slope of the Nyaiqentanglha Mountains**

**By**

**Li Ruicheng**

**A Dissertation Submitted to**

**Graduate University of Chinese Academy of Sciences**

**In partial fulfillment of the requirement**

**For the degree of**

**Doctor of Science**

**Institute of Tibetan Plateau Research, CAS**

**May, 2012**

## 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

## 本论文得到以下项目支助

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）

中国科技部和日本科学技术振兴机构（Japan Science and Technology Agency）共同支持项目“Integrated assessment and prediction of carbon dynamics in relation to climate change in grassland on the Qinghai-Tibetan and Monglian Plateaus” (0913KB002)

日本环境省项目“利用青藏高原实施温暖化的早期发现和早期预测”（0509BB829）

## 摘 要

垫状植物的植丛低矮，枝叶结构紧密，常呈圆形匍匐于地表，多见于低温、干燥、强风和营养贫瘠的环境。在青藏高原，垫状植物是植被演替过程中的先锋植物，使高原的“严酷”环境可以变得适合更多植物和其他生物生存，对维持高原生态系统的持续与稳定具有极为重要的作用。但是，至今为止人们对青藏高原的垫状植物的生态特性尚知之甚少。同时，垫状植物结构独特，对环境变化既敏感又相对稳定，有可能成为研究气候变化的指标性植物。垫状点地梅 (*Androsace tapete*) 是广泛分布于青藏高原的最具代表性的垫状植物，本研究试图以该垫状植物为材料，系统阐明其分布、生长和物候等生态学特性及其与温度和水分等环境因子的关系。为此，本研究在念青唐古拉山南坡从海拔4300m到5300m之间设立了9个实验和观测点，利用海拔形成的强烈的温度环境梯度，进行了连续5年(2006-2010)的微环境与垫状植物生态特性的观测。研究内容主要包括围栏实验和降海拔移植实验，观测垫状点地梅在围栏内外的分布、生长以及物候的变化，同时利用实测的气象和土壤因子数据对生态特性的变化格局进行了深入的分析。主要结论如下：

1. 念青唐古拉山南坡的垫状点地梅随海拔变化的分布格局是：从分布下限的4400左右开始植物的盖度逐渐增加，到4950m前后达到最大，然后随海拔升高盖度迅速下降，到5300m即达到我们观测到的分布上限。垫状点地梅的盖度随海拔变化的单峰分布格局与湿润指数即生长季平均降水量与 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温的比值 ( $\text{GSP}/\text{AccT}$ )、生长季平均气温 ( $\text{GST}$ ) 有较好的相关关系 ( $R^2=0.41-0.56$ ,  $P<0.001$ )，盖度最大处的  $\text{GST}$  是  $6.5^{\circ}\text{C}$ ， $\text{GSP}/\text{AccT}$  是 0.7。进一步研究发现：表层土壤的日最高温度 ( $\text{MaxAST}_5$ ) 在  $9-14^{\circ}\text{C}$  的出现天数能够解释垫状点地梅盖度随海拔的变化格局的49%，表层土壤极端高温 ( $\text{MaxAST}_5 \geq 25^{\circ}\text{C}$  出现天数) 以及表层土壤极端低温 ( $\text{MaxAST}_5 < 0^{\circ}\text{C}$  出现天数) 分别与垫状点地梅分布的上限 (5300m) 与下限 (4400-4500m) 相对应。因此我们认为土壤极端低温与极端高温分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限，而生长季平均温度与湿润指数则决定分布的多寡。

2. 连续5年的调查发现：无论是在不同的海拔还是在同一海拔的围栏内外，垫

状点地梅生存率均在下降，其中围栏内的生存率下降与海拔有关，受到生长季的降水量和温度环境如土壤温度（-5cm）等的年际波动的影响。但这种影响就围栏外的垫状点地梅生存率而言则不明显。进一步的降海拔移植实验表明：增温和降水减少对垫状点地梅的生存率下降作用显著，移植后第一年的生存率下降主要是由于增温所致，其后的下降则主要是由于降水量的减少。当土壤极端高温（ $\text{MaxAST}_5 \geq 25^\circ\text{C}$ ）出现天数增加10天以上时，垫状点地梅生存率出现大幅度降低，从而验证了土壤极端高温是垫状点地梅分布下限的控制因子，预示着未来极端高温事件频率的增加，以及放牧干扰的双重影响可能会导致垫状点地梅在低海拔地区死亡率增加。

3. 长期物候观测发现：垫状点地梅的返青始期和返青盛期均随海拔的升高而延后，枯黄期则随海拔的升高而提前。进一步分析的结果是：垫状点地梅返青始期和返青盛期的年际变化在高海拔和低海拔的差异较大，而在中间海拔如4700-4950m前后则不明显。另一方面垫状点地梅的枯黄期在各海拔的年际差异均不明显。垫状点地梅的返青始期和盛期在其海拔分布上限存在一个年际间相对稳定的 $\geq 0^\circ\text{C}$ 最低积温阈值（分别为 $21^\circ\text{C}$ 和 $35^\circ\text{C}$ ），而在低海拔除了受积温控制以外，还受降水量的调节。

4. 综上所述，本研究利用世界上海拔最高的、海拔跨度最大的垂直实验样带，进行了长达5年的连续观察，发现垫状点地梅的分布、生存以及物候具有较为明显的随海拔变化的格局，这些格局与主要的微环境因子即温度和水分的随海拔变化密切相关。本研究利用大量的野外实验和观测数据，在主要微环境因子如气温、降水以及土壤温度，和垫状点地梅的生态特性如盖度、生存率以及物候之间建立了一系列统计模型。这些模型及其参数不仅首次阐明了青藏高原代表性垫状植物的生态特性及其与环境因子的关系，为青藏高原植物生态学研究提供了大量的第一手资料，而且可以帮助我们进一步探讨全球变化与青藏高原植物响应之间的关系，甚至为预测气候变化对垫状植物的影响提供新的方法或思路。

**关键词：**青藏高原，垫状点地梅，种群盖度，海拔分布，生存率，返青期，气候限制因子，积温阈值

Altitudinal pattern in distribution, phenology and survival of *Androsace tapete* in relation to micro-environments along a south-facing slope of the Nyaiqentanglha Mountains

ABSTRACT

The cushion plant *Androsace tapete* is a widespread species in alpine meadows on the Tibetan Plateau, but little information is available to explain its altitudinal distribution, growth and phenology in relation to physical environments. Such knowledge is necessary for our understanding and predicting the response of alpine ecosystems to climatic change. In this study, we conducted the livestock enclosure and descent transplanting experiments across the upper (5300m) and lower (4430m) limits of *A. tapete* along a south-facing slope of the Nyaiqentanglha Mountains during the period from 2006 to 2010. We measured plant cover and survival per clump of *A. tapete*, and its phenology of leaf unfolding and senescence, as well as related bio-meteorological conditions including air and soil temperatures, precipitation, soil organic carbon and nitrogen across fenced and unfenced treatments at nine altitudes along the slope. We investigated the altitudinal patterns in distribution, growth and phenology of *A. tapete* in relation to climatic and soil factors. Main conclusions are as follows:

1. There was a unimodal pattern in the coverage of *A. tapete* along the experimental gradient. The plant cover increased with increasing altitude up to 4950m but decreased above 4950m. Such a unimodal pattern was confirmed by additional data from other species and mountains in this region. The coverage showed quadratic relationships with mean temperatures (GST) and the ratio of growing-season precipitation to  $\geq 5^\circ\text{C}$  accumulated temperature (GSP/AccT) ( $R^2=0.41-0.56$ ,  $P<0.001$ ). In the distribution center, the GST was  $6.5^\circ\text{C}$  and the GSP/AccT was 0.7. The growing-season days with daily absolute -5cm-soil temperature maxima ( $\text{MaxAST}_5$ ) =  $9-14^\circ\text{C}$  explained 49% of the variations in coverage of *A. tapete*. The growing-season days with  $\text{MaxAST}_5 < 0^\circ\text{C}$  were

only found at high altitudes  $\geq 5300\text{m}$ , while the  $\text{MaxAST}_5 \geq 25^\circ\text{C}$  days were found at the lower limit (4400–4500 m).

2. During 2006–2010, the survival of *A. tapete* generally declined across fenced and unfenced quadrats at different altitudes. Under fenced conditions, the annual decreasing rate of survival was more negative at lower and higher altitudes with distance away from the optimum altitude of 4950m. Decreases in seasonal precipitation and increases in the air and top-soil mean temperatures were correlated with the decrease in survival of *A. tapete* under fenced conditions. However, the decrease in survival of *A. tapete* under unfenced conditions did not correlate with the interannual changes in precipitation and temperature. The five-year monitoring data under fenced conditions demonstrated that decreased precipitation and increased temperature had negative impacts on the survival of *A. tapete* under the transplanting experiment. The survival in the first year (2007) mainly resulted from increases in air and top-soil mean temperatures, while the impact of reduction in GSP was more significant in the later three years (2008–2010). The experimental data further indicated that a great decrease in survival of transplants was found when the  $\text{MaxAST}_5 \geq 25^\circ\text{C}$  days increased by  $>10\text{d}$ . The results suggest that the increased frequency of high temperature extremes, acting in concert with grazing disturbances and decreased precipitation, may increase the mortality of *A. tapete* at its lower altitudinal limit.

3. The first and peak leaf unfolding dates of *A. tapete* were postponed with increasing altitude, while the senescence dates were advanced. The first and peak unfolding of *A. tapete* had more inter-annual variations at higher and lower altitudes compared to the optimum altitude, while not obvious changes in the mediate altitudes of 4700-4950m, and the senescence did not change in different years. Accumulated temperatures  $\geq 0^\circ\text{C}$ , which are necessary for determining the first and peak unfolding dates of *A. tapete*, decrease with increasing altitude. The first and peak unfolding dates of *A. tapete* was determined by a threshold of the lowest accumulated temperature with about  $21^\circ\text{C}$  and  $35^\circ\text{C}$ , respectively, at the upper limit, but by the accumulated temperature and precipitation at the lower elevations.



4. In conclusion, our data suggest that top-soil extreme low and high temperatures determine the upper and lower altitudinal limits of a widespread cushion species in semi-arid regions, and there is a unimodal pattern in plant cover, survival and phenology associated with an optimum combination of temperature and precipitation.. In this study, a large number of field experimental and observational data were collected and used for establishing series of statistical models between micro-environment factors and ecological characteristics of the cushion species. These models and their parameters can help us explore how Tibetan alpine plants response to the climate change, and may provide new methods or ideas to predict the effect of cliamte change on cushion plants in other regions.

**Key words:** Tibetan Plateau, *Androsace tapete*, Coverage, Altitudinal distribution, Survival, Leaf unfolding, Climatic limiting factor, Threshold of accumulated temperature



# 目 录

摘 要.....	I
ABSTRACT .....	III
目 录.....	VII
图目录.....	XI
表目录.....	XIII
<b>第一章 绪论.....</b>	<b>1</b>
1.1 研究背景及意义.....	1
1.2 垫状植物的分布、成因及其对气候变化的响应研究.....	2
1.2.1 什么是垫状植物的定义及其种类.....	2
1.2.2 垫状植物的地理分布.....	3
1.2.3 垫状植物的海拔分布格局.....	3
1.2.4 垫状植物对微环境的适应.....	4
1.2.5 全球变暖背景下垫状植物的响应.....	6
<b>第二章 研究地区概况及研究方法.....</b>	<b>9</b>
2.1 研究地点概况.....	9
2.1.1 研究区概况.....	9
2.1.2 气候特征.....	10
2.1.3 植被与土壤状况.....	10
2.2 本研究拟解决的主要科学问题.....	14
2.2.1 垫状点地梅的海拔分布格局是否呈单峰分布, 表层土壤极端低温与高温是否分别控制其海拔分布的上、下限? .....	14
2.2.2 温度和降水的不同组合是否解释垫状点地梅物候的海拔格局和年际波动? .....	14
2.3 研究目标、内容及技术路线.....	14
2.3.1 研究目标.....	14
2.3.2 研究内容.....	15
2.3.3 技术路线.....	15

2.4 研究方法.....	17
2.4.1 研究物种.....	17
2.4.2 实验设计.....	18
2.4.3 研究地点气象数据.....	21
2.4.4 植物物候的观测.....	24
2.4.5 土壤样品的采集及分析方法.....	26
2.4.6 数据分析.....	26
<b>第三章 垫状点地梅种群盖度的海拔分布格局及其气候限制因子.....</b>	<b>27</b>
3.1 引言.....	27
3.2 数据分析.....	29
3.2.1 海拔梯度上气象因子的观测.....	29
3.2.2 垫状点地梅盖度的数据分析.....	29
3.3 研究结果.....	31
3.3.1 气候和土壤因子随海拔的变化特征.....	31
3.3.2 垫状点地梅盖度的海拔分布格局及其与气候和土壤因子的关系.....	33
3.4 讨论.....	38
3.4.1 最佳水热组合因子决定垫状点地梅盖度随海拔的单峰分布格局.....	38
3.4.2 土壤极端低温与极端高温分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限.....	39
3.5 小结.....	40
<b>第四章 垫状点地梅生存率的年际波动和海拔分异及其气候限制因子.....</b>	<b>41</b>
4.1 引言.....	41
4.2 数据和方法.....	42
4.2.1 垫状点地梅的降海拔移植实验数据分析.....	42
4.2.2 单从垫状点地梅生存率的年际波动分析.....	43
4.3 研究结果.....	43
4.3.1 垫状点地梅生存率的年际波动与温度和降水变化的关系.....	43
4.3.2 降海拔移植下垫状点地梅生存率变化与温度和降水变化的关系.....	50
4.4 讨论.....	54

4.4.1 气候变化对垫状点地梅生存率的潜在影响 .....	54
4.5 小结 .....	55
<b>第五章 垫状点地梅物候的年际波动和海拔分异及其气候限制因子 .....</b>	<b>57</b>
5.1 引言 .....	57
5.2 数据和方法 .....	59
5.2.1 垫状点地梅和高山嵩草的物候观测及其定义 .....	59
5.2.2 垫状点地梅和高山嵩草物候随海拔分异性的统计分析 .....	59
5.3 研究结果 .....	60
5.3.1 垫状点地梅和高山嵩草物候期的海拔分异及年际波动 .....	60
5.3.2 垫状点地梅和高山嵩草物候期随海拔变化的气候限制因子 .....	63
5.4 讨论 .....	70
5.4.1 植物物候在海拔梯度上的分异 .....	70
5.4.2 植物物候对气候变化的响应 .....	71
5.4.3 基于积温和降雨量估算生长季长度的物候模型 .....	72
5.5 小结 .....	72
<b>第六章 结论与展望 .....</b>	<b>75</b>
6.1 主要结论与创新点 .....	75
6.1.1 发现最佳水热组合决定垫状点地梅盖度随海拔的单峰分布格局, 其海拔分布上、下限很可能分别受表层土壤极端低温与高温的控制 .....	75
6.1.2 发现春季积温和降水共同控制垫状点地梅返青期的海拔分异和年际波动 .....	75
6.2 问题与展望 .....	76
6.2.1 垫状点地梅海拔分布上限的气候限制阈值研究 .....	76
6.2.2 垫状点地梅的生理生态指标测定 .....	76
<b>参考文献 .....</b>	<b>77</b>
<b>致 谢 .....</b>	<b>91</b>
<b>作者简介 .....</b>	<b>93</b>



图目录

图 1.1 垫状植物研究地理分布图（引自：Reid et al., 2010） .....4

图 2.1 研究地点在青藏高原的位置 .....9

图 2.2 当雄气象站1963-2008年的年平均温度和降水量的变化 .....11

图 2.3 当雄气象站1963-2008年的 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 年积温及 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 出现天数的变化趋势 .....12

图 2.4 长期观测样地 .....13

图 2.5 研究框架图 .....16

图 2.6 垫状点地梅的不同形态 .....17

图 2.7 垫状点地梅的空间分布格局 .....18

图 2.8 研究地区示意图 .....19

图 2.9 小型自动气象站 .....19

图 2.10 移植实验示意图 .....21

图 2.11 不同海拔的生态气候图 .....23

图 2.12 当雄垂直样带（4400-5200m）物候观测点的等高线图 .....25

图 2.13 2010年垫状点地梅的观测序列照片，照片间隔为4-6天 .....25

图 2.14 2008年高山嵩草的观测序列照片，照片间隔为4-6天 .....26

图 3.1 念青唐古拉山南坡（a）生长季平均温度（GST）、降水量（GSP）、5cm和20cm土壤平均温度，（b） $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 的积温与生长季降水的比值，（c）土壤全氮，（d）土壤有机质含量沿海拔的变化趋势 .....32

图 3.2 垫状点地梅（a）盖度及（b）生长季5cm土壤日最高温出现天数的海拔分布格局 .....33

图 3.3 唐古拉山南坡垫状点地梅（a）和念青唐古拉山北坡澜沧雪灵芝（b）的海拔分布格局 .....34

图 3.4 当雄垂直样带（4400-5300m）生长季5cm土壤日最高温度出现天数的频率分布 .....35

图 3.5 当雄垂直样带（4400-5300m）垫状点地梅盖度与生长季5cm土壤日最高温度（MaxAST<sub>5</sub>）出现天数的相关系数及其分布 .....36

图 3.6 垫状点地梅盖度分别与（a）生长季5cm土壤日最高温度 $=9-14^{\circ}\text{C}$ 天数的线性关系；（b）生长季 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温与降水量比值的logistic关系 .....36

图 4.1 当雄垂直样带（4300-5200m）围栏内外年际间单丛垫状点地梅生存率变化的海拔差异 .....47

图 4.2 单丛垫状点地梅生存率在NTC、TA、TG处理下的变化分别对（a）生长季温度增加和（b）降水减

少的响应。虚线表示TA和TG移植处理一年后的最大生存率与增温幅度和降水量减少率的线性关系，指示在某一增温幅度和降水减少率下垫状点地梅的最大生存率变化.....51

图 4.3 在NTC、TA和TG处理下土壤5cm日最高温度 (a)  $\geq 25^{\circ}\text{C}$ 和 (b)  $=9-14^{\circ}\text{C}$ 出现天数的变化与单丛垫状点地梅生存率变化的关系 .....54

图 5.1 垫状点地梅和高山嵩草返青期和枯黄期的海拔分布格局及年际变化.....61

图 5.2 垫状点地梅和高山嵩草展叶盛期对 (a) 海拔和 (b) 年平均气温的响应方式 .....62

图 5.3 垫状点地梅和高山嵩草展叶始期和盛期的 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温随海拔分布变化.....64

图 5.4 不同海拔垫状点地梅和高山嵩草返青盛期(a, d)的观测值(实线)和积温预测值(虚线)与“延迟物候”期间降水量(b, e)、极端最低温度(c, f)的关系.....65

图 5.5 垫状点地梅和高山嵩草展叶盛期的延迟天数与“延迟物候”期间降水量的关系.....66

图 5.6 垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度与 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温及其出现天数的线性关系.....68

图 5.7 基于 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温及其出现天数和3-5月降水量推测的1980-2006垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度变化及其与NDVI物候数据的比较.....69



表目录

表 3.1 海拔4800-5200m围栏内外垫状点地梅盖度的差异。在同一列的不同字母表示围栏内外有显著性差异 (P<0.05) .....30

表 3.2 当雄垂直样带 (4400-5300m) 垫状点地梅盖度 (y, %) 与气候或土壤因子的logistic关系式.....37

表 4.1 不同年份不同海拔的移植干扰效应。移植干扰效应是某一年份同一海拔移植组的非移植干扰对照与移植对照的平均生存率之差, 单丛垫状点地梅生存率在行 (大写字母) 和列 (小写字母) 的不同字母分别表示不同处理和不同年份的显著性差异 (P<0.05) .....44

表 4.2 不同海拔单丛垫状点地梅生存率 (%) 在2007-2010年分别与2006年的线性方程。其中, 单丛垫状点地梅的生存率是在2006-2010年25×25 cm长期固定样方的测定值.....45

表 4.3 海拔4800-5100m土壤0-10cm有机质和全氮在NTC、TC、TA和 TG处理下的差异。每一海拔高度, 同一列的不同小写字母表示土壤有机质和全氮在4种处理中的差异 (P<0.05) .....46

表 4.4 不同海拔围栏内外单丛垫状点地梅生存率年际波动与年际温度和降水变化在多元线性回归模式中的偏相关分析。单丛垫状点地梅的生存率是在2006-2010年25×25 cm长期固定样方的测定值, 单丛垫状点地梅生存率的年际波动等于当年生存率减去前一年的生存率, 相对应的温度和降水年际变化量等于当年生长季的温度和降水量与前一年的温度和降水量之差。ΔGST, ΔMinGST和 ΔMaxGST分别表示生长季平均气温、最高平均气温、最低平均温度的变化量, ΔGSST<sub>5</sub>, ΔMinGSST<sub>5</sub>和ΔMaxGSST<sub>5</sub>分别表示生长季-5cm土壤平均温度、最高平均温度、最低平均温度的变化量, ΔGSP表示生长季降水量的变化, \*P<0.05, \*\*P<0.01 .....48

表 4.5 单丛垫状点地梅生存率在海拔4800-5100m围栏内外的差异。单丛垫状点地梅生存率在行 (大写字母) 和列 (小写字母) 的不同字母分别表示围栏内外和不同年份的显著性差异 (P<0.05) .....50

表 4.6 降海拔移植导致的环境变化导致单丛垫状点地梅生存率的下降。移植后的气候环境变化导致单丛垫状点地梅生存率的净变化量等于TA或TG处理单丛的生存率加上移植干扰效应, 再减去非移植参照生存率, 行内不同的大写字母表示单丛垫状点地梅生存率在2007-2010的显著性差异 (P<0.05) .....52

表 4.7 降海拔移植实验TA和TG处理所导致的温度和降水量变化与单丛垫状点地梅生存率下降的偏相关分析。字母简写所表示的含义见表4.4.....53

表 5.1 垫状点地梅返青盛期、枯黄期及生长季长度在不同年份降海拔移植实验中的差异, 不同物候在行 (大

写字母) 和列 (小写字母) 的不同字母分别表示不同处理和不同年份的显著性差异 ( $P < 0.05$ ) .....66

## 第一章 绪论

### 1.1 研究背景及意义

高海拔独特的极端环境影响植物的生长和分布 (Billings and Mooney, 1968; Körner, 2003)。大量研究表明, 垫状植物通过其致密的结构形成独特的微环境以适应高山、低温、干燥、强风等环境 (Fischer and Kuhn 1984, Arroyo et al. 2003; Badano et al. 2006; Cavieres et al. 2007), 垫状结构可以提高局地土壤水分和养分含量 (Badano et al. 2006; Cavieres et al., 2007), 从而有利于其他高山物种的生存 (Cavieres et al., 2006; Badano and Marquet, 2008)。由于垫状植物的这种微环境形成作用, 有人称之为高山生态系统的“工程师”。全球气候变暖对高纬度和高海拔地区的生态系统有很大的影响 (Grabher et al., 1994; Walther et al., 2002; McGuire et al., 2007), 气候的变化必然会影响到高寒垫状植物, 但是否会导致其生态系统“工程师”的效应发生变化, 还很不清楚 (Le Roux et al., 2005)。尤其在青藏高原, 目前对垫状植物的分布格局及其限制因子, 几乎没有详细的观测数据, 很难阐明垫状植物生长和分布的气候限制因子。而且, 青藏高原的放牧干扰严重, 放牧和气候变化的双重影响更增加了我们认识垫状植物与高山环境关系的困难。

青藏高原是世界上海拔最高的高原, 平均海拔超过4000m, 是响应全球气候变化的最敏感地区之一 (Liu and Chen, 2000)。以高山嵩草为优势物种的高寒草甸广泛分布于青藏高原 (周兴民, 2001)。垫状点地梅是高寒草甸群落的重要组成部分, 也是青藏高原的广布种和特有种 (李渤生等, 1985; 1987)。念青唐古拉山地处高寒草甸向高寒草原的过渡带, 其海拔高差大, 这为我们研究垫状点地梅生长和分布的气候限制因子提供了很独特的天然实验条件。在半干旱地区, 低海拔植物的生长和分布一般被认为主要受干旱限制 (Webb et al., 1983; Epstein. et al., 1997), 其海拔分布上限则主要受低温控制 (Körner, 2003; Klimeš and Doležal, 2010), 因此在中海拔地区很可能存在一个最佳的生长和分布中心 (Luo et al., 2002;

2004; 2005; 2009)。在念青唐古拉山南坡的最新观测数据显示, 高山嵩草及其群落生产力随海拔变化出现单峰分布格局, 在海拔4900-5000m地带存在一个最佳的水热组合环境(王忠, 2011)。但垫状植物的生长和分布是否也遵循同样的海拔分布格局却没有观测数据可以证实。

## 1.2 垫状植物的分布、成因及其对气候变化的响应研究

### 1.2.1 什么是垫状植物的定义及其种类

垫状植物是一类具有半球形或球形表面植物的总称, 是植物经过多年辐射性生长小枝紧密簇生而形成的结构, 可能是最适宜高山环境的生活型之一(Gibson and Hope, 1986; Körner, 2003)。垫状植物依据其形态结构可分为5类: 垫状体植物(true cushion plant)、匍匐型垫状植物(creeping cushions)、紧密型垫状植物(compact cushions)、莲座型垫状植物(rosette cushions)和垫状苔藓类植物(cushion mosses)(Rauh, 1939)。如按单位面积活枝数目则可分为两个类型: 紧实型垫状植物和松散型垫状植物(秦志业, 1980)。也可以按其分枝结构、越冬芽位置和叶的形态、大小、宿存情况分为4种类型: 典型(海绵体)垫状植物、密丛垫状植物、短根茎或根蘖型垫状植物、根茎幅状分枝型垫状植物(黄荣福, 1994)。

全世界分布在高山和极地环境的垫状植物大约有34个科78属338种(Areedondo-Núñez et al., 2009)。我国垫状植物约有110种, 西藏垫状植物约有13科17属85种, 约占我国座垫植物总种数的95%, 它们分属于石竹科(Caryophyllaceae)的蚤缀属(Arenria)、繁缕属(Stellaria)和柔子属(Thylacospermum), 报春花科(Primulaceae)的点地梅属(Androsace), 豆科(Leguminosae)的黄芪属(Astragalus)和棘豆属(Oxytropis), 虎耳草科(Saxifragaceae)的虎耳草属Saxifraga, 蔷薇科(Rosaceae)的委陵菜属(Potentilla)和山莓属(Sibbaldia), 十字花科(Brassicaceae)的葶苈属(Draba)、丛菴属(Solms-Laubachia)和无茎芥属(Pegaephyton), 紫草科(Boraginaceae)的垫紫草属Chionocharis, 菊科(Compositae)的火绒草属(Leontopodium)、女蒿属

(Hippolytio)、风毛菊属 (Saussurea)、君范菊属 (Sinoleontopodium) 等17个属 (李渤生等, 1987)。

### 1.2.2 垫状植物的地理分布

垫状植物的全球分布区域主要在高海拔或高纬度地区, 生境条件一般为低温、低气压、强紫外线、天气多变且昼夜温差大等 (Körner, 2003)。除了一般的高山气候特征以外, 还有独特的区域性气候特征。例如, 在欧洲的阿尔卑斯山, 温带气候具有显著的季节性 (Smith and Young, 1987)。在非洲的非季节性热带高山以及南美洲的安第斯山赤道段, 有着“白天是夏季, 夜晚是冬季”的气候特点, 昼夜温差极大且常发生季节性干旱 (Hedberg, 1964)。在青藏高原喜马拉雅山脉南部高山地区, 夏季受海洋性季风尤其是来自于印度洋的西南季风的强烈影响, 冬季受到西风环流南支急流的影响, 而呈现出夏季多云湿润而冬季干旱少雨的季风气候特点 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1997)。此外, 在北非、地中海、中亚和西亚的大陆性半干旱荒漠地区, 高海拔的迎风坡面上也常有垫状多刺灌丛 (Breckle, 1973; Hager and Breckle, 1985)。

据Rauh (1939) 统计, 全球的垫状植物约50%的垫状植物种分布在安第斯山南部和巴塔哥尼亚高原 (Patagonia), 16 %分布在中亚和喜马拉雅地区, 14 %分布在新西兰亚南极岛屿, 12%分布在欧洲山区, 而只有3%分布在北极、3%分布在非洲和2%分布在北美 (Körner, 2003)。考虑到当时对包括青藏高原在内的喜马拉雅地区的调查资料缺乏, 该统计与现在的情况可能有很大的出入 (图1.1)。

### 1.2.3 垫状植物的海拔分布格局

随海拔的变化, 温度、湿度和光照等环境因子会发生变化。同一山体随海拔的环境变化为我们在很小的水平距离内研究环境对生物的影响提供了理想平台, 因为同样空间距离的变化导致的环境变化幅度, 高度的影响比纬度的影响要大: 如移动同样的距离, 温度沿高度下降的幅度比沿纬度下降的幅度要显著的多 (Körner, 2007)。

垫状植物沿海拔分布格局的研究报道极少。Armesto et al. (1980) 在智利中部的安第斯山 (2600-3400 m) 对伞状花科垫状植物的海拔梯度调查, 发现垫状植物的总盖度在海拔3000m达到最大, 之后随海拔增加而急剧减少。由于垫状植物通常分布在比较高的海拔, 要想了解其分布格局及其限制因子, 实地观察和调查的难度相当大, 这恐怕是缺乏这方面研究的原因之一。

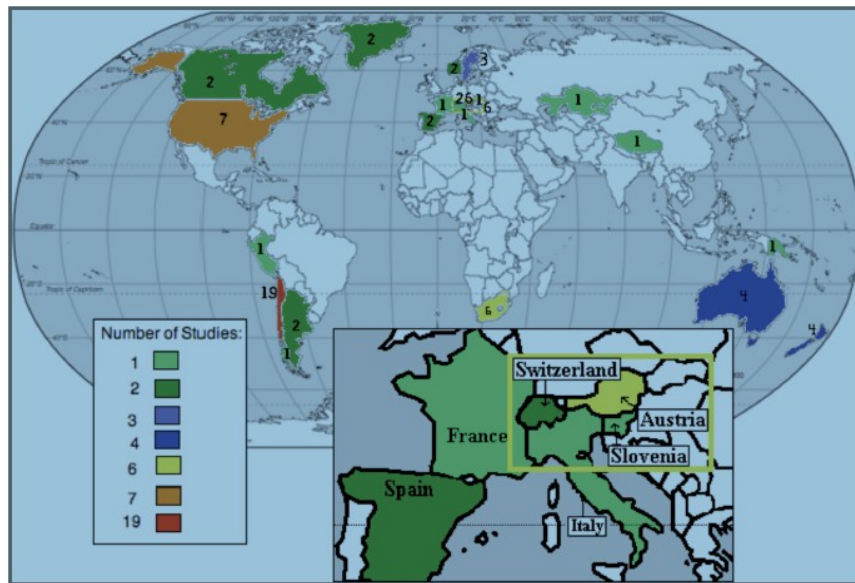


图 1.1 垫状植物研究地理分布图 (引自: Reid et al., 2010)

Figure 1.1 World map illustrating the geographic distribution of cushion plant research from the literature

#### 1.2.4 垫状植物对微环境的适应

垫状植物形态和生理功能适应低温、干燥、养分贫瘠和强风等环境。如一些假说认为垫状构造能增加内部温度, 减少水分散失, 增加养分有效性, 减少大风造成的伤害等 (Körner, 2003)。

##### 1) 对低温的适应

由于垫状植物主要分布在低温环境下, 故人们推测垫状体结构可以保温。如垫状植物叶小而密集覆植丛的表面, 这样可以保护越冬芽或增加热容量 (Salisbury and Spomer, 1964; Cavieres et al., 1998; Molina-Montenegro et al., 2000; Arroyo et al., 2003; Nyakatya and McGeoch, 2008)。Rauh (1939) 认为高山垫状植物经过多年生长而形成的球形或半球形的表面是一个理想的热量捕捉器 (thermal trap)。

李渤生等（1985）通过对西藏垫状植物的垫状形态研究，认为垫状植物可以更好地适应高寒的环境，其叶片急剧变小，茎节强烈缩短，而且产生密集分枝，形成了紧伏于地表的流线型垫状体，从而有效地保持丛中温度。Sakai and Larcher（1987）认为垫状植物的垫状结构通过储存更多的水分来提高丛中热容量，以缓解低温环境的影响。Kleier（2001）发现高于地面1-2cm的紧密簇生结构内部温度比气温可高达+27℃，通过升高内部温度可防止其茎结冰冻害。Arroyo et al.（2003）还发现垫状植物在不同海拔高度可以保持相近的温度。有些研究也表明，与气温相比，垫状植物内部可以保持较低的最高温度以及较高的最低温度，从而内部温度的波动范围变小（Arroyo et al., 2003; Badano et al., 2006; Cavieres et al., 2007）。垫状植物能保持较高的丛中温度和较小的温度变化，可能改善植株的碳平衡，有利于在低温环境下生长繁殖（Körner, 2003）。

## 2) 对干旱的适应

垫状植物是否受到环境水分胁迫并没有一致的认识。Sveshnikova（1973）对帕米尔高原的垫状植物研究结果表明，垫状植物没有出现任何形态或生理上的水分缺乏信号。Körner & De Moraes（1979）研究发现，垫状植物叶片表面积系数较低，水分势很难降到-0.6Mpa以下，垫状植物单位叶片面积的水分散失量也较小，因此他们认为垫状植物并没有对水分进行调节（Sveshnikova, 1973; Körner and De Moraes, 1979; Körner, 2003）。而另外一些研究表明，垫状植物的垫状体结构通过增加土壤中凋落物和腐殖质，显著提高土壤含水量，使其相对湿度达到98%（Kleier, 2001）；与其对照区相比，土壤含水量提高了33%-70%（Badano et al., 2006; Cavieres et al., 2006, 2007）。道本迈尔等（1965）通过对垫状植物在非生长季天数测定发现，在土壤温度变化不大的情况下，垫状植物的根系由于水分阻滞性增加，原生质活动性下降，而不能吸收足够水分供地上部分蒸腾，从而导致植物缺水。另一些研究则发现垫状植物水分蒸发散较低，这可能改善植物的水分条件（Pysek and Liska, 1991; Cavieres et al., 1998; Nunez et al., 1999）。

## 3) 对养分的改善

高山环境的土壤养分比较贫瘠，部分原因是强风导致土壤累积困难，同时分解速度慢导致养分周转慢。垫状植物结构紧密，能够在密集的分枝下积累养分，

在比较恶劣的土壤环境下维持养分循环 (Körner, 2003; 李渤生等, 1985), 甚至给其他植物提供养分 (Körner, 2007)。垫状植物在其覆盖区域可以提高45%-90%的土壤氮含量 (Nunez et al., 1999; Badano et al., 2006; Cavieres et al., 2006), 为分解者和植物的不定根创造了非常好的微环境, 为其它植物的生长创造了良好的条件。

#### 4) 对强风的适应

垫状植物生长的环境往往伴随强风 (Hager and Faggi, 1990; Cavieres et al., 2006)。强风使得垫状植物枝条趋向同一高度, 垫状植物的垫状体结构从外形上最有效地减少了植物体的受风面积, 可以阻止垫状体表面枝叶间水汽积聚, 减少蒸发与蒸腾作用, 从而减少其过度地消耗水分, 减少其生理干旱, 促进其生长 (Cavieres et al., 2006)。在阿根廷南部巴塔哥尼亚的克里特岛, 垫状植物可降低风速89-98% (Hager and Faggi, 1990)。

### 1.2.5 全球变暖背景下垫状植物的响应

有关垫状植物对未来温度变化的响应研究极为有限, 现有的一些工作主要是基于短期的室内加热或冷冻实验来了解垫状植物对极端低温或热胁迫的忍受极限 (Fischer and Kuhn, 1984; Gauslaa, 1984; Molau, 1997; Neuner et al., 2000; Kleier and Rundel, 2004, 2009; Larcher et al., 2010; Sierra-Almeida and Cavieres, 2010)。相关的野外控制实验, 目前只有Le Roux对垫状植物*Azorella selago*进行的一年模拟水分变化实验。研究结果表明, 水分减少时, *Azorella selago*茎死亡率增加, 衰老加快; 在水分增加条件下, 垫状植物能够产生更多的茎分枝, 单个叶片增大, 毛状体的密度下降, 结构也变得松散, 表面的整合度也下降 (Le Roux, 2005)。

气候变暖会导致物候变化, 尤其是高山植物的物候发生改变 (Harrington et al., 1999; Durant et al., 2007; Aono and Kazui, 2008; Both et al., 2009; Hegland et al., 2009)。植物物候的改变会进一步引起植物生长和分布的变化 (Jonsson et al., 2009)。而且, 物候通过对光合作用有效时间的调整而影响植被的初级生产力 (Piao et al., 2007)。因此, 讨论植物对全球变暖的响应有必要探讨植物物候与环境的关系。与其他植物相比, 垫状植物根系在生长季早期可利用短暂的土壤微热进行物质转



化以打破垫状体休眠，提早开始萌发；垫状植物进入枯黄期的温度通常比其营养期的温度要高，这说明垫状植物在生长季末期提早进入休眠期，从而避免严寒突然到来引起的伤害（秦志业和谢文忠，1980）。同时，垫状植物是一种以种子繁殖为主的多年生草本（Zeng et al., 2009），其垫状体中心温度较高的特性，能确保有足够的温度使得垫状体中心能够顺利开花（秦志业和谢文忠，1980）。生长在雪盖地带的垫状植物（*Saxifraga bryoides*），始花期在雪融6周以后就开始了，从而保证垫状植物在这种恶劣的环境中有足够长的孕蕾期（Lading, 2009）。

但是，对青藏高原的垫状植物来说，至今为止，没有野外的观察和调查来系统探讨垫状植物与环境因子的关系，更没有把这些关系与全球变暖联系起来。



## 第二章 研究地区概况及研究方法

### 2.1 研究地点概况

#### 2.1.1 研究区概况

念青唐古拉山脉位于青藏高原中部，西接岗库卡耻，向东延伸约600公里，与横断山脉的伯舒拉岭相接，其西部是青藏高原内外流水系的分水岭，中部略为向北凸出，东部是雅鲁藏布江和怒江两条大水系的分水岭。由于念青唐古拉峰地处高原腹地，山脉的屏障作用抵消了西北的寒流和印度洋的暖流，基本属于半干旱大陆性气候，生长季天气变化无常，一天中往往出现降雨、冰雹、雷暴、闪电等各种天气现象。

本研究地点位于当雄县北侧山峰的南坡，经纬度坐标为 $30^{\circ}30'-30^{\circ}32' N$ ， $91^{\circ}03' E$ 。该山峰海拔约5600m，草线位置大致出现在5210m，从当雄县草原站（4300m）到峰顶的海拔跨度约为1300m。

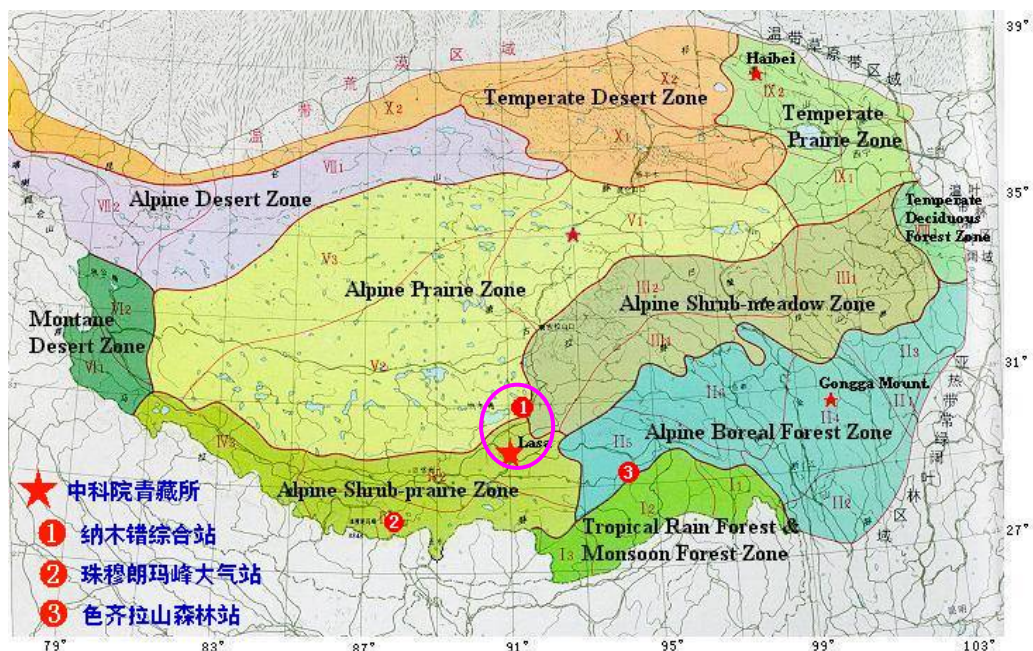


图 2.1 研究地点在青藏高原的位置

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

### 2.1.2 气候特征

本研究地区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)。据当雄县气象站(距本研究地点约5km, 海拔4288m)记载的1963–2008年的气象数据, 年平均日照时数为2933h, 年平均气温、1月和7月平均气温分别为1.7℃, -9.4℃和10.9℃, 年降水量479 mm (290–700mm), 器皿年蒸发量1726 mm。每年85%以上的降水集中在植物生长季的5-9月份。在过去46年里, 当雄地区年平均气温增加了约1.5℃(0.33℃/10年), 与整个高原地区的同期增温幅度一致(1960–2007年, 高原年平均气温的增幅为0.36℃/10年; Wang et al. 2008)(图2.2 a、b、c)。年降水量在1963–1990年期间呈降低趋势, 在1991–2008年期间呈增加趋势, 但统计检验均未达到显著水平( $P>0.10$ )(图2.1d)。降水量的年际波动很大, 如本研究期间的2006年与2008年的年降水量分别是333和706mm, 相差达393mm。在过去46年里, 该地区日平均气温 $\geq 0^\circ\text{C}$ 的积温及出现的天数都呈增加, 积温的增幅为4.3℃/10年, 日平均气温 $\geq 0^\circ\text{C}$ 出现的天数增幅为4.25天/10年(图2.3)。

### 2.1.3 植被与土壤状况

念青唐古拉山地处高寒草甸与高寒草原的过渡带, 从低海拔到高海拔干旱度逐渐降低(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1998; 王金亭, 1988)。沿着念青唐古拉山南坡, 较低海拔地带(4300–4650 m)是以矮生嵩草(*Kobresia humilis*)和丝颖针茅(*Stipa capillacea*)为优势种的草原化草甸, 群落总盖度在15-30%, 高度一般不超过10cm。而在较高海拔地带(4700–5200 m)则是以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)和垫状点地梅(*Androsace tapete*)为优势种的高寒草甸, 群落总盖度在70-90%, 高度在4cm以下(图2.4b)。其他伴生物种主要有澜沧雪灵芝(*Arenaria lancangensis*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、黑褐苔草(*Carex atrofusca*)、粗壮嵩草(*K. robusta*)等(图2.4a)。令人疑惑的是, 在这一研究区海拔4520–4690 m地段没有垫状点地梅分布, 但在4400–4500 m却有少量垫状点地梅分布, 这可能与夏季放牧干扰有关。当地夏季牧场主要分布在海拔4500–4700 m及其以上地区, 放牧压力一般随海拔增加而减少, 在4500–4700 m放牧强度最大(大约每公顷100头牦牛、25头山羊和60头绵羊)。

据我们实地观测，牲畜对垫状植物基本不采食，对垫状点地梅的破坏主要是通过踩踏等物理作用，导致垫状体中间部分遭到破坏，其枯萎面积会在随后的时间内迅速扩大。

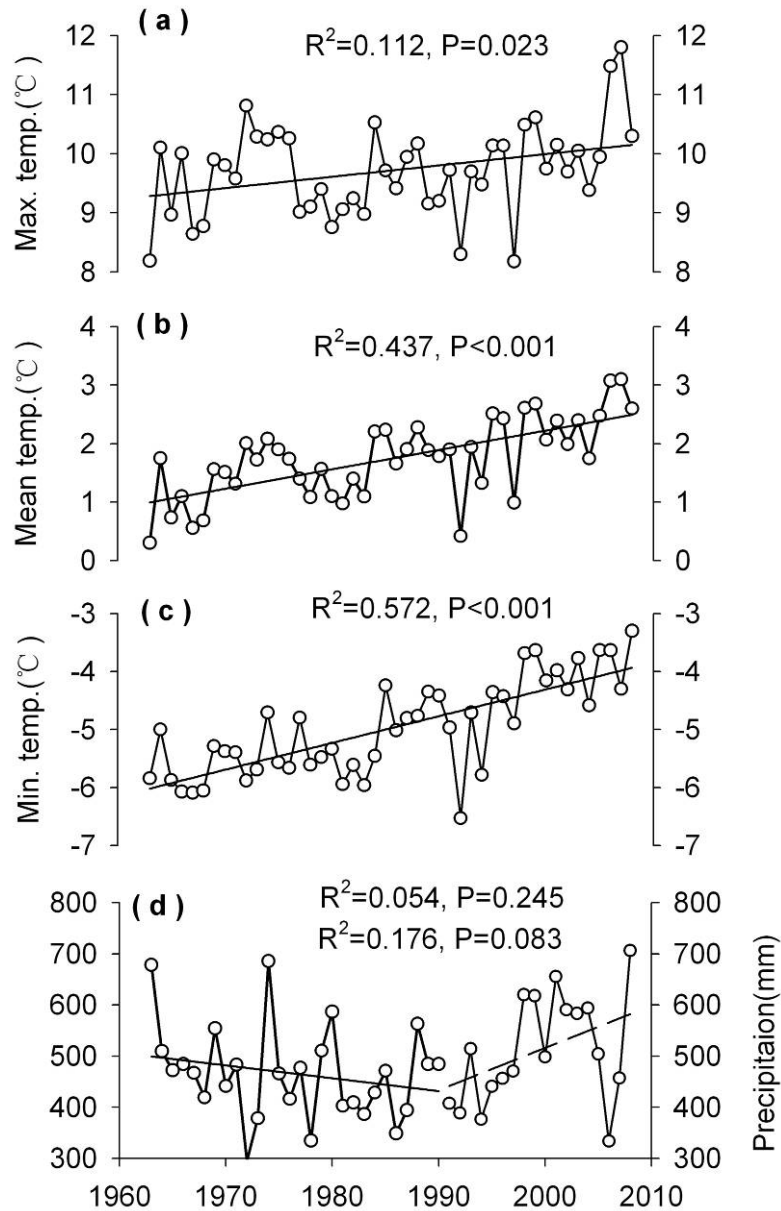


图 2.2 当雄气象站 1963-2008 年的年平均温度和降水量的变化

Fig. 2.2 Trends of annual maximum(a), mean(b), and minimum (c) temperatures, and annual precipitation (d) during 1963-2008 in the Damxung station (30°29'N, 90°05'E, 4288m)

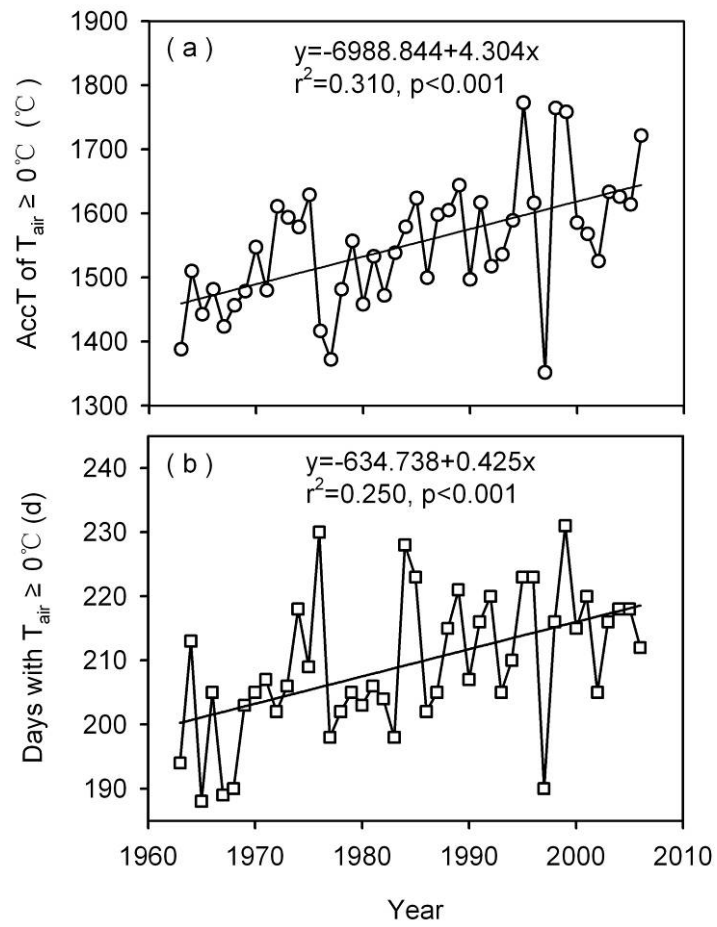


图 2.3 当雄气象站 1963-2008 年的  $\geq 0^\circ\text{C}$  年积温及  $\geq 0^\circ\text{C}$  出现天数的变化趋势

Fig. 2.3 Trends of AccT with  $T_{\text{air}} \geq 0^\circ\text{C}$  (a), and of days with  $T_{\text{air}} \geq 0^\circ\text{C}$  (b) during 1963-2008 in the Damxung station





图 2.4 长期观测样地

Fig. 2.4 Photos of long-term observation quadrats

该地区较高海拔土壤类型属于高寒草甸土，呈黑褐色，土壤含水量较高，植物根系主要分布于表层20cm土层内，结构紧实，土壤砾石含量较高，土壤呈酸性至中性。较低海拔为草原化草甸土，结构为沙壤土，土壤厚度0.3-1m之间，土壤砾石含量较高，达30%，有机质0.9-2.97%，全氮0.05-0.19%，全磷0.03-0.07%，pH值6.2-7.7。

## 2.2 本研究拟解决的主要科学问题

### 2.2.1 垫状点地梅的海拔分布格局是否呈单峰分布，表层土壤极端低温与高温是否分别控制其海拔分布的上、下限？

垫状植物通常对温度和降水变化的响应敏感。但是，由于高山垫状植物特有的微气候环境与大气环境存在很大差异，目前仍无法解释垫状植物随海拔的分布格局及其限制因子，尤其缺乏沿海拔梯度的气候和土壤环境因子的同步观测数据，很难阐明垫状植物生长和分布的气候限制因子及其阈值。放牧干扰和气候变化的双重影响，增加了垫状植物对环境变化响应的不确定性。考虑到垫状植物特有的微气候环境，我们假设表层土壤的极端低温与极端高温事件分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限，在一定海拔高度存在一个与垫状点地梅最大盖度相对应的最佳温度和水分组合。

### 2.2.2 温度和降水的不同组合是否解释垫状点地梅物候的海拔格局和年际波动？

遥感数据显示，温度和水分共同影响高寒草地物候的地理格局和年际变化（朴世龙等，2006；游松财等，2011；Shen et al., 2011）。考虑到垫状植物特有的微气候环境，目前仍不清楚随海拔和年际波动的不同水热组合是否也控制垫状点地梅的物候变化格局。逻辑上讲，最高海拔的物候启动所需的积温可被认为是植物满足其生长和繁殖至少需要的最低积温阈值，这种最低积温阈值在不同年份应该相对稳定。在低海拔，常观察到植物返青期在不同的年份表现出很大的差异，很可能受温度和水分变化的共同影响，但目前仍缺乏相关观测数据证实。相关认识有助于我们更好地理解气候环境因子对垫状点地梅生活史的限制作用，从而对其生长和分布的海拔格局进行机理性解释。

## 2.3 研究目标、内容及技术路线

### 2.3.1 研究目标

针对上述科学问题，依托在念青唐古拉山南坡沿海拔梯度的围栏+移植实验观测



平台，通过系统调查测定围栏内外垫状点地梅的种群盖度、单丛生存率及其展叶物候的年际变化和海拔分异，结合自动监测的气象和土壤数据，阐明垫状点地梅盖度、生存率以及物候期的年际波动和海拔分异规律，揭示垫状点地梅生长和分布的气候限制因子及其阈值，为研究未来气候变化和土地利用方式改变背景下垫状点地梅的响应机制提供数据基础和理论依据。

### 2.3.2 研究内容

#### 1) 垫状点地梅种群盖度的海拔分布格局及其气候控制因子

通过对不同山体、不同海拔高度垫状点地梅（围栏内外）及其他垫状植物种（澜沧雪灵芝等）的群落样方调查，比较分析不同海拔高度围栏内外的种群盖度，结合自动监测的气象和土壤数据，分析放牧干扰和非生物因子（气象和土壤因子）对垫状点地梅种群盖度的相对影响，阐明垫状点地梅海拔分布格局及其气候控制因子，揭示其海拔分布上下限的气候限制阈值，并利用围栏+降海拔移植实验对这些阈值进行验证。

#### 2) 垫状点地梅生存率的年际波动和海拔分异及其气候控制因子

在不同海拔梯度上，通过连续5年对围栏+降海拔移植实验的单丛垫状点地梅生存状况的动态观测，结合自动监测的气象和土壤数据，比较分析不同海拔梯度上放牧干扰和环境因子对垫状点地梅单丛生存率的相对影响，阐明温度和降水的年际变化是否会引起垫状点地梅生存率的显著变化，为理解垫状点地梅对气候变化的脆弱性提供科学数据和适用指标。

#### 3) 垫状点地梅物候的年际波动和海拔分异及其气候控制因子

在海拔高度4400-5200m，通过连续4年对围栏+降海拔移植实验中垫状点地梅的物候观测，结合自动监测的气象和土壤数据，阐明垫状点地梅物候的年际波动和海拔分异规律及其气候限制因子，并与群落建群种高山嵩草的物候观测数据进行比较。

### 2.3.3 技术路线

本研究采用的技术路线详见图2.5。

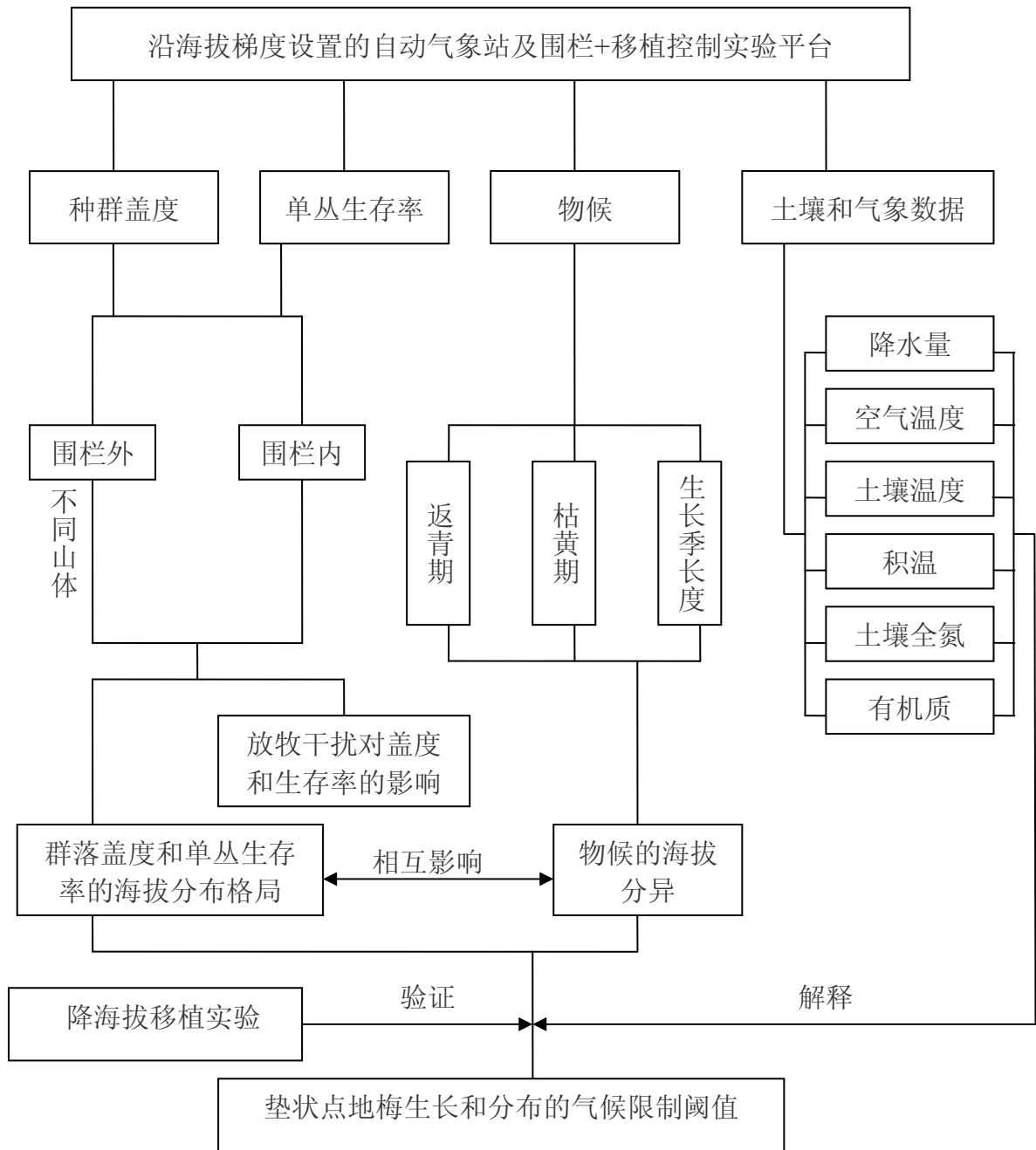


图 2.5 研究框架图

Fig. 2.5 Research scheme of this study

## 2.4 研究方法

### 2.4.1 研究物种

垫状点地梅 (*Androsace tapete* Maxim) 是报春花科 (Primulaceae) 点地梅属的一种多年生草本植物 (图2.6), 广泛分布于高寒草原和高寒草甸, 是全球分布海拔最高的被子植物之一, 同时也是青藏高原上特有的分布最广、数量最大的一类垫状植物, 海拔分布范围在4300-5300m。它作为高山植被的生态系统“工程师”, 能为其它植物营造有利的生存条件, 从而在高山植被发展和群落演替过程中发挥重要的作用 (黄荣福, 1994)。垫状点地梅作为高寒生态系统中原生或者次生裸地中首先出现的先锋物种, 其存在和繁衍在高寒植被从裸地向草甸或草原的演替过程中发挥了重要的作用。



图 2.6 垫状点地梅的不同形态

Fig. 2.6 Different shapes of *Androsace tapete*



一般来说，垫状点地梅广泛分布在高原面上，北至昆仑山，南至喜马拉雅山，其在海拔梯度上的空间分布格局（图2.7）既有连续分布，也有片段化分布。



图 2.7 垫状点地梅的空间分布格局

Fig. 2.7 Spatial distribution pattern of *Androsace tapete*

#### 2.4.2 实验设计

沿垫状点地梅分布的海拔梯度（4430m-5300m），采用围栏+降海拔移植实验对垫状点地梅的种群盖度、单丛生存率及其物候进行了动态观测。

具体的实验设计如下：我们于2005年8月在念青唐古拉山南坡沿海拔梯度（4300–5300 m）按海拔间隔100–150 m架设了9个HOBO自动气象站（图2.8，图2.9），并于2006年5月在有垫状点地梅分布的自动气象站（4800-5200m）附近建立了20×2 m

的围栏（图2.7）。



图 2.8 研究地区示意图

Fig. 2.8 Illustration of study site



图 2.9 小型自动气象站

Fig. 2.9 HOBO weather stations

于2009年8–9月，沿垫状点地梅海拔分布的下限（4430m）到上限（5300m），按海拔间隔50–100 m分别在围栏内、外各布设10个以上的 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 调查样方（沿等高线机械布设，样方间距为1m），其中在10个海拔的围栏外共布设418个调查样方，以及在垫状点地梅主要分布的4个海拔（4800–5200 m）围栏内共布设40个调查样方。这样可以计算相同海拔围栏内外垫状点地梅盖度的放牧干扰效应。

为理解无放牧压力下近期（2006–2010）年际气候波动对垫状点地梅生存率的可能影响，我们在4个海拔梯度（4800–5200 m）的围栏内、外各布设了10个 $25 \times 25 \text{ cm}^2$ 的长期固定样方（Long-term quadrat, LTQ），并在其他3个海拔梯度（4430m、4500m、4700m）围栏外分别随机布设20个长期固定样方。这样，我们在围栏内有40个样方，围栏外有100个样方，共140个样方。在每一固定样方内通常有1–3丛垫状点地梅，每个海拔的围栏内观测15–32丛，围栏外观测15–20丛。在2006–2010年期间，每年8月中旬定期观测所有固定样方内每丛垫状点地梅的生存率。

放牧活动和气候因子可能共同影响垫状点地梅海拔分布的下限。我们于2007年5月在不同海拔的围栏内进行降海拔移植实验，移植方式包括相邻海拔向下移植（Transplanting downward to the adjacent altitude, TA, 降海拔150m）以及统一移植到最低海拔4300m（Transplanting to the lowest common garden, TG, 降海拔500–800m）（图2.10）。我们在垫状点地梅分布最多、放牧干扰较少的三个海拔（5100m、4950m、4800m）围栏内，沿等高线每间隔4 m选取五个 $50 \times 50 \text{ cm}$ 的样方，每一样方再划分为4个 $25 \times 25 \text{ cm}$ 的小样方，每一小样方通常有1–3丛垫状点地梅。在这4个 $25 \times 25 \text{ cm}$ 的小样方中，左上角的小样方为非移植对照样方（Non-transplanted control, NTC），用作长期对照观测；右上角的小样方为移植对照实验样方（Transplanted control, TC），其余两个小样方分别用于相邻海拔向下移植（TA, 5100m→4950m, 4950m→4800m, 4800m→4650m）以及统一移植到最低海拔4300m（TG）。在移植前一年（2006年8–9月）对所有小样方内每丛垫状点地梅的生存率进行了本底调查（方法同上）。于2007年5月（返青前）进行TC、TA和TG移植处理，即将 $25 \times 25 \text{ cm}$ 的小样方带土整体挖取移走。由于整个群落的植物根系主要分布在地下0–20cm，所有移植草皮的取样深度为30cm。在2007–2010年期间，每年8月中旬定期观测所有移植处理（NTC, TC, TA, TG）小样方内每丛垫状点地梅的生存率。



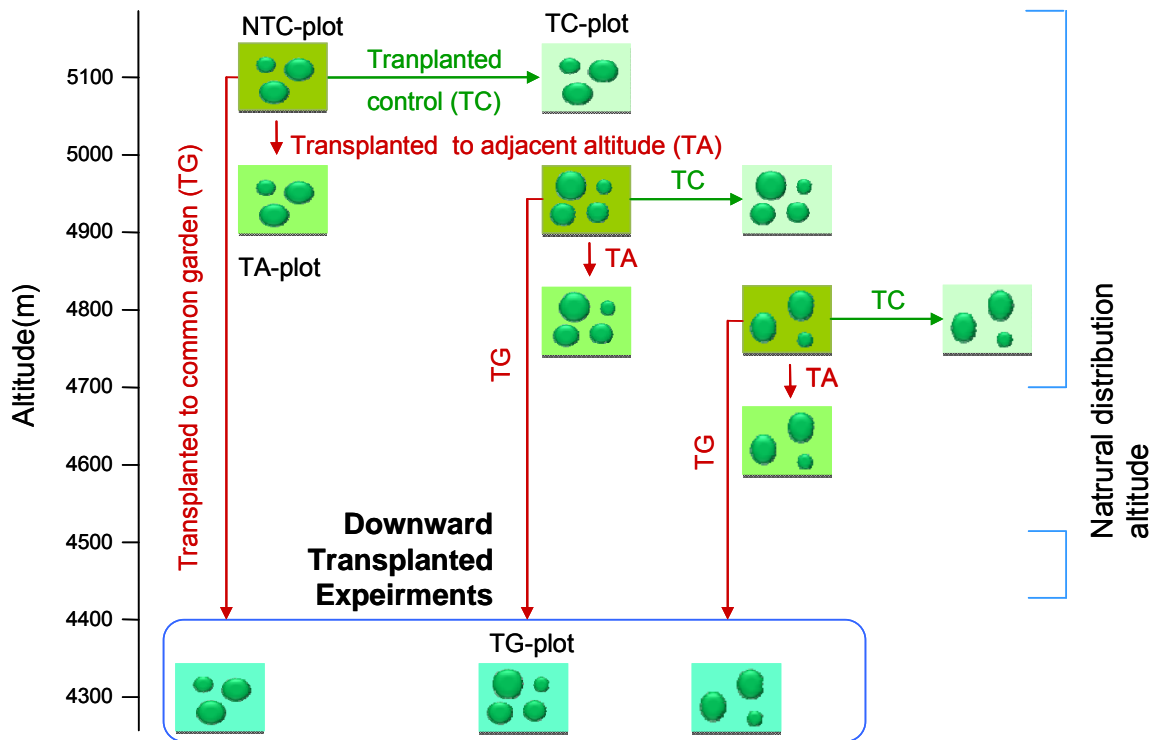


图 2.10 移植实验示意图

Fig. 2.10 Illustration of transplant experimental design

为了验证在念青唐古拉山南坡垫状植物的海拔分布模式是否具有普遍性，我们于2011年8月进一步在唐古拉山南坡（32° 50′ – 32° 55′ N， 91°54′ E）和念青唐古拉山北坡分别调查了垫状点地梅盖度和澜沧雪灵芝盖度在海拔4650-5500m的分布格局，每个山体分别调查475个1×1m<sup>2</sup>的样方（每个海拔调查25个样方）。

垫状点地梅种群盖度的调查方式是：将1×1 m的样方分成100个10×10 cm的小格，每个小格内记录垫状点地梅的面积，然后求和得到1×1 m样方内的垫状点地梅盖度。

垫状点地梅生存率的调查方式是：在固定样方内观测每丛垫状点地梅的生存率。即将25×25 cm的小样方划分为25个5×5 cm小格，按丛统计垫状点地梅绿色与枯黄部分的面积，单丛垫状点地梅生存率 = 绿色面积÷（绿色面积+枯黄面积）×100%。

#### 2.4.3 研究地点气象数据

我们于2005年8月在念青唐古拉山南坡沿海拔梯度（4300–5300 m）按海拔间隔

100–150 m架设了9个HOBO自动气象站（HOBO weather station, Onset Computer, Bourne, MA, USA）（图2.8, 图2.9），连续观测气温（距地面2m）、降水量、土壤温度（-5cm, -20cm）等随海拔的变化，数据自动采集间隔为每30分钟一次。

根据沿海拔梯度的自动气象站记录，我们分析2005.8-2010.8各海拔月平均温度和降水（图2.11）。从不同海拔的生态气候图可以看出，在整个海拔梯度上，4300-4650m的4-5月存在明显的水分胁迫，而在4650-5300m的所有月份都不存在水分胁迫。在整个海拔梯度上，降水主要发生在6-8月之间，而其生长季时间一般在5月至9月。年平均温度从海拔4300m的2.7°C到5300m的-3.8°C，随海拔升高而降低，但是在4400m存在明显的逆温现象。降水量随海拔升高，先升高而下降，在5100m达到最大的585.7mm。极端最低温度在各海拔相差不大，波动范围在-20.1— -24.7°C，极端最高温度差异较大，波动范围在14.8—24.3°C。



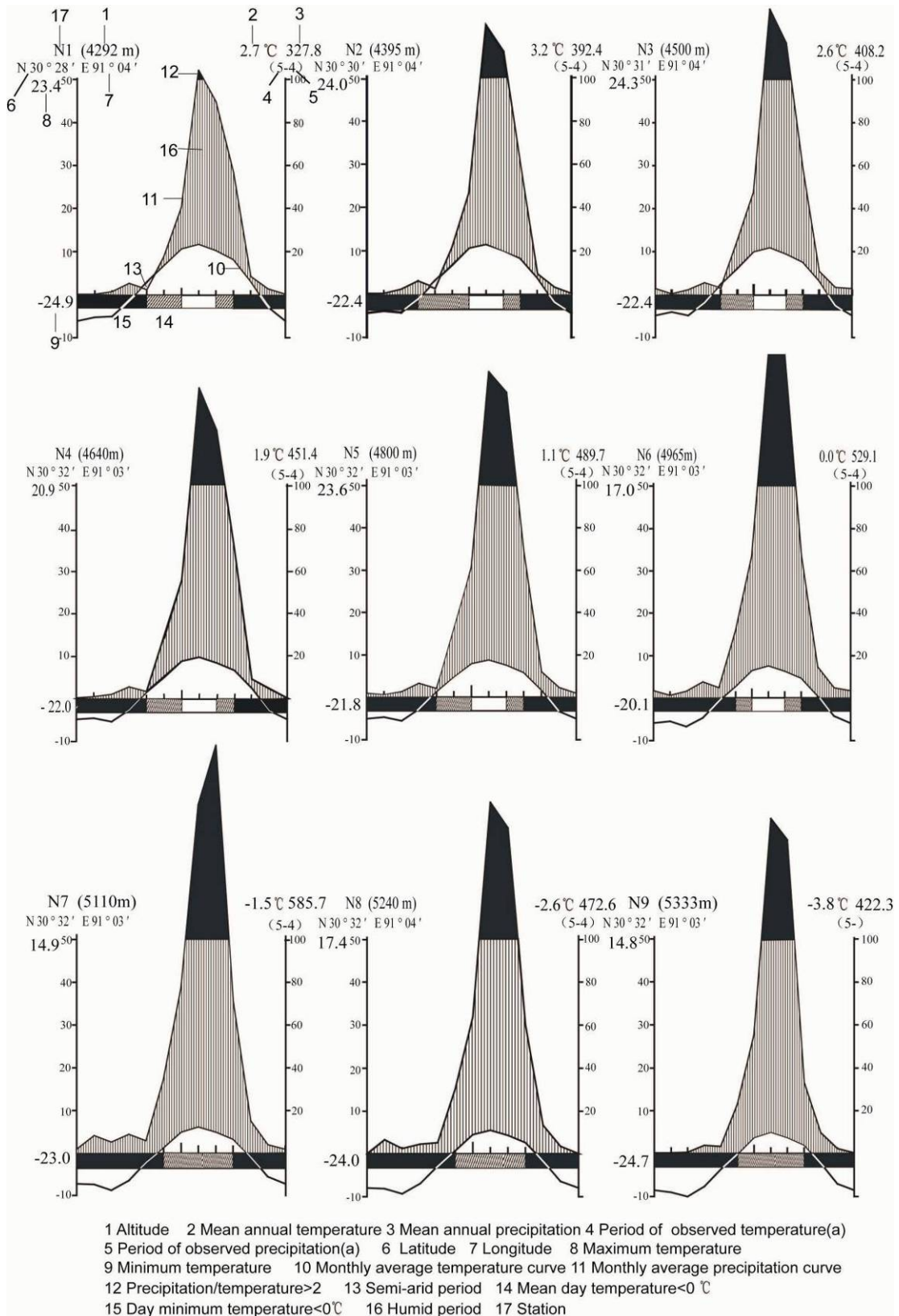


图 2.11 不同海拔的生态气候图

Fig. 2.11 Bioclimograph along the altitudinal gradient

#### 2.4.4 植物物候的观测

为理解不同海拔垫状点地梅的物候变化及其控制因子,以及理解无放牧压力下近期(2007–2010)年际气候波动对垫状点地梅物候的可能影响,我们在4个海拔梯度(4800–5200 m)的围栏内、外各布设了5个 $50 \times 50 \text{cm}^2$ 的长期固定样方,在3个海拔梯度(4430m、4500m、4700m)围栏外分别随机布设10个长期固定样方。这样,我们在围栏内有20个样方,围栏外有50个样方,共70个样方(图2.12)。每年的4月下旬到11月初,定期观测不同海拔高度样方内每丛垫状点地梅(20-25丛)的物候变化(图2.13),同时,监测了样方内高山嵩草(25-30丛)的物候变化(图2.14)。观测的频率为:生长季早期(4-6月),每4天观测一次;在生长季盛期和晚期(7-11月),每7天观测一次,记录每一丛垫状点地梅和高山嵩草的返青、枯黄等物候期。为了更加精确地记录其物候,我们采用实地样方观测法和固定样方拍照法。实地样方观测采取定株观测,常借助放大镜观测以确保其物候的准确性;固定样地拍照法是在每一块植被样地上方1.5m处,用数码相机Olympus在 $2048 \times 1536$ 像素下俯视拍照,每次拍照时间选择在晴天当地时间11:00-14:00,并且为了确保是同一块样地,我们在地面安置了5cm高的黄色标签,采用Adobe Photoshop Elements软件进行绿色像素的识别。由于光强随季节变化,我们对照片进行了发光度调整,以便使得照片具有可比性。这种通过绿色像素进行统计的方法已经得到很好的验证(Paruelo et al., 2000)。

2007-2008年采用实地样方观测法和固定样方拍照法对每丛垫状点地梅和高山嵩草的物候进行观测,2009-2010年仅采用固定样地拍照法进行物候记录。我们首先对2007-2008年的两种物候观测方法进行了评估,对每一丛垫状点地梅和高山嵩草的物候,找出固定样地拍照法在不同物候期开始变化的绿色像素和实地观测物候的最佳结合点,从而利用这种有效的方法对2009年和2010年的物候数据进行了解析。

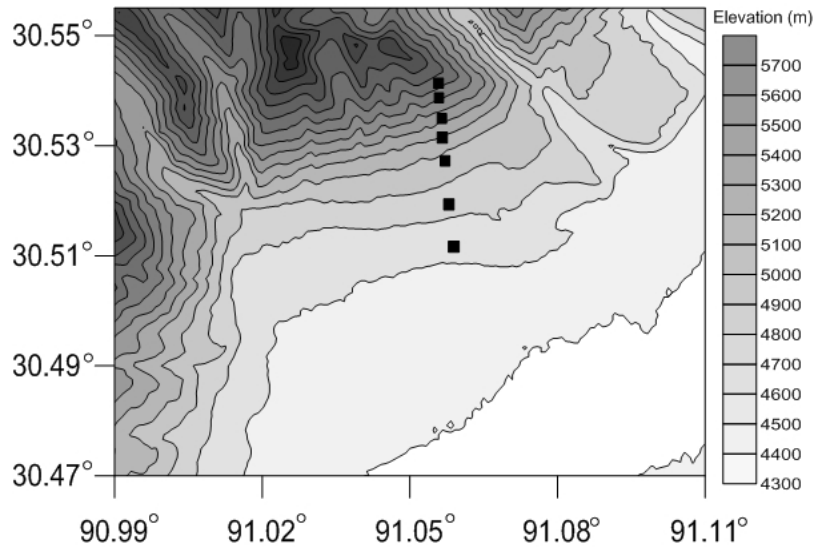


图 2.12 当雄垂直样带 (4400-5200m) 物候观测点的等高线图

Fig. 2.12 Contour map shows the location of observation sites along a southern-faced slope of Nyainqentanglha Mountains.

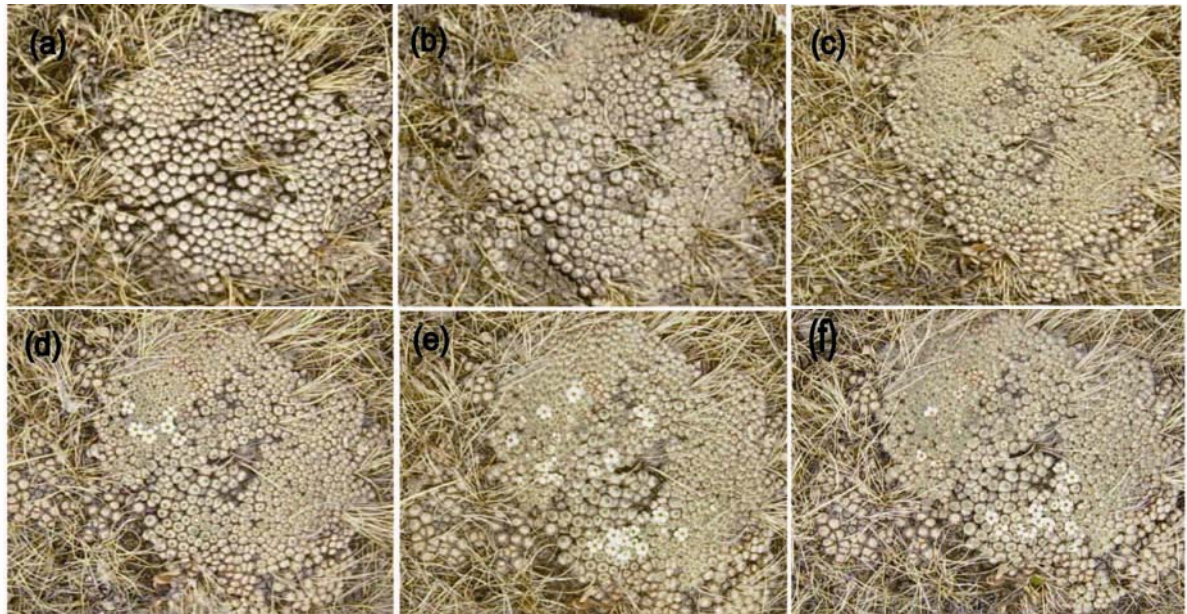


图 2.13 2010 年垫状点地梅的观测序列照片，照片间隔为 4-6 天

Fig. 2.13 Pictures of observational time series, an example for *Androsace tapetea* in 2010. The pictures were taken by free hand at 4-6 days intervals.



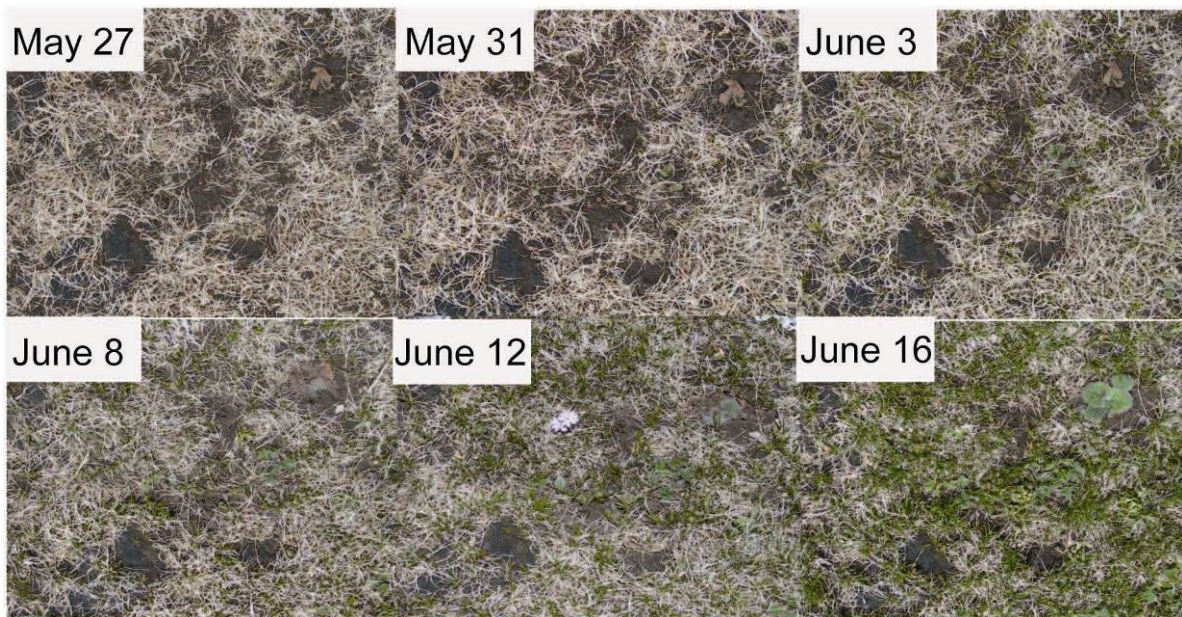


图 2.14 2008 年高山嵩草的观测序列照片，照片间隔为 4-6 天

Fig. 2.14 Pictures of observational time series, an example for *Kobresia pygmaea* in 2008. The pictures were taken by free hand at 4-6 days intervals.

#### 2.4.5 土壤样品的采集及分析方法

于2009年8月在不同海拔高度的3个 $1 \times 1 \text{ m}^2$ 样方内分层采集0–10 cm和10–20 cm土壤样品。为了解移植后土壤养分的变化趋势，于2009年8月对所有移植处理小样方分层采集0–10 cm和10–20 cm土壤样品，分别测定土壤有机质（SOC）和全氮（STN）含量。

以重铬酸钾-硫酸氧化法测定土壤有机质，以凯氏定氮法测定土壤全氮。

#### 2.4.6 数据分析

详细数据分析方法详见各章节。

统计分析软件使用SPSS 15.0（SPSS Inc., Chicago, IL, USA），作图软件使用Sigmaplot 10.0（Systat Software Inc.）。

## 第三章 垫状点地梅种群盖度的海拔分布格局及其气候限制因子

### 3.1 引言

在半干旱草地,植物生长和分布在低海拔主要是受干旱(Webb et al., 1983; Epstein et al., 1997)的限制,但是在高海拔地区主要受低温的控制(Körner, 2003; Klimeš and Doležal, 2010)。这种高、低海拔不同的环境限制因子给我们提供了理想的天然实验平台以理解高寒植物随海拔分布的限制因子及其阈值。但是对于垫状植物来说,由于其特有的微气候环境与大气环境存在很大差异,目前仍无法解释垫状植物随海拔的分布格局及其限制因子,尤其缺乏沿海拔梯度的气候和土壤环境因子的同步观测数据,很难阐明垫状植物生长和分布的气候限制因子及其阈值。而且,放牧干扰和气候变化的双重影响,进一步增加了垫状植物对环境变化响应的不确定性。

前期大量研究表明,垫状植物通过其致密的垫状结构形成一种独特的微气候环境,使垫座内部可以保持较低的最高温度以及较高的最低温度,从而减少其内部温度的波动范围(Fischer and Kuhn, 1984; Arroyo et al., 2003; Kleier and Rundel, 2004; 2009; Badano et al., 2006; Cavieres et al., 2007),并且能提高局地土壤水分和养分含量(Neuner et al., 2000; Badano et al., 2006; Cavieres et al., 2007),从而有利于其他高山物种的生存(Cavieres et al., 2006; Badano and Marquet, 2008),提高群落的物种丰富度(Neuner et al., 2000; Badano et al., 2002; Cavieres et al., 2002; Arroyo et al., 2003; Yang et al., 2010)。

一般认为,极端最低温度是控制高山植物分布上限的主要限制因子(Körner, 2003; Klimeš and Doležal, 2010),而极端高温是影响垫状植物生存率的主要限制因子(因为垫状植物特有的保温特性,Neuner et al., 2000; Larcher et al., 2010)。现有的一些工作主要是基于短期的加热或冷冻实验来了解垫状植物对极端高温或极端低温的忍受极限(Fischer and Kuhn, 1984; Gauslaa, 1984; Neuner, 2000; Kleier and Runde, 2004; 2009; Larcher et al., 2010; Sierra-Almeida and Cavieres, 2010)。然而,由于高寒垫状植物特有一种与大气去耦合的微气候环境(Körner, 2003),以及

在野外条件下其他限制因素的可能干扰如雪盖、土壤条件 (Bruehlheide and Heinemeyer, 2002), 这些实验室内的研究结果需要获得沿海拔梯度的野外实验观测数据的进一步验证。另外, 放牧干扰可能会造成植物功能性状和物种多样性的海拔趋势发生变化 (Li et al., 2008), 造成低海拔有关限制因子的解释更加困难。

垫状点地梅是报春花科点地梅属的一种多年生草本植物, 是青藏高原的特有种和广布种, 是高寒草甸群落的重要组成部分 (李渤生等, 1985; 1987)。前期有关垫状点地梅的系统发生 (phylogeny)、地理分布 (biogeography)、形态演化 (morphological evolution) 等特征的研究已经有许多报道 (王玉金等, 2004; Geng et al. 2009; Zeng et al., 2010a; 2010b), 指出垫状点地梅在高寒生态系统的形成和进化中具有重要作用。而且, 由于气候变暖, 垫状点地梅和其它高山特有物种一样, 正经历着温度升高的直接影响, 或者由于其它物种随温度上升而向上移动所导致的竞争威胁。但是, 对垫状点地梅的海拔分布格局及其控制因子至今仍缺乏野外实验观测数据, 而这对我们理解和预测青藏高原高寒生态系统对气候变化的响应是非常重要的。

在高海拔地区, 极端低温和极端高温事件可能会同时发生在植物的生长季期间。在生长季早期, 开始生长的植物普遍对冰点温度的耐受力是最脆弱的, 这时出现极端低温事件可能对高海拔植物的存活是致命的 (Körner, 2003; Sierra-Almeida et al., 2009; Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012)。在晴朗、干旱的夏季, 低海拔垫状植物由于其致密结构特有的吸热性, 其叶面温度通常比气温高12-25 K, 这可能会增加它们发生热害的几率, 因为当叶面温度 $>28$  ( $30$ )  $^{\circ}\text{C}$ 时, 高山垫状植物的光合系统II功能普遍受损 (Cabrera et al., 1998; Neuner et al., 2000)。在地理分布上, 我们前期高原植被样带研究发现, 每一个植被类型的生物量和生产力都有一个最佳的分布区域, 与气候和土壤因子之间普遍存在非线性阈值特征的Logistic函数关系 (Luo et al., 2002; 2004; 2005; 2009)。而且, 在念青唐古拉山南坡的最新观测数据显示, 高山嵩草及其群落生产力随海拔变化出现单峰的分布格局, 而且在海拔4900-5000地带存在一个最佳的水热组合环境 (王忠, 2011)。考虑到垫状植物特有的微气候环境, 我们假设表层土壤的极端低温与极端高温事件分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限, 在一定海拔高度存在一个与垫状点地梅最大盖度相对应的最佳温度和水分组合。

为了验证这些假设，自2005年8月我们在青藏高原腹地的念青唐古拉山南坡沿垫状点地梅海拔分布的下限（4430m）到上限（5300m）架设了9个自动气象站，并在2006-2010年间开展了围栏内外的种群盖度动态测定。为了进一步验证这种海拔分布格局的普遍性，我们在唐古拉山南坡和念青唐古拉山北坡分别调查了垫状点地梅、澜沧雪灵芝的海拔分布格局。据此试图阐明：1) 垫状点地梅种群盖度是否在中海拔地带存在一种单峰分布，这种分布模式在其它物种和山体是否普遍存在；2) 垫状点地梅种群盖度与气候和土壤因子的数量关系是否也遵循非线性的Logistic函数关系；3) 验证表层土壤极端温度是否解释垫状点地梅海拔分布的上限与下限。

## 3.2 数据分析

### 3.2.1 海拔梯度上气象因子的观测

如第二章所述，我们在不同的海拔梯度上假设了自动气象站，基于不同海拔的9个HOBO自动气象站2006–2010年观测数据，我们逐年统计了生长季（5–9月）的降水量（GSP）、平均气温（GST）、最低和最高平均气温（MinGST, MaxGST），-5cm和-20cm的平均土壤温度（GSST<sub>5</sub>, GSST<sub>20</sub>）、最低和最高平均土壤温度（MinGSST<sub>5</sub>, MaxGSST<sub>5</sub>, MinGSST<sub>20</sub>, MaxGSST<sub>20</sub>），以及生长季降水量与 $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 积温的比值（GSP/AccT，反映温度和降水的组合，即湿润指数）。为检测地表极端温度事件对垫状点地梅海拔分布的限制作用，我们以 $1^{\circ}\text{C}$ 为区间对-5cm土壤日绝对最高温度（MaxAST<sub>5</sub>）在生长季出现的天数进行了频度分布统计。

### 3.2.2 垫状点地梅盖度的数据分析

垫状点地梅盖度沿海拔的调查方法详见第二章。我们采用单因素方差分析方法（One-way ANOVA）和Tukey多重比较分析垫状点地梅盖度在不同海拔之间以及围栏内、外的差异（样本数不同时，采用Dukey-Kramer多重比较）。由于四年的围栏并没有引起海拔4800–5200m垫状点地梅盖度发生显著变化（表3.1）。在以下数据分析中，我们将围栏内外的盖度数据合并在一起进行统计分析。

表 3.1 海拔 4800-5200m 围栏内外垫状点地梅盖度的差异。在同一列的不同字母表示围栏内外有显著性差异 (P<0.05)

Table 3.1 Difference in the coverage of *Androsace tapete* between fenced and unfenced quadrats (1×1 m) across altitudes of 4800-5200 m. Different lowercase letters within a column show significant differences in the coverage between fenced and unfenced quadrats at a 0.05 level.

处理	垫状点地梅的盖度			
Treatment	Coverage of <i>Androsace tapete</i> (% , mean ± sd )			
	4800m	4950m	5100m	5200m
Fenced	8.48±2.18 <sup>a</sup>	15.28±5.78 <sup>a</sup>	4.34±3.10 <sup>a</sup>	1.05±1.03 <sup>a</sup>
Samples	10	10	10	10
Unfenced	8.42±2.74 <sup>a</sup>	15.20±3.88 <sup>a</sup>	4.41±2.52 <sup>a</sup>	0.93±0.66 <sup>a</sup>
Samples	13	12	14	15

前期高原植被样带研究发现, 植被生物量和生产力与气候和土壤因子之间普遍存在非线性的Logistic函数关系 (Luo et al., 2002; 2004; 2005; 2009)。在样方水平上, 草地植被盖度可以作为地上生物量的替代指标 (Kikvidze et al., 2005; Retzer et al., 2006)。我们检测垫状点地梅盖度与气候和土壤因子的关系是否也遵循类似的Logistic函数关系, 并通过Logistic函数关系式的极值求导, 获得与垫状点地梅最大盖度相关的最佳温度和水分条件, 据此阐明垫状点地梅的海拔分布格局及其气候限制因子。采用的Logistic函数关系式为:

$$y = k / (1 + \exp (a + bx + cx^2))$$

在这里, y为垫状点地梅盖度(%), k为基于我们样带测定数据确定的垫状点地梅最大盖度值(%); x为某一气候或土壤因子, 包括生长季平均、最高平均和最低平均的气温和土壤温度(-5cm, 20cm)、生长季降水量、生长季降水量与≥5℃积温的比值、以及土壤有机质和全氮含量等指标。同时, 我们也检测其他回归模型(如线性模型、对数模型、指数模型、幂函数模型等)的适合性, 发现Logistic函数的拟合最好。



气象观测数据表明,生长季表层土壤日最高温度通常出现在13:00-14:00(拉萨时间),暗示着这种微环境指标可能与植物光合和蒸腾作用密切相关。基于一天每半小时的自动气象站数据,我们在5-20°C范围内按5°C区间分析了不同组合的MaxAST<sub>5</sub>在生长季出现的天数与垫状点地梅盖度的线性回归关系,相关系数最高的MaxAST<sub>5</sub>组合将被认为是垫状点地梅生长的最适土壤温度范围。同时我们也分析了气温的日最高、最低温度在生长季出现的天数与垫状点地梅盖度的关系,但是并没有发现它们之间存在显著相关性。

由于垫状点地梅的分布上、下限的生理活动可能受到极端低温与高温事件的限制,我们进一步比较检验了MaxAST<sub>5</sub><0°C和MaxAST<sub>5</sub>≥25°C在生长季出现的天数是否与垫状点地梅海拔分布上、下限存在相关性。据Cabrera et al.(1998)和Neuner et al.,(2000)的研究数据,在夏季高山垫状植物叶面绝对高温一般比气温高12-15 K。2006-2010年的观测数据表明,MaxAST<sub>5</sub>>25°C时对应的气温>16°C,这时叶面温度应在28-31°C以上,而当叶面温度>28(30)°C时光合系统II开始出现伤害(Cabrera et al.,1998; Neuner et al.,2000)。为了表述简便,在本论文中我们定义极端低温为表层土壤温度的日最高温度(MaxAST<sub>5</sub>)<0°C出现的天数,极端高温为表层土壤温度的日最高温度(MaxAST<sub>5</sub>)≥25°C出现的天数。

所有的统计分析都在SPSS15.0中进行,显著检验水平为0.05。

### 3.3 研究结果

#### 3.3.1 气候和土壤因子随海拔的变化特征

2006-2010年的气象观测数据表明,生长季(5-9月)的平均气温随海拔每升高100m下降0.73°C(图3.1a)。日平均气温>0°C天数从海拔4400m的220天降低到海拔5300m的146天。在海拔4400m到4950m之间,-5cm和-20cm土壤温度随海拔升高的递减率为每升高100m分别降低1.14°C和1.01°C,大于气温的递减率;但在海拔4950m以上,土壤温度的变化很小,随海拔升高或增加或减少(图3.1a)。在海拔5100m以下,生长季降水量随海拔每升高100m增加约25mm,但在5100m以上则随海拔上升而减少(图3.1a)。但是,生长季降水量与≥5°C积温的比值(GSP/AccT)即湿润指数随海拔

上升而增加，尤其在4950m以上增加的幅度更大（图3.1b）。

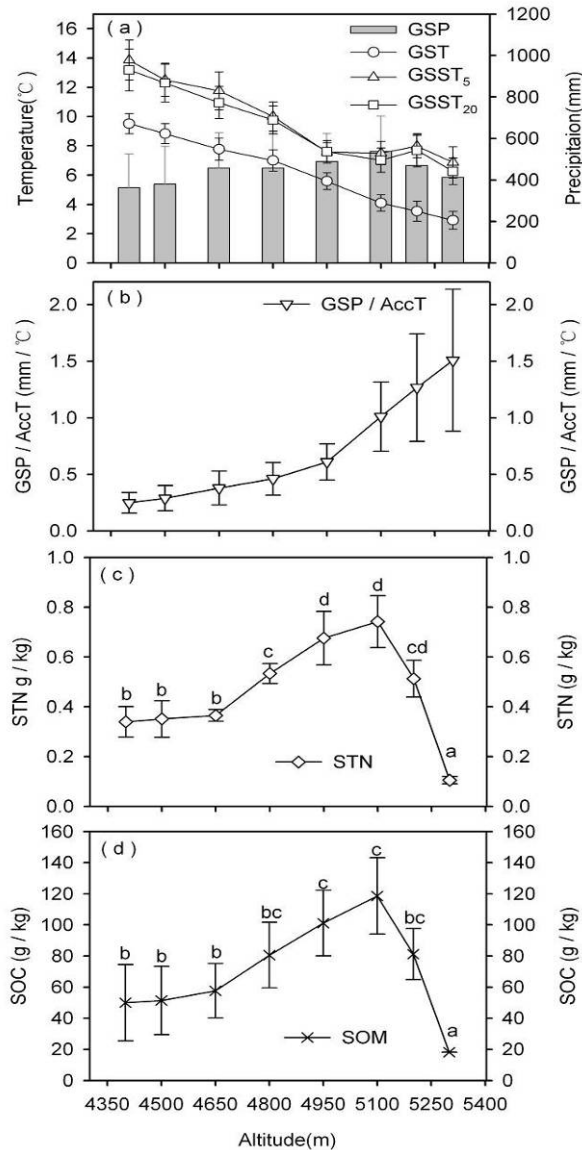


图 3.1 念青唐古拉山南坡 (a) 生长季平均温度 (GST)、降水量 (GSP)、5cm 和 20cm 土壤平均温度, (b)  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  的积温与生长季降水的比值, (c) 土壤全氮, (d) 土壤有机质含量沿海拔的变化趋势

Fig. 3.1 Altitudinal trends in (a) growing season (May-September) mean air temperature (GST) and precipitation (GSP), mean soil temperatures at -5cm (GSST5) and at -20cm (GSST20), (b) the ratio of GSP to  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  accumulated temperature (AccT), (c) soil total nitrogen (STN) and (d) soil organic matters (SOC) at -10cm along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains

0-10cm土壤全氮含量和有机质含量随海拔的升高均呈现先增加后降低的趋势，土壤全氮从海拔4400m的 $0.34\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 增加到5100m的 $0.74\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ，随后随海拔的升高而降

低, 直至降到5300m的 $0.11\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$  (图3.1c); 土壤有机质含量从海拔4400m的 $50.03\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$  增加到5100m的 $118.59\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ , 随后随海拔的升高而降低, 直至降到5300m的 $18.18\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$  (图3.1d)。

### 3.3.2 垫状点地梅盖度的海拔分布格局及其与气候和土壤因子的关系

垫状点地梅盖度随海拔变化呈单峰分布格局, 其海拔分布上、下限分别为5300m 和4430 m (但在海拔4520–4690 m没有分布), 最适分布海拔在4900–4950 m(图3.2a)。相似的海拔分布单峰格局也出现在该地区的其他山体和其他物种中, 即在唐古拉山南坡的垫状点地梅和念青唐古拉山北坡的澜沧雪灵芝, 其最适海拔在5000-5050m (图 3.3)。生长季 $\text{MaxAST}_5 \geq 25^\circ\text{C}$  天数出现在海拔4700m以下地带, 而 $\text{MaxAST}_5 < 0^\circ\text{C}$  天

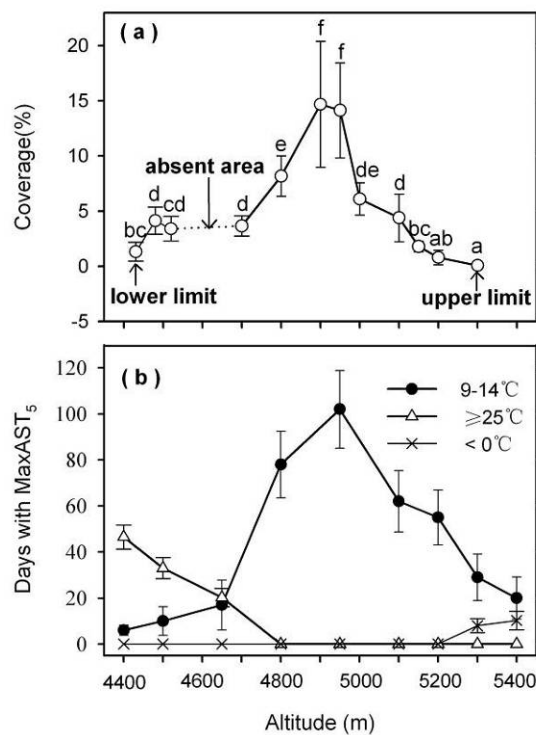


图 3.2 垫状点地梅 (a) 盖度及 (b) 生长季 5cm 土壤日最高温出现天数的海拔分布格局

Fig. 3.2 Altitudinal variations in (a) the coverage of *Androsace tapete* (calculated from 20–75 plots of  $1 \times 1$  m per altitude), and (b) related climatic variables of days with different daily absolute soil temperature maxima at -5cm ( $\text{MaxAST}_5$ )

数仅出现在海拔5300m及其以上地带（图3.2b，图3.4），分别与垫状点地梅分布的上限与下限附近相对应。不同组合的MaxAST<sub>5</sub>在生长季出现的天数与垫状点地梅盖度的回归关系显示，MaxAST<sub>5</sub>=9–14℃的天数与垫状点地梅盖度的相关系数最高（图3.5），可解释垫状点地梅盖度随海拔变化的49%（图3.6a）。

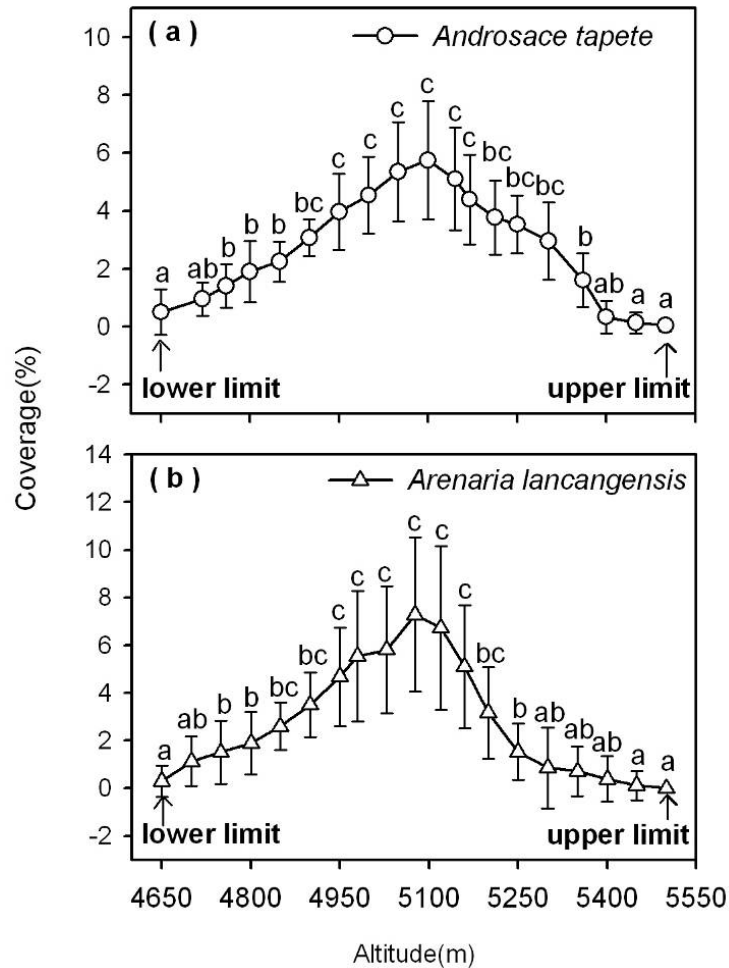


图 3.3 唐古拉山南坡垫状点地梅 (a) 和念青唐古拉山北坡澜沧雪灵芝 (b) 的海拔分布格局

Fig. 3.3 Altitudinal variations in coverages of (a) *Androsace tapete* along the south-facing slope of T'ang-ku-la Mountains (32° 50' – 32° 55' N, 91° 54' E, 4650–5500 m), and (b) *Arenaria lancangensis* along the north-facing slope of Nyaiqentanglha Mountains (30° 25' – 30° 26' N, 91° 06' E, 4650–5500 m)

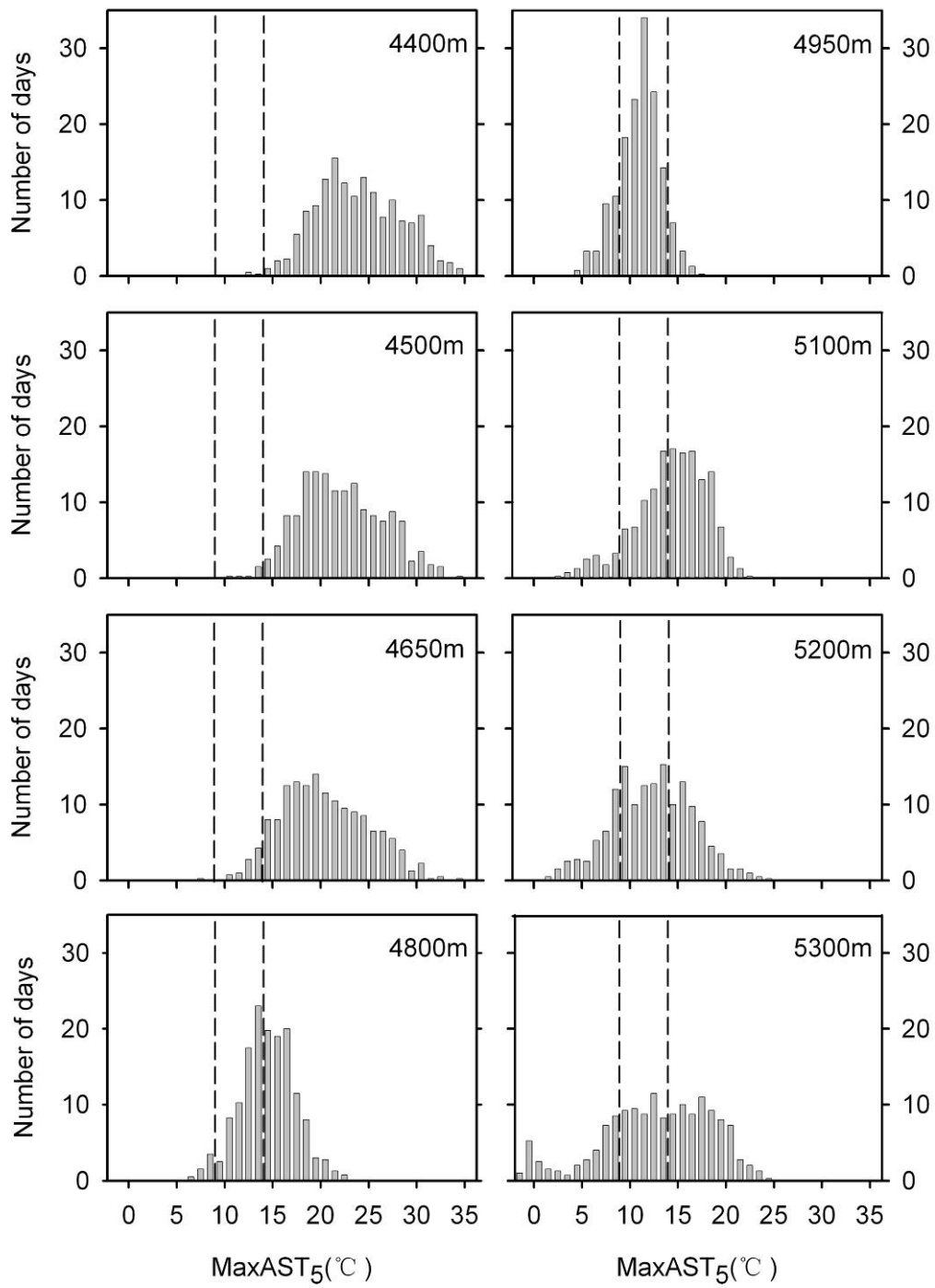


图 3.4 当雄垂直样带（4400-5300m）生长季 5cm 土壤日最高温度出现天数的频率分布

Fig. 3.4 Frequency distribution of days with different ranges of daily absolute soil temperature maximum at -5cm ( $MaxAST_5$ ) during the growing season across altitudes of 4400-5300 m

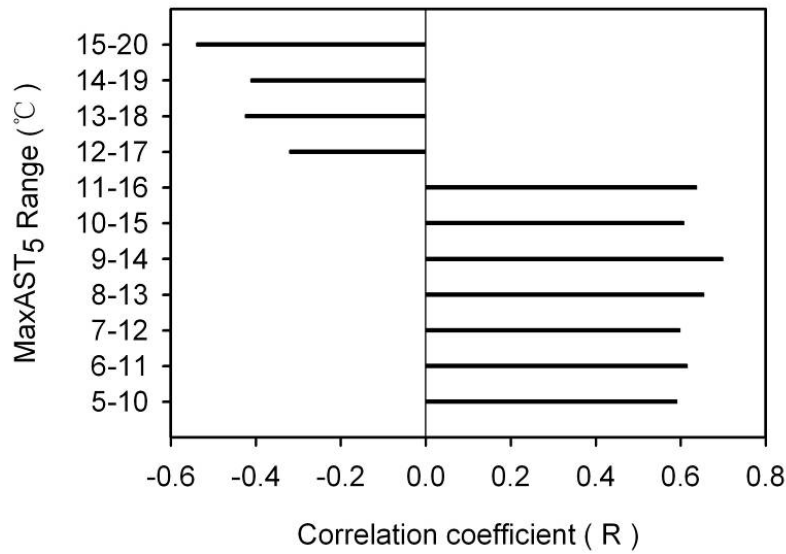


图 3.5 当雄垂直样带（4400-5300m）垫状点地梅盖度与生长季 5cm 土壤日最高温度（MaxAST<sub>5</sub>）出现天数的相关系数及其分布

Fig. 3.5 Frequency distribution of correlation coefficients for relationships between the coverage of *Androsace tapete* and days with different ranges of daily absolute soil temperature maximum at -5cm (MaxAST<sub>5</sub>) during the growing season across altitudes of 4400-5300 m

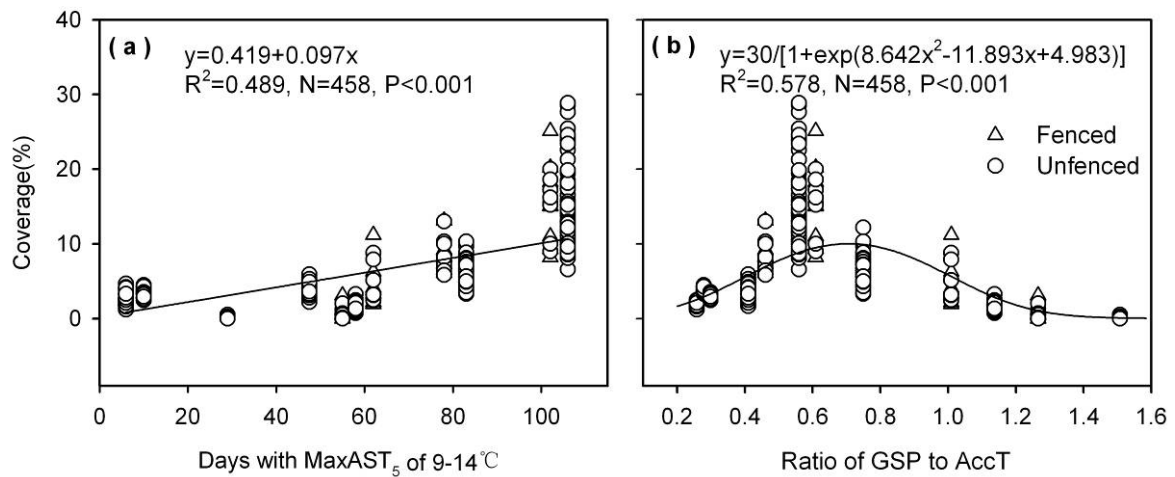


图 3.6 垫状点地梅盖度分别与 (a) 生长季 5cm 土壤日最高温度=9-14°C天数的线性关系；(b) 生长季  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  积温与降水量比值的 logistic 关系

Fig. 3.6 Relationships of the coverage of *Androsace tapete* to (a) days with daily absolute soil temperature maximum of 9-14°C at -5cm (MaxAST<sub>5</sub>) during the growing season, and (b) the ratio of growing season precipitation (GSP) to the  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  accumulated temperature (AccT)

垫状点地梅盖度与气候和土壤因子的关系遵循一种具有最大阈值特征的Logistic函数关系，相关系数最高的环境因子包括湿润指数（GSP/AccT）、最低平均气温（MinGST）、平均气温（GST）、最高平均气温（MaxGST）和-5cm土壤最低平均温度（MinGSST<sub>5</sub>）等，可解释不同海拔458个1×1 m样方盖度变化的41%–56%（表3.2，图3.5b）。通过对Logistic函数关系式的极值求导，获得与垫状点地梅最大盖度相关的最佳温度和水分条件为：GST = 6.5℃，MinGST = 2.6℃，MaxGST = 11.1℃，MinGSST<sub>5</sub> = 5.6℃，GSP/AccT = 0.7。

表 3.2 当雄垂直样带（4400-5300m）垫状点地梅盖度（y, %）与气候或土壤因子的 logistic 关系式  
Table 3.2 Logistic regression models for relationships between the coverage (%) of *Androsace tapete* (as dependent variables, y) and climatic or soil factors across altitudes of 4400-5300 m

自变量	线性回归模式	相关系数	样本数	检验水平
Independent variables	Regression models	R <sup>2</sup>	N	P
GST	$y = 30 / [1 + \exp (0.303x^2 - 3.957x + 13.713)]$	0.531	458	<0.001
MinGST	$y = 30 / [1 + \exp (0.535x^2 - 2.736x + 4.385)]$	0.556	458	<0.001
MaxGST	$y = 30 / [1 + \exp (0.144x^2 - 3.190x + 18.537)]$	0.407	458	<0.001
GSST <sub>5</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.352x^2 - 6.691x + 32.870)]$	0.168	458	<0.001
MinGSST <sub>5</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.394x^2 - 4.389x + 13.415)]$	0.406	458	<0.001
MaxGSST <sub>5</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.164x^2 - 4.340x + 16.213)]$	0.197	458	<0.001
GSST <sub>20</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.169x^2 - 3.255x + 16.899)]$	0.170	458	<0.001
MinGSST <sub>20</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.212x^2 - 3.439x + 15.016)]$	0.261	458	<0.001
MaxGSST <sub>20</sub>	$y = 30 / [1 + \exp (0.171x^2 - 3.720x + 21.022)]$	0.294	458	<0.001
GSP	$y = 30 / [1 + \exp (5.658 \times 10^{-5}x^2 - 0.051x - 12.888)]$	0.051	458	<0.001
STN	$y = 30 / [1 + \exp (14.971x^2 - 18.310x + 6.965)]$	0.200	458	<0.001
SOC	$y = 30 / [1 + \exp (4.590 \times 10^{-4}x^2 - 0.087x + 5.566)]$	0.174	458	<0.001

### 3.4 讨论

#### 3.4.1 最佳水热组合因子决定垫状点地梅盖度随海拔的单峰分布格局

在干旱半干旱地区,低海拔植物生长普遍存在水分胁迫(Webb et al., 1983; Epstein et al., 1997)。随着海拔增加,气温降低而降水增加(Körner, 2003),因此在一定海拔高度应出现一个最适植物生长和分布的最佳水热组合。高海拔植物生长通常受到低温的限制,其低温阈值一般在5.5-7.5°C (James et al., 1994; Körner, 2003; Wieser and Tausz, 2007),尽管其生理生态机理解释仍存在很大的争议(Germino and Smith, 2001; Wieser and Tausz, 2007; Mayr et al., 2012)。我们的研究数据表明,垫状点地梅盖度与气候因子的关系遵循一种具有最大阈值特征的Logistic函数关系,即在一定海拔高度存在一个与垫状点地梅最大盖度相对应的最佳温度和水分组合(GSP/AccT = 0.7)。湿润指数一般随海拔增加而增加(图3.1),也预示着从低海拔到高海拔其水分胁迫降低。GSP/AccT = 0.7出现在垫状点地梅的最适海拔分布带(4950m)(图3.1b),当GSP/AccT < 0.7时,垫状点地梅盖度随湿润指数的增加而增加;当GSP/AccT > 0.7时,垫状点地梅盖度随湿润指数的增加而减少(图3.6b)。

我们的数据进一步显示,当GST < 6.5°C时,垫状点地梅盖度随GST的增加而增加;当GST > 6.5°C时,垫状点地梅盖度随GST的增加而减少,呈logistic函数关系( $R^2 = 0.41-0.56$ ,  $P < 0.001$ , 表3.2)。不同物种、不同山体垫状植物盖度的海拔分布格局均呈单峰分布模式(图3.2, 图3.3),预示着在半干旱草地的高、低海拔之间,植物生长和分布的限制因子发生转变。

由于高寒垫状植物特有一种与大气去耦合的微气候环境,开展沿海拔梯度的生态定位观测能够帮助我们更好地理解高山植物的海拔分布受限因子以及对气候变化的响应(Bruehlheide and Heinemeyer, 2002; Angert and Schemske, 2005; Geber and Eckhart, 2005; Klimeš and Doležal, 2010)。然而,由于沿海拔梯度的野外气象观测资料很少,目前理解垫状植物的海拔分布格局仍很困难。我们的数据支持了我们的假设,即在半干旱地区,垫状植物的盖度存在一种单峰分布,表层土壤极端低温与极端高温分别控制着垫状点地梅海拔分布的上限与下限(图3.2, 见下文讨论),在一定海拔高度存



在一个与垫状点地梅最大盖度相对应的最佳温度和水分组合,这为进一步预测未来气候变化下高寒草甸生态系统的响应提供了科学依据。

### 3.4.2 土壤极端低温与极端高温分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限

我们发现,垫状点地梅盖度与生长季MaxAST5=9–14°C出现天数的海拔格局是一致的(图3.2),并且垫状点地梅盖度与MaxAST5=9–14°C出现天数存在较好的线性相关(图3.2, 3.6a)。 $-5\text{cm}$ 土壤日绝对最高温度一般出现在白天太阳辐射最高的时段,MaxAST5=9–14°C出现天数很可能是指示植物进行光合作用的微环境状况指标。Larcher(2003)研究表明,高山植物光合作用的最适温度一般为10–15 (20) °C,其温度活动范围在5°C内。而另外一些证据表明,当土壤温度 $<9^\circ\text{C}$ 时,植物叶水势、气孔导度及光合速率出现明显降低(Wieser and Tausz, 2007; Mayr et al., 2012)。

我们的数据表明,生长季MaxAST5  $< 0^\circ\text{C}$ 天数仅出现在海拔5300m及其以上地带(出现在5月初的始花期, $-5\text{cm}$ 极端土壤低温 $-0.1^\circ\text{C}$ 到 $-1.3^\circ\text{C}$ 的天数约有一个星期;而相对应的绝对最低气温在 $-5$ 到 $-10^\circ\text{C}$ ,图3.2和图3.4),这些数据与安第斯山高海拔物种可忍受的生长季极端低温阈值(气温)的上限接近( $-8.2^\circ\text{C}$ 到 $-19.5^\circ\text{C}$ , Sierra-Almeida et al., 2009)。在高海拔地区,生长季早期正在生长中的植物一般对冻害的抵抗能力最弱(Körner, 2003; Sierra-Almeida et al., 2009; Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012),这会引起植物地上部分的逐步死亡(Mayr et al., 2012; Neuner and Hacker, 2012)。

前期的大量研究表明,适应于高寒环境的垫状植物具有明显的聚热效应,这一特性导致海拔分布下限的垫状植物更容易受到极端高温的热害(Neuner et al., 2000; Larcher et al., 2010)。在强辐射、少雨的夏季晴天,当叶面温度 $>28$  (30) °C时光合系统II开始出现伤害(Cabrera et al., 1998; Neuner et al., 2000)。我们的数据表明,生长季MaxAST5  $\geq 25^\circ\text{C}$  (估计的叶面温度 $>28$ – $31^\circ\text{C}$ )天数仅出现在垫状点地梅海拔分布的下限(4400–4500 m)以及没有垫状点地梅分布的附近海拔地带(4520–4690 m, 图3.2和图3.4)。这种极端高温限制因子的验证,我们将在下一章的降海拔移植实验中进一步提供证据。

### 3.5 小结

垫状点地梅作为高寒生态系统的“工程师”，对它们所在的生态系统有重要影响。理解气候因子是怎样控制垫状植物的海拔分布格局，对于预测未来高寒草地生态系统对气候变化的响应是至关重要的。本研究中，垫状点地梅盖度的海拔格局呈单峰分布，与气候和土壤因子的关系遵循一种具有最大阈值特征的Logistic函数关系，相关系数最高的环境因子包括湿润指数（GSP/AccT）、最低平均气温（MinGST）、平均气温（GST）、最高平均气温（MaxGST）和-5cm土壤最低平均温度（MinGSST<sub>5</sub>）等，当GST = 6.5°C, MinGST = 2.6°C, MaxGST = 11.1°C, MinGSST<sub>5</sub> = 5.6°C, GSP/AccT = 0.7, 其盖度最大。生长季MaxAST<sub>5</sub>=9–14°C的出现天数能够解释垫状点地梅盖度随海拔变化的49%，生长季MaxAST<sub>5</sub>≥25°C出现天数以及MaxAST<sub>5</sub><0°C出现天数分别与垫状点地梅分布的上限与下限相对应。因此，我们认为土壤极端低温与极端高温分别控制垫状点地梅海拔分布的上限与下限。

## 第四章 垫状点地梅生存率的年际波动和海拔分异及其气候限制因子

### 4.1 引言

在过去100年里（1906-2005）全球平均地表温度上升了 $0.56^{\circ}\text{C}$ - $0.92^{\circ}\text{C}$ ，预计在本世纪末将上升 $1.1$ - $6.4^{\circ}\text{C}$ （IPCC, 2007），其中高纬度和高海拔地区增温的幅度更大（Chapin et al., 1995）。青藏高原被认为是对全球变暖响应最强烈的地区之一（孙鸿烈和郑度, Yao et al., 2000），其大部分地区从1950以来，夏季年平均温度的增幅达 $0.16^{\circ}\text{C}/10$ 年，冬季更是达到 $0.32^{\circ}\text{C}/10$ 年（Liu and Chen, 2000）。基于青藏高原71个台站的资料分析表明，过去45年里（1961-2005）极端最高气温和极端最低气温的发生频率增加，导致热害和冷害事件增多，极端气候灾害严重（You et al., 2008）。这种急剧、大规模的气候变化必然导致高海拔植物群落结构和功能的变化（Zhang and Welker; 1996, Walther et al., 2002; Parmesan and Yohe, 2003; Klein et al., 2004; Xu and Liu, 2007）。垫状植物作为高寒生态系统的“工程师”（Jones et al., 1994, Jones et al., 1997），通常对温度和降水的变化敏感，其种群数量的较小变化也可能会对其所处生态系统产生重要影响（Le Roux et al., 2005）。

在第三章，我们认识到表层土壤极端高温对垫状点地梅海拔分布下限的控制作用。但是，放牧干扰和土壤极端高温可能共同控制垫状点地梅海拔分布的下限。目前仍无法解释为何在这一研究区海拔4520–4690 m地段没有垫状点地梅分布，但在4400–4500 m却有少量垫状点地梅分布，我们推测这可能与夏季放牧干扰有关。本章进一步分析2006-2010年沿海拔梯度的围栏+降海拔移植实验数据，深入探讨垫状点地梅生存率的年际波动和海拔分异及其气候限制因子，揭示无放牧压力下垫状点地梅海拔分布下限的气候限制阈值。

## 4.2 数据和方法

### 4.2.1 垫状点地梅的降海拔移植实验数据分析

降海拔移植实验旨在揭示无放牧压力下垫状点地梅海拔分布下限的气候限制阈值，并阐明其生存率变化与长期温度和降水变化的数量关系。降海拔移植实验方法详见第二章。

降海拔移植后单丛垫状点地梅生存率的变化是降海拔的增温和降水减少以及移植干扰等因素的综合作用结果。为了考察降海拔移植模拟的气候环境变化导致垫状点地梅生存率的净变化，我们估算了每一移植植株的移植干扰效应（Transplanted disturbance effect, TDE）以及非移植参照生存率（Non-transplanted survival reference, NTSR）。某一移植植株的移植干扰效应是某一年份同一海拔移植组的非移植对照（NTC）与移植对照（TC）的平均生存率之差： $TDE = NTC - TC$ （表4.1）。根据不同海拔围栏内的长期非移植固定样方（LTQ和NTC）数据，同一植株的生存率在不同年份之间存在显著的线性关系，为此我们按海拔（4800m, 4950m, 5100m）和年份（2007, 2008, 2009, 2010）建立了某一植株的2007-2010年测定值与2006年测定值的经验方程（ $R^2 = 0.67-0.97$ ,  $n = 24-32$ ,  $P < 0.001$ , 表4.2）。据此，某一移植植株的非移植参照生存率（NTSR）是该移植植株2006年测定值的函数（基于表4.2的经验方程计算）。最后，移植后的气候环境变化导致单丛垫状点地梅生存率的净变化量等于 $TA + TDE - NTSR$ ，或 $TG + TDE - NTSR$ 。

移植后第三年（2009年）的土壤测定数据显示，降海拔移植并没有造成土壤有机质和全氮含量发生显著变化（表4.3）。因此，我们采用偏相关分析方法着重分析增温和降水减少对垫状点地梅生存率变化的相对影响。移植后的增温幅度定义为移植海拔与原海拔的生长季温度变量之差（K），其降水变化率定义为移植海拔与原海拔的生长季降水量之差除以原海拔的降水量（%）。为揭示垫状点地梅海拔分布下限的气候限制阈值，我们进一步分析了垫状点地梅生存率变化与生长季土壤极端温度环境变化的关系。移植后的生长季土壤极端温度变化定义为移植海拔与原海拔的最适 $MaxAST_5$ 组合出现天数之差以及 $MaxAST_5 \geq 25^\circ C$ 出现天数之差。我们检测降海拔移植

后最适土壤温度出现天数的减少及土壤高温 $\geq 25^{\circ}\text{C}$ 出现天数的增加在多大程度上会导致垫状点地梅生存率的显著下降。

#### 4.2.2 单丛垫状点地梅生存率的年际波动分析

单丛垫状点地梅的生存率观测方法详见第二章的介绍,在这里我们重点介绍数据的分析方法。

通过分析围栏内、外长期非移植固定样方(LTQ和NTC)内单丛垫状点地梅生存率的动态变化,检测近期年际气候波动对垫状点地梅生存率的可能影响。单丛垫状点地梅生存率的年际波动等于当年生存率减去前一年生存率,相对应的温度和降水年际变化量等于当年生长季的温度和降水量与前一年生长季的温度和降水量之差。采用多元回归分析中的偏相关分析方法,分析生长季温度和降水的年际波动对垫状点地梅生存率年际变化的相对影响。

### 4.3 研究结果

#### 4.3.1 垫状点地梅生存率的年际波动与温度和降水变化的关系

在2006–2010年,不同海拔围栏内、外垫状点地梅生存率逐年变化值均表现为略有降低(围栏内减少0.3%–1.2%,围栏外减少0.4%–1.6%),其中围栏内的生存率变化存在海拔差异(图4.1)。生长季降水量和/或平均和最高平均的气温和土壤温度(-5cm)等的年际变化对不同海拔围栏内的垫状点地梅生存率有显著影响( $P < 0.05$ ) (表4.4)。在较高海拔围栏内(5200m),垫状点地梅的生存率下降与温度增加和降水减少有显著相关关系,其中降水减少的影响更大;在较低海拔围栏内(4800–4950 m),垫状点地梅的生存率下降与降水减少存在显著正相关( $P < 0.05$ )。但是,这种年际气候波动的影响在不同海拔围栏外(4430–5200 m)基本不出现(表4.4),可能与放牧干扰有关。围栏外垫状点地梅生存率一般略低于围栏内,并在海拔4800m的围栏内外存在显著差异(表4.5)。

表 4.1 不同年份不同海拔的移植干扰效应。移植干扰效应是某一年份同一海拔移植组的非移植干扰对照与移植对照的平均生存率之差，单丛垫状点地梅生存率在行（大写字母）和列（小写字母）的不同字母分别表示不同处理和不同年份的显著性差异（ $P < 0.05$ ）

Table 4.1 The transplanted disturbance effect (TDE) across altitudes and years. TDE was defined as the difference in average survival per clump of *Androsace tapete* between treatments of non-transplanted control (NTC) and transplanted control (TC) ( $TDE = NTC - TC$ ). Different letters within a row and a column show significant differences in survival per clump between NTC and TC (lowercase) and between different years (capital) at a 0.05 level, respectively

海拔 Altitude (m)	处理 Treatment	单丛垫状点地梅的生存率 Survival per clump of <i>Androsace tapete</i> (% , mean $\pm$ sd )					样方数 Samples of clumps
		2006	2007	2008	2009	2010	
4800	NTC	94.6 $\pm$ 6.4aA	93.9 $\pm$ 7.9aA	93.7 $\pm$ 8.4aA	92.9 $\pm$ 8.8aA	92.6 $\pm$ 9.3aA	25
4800	TC	94.6 $\pm$ 2.8aA	89.2 $\pm$ 3.8aAB	88.5 $\pm$ 4.3aAB	86.9 $\pm$ 4.1aB	85.6 $\pm$ 4.6aB	9
4800	TDE		4.7	5.2	6.0	7.0	
4950	NTC	97.1 $\pm$ 4.1aA	96.1 $\pm$ 5.8aA	95.6 $\pm$ 6.6aA	94.3 $\pm$ 7.1aA	93.0 $\pm$ 7.7aA	32
4950	TC	97.1 $\pm$ 2.7aA	92.0 $\pm$ 6.4aAB	90.8 $\pm$ 6.8aAB	89.1 $\pm$ 8.1aAB	87.2 $\pm$ 9.7aB	12
4950	TDE		4.1	4.8	5.2	5.8	
5100	NTC	97.1 $\pm$ 3.8aA	96.0 $\pm$ 5.4aA	95.5 $\pm$ 5.6aA	94.4 $\pm$ 6.4aA	93.3 $\pm$ 6.7aA	24
5100	TC	97.2 $\pm$ 3.3aA	92.8 $\pm$ 7.1aA	92.0 $\pm$ 8.2aA	90.5 $\pm$ 10.8aA	88.5 $\pm$ 11.9aA	9
5100	TDE		3.2	3.5	3.9	4.8	

表 4.2 不同海拔单丛垫状点地梅生存率 (%) 在 2007-2010 年分别与 2006 年的线性方程。其中, 单丛垫状点地梅的生存率是在 2006-2010 年 25×25 cm 长期固定样方的测定值

Table 4.2 Regression equations for relationships between the clump-specific survivals (%) measured in 2007-2010 (as dependent variables, y) and 2006 (as independent variable, x) across populations of *Androsace tapete* in different altitudes. The data were obtained from the clump-specific measurements in 25×25 cm LQT and NTC quadrats (15 quadrats per altitude, containing 1-3 clumps within a quadrat) during 2006-2010.

海拔	年份	线性方程	相关系数	检验水平	样方数
Altitude (m)	Year	Regression equation	R <sup>2</sup>	P	Samples of clumps
4800	2007	$y = 1.160x - 15.886$	0.972	<0.001	25
4800	2008	$y = 1.176x - 17.639$	0.972	<0.001	25
4800	2009	$y = 1.206x - 21.298$	0.949	<0.001	25
4800	2010	$y = 1.231x - 23.941$	0.937	<0.001	25
4950	2007	$y = 1.393x - 39.175$	0.965	<0.001	32
4950	2008	$y = 1.548x - 54.691$	0.928	<0.001	32
4950	2009	$y = 1.604x - 61.502$	0.854	<0.001	32
4950	2010	$y = 1.656x - 67.733$	0.784	<0.001	32
5100	2007	$y = 1.395x - 39.342$	0.981	<0.001	24
5100	2008	$y = 1.421x - 42.461$	0.943	<0.001	24
5100	2009	$y = 1.536x - 55.827$	0.854	<0.001	24
5100	2010	$y = 1.424x - 44.917$	0.666	<0.001	24

表 4.3 海拔 4800-5100m 土壤 0-10cm 有机质和全氮在 NTC、TC、TA 和 TG 处理下的差异。每一海拔高度，同一列的不同小写字母表示土壤有机质和全氮在 4 种处理中的差异 (P<0.05)

Table 4.3 Difference in soil organic carbon (SOC) and total nitrogen (STN) concentrations at the depth of 0-10cm between treatments of NTC, TC, TA, and TG across altitudes of 4800-5100 m. For each altitude, different lowercase letters within a column show significant differences in SOC and STN between treatments of NTC, TC, TA, and TG at a 0.05 level

海拔 Altitude (m)	处理 Treatment	土壤全氮 STN (%)	土壤有机质 SOC (%)
4800	NTC	0.54±0.03 <sup>a</sup>	82.13±16.38 <sup>a</sup>
	TC	0.53±0.04 <sup>a</sup>	80.59±21.05 <sup>a</sup>
	TA	0.54±0.02 <sup>a</sup>	86.61±18.12 <sup>a</sup>
	TG	0.53±0.08 <sup>a</sup>	83.17±35.04 <sup>a</sup>
4950	NTC	0.69±0.10 <sup>a</sup>	102.23±18.32 <sup>a</sup>
	TC	0.68±0.11 <sup>a</sup>	101.16±21.10 <sup>a</sup>
	TA	0.68±0.09 <sup>a</sup>	91.00±12.48 <sup>a</sup>
	TG	0.67±0.11 <sup>a</sup>	103.35±25.19 <sup>a</sup>
5100	NTC	0.73±0.11 <sup>a</sup>	116.31±20.25 <sup>a</sup>
	TC	0.74±0.10 <sup>a</sup>	118.59±24.52 <sup>a</sup>
	TA	0.71±0.07 <sup>a</sup>	109.25±23.51 <sup>a</sup>
	TG	0.70±0.08 <sup>a</sup>	108.57±11.42 <sup>a</sup>



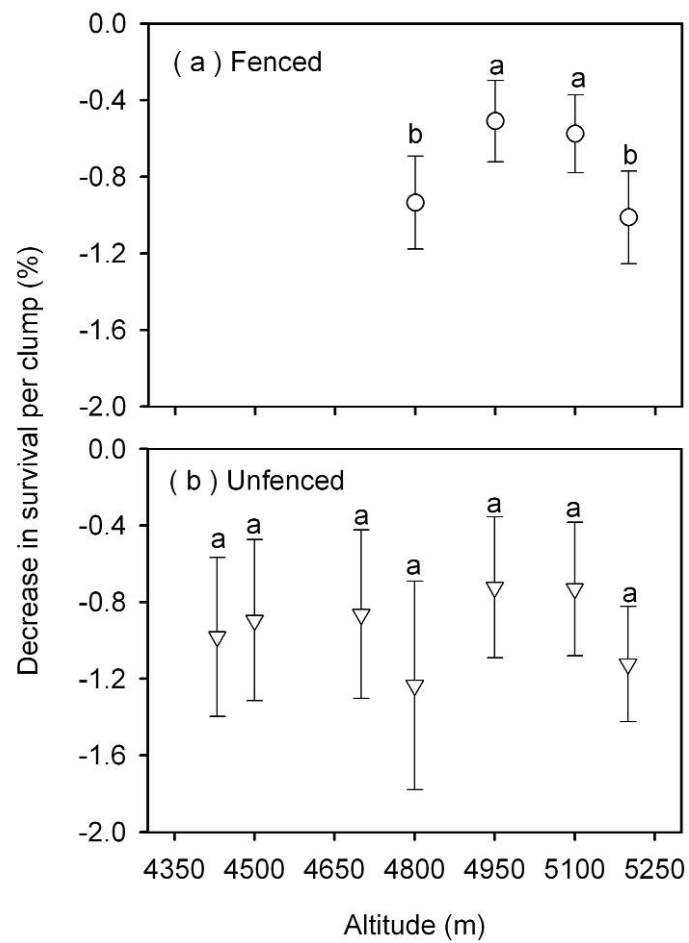


图 4.1 当雄垂直样带 (4300-5200m) 围栏内外年际间单丛垫状点地梅生存率变化的海拔差异

Fig. 4.1 Altitudinal variations in interannual changes in survival per clump of *Androsace tapete* across (a) fenced and (b) unfenced quadrats along altitudes of 4300-5200 m

表 4.4 不同海拔围栏内外单丛垫状点地梅生存率年际波动与年际温度和降水变化在多元线性回归模式中的偏相关分析。单丛垫状点地梅的生存率是在 2006-2010 年 25×25 cm 长期固定样方的测定值，单丛垫状点地梅生存率的年际波动等于当年生存率减去前一年的生存率，相对应的温度和降水年际变化量等于当年生长季的温度和降水量与前一年的温度和降水量之差。 $\Delta$ GST， $\Delta$ MinGST 和  $\Delta$ MaxGST 分别表示生长季平均气温、最高平均气温、最低平均温度的变化量， $\Delta$ GSST<sub>5</sub>， $\Delta$ MinGSST<sub>5</sub> 和  $\Delta$ MaxGSST<sub>5</sub> 分别表示生长季-5cm 土壤平均温度、最高平均温度、最低平均温度的变化量， $\Delta$ GSP 表示生长季降水量的变化，\*P<0.05，\*\*P<0.01

Table 4.4 Partial correlation coefficients of multiple linear regressions between interannual changes in survival per clump of *Androsace tapete* and interannual differences in temperature and precipitation across unfenced and fenced quadrats in different altitudes. The data were obtained from the clump-specific measurements in the LTQ and NTC quadrats during 2006-2010. The interannual change in survival of a clump was calculated as the difference of the year<sub>i</sub> survival minus the year<sub>i-1</sub> survival. The interannual differences in temperature and precipitation were calculated as the differences of the year<sub>i</sub> values minus the year<sub>i-1</sub> values. Abbreviations:  $\Delta$ GST,  $\Delta$ MinGST, and  $\Delta$ MaxGST are for changes in growing season mean, minimum and maximum mean air temperatures, respectively;  $\Delta$ GSST<sub>5</sub>,  $\Delta$ MinGSST<sub>5</sub>, and  $\Delta$ MaxGSST<sub>5</sub> are for changes in growing season mean, minimum and maximum mean soil temperatures at -5cm, respectively;  $\Delta$ GSP is for the change in growing season precipitation. \*P<0.05, \*\*P<0.01.

		单丛垫状点地梅生存率的年际波动										
自变量		Interannual change in survival per clump										
Independent variables	围栏外样方	Within unfenced quadrats						围栏内样方				Within fenced quadrats
		4430m	4500m	4700m	4800m	4950m	5100m	5200m	4800m	4950m	5100m	5200m
		(n=76)	(n=76)	(n=76)	(n=64)	(n=80)	(n=60)	(n=28)	(n=100)	(n=128)	(n=96)	(n=32)

$\Delta$ GST ( K )	-0.176	-0.152	-0.164	0.055	-0.030	-0.098	-0.020	0.030	-0.141	-0.039	-0.268*
$\Delta$ GSP ( mm )	0.136	0.075	0.213	0.051	0.048	0.055	0.046	0.089	0.033	0.030	0.309*
$\Delta$ MinGST ( K )	-0.166	-0.143	-0.117	0.046	-0.029	0.125	-0.120	0.104	-0.059	0.021	-0.167
$\Delta$ GSP ( mm )	0.097	0.012	0.132	0.048	0.058	0.162	0.103	0.206*	0.186*	0.124	0.049
$\Delta$ MaxGST ( K )	-0.144	-0.131	-0.134	0.114	-0.157	-0.037	-0.104	0.143	-0.056	-0.031	-0.264*
$\Delta$ GSP ( mm )	0.111	0.083	0.008	0.114	0.163	0.081	0.124	0.231*	0.119	0.010	0.319*
$\Delta$ GSST <sub>5</sub> ( K )	-0.167	-0.152	-0.199	-0.047	-0.030	-0.096	-0.022	-0.060	-0.055	-0.039	-0.268*
$\Delta$ GSP ( mm )	0.141	0.092	0.247*	0.043	0.019	0.016	0.060	0.004	0.113	0.076	0.336**
$\Delta$ MinGSST <sub>5</sub> ( K )	-0.078	-0.152	-0.109	-0.092	-0.053	-0.124	-0.126	-0.135	-0.043	-0.038	-0.203
$\Delta$ GSP ( mm )	0.061	-0.101	0.213	0.093	0.077	0.075	0.082	0.221*	0.162	0.144	0.190
$\Delta$ MaxGSST <sub>5</sub> ( K )	-0.173	-0.149	-0.230*	-0.081	-0.168	-0.049	-0.018	-0.103	-0.071	-0.040	-0.271*
$\Delta$ GSP ( mm )	0.133	0.090	0.020	-0.078	0.175	0.113	0.075	-0.074	0.102	0.019	0.345**

表 4.5 单丛垫状点地梅生存率在海拔 4800-5100m 围栏内外的差异。单丛垫状点地梅生存率在行（大写字母）和列（小写字母）的不同字母分别表示围栏内外和不同年份的显著性差异（ $P < 0.05$ ）

Table 4.5 Difference in survival per clump of *Androsace tapete* between fenced and unfenced quadrats across altitudes of 4800-5100 m. Different letters within a row and a column show significant differences in survival per clump between fenced and unfenced quadrats (lowercase) and between different years (capital) at a 0.05 level, respectively

海拔 Altitude (m)	处理 Treatment	单丛垫状点地梅生存率 Survival per clump of <i>Androsace tapete</i> (% , mean $\pm$ sd )					样本数 Samples of clumps
		2006	2007	2008	2009	2010	
4800	Fenced	94.6 $\pm$ 6.4 <sup>AA</sup>	93.9 $\pm$ 7.9 <sup>AA</sup>	93.7 $\pm$ 8.4 <sup>AA</sup>	92.9 $\pm$ 8.8 <sup>AA</sup>	92.6 $\pm$ 9.3 <sup>AA</sup>	25
4800	Unfenced	94.6 $\pm$ 6.0 <sup>AA</sup>	92.5 $\pm$ 8.7 <sup>AA</sup>	91.1 $\pm$ 10.2 <sup>bA</sup>	89.6 $\pm$ 12.1 <sup>bA</sup>	88.2 $\pm$ 14.1 <sup>bA</sup>	16
4950	Fenced	97.1 $\pm$ 4.1 <sup>AA</sup>	96.1 $\pm$ 5.8 <sup>AA</sup>	95.6 $\pm$ 6.6 <sup>AA</sup>	94.3 $\pm$ 7.1 <sup>AA</sup>	93.0 $\pm$ 7.7 <sup>AA</sup>	32
4950	Unfenced	95.9 $\pm$ 5.7 <sup>AA</sup>	93.7 $\pm$ 7.8 <sup>AA</sup>	92.7 $\pm$ 9.4 <sup>AA</sup>	91.5 $\pm$ 11.0 <sup>AA</sup>	90.5 $\pm$ 12.2 <sup>AA</sup>	20
5100	Fenced	97.1 $\pm$ 3.8 <sup>AA</sup>	96.0 $\pm$ 5.4 <sup>AA</sup>	95.5 $\pm$ 5.6 <sup>AA</sup>	94.4 $\pm$ 6.4 <sup>AA</sup>	93.3 $\pm$ 6.7 <sup>AA</sup>	24
5100	Unfenced	96.2 $\pm$ 4.8 <sup>AA</sup>	93.9 $\pm$ 6.3 <sup>AA</sup>	92.8 $\pm$ 9.5 <sup>AA</sup>	90.8 $\pm$ 9.5 <sup>AA</sup>	89.4 $\pm$ 11.0 <sup>AA</sup>	15

#### 4.3.2 降海拔移植下垫状点地梅生存率变化与温度和降水变化的关系

移植干扰会导致点地梅生存率下降3%–7%，但这种干扰效应并没有导致同一海拔的移植对照与非移植对照的显著差异（表4.1）。扣除移植干扰效应后，降海拔移植导致单丛垫状点地梅生存率的净变化量见表4.6。在垫状点地梅的现有海拔分布范围内（4800–5100 m，不包括没有垫状点地梅分布的4650m），相邻海拔移植（TA，降海拔150m）导致垫状点地梅生存率稍有下降，从移植第一年的降低3%–5%到移植第四年的6%–9%。但是，从海拔4800m移植到4650m的垫状点地梅生存率下降高达36%–86%，相当于从4800–5100 m统一移植到最低海拔4300m（垫状点地梅分布下限以外）的TG移植结果（降海拔500–800 m导致生存率下降36%–92%）（表4.6）。在

海拔4800m, 围栏三年后垫状点地梅生存率显著高于围栏外, 但在更高海拔地带围栏内、外的差异不显著(表4.1), 表明在海拔4800m以下垫状点地梅分布会受到更大的放牧压力, 在一定程度上解释了垫状点地梅在海拔4520-4690m没有分布的原因。

TA移植导致生长季平均气温增加1.0–1.5 K, 伴随生长季降水量减少<20%; 而TG移植则导致生长季平均气温增加2.5–5.5 K, 伴随生长季降水量减少20%–60%(图4.2)。移植后第一年, 垫状点地梅的生存率下降与增温幅度和降水减少率存在显著的线性关系, 指示了在某一增温幅度和降水减少率下垫状点地梅的最大生存率变化(图4.2)。偏相关分析结果表明, 增温和降水减少对垫状点地梅的生存率下降均有显著贡献, 移植后第一年(2007年)生存率下降主要是由于增温所导致, 而移植后第2–4年(2008–2010年)则以降水减少的影响更大(表4.7)。

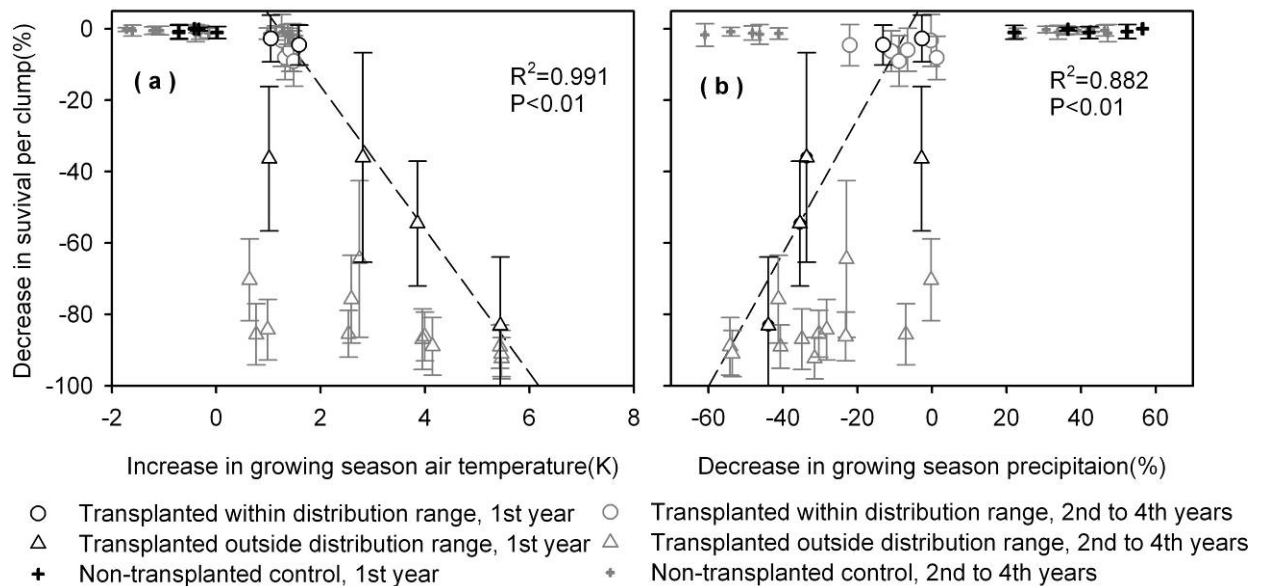


图 4.2 单丛垫状点地梅生存率在 NTC、TA、TG 处理下的变化分别对 (a) 生长季温度增加和 (b) 降水减少的响应。虚线表示 TA 和 TG 移植处理一年后的最大生存率与增温幅度和降水量减少率的线性关系, 指示在某一增温幅度和降水减少率下垫状点地梅的最大生存率变化

Fig. 4.2 Decrease in survival per clump of *Androsace tapete* in response to (a) increase in growing season (May-September) mean air temperature, and (b) decrease in growing season precipitation in pooled data across NTC, TA and TG treatments. The trend line was for the TA and TG data of maximum survival observed in first year after transplanting, indicating the upper limit of survivorship given an increased temperature or a decreased precipitation

表 4.6 降海拔移植导致的环境变化导致单丛垫状点地梅生存率的下降。移植后的气候环境变化导致单丛垫状点地梅生存率的净变化量等于 TA 或 TG 处理单丛的生存率加上移植干扰效应，再减去非移植参照生存率，行内不同的大写字母表示单丛垫状点地梅生存率在 2007-2010 的显著性差异 (P<0.05)

Table 4.6 Decreases in survival per clump of *Androsace tapete* in treatments of transplanting downward to the adjacent altitude (TA) and to the lowest common garden at 4300m (TG). The decrease in survival of a transplanted clump = the clump-specific survival in TA or TG + the transplanted disturbance effect (TDE, Table 4.1) – the non-transplanted survival reference (NTSR). For each of transplanted clumps in TA and TG, the NTSRs during 2007-2010 were calculated from the clump-specific survival measured in 2006 before transplanting based on the regression equations in Table 4.2. Different letters within a row show significant differences in the changes of survival per clump among 2007-2010 at a 0.05 level.

Altitude (m)		Treatment	Samples of clumps	Decrease in survival per clump (% , mean ± se)			
from	to			2007	2008	2009	2010
4800	4650	TA	8	-36.4±7.2 <sup>A</sup>	-70.3±4.1 <sup>B</sup>	-84.3±3.0 <sup>B</sup>	-85.6±3.0 <sup>B</sup>
4800	4300	TG	5	-36.1±13.1 <sup>A</sup>	-64.5±9.8 <sup>AB</sup>	-75.7±5.5 <sup>B</sup>	-85.5±2.9 <sup>B</sup>
4950	4800	TA	11	-2.7±2.0 <sup>A</sup>	-3.3±2.2 <sup>A</sup>	-4.6±1.7 <sup>A</sup>	-5.9±1.8 <sup>A</sup>
4950	4300	TG	6	-54.5±7.1 <sup>A</sup>	-86.2±2.8 <sup>B</sup>	-89.0±3.3 <sup>B</sup>	-87.0±3.5 <sup>B</sup>
5100	4950	TA	6	-4.5±2.3 <sup>A</sup>	-6.3±2.3 <sup>A</sup>	-8.1±2.5 <sup>A</sup>	-9.0±2.9 <sup>A</sup>
5100	4300	TG	5	-83.1±8.6 <sup>A</sup>	-92.3±2.6 <sup>A</sup>	-91.0±2.9 <sup>A</sup>	-89.0±2.7 <sup>A</sup>

另外，当MaxAST<sub>5</sub>≥25℃天数增加10天以上（图4.3a）以及MaxAST<sub>5</sub>=9–14℃天数减少40天以上（图4.3b）时，垫状点地梅生存率突然出现大幅度降低。这一结果与样带测定数据（图3.2）相吻合，表明土壤极端高温是决定垫状点地梅海拔分布下限的主要气候限制因子。

表 4.7 降海拔移植实验 TA 和 TG 处理所导致的温度和降水量变化与单丛垫状点地梅生存率下降的偏相关分析。字母简写所表示的含义见表 4.4

Table 4.7 Partial correlation coefficients of multiple linear regressions for relationships of the decrease in survival per clump of *Androsace tapete* to the increase in temperature and the decrease in precipitation in pooled data across TA and TG treatments. Abbreviations are found in Table 4.4

Independent variables	Decrease in survival per clump			
	2007 (n=41)	2008 (n=41)	2009 (n=41)	2010 (n=41)
$\Delta$ GST (K)	-0.436**	-0.094	-0.243	-0.557***
$\Delta$ GSP (%)	0.160	0.186	0.693***	0.702***
$\Delta$ MinGST (K)	-0.317*	-0.032	-0.252	-0.305
$\Delta$ GSP (%)	0.230	0.331*	0.766***	0.592***
$\Delta$ MaxGST (K)	-0.459**	-0.123	-0.201	-0.664***
$\Delta$ GSP (%)	0.241	0.156	0.654**	0.782***
$\Delta$ GSST <sub>5</sub> (K)	-0.306*	-0.415**	-0.689***	-0.055
$\Delta$ GSP (%)	0.350*	0.103	0.855***	0.335*
$\Delta$ MinGSST <sub>5</sub> (K)	-0.228	-0.360*	-0.230	-0.890***
$\Delta$ GSP (%)	0.527***	0.507**	0.787***	0.934***
$\Delta$ MaxGSST <sub>5</sub> (K)	-0.601***	-0.932***	-0.861***	-0.873***
$\Delta$ GSP (%)	0.562***	0.308	0.794***	0.754***

\*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001.

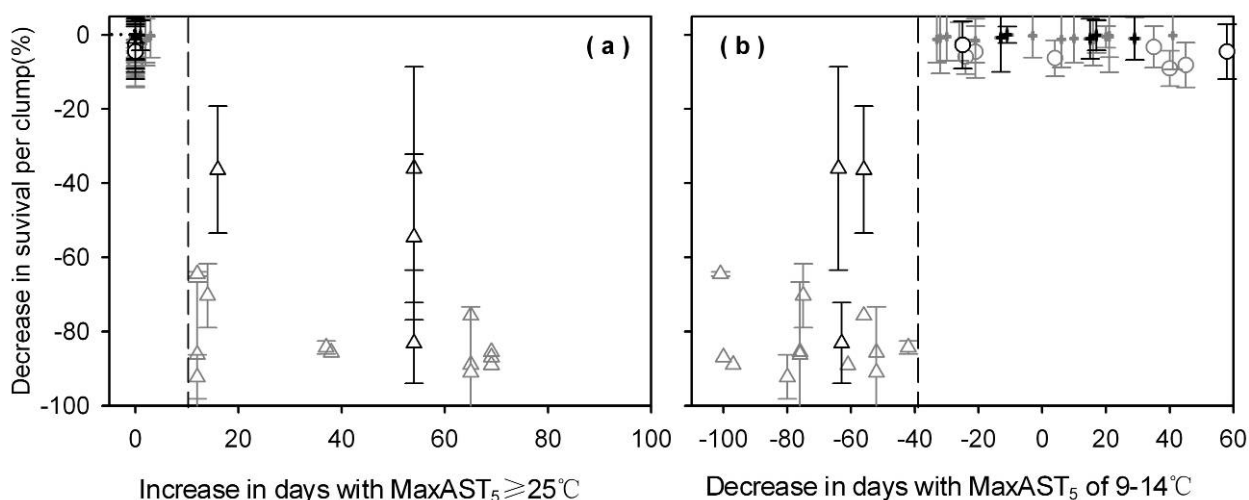


图 4.3 在 NTC、TA 和 TG 处理下土壤 5cm 日最高温度 (a)  $\geq 25^{\circ}\text{C}$  和 (b)  $=9-14^{\circ}\text{C}$  出现天数的变化与单丛垫状点地梅生存率变化的关系

Fig. 4.3 Decrease in survival per clump of *Androsace tapete* in response to (a) increase in days with  $\text{MaxAST}_5$  of  $\geq 25^{\circ}\text{C}$ , and (b) decrease in days with  $\text{MaxAST}_5$  of  $9-14^{\circ}\text{C}$  in pooled data across NTC, TA and TG treatments. The symbols are found in Fig. 4.2

## 4.4 讨论

### 4.4.1 气候变化对垫状点地梅生存率的潜在影响

气候变暖会导致植物地理分布、种间关系和生活史等方面的变化 (Tilman and Lehman, 2001; Williams et al., 2003; Dullinger et al., 2004; Iverson et al., 2004; Skov and Svenning, 2004; Pearson, 2006), 已经观测到全球植被带的最适温度分布区向更高纬度和更高海拔地区迁移 (Xu and Liu, 2007; Lenoir et al., 2008)。在较小的地理空间尺度上, 单个物种或种群对气候变暖的响应模式存在两种方式 (Parmesan, 2006): 1) 生态响应: 物种可以通过长距离或者短距离的扩散作用, 迁移到更适宜的生境中建立新的种群。2) 进化适应: 某些具有丰富进化潜力的物种可以在自然选择作用下实现各种进化适应, 从而适应改变了的生境条件。

国际上, 目前仍缺乏有关高海拔/高纬度垫状植物对气候变化响应的野外观测实验。唯一的研究报道是 Le Roux et al. (2005) 在亚南极群岛对垫状植物 *Azorella selago*



开展的一年野外控制实验，表明降水减少会导致 *Azorella selago* 茎死亡率增加，衰老加快。我们的五年围栏动态监测数据显示，年际气候波动对垫状点地梅生存率有显著负面影响，增温和/或降水减少导致不同海拔的垫状点地梅生存率出现下降，其中降水减少的影响更大（表4.7）。这一结果与降海拔移植实验数据一致，并进一步指出增温 $>2\text{K}$ 和降水减少超过20%下，垫状点地梅出现大量死亡（图4.2）。另外，移植后最适土壤温度（ $\text{MaxAST5}=9\text{--}14^\circ\text{C}$ ）出现天数的减少及土壤高温（ $\text{MaxAST5}\geq 25^\circ\text{C}$ ）出现天数的增加在很大程度上解释垫状点地梅生存率的突然大幅度下降（图4.3），与现有的短期高温加热实验结果一致（Neuner et al. 2000, Larcher et al. 2010）。因此，在未来气候变暖的情况下，垫状点地梅生存将受到严重威胁，特别是极端高温和极端低温的威胁更大，这对其他物种的生存以及高寒草甸生态系统的稳定性将产生重要影响。

值得关注的是，在海拔4800m，围栏三年后垫状点地梅生存率显著高于围栏外，但在更高海拔地带围栏内、外的差异不显著（表4.1），表明在海拔4800m以下垫状点地梅分布会受到更大的放牧压力，在一定程度上解释了垫状点地梅在海拔4520-4690m没有分布的原因。因此，放牧干扰和气候变化的双重影响，进一步增加了垫状植物对环境变化响应的不确定性。

#### 4.5 小结

理解垫状点地梅生存率对气候因子短期波动的响应方式，有助于我们更好地了解未来气候变化背景下垫状点地梅的生存状况。我们的研究表明，不同海拔围栏内、外垫状点地梅生存率均表现为略有降低，其中围栏内的生存率变化存在海拔差异。生长季降水量和/或平均和最高平均的气温和土壤温度（-5cm）等的年际变化对不同海拔围栏内的垫状点地梅生存率有显著影响。在较高海拔围栏内（5200m），垫状点地梅的生存率下降与温度增加和降水减少有显著相关关系，其中降水减少的影响更大；在较低海拔围栏内（4800-4950 m），垫状点地梅的生存率下降与降水减少存在显著正相关。但是，这种年际气候波动的影响在不同海拔围栏外（4430-5200 m）基本不出现。长期增温和降水减少对垫状点地梅的生存率下降均有显著贡献，移植后第一年

(2007年)生存率下降主要是由于增温所导致,而移植后第2-4年(2008-2010年)则以降水减少的影响更大,当 $\text{MaxAST}_5 \geq 25^\circ\text{C}$ 天数增加10天以上以及 $\text{MaxAST}_5 = 9-14^\circ\text{C}$ 天数减少40天以上时,垫状点地梅生存率突然出现大幅度降低。

## 第五章 垫状点地梅物候的年际波动和海拔分异及其气候限制因子

### 5.1 引言

植物物候是指植物受气候和其他环境因子的影响而出现的以年为周期的自然现象，包括发芽、展叶、开花、叶变色等，是植物长期适应季节性变化环境而形成的生长发育节律（竺可桢和宛敏渭，1980；Schwartz et al., 2003）。植物在年周期中有顺序地进行着各个物候期的变化，体现了有机体与外界环境不断进行物质流与能量流的交换与聚集的过程，因此物候变化在很大程度上受到外界环境因素如温度、水分、光照等的控制。

温度被认为是影响植物物候最关键的因子。霍普金斯生物气候定律指出，在其它因素相同的条件下，北美温带地区，每向北移纬度 $1^{\circ}$ ，向东移经度 $5^{\circ}$ ，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。大量研究发现，气温升高导致春季物候提前（Chmielewski and Thomas, 2001；Piao et al. 2011），而开花物候可以用来指示年际间的气温波动（Fitter et al., 1995；Sparks et al., 2000；Miller-rushing et al., 2007）。研究表明，植物物候与积温密切相关。Jackson（1966）和Diekmann(1996)发现，利用大于 $0^{\circ}\text{C}$ 积温可以预测植物的开花日期；Zhang等发现，活动积温与物候期持续时间显著相关（Zhang et al., 2001）。许多植物在冬季还需要一个冷积温，否则其发育会延迟或者受到限制（Murray et al., 1989；Morin et al., 2009），导致物候在温暖年份反而推迟（Zhang et al., 2007；Yu et al., 2010；Piao et al., 2011）。在青藏高原，游松财等（2011）基于MODIS EVI的数据发现，2001-2010年藏北高原植被返青期随海拔升高而推迟、生长季长度减少，植被枯黄期随海拔变化规律不明显。Piao et al.,（2011）基于NDVI数据也发现，藏北高原植被返青期随海拔升高而推迟。这些草地植被物候随海拔的变化规律，在一个物种间是否存在这种海拔格局仍缺乏相关研究。

水分对于植物物候期具有不可低估的作用（Ji and Peters, 2003；Yu et al., 2003；Penuelsa et al., 2004；Pennington and Collins, 2007）。Zhang等的研究表明，非洲地

区植被春季开始返青的日期与雨季的开始有很好的吻合 (Zhang et al., 2005); Yu 等发现, 内蒙古草原生长季前期的降水量影响植被物候对气候变暖的响应模式 (Yu et al., 2003); Pangtey 等发现, 土壤水分会影响喜马拉雅山中部高寒草地一些物种的萌发期 (Pangtey et al., 1990)。

沿海拔梯度在较小的地理范围内导致了环境因子 (如温度、降水、太阳辐射等) 较大程度地改变, 为研究植物物候对环境因子的长期适应提供了理想的场所 (Morecroft and Woodward, 1990; Körner, 2007; Malhi et al., 2010)。植物生长和繁殖在高海拔地区往往受低温控制 (Nobel and Hartsock, 1986; Körner, 2003); 在低海拔地区, 其生长和繁殖常受到水分的抑制 (Epstein et al., 1997)。基于藏北高原 NDVI 数据的相关研究发现, 植物的返青期同时受积温和生长季前期的降水量影响 (杨元合等, 2006; 游松财等, 2011; Shen et al., 2011), 表明在高寒的干旱半干旱区, 温度和水分深刻地影响着植物物候。考虑到垫状植物特有的微气候环境, 目前仍不清楚随海拔和年际波动的不同水热组合是否也控制垫状点地梅的物候变化格局。

垫状点地梅是一种多年生草本植物, 是高寒草甸和高寒草原群落的重要组成部分 (李渤生等, 1985; 1987), 其繁殖方式主要是种子繁殖 (Zeng et al., 2009), 为了能够顺利完成其生活史, 必然需要满足一定的温度和水分条件。我们在第三章的研究表明, 垫状点地梅海拔分布上限的受控因子主要是生长季极端低温出现的天数。逻辑上讲, 最高海拔的物候启动所需的活动积温可被认为是植物满足其生长和繁殖至少需要的最低积温阈值, 这种最低积温阈值在不同年份应该相对稳定。在低海拔, 常观察到植物返青期在不同的年份表现出很大的差异, 很可能受温度和水分的共同影响, 但目前仍缺乏相关观测数据证实。

自2005年8月, 我们在念青唐古拉山南坡沿海拔梯度 (4430m–5300m) 开展了垫状点地梅及其群落建群种高山嵩草的物候监测。同时, 我们进一步分析比较垫状点地梅与高山嵩草的物候变化格局的异同点。

## 5.2 数据和方法

### 5.2.1 垫状点地梅和高山嵩草的物候观测及其定义

垫状点地梅和高山嵩草的物候观测方法详见第二章。我们定义每个海拔20-25丛垫状点地梅的第一丛开始返青，定义为返青始期，50%以上开始返青为返青盛期，50%枯黄为枯黄期（宛敏渭和刘秀珍，1979）。对高山嵩草的物候我们也采用相同的统计方法。

### 5.2.2 垫状点地梅和高山嵩草物候随海拔分异性的统计分析

温度随海拔的升高而降低，植物在其海拔分布上限主要受温度控制（Körner, 2003; Klimeš and Doležal, 2010）。我们认为，海拔分布上限的高山植物在最湿润年份所需的大于零度积温可认为是满足其生长和繁殖最低需求的积温阈值，而低海拔植物由于水分导致其物候年际波动远大于高海拔。为此，我们计算仅受积温控制的理论物候期：若低海拔植物物候仅受温度控制，物候期可根据其海拔分布上限的最低积温阈值进行计算而得。由于低海拔植物物候所需积温通常要高于其高海拔所需积温（Sierra-Almeida et al., 2009），因此理论物候期与实际物候期之差（这里定义为“延迟物候”）可反映生长季早期降水量变化的影响，即“延迟物候”天数与这一期间的降水量应存在显著的负相关关系。

Sierra-Almeida et al. (2009) 认为，随着海拔升高，高山植物对极端低温的忍耐力增加，导致低海拔物候期所需积温通常要高于其高海拔物候期所需积温。为此，我们进一步比较分析日最低气温与“延迟物候”天数的海拔变化趋势，以理解极端低温对“延迟物候”的可能影响。

为了排除植物自身遗传特性对其物候海拔分异性的可能影响（Forrest et al., 2010），我们于2007年5月开展了降海拔移植实验（降海拔移植的实验设计详见第二章）。

## 5.3 研究结果

### 5.3.1 垫状点地梅和高山嵩草物候期的海拔分异及年际波动

垫状点地梅和高山嵩草的返青始期和盛期均随海拔的升高而推迟(图5.1)。2007、2009和2010年,垫状点地梅的返青盛期在低海拔大致从4月15日开始,到高海拔为5月20日,海拔差异达到30天以上,其随海拔的推迟率为3.5天/100m。但在2008年,由于降水明显较其它年份高,导致低海拔地区返青盛期明显提前,推迟率达4.7天/100m。相比较而言,高山嵩草返青期沿海拔梯度的变化速率远低于垫状点地梅(2007和2009年推迟率为0.9天/100m,2008和2010年为1.7天/100m),表明垫状点地梅返青期对气候变化的响应更敏感。

类似的,两个物种枯黄期均随海拔的升高而提前(图5.1)。其中,高海拔地区垫状点地梅的枯黄期从9月底开始,而低海拔为10月15日,随海拔升高枯黄期提前率为1.7天/100m。与返青期有所不同,高山嵩草枯黄期随海拔的变化更明显:在2008年,枯黄期沿海拔梯度的提前率为2.9天/100m,在2007、2009和2010年,其枯黄期在高海拔与低海拔间相差超过30天,沿海拔梯度的提前率达3.5天/100m,表明与垫状点地梅相比,高山嵩草枯黄期对气候变化的响应更敏感。

垫状点地梅返青始期和盛期的年际波动主要体现在在低海拔(4400-4500m)和高海拔(5100-5200m)地区,在4700-4950m年际波动不明显,而枯黄期的年际波动在各海拔均不明显(图5.1)。

高山嵩草的返青始期、返青盛期、枯黄期均存在明显的年际波动,其返青始期和盛期的年际差异在高海拔为5天左右,而在低海拔可达10天以上。与垫状点地梅不同,高山嵩草枯黄期的年际变化更大,在低海拔相差15天,而在高海拔达20天以上,特别是2008年更加明显(图5.1)。

垫状点地梅和高山嵩草的返青盛期随海拔升高而推迟的响应是非线性(图5.2a)。二次方程表明垫状点地梅的返青盛期比高山嵩草随海拔升高的速率要快。相比高山嵩草返青盛期在海拔4421m出现转折点,垫状点地梅的返青盛期则在更高海拔的4626m出现转折点。两个物种的返青期都随着年均温的升高而提前,但是垫状点地梅比高山

嵩草的返青盛期提前率更大（图5.2b）。二次方程表明高山嵩草和垫状点地梅的返青盛期对温度的转折点分别为5.0°C和2.2°C。

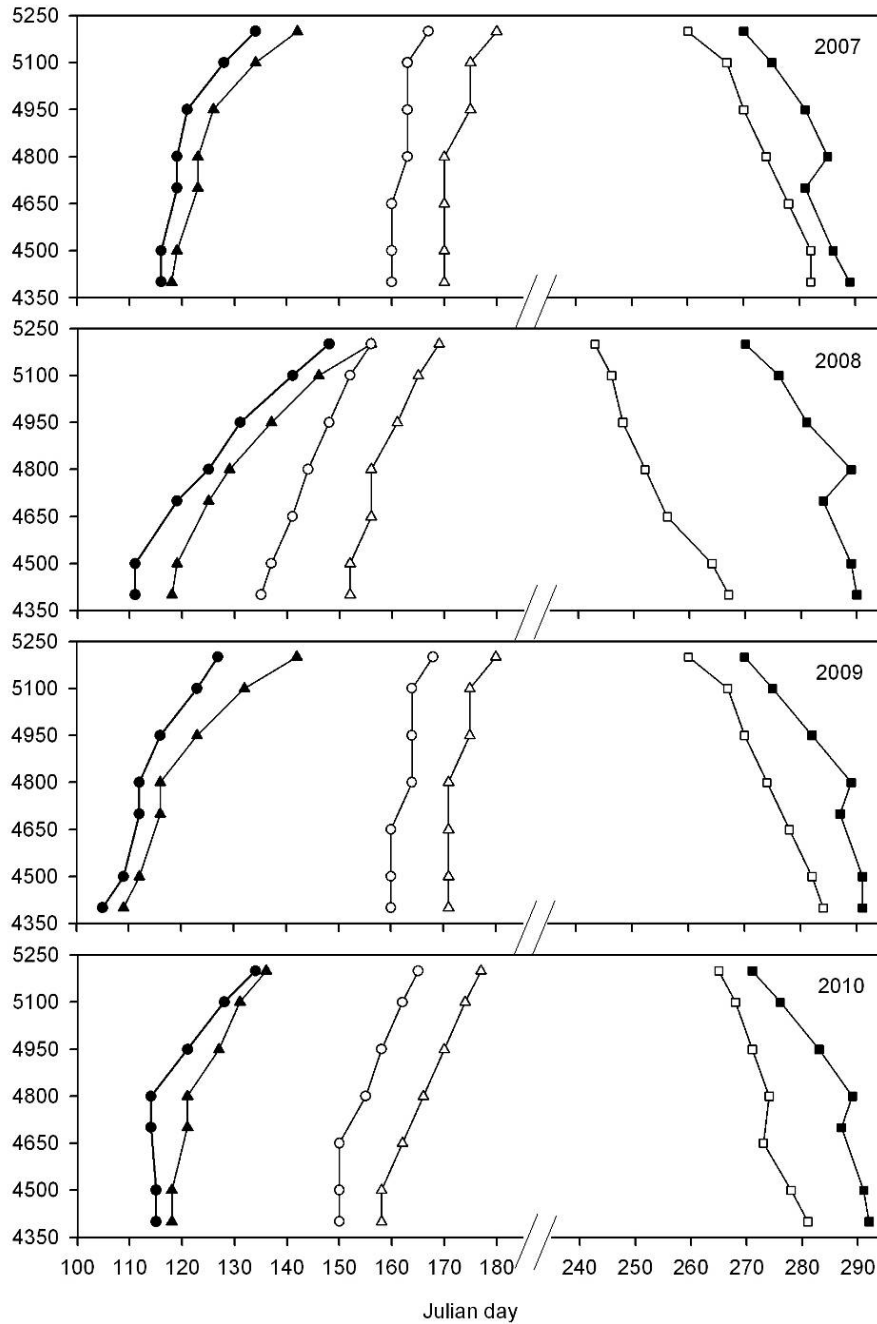


图 5.1 垫状点地梅和高山嵩草返青期和枯黄期的海拔分布格局及年际变化

Fig. 5.1 Phenophase of *Androsace tapete* (solid) and *Kobresia pygmaea* (open) along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains in 2007-2010. Cicles, triangles and anti-triangles represent the first leaf unfolding, peak leaf unfolding, and senescence, respectively.

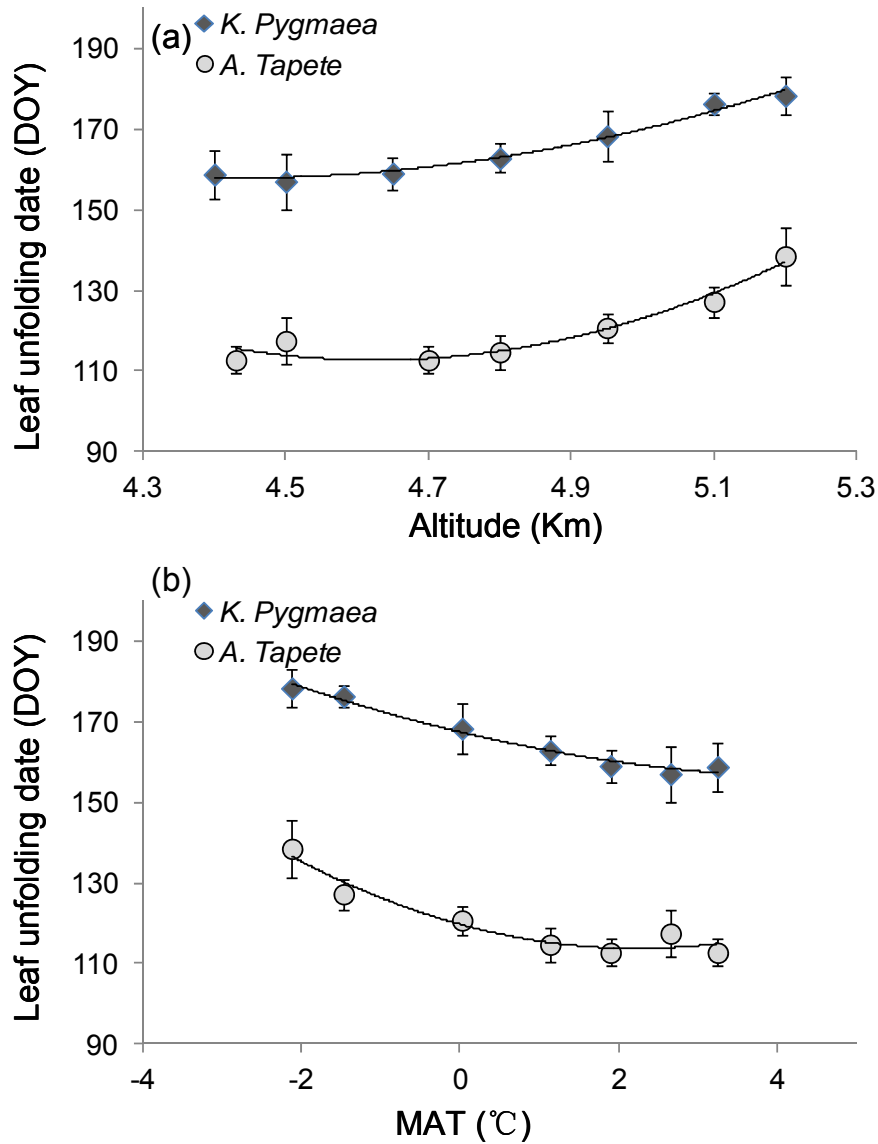


图 5.2 垫状点地梅和高山嵩草展叶盛期对 (a) 海拔和 (b) 年平均气温的响应方式

Fig. 5.2 Patterns in peak leaf unfolding dates of *A. Tapete* (circle) and *K. Pygmaea* (square) in response to altitude (a) and mean annual temperature (b). The mean annual temperature was obtained by averaging the observations from micro-meteorological observation data from 2007 to 2009. (a) *K. Pygmaea*,  $y = 36.253x^2 - 320.58x + 866.42$  ( $R^2 = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ); *A. Tapete*  $y = 73.746x^2 - 682.27x + 1690.7$  ( $R^2 = 0.95$ ,  $P = 0.004$ ). (b) *K. Pygmaea*,  $y = 0.4678x^2 - 4.6463x + 167.36$  ( $R^2 = 0.98$ ,  $P < 0.001$ ); *A. Tapete*  $y = 1.2002x^2 - 5.3698x + 119.72$  ( $R^2 = 0.94$ ,  $P = 0.005$ ).



### 5.3.2 垫状点地梅和高山嵩草物候期随海拔变化的气候限制因子

垫状点地梅的返青期、枯黄期和生长季长度在同一海拔的移植与非移植处理之间没有显著差异，但在不同海拔的移植处理之间存在显著差异，且其海拔分异规律与非移植对照样方数据一致（表5.1），表明植物物候沿海拔梯度的差异主要由环境因子所决定，因此我们进一步分析两个物种物候特征与环境因子的关系。

垫状点地梅和高山嵩草的返青始期、盛期所需积温均随海拔升高而降低。在垫状点地梅的海拔分布上限，其返青始期和返青盛期所需积温在不同年份大致相同，分别为21℃和35℃，而随着海拔的降低，其所需积温逐渐增加（图5.3）。然而，对于高山嵩草而言，各海拔段返青始期所需积温在不同年份之间均存在明显差异，例如在低海拔地区所需积温的波动范围可达120-440℃（图5.3）。

进一步分析物候期与极端低温和“延迟物候”期间降水量的关系，发现垫状点地梅和高山嵩草的返青盛期的“延迟物候”天数与极端最低温度均无相关关系（图5.4），但与“延迟物候”期间降水量存在显著负相关（图5.5），表明两物种在高海拔主要受 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温控制，而在低海拔除了受积温控制以外，还受降水量的调节。

基于两个物种四年的返青期和枯黄期的物候观测，估算了每年的植物生长季长度，发现尽管存在明显的年际波动（图5.7），但该值与 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的积温及其出现天数均呈显著的线性正相关（图5.6），说明利用 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 的积温及其出现天数可以很好地预测植物生长季长度。同时，由于3-5月降水量对物候具有明显的影响（图5.4，5.5），在利用上述方法进行生长季长度估算时应当根据当年降水量进行校正。

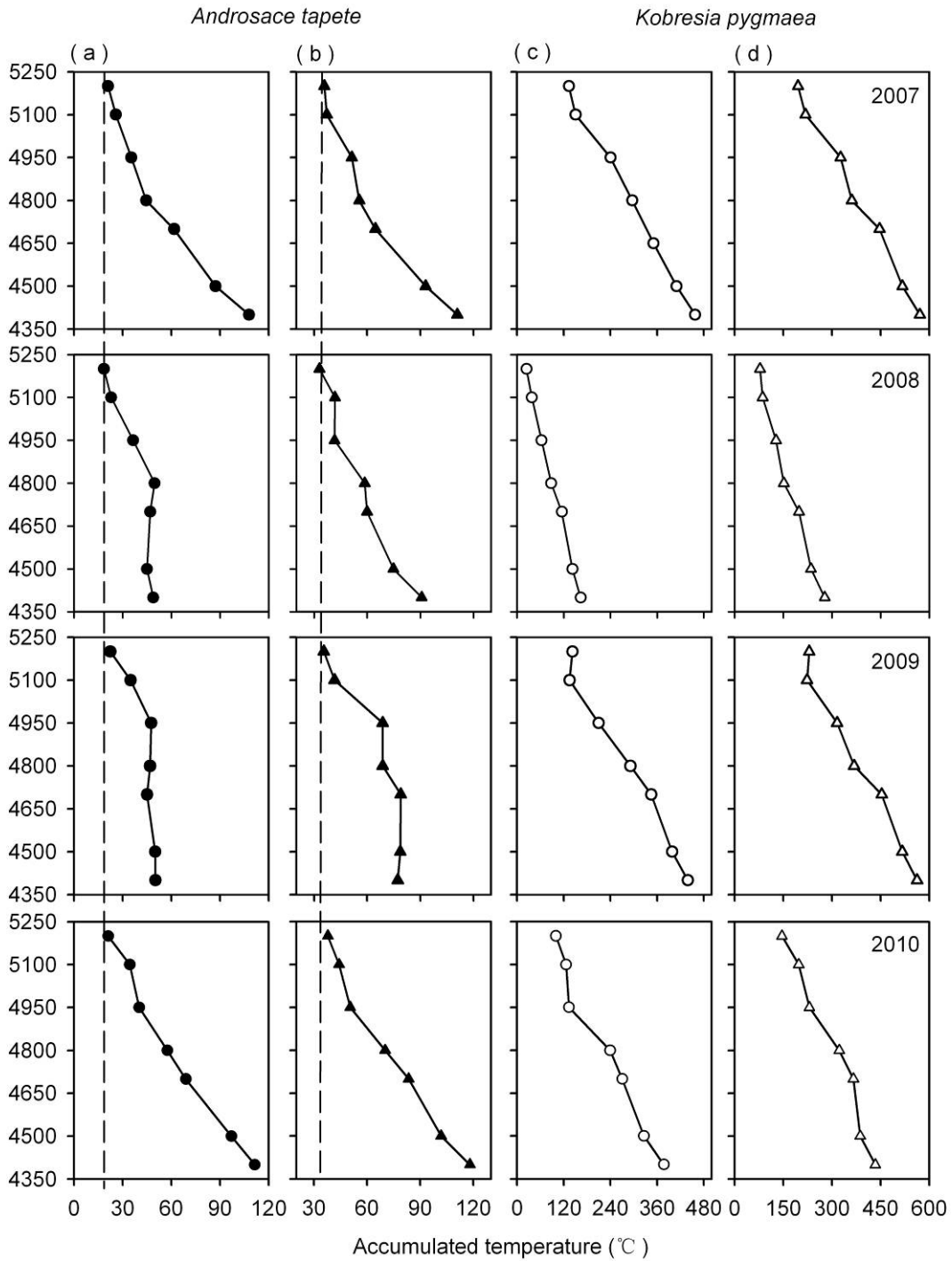


图 5.3 垫状点地梅和高山嵩草展叶始期和盛期的 $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温随海拔分布变化

Fig. 5.3 Accumulated temperature of  $T_{\text{air}} \geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$  at the first leaf unfolding dates and at the peak leaf unfolding dates of *Androsace tapete* and *Kobresia pygmaea* along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains in 2007-2010. Symbols are found in Fig. 5.1.

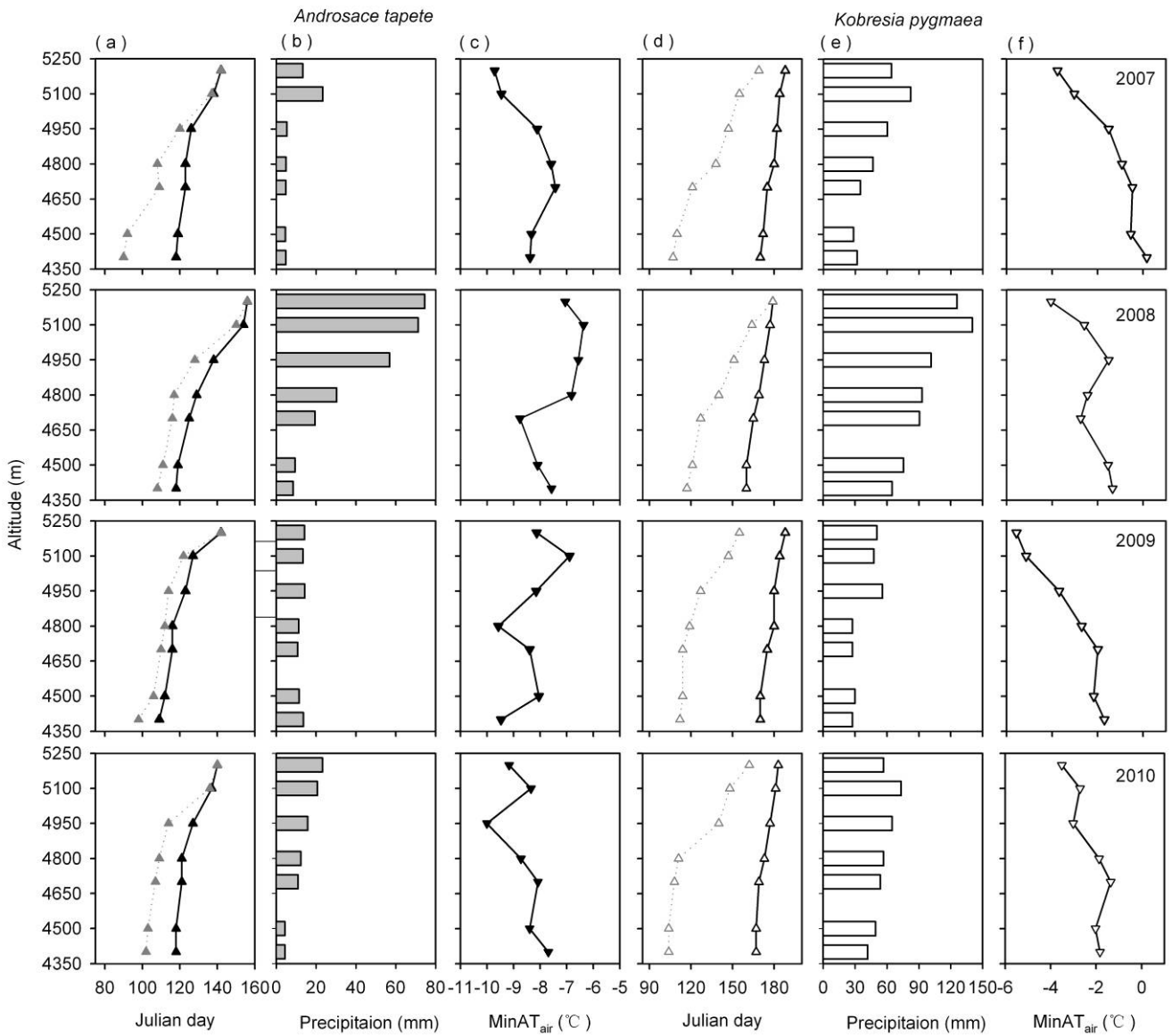


图 5.4 不同海拔垫状点地梅和高山嵩草返青盛期(a, d)的观测值(实线)和积温预测值(虚线)与“延迟物候”期间降水量(b, e)、极端最低温度(c, f)的关系

Fig. 5.4 Altitudinal variations in observed dates and temperature-based predicting dates of the peak leaf unfolding (a, d) for *Androsace tapete* and *Kobresia pygmaea*, in relation to the precipitation (b, e) and absolutely minimum air temperature (c, f) during the delayed period (calculated as the difference of observed dates and predicted dates) along a south-facing slope of Nyainqentanglha Mountains in 2007-2010.

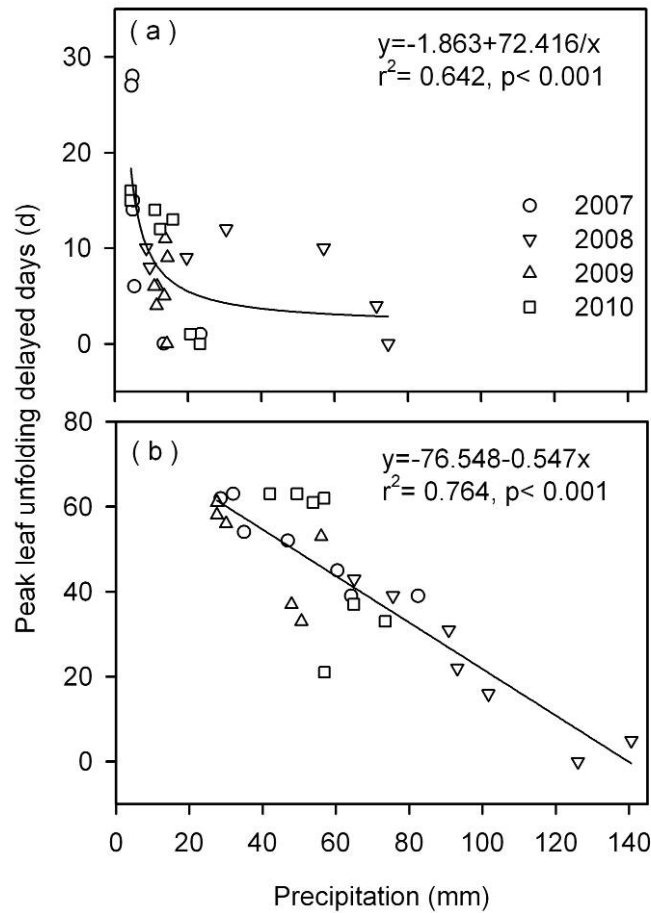


图 5.5 垫状点地梅和高山嵩草展叶盛期的延迟天数与“延迟物候”期间降水量的关系

Fig. 5.5 The relationship between the delayed days of the peak leaf unfolding (calculated as the difference of observed dates and temperature-based predicting dates) and the precipitation during the delayed days across

(a) *Androsace tapete* and (b) *Kobresia pygmaea*.

表 5.1 垫状点地梅返青盛期、枯黄期及生长季长度在不同年份降海拔移植实验中的差异，不同物候在行（大写字母）和列（小写字母）的不同字母分别表示不同处理和不同年份的显著性差异（ $P < 0.05$ ）

Table 5.1 Differences in phenophases of *Androsace tapete* between treatments of NTC, TC, TA, and TG across altitudes of 4800-5100 m. Different letters within a row and a column show significant differences in phenophase between different treatment (lowercase) and between different years (capital) at a 0.05 level, respectively

Phenology	Tranplant		Dates of phenophase of <i>Androsace tapete</i>			
	ed	treatment	2007	2008	2009	2010
	altitude		mean±sd	mean±sd	mean±sd	mean±sd
Leaf unfolding	4800	NTC	120.5±1.7 <sup>ab</sup>	128.7±1.8 <sup>ac</sup>	114.7±2.1 <sup>aA</sup>	118.6±2.3 <sup>ab</sup>
	4800	TC	121.0±1.3 <sup>ab</sup>	129.0±1.4 <sup>ac</sup>	115.0±1.5 <sup>aA</sup>	119.0±2.5 <sup>ab</sup>
	4950	TA	121.2±1.6 <sup>ab</sup>	129.3±1.8 <sup>ac</sup>	115.2±1.9 <sup>aA</sup>	119.3±2.1 <sup>ab</sup>
	4950	NTC	124.1±1.9 <sup>bb</sup>	137.3±1.9 <sup>bc</sup>	119.2±2.1 <sup>bA</sup>	126.6±3.2 <sup>bb</sup>
	4950	TC	124.4±1.8 <sup>bb</sup>	137.5±1.8 <sup>bc</sup>	119.7±2.3 <sup>bA</sup>	126.7±3.4 <sup>bb</sup>
	5100	TA	124.7±2.3 <sup>bb</sup>	137.8±1.6 <sup>bc</sup>	119.6±2.4 <sup>bA</sup>	126.9±2.5 <sup>bb</sup>
	5100	NTC	135.3±2.7 <sup>cb</sup>	146.7±2.8 <sup>cc</sup>	125.9±2.9 <sup>cA</sup>	130.5±3.0 <sup>cb</sup>
	5100	TC	135.5±2.7 <sup>cb</sup>	146.9±2.8 <sup>cc</sup>	126.2±2.9 <sup>cA</sup>	130.8±3.0 <sup>cb</sup>
Leaf senescence	4800	NTC	287.2±1.5 <sup>cA</sup>	288.0±1.4 <sup>bc</sup>	289.2±1.5 <sup>cA</sup>	289.5±1.6 <sup>cA</sup>
	4800	TC	287.0±1.4 <sup>cA</sup>	287.2±1.5 <sup>bc</sup>	289.3±1.3 <sup>cA</sup>	289.6±1.2 <sup>cA</sup>
	4950	TA	287.7±1.5 <sup>cA</sup>	287.8±1.8 <sup>bc</sup>	289.8±1.7 <sup>cA</sup>	288.7±1.2 <sup>cA</sup>
	4950	NTC	281.3±1.5 <sup>bA</sup>	281.0±1.6 <sup>bA</sup>	282.0±1.3 <sup>bA</sup>	283.0±1.3 <sup>bA</sup>
	4950	TC	281.0±1.5 <sup>bA</sup>	280.6±1.4 <sup>bA</sup>	281.9±1.3 <sup>bA</sup>	282.1±1.2 <sup>bA</sup>
	5100	TA	280.7±1.8 <sup>bA</sup>	280.2±1.8 <sup>bA</sup>	281.5±1.8 <sup>bA</sup>	282.3±1.8 <sup>bA</sup>
	5100	NTC	275.3±1.3 <sup>aA</sup>	276.3±1.3 <sup>aA</sup>	275.4±1.3 <sup>aA</sup>	276.4±1.3 <sup>aA</sup>
	5100	TC	275.0±1.7 <sup>aA</sup>	276.0±1.7 <sup>aA</sup>	275.0±1.7 <sup>aA</sup>	276.0±1.7 <sup>aA</sup>
Growing season length	4800	NTC	167.3±2.5 <sup>cb</sup>	159.3±2.6 <sup>cA</sup>	174.5±2.8 <sup>cc</sup>	170.9±3.1 <sup>cBC</sup>
	4800	TC	167.0±2.7 <sup>cb</sup>	158.2±2.9 <sup>cA</sup>	174.3±3.0 <sup>cc</sup>	170.6±3.2 <sup>cBC</sup>
	4950	TA	167.4±2.7 <sup>cb</sup>	158.4±2.9 <sup>cA</sup>	174.1±3.0 <sup>cc</sup>	169.7±3.2 <sup>cBC</sup>
	4950	NTC	157.2±2.3 <sup>bb</sup>	127.6±3.5 <sup>bA</sup>	162.8±3.8 <sup>bc</sup>	156.4±3.9 <sup>bBC</sup>
	4950	TC	156.6±2.3 <sup>bb</sup>	127.3±3.5 <sup>bA</sup>	162.3±3.8 <sup>bc</sup>	155.4±3.9 <sup>bBC</sup>
	5100	TA	156.0±2.3 <sup>bb</sup>	126.6±3.5 <sup>bA</sup>	161.9±3.8 <sup>bc</sup>	155.3±3.9 <sup>bBC</sup>
	5100	NTC	140.7±3.2 <sup>ab</sup>	121.6±3.1 <sup>aA</sup>	149.5±3.5 <sup>ac</sup>	145.9±4.0 <sup>aBC</sup>
	5100	TC	139.7±3.2 <sup>ab</sup>	121.3±3.1 <sup>aA</sup>	149.1±3.5 <sup>ac</sup>	145.4±4.0 <sup>aBC</sup>

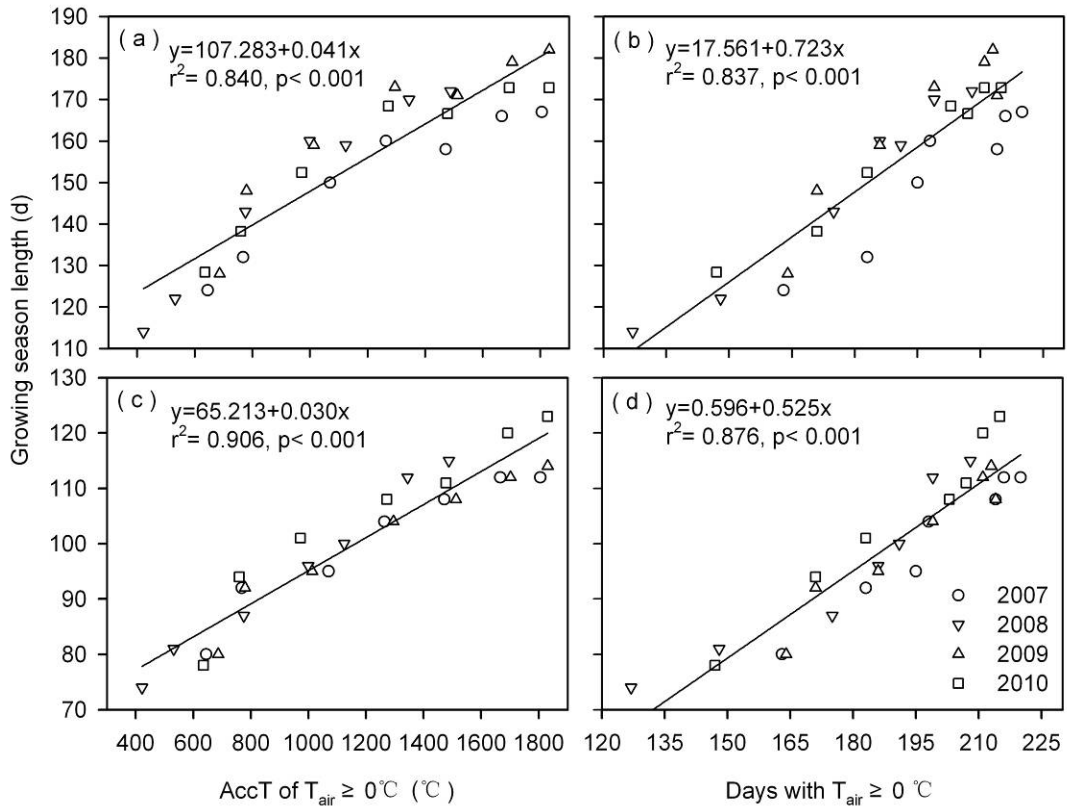


图 5.6 垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度与 $\geq 0^{\circ}C$ 积温及其出现天数的线性关系

Fig. 5.6 The relationship between (a) growing season length (GSL) of *Androsace tapete* and accumulated air temperature  $\geq 0^{\circ}C$ , (b) GSL of *Androsace tapete* and Days with air temperature  $\geq 0^{\circ}C$ , (c) GSL of *Kobresia pygmaea* and accumulated air temperature  $\geq 0^{\circ}C$ , (d) GSL of *Kobresia pygmaea* and Days with air temperature  $\geq 0^{\circ}C$ .

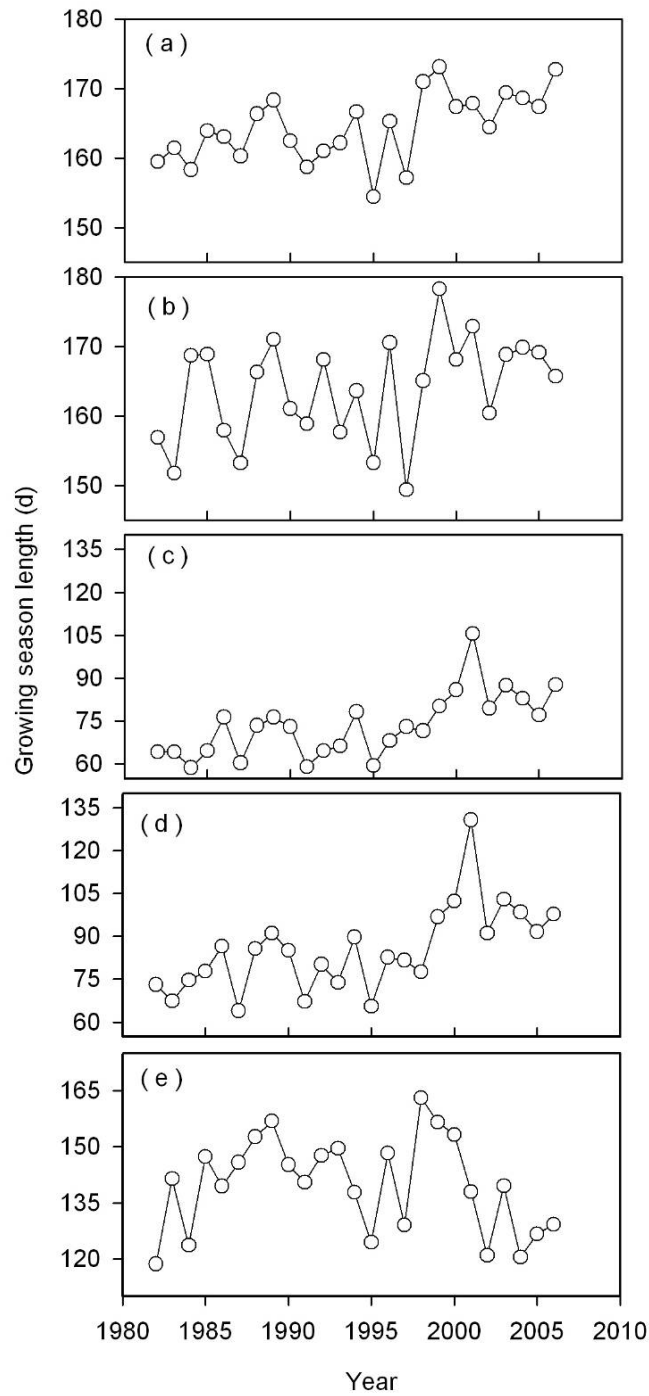


图 5.7 基于 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温及其出现天数和3-5月降水量推测的1980-2006垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度变化及其与NDVI物候数据的比较

Fig. 5.7 Changes in growing season lengths of *Androsace tapete* (a-b) and *Kobresia pygmaea* (c-d) calculated from the accumulated air temperature  $\geq 0^{\circ}\text{C}$  and the precipitation in March to May (a, c), as well as from the days with air temperature  $\geq 0^{\circ}\text{C}$  and the precipitation in March to May (b, d), which were compared to the NDVI data (e) during 1980-2006.

## 5.4 讨论

### 5.4.1 植物物候在海拔梯度上的分异

植物的物候在空间分布上表现出明显的递变规律，特别是其垂直地带性。海拔梯度一方面通过影响水热条件的空间分异造成植被类型的垂直地带性特征，另一方面通过温度直接影响植被物候的返青时间及枯黄时间等。我们的研究表明，从海拔4400-5200m，垫状点地梅和高山嵩草返青期均随着海拔的升高而延后，与Gordo and Sanz (2009) 在地中海以及游松财等 (2011) 对藏北高原植被物候的遥感数据结果一致，但变化率要明显高于Piao等 (2011) 基于藏北高原NDVI数据的估算值 (0.8-1.1 天/100m)。从枯黄期来看，我们发现两个物种均表现为随海拔升高而提前，而游松财等 (2011) 的遥感数据则显示，枯黄期在4400-4800m海拔段表现出随海拔升高而延长，但在5000m以上表现出提前现象。我们基于植物返青期和枯黄期观测数据，发现两物种生长季长度同时受返青时间和枯黄时间的影响，这与遥感数据结果有所不同 (游松财等 2011)。

垫状点地梅各物候期的年际变化在中间海拔变化不大，而高山嵩草各物候期在不同海拔的年际变化较大，这些年际变化可能是其对环境因子的响应而做出的调整。垫状点地梅和高山嵩草的返青期、枯黄期随海拔的变化，预示着这两个物种的物候与青藏高原这种极端环境是高度适应的，能够通过调整物候出现时间的早晚来减少极端环境对植物的伤害。

一般认为，温度是决定植物物候的最关键因子，很多研究表明春季增温导致物候提前 (Julien and sobrino, 2009; Menzel et al., 2006; Parmesan and Yohe, 2003; Piao et al., 2006)。对于本研究而言，随海拔的升高，温度显著降低而降水总体呈增加趋势，这种水热组合环境的变化无疑对物候期产生了显著影响。研究表明，最低积温控制着最高海拔垫状点地梅的返青期，但在其他海拔则同时受积温和降水量的控制。气温是植被返青、枯黄和生长季长度发生变化的主要原因，但降水与各物候期表现为无关 (祁如英等, 2006) 或者弱相关 (Ahas, 2000; 邱丹和张国胜, 2000)。李荣平等 (2006) 认为，羊草返青期受到返青前1个月的均温和前一年10月至返青期前



累积降水量的共同作用。类似的, Shen等(2011)基于藏北高原面上NDVI推算的物候结果也认为, 返青物候同时受到积温和生长季前期降水量的控制。然而, 我们并没有发现植物的返青期与之前2-3个月平均气温有关, 这一点与李荣平等(2006)的研究结果存在差异, 他们认为羊草返青期与返青前1个月的平均温度呈显著负相关关系, 其展叶期与3-4月的平均温度呈显著的负相关(李荣平等, 2006; 陈效述和李惊, 2009)。我们发现垫状点地梅和高山嵩草在满足热量的条件下, 其返青期主要受水分控制, 这与吴瑞芳等(2009)基于内蒙古天然草地针茅返青期的研究结果类似。然而, 与返青期有所不同, 我们的研究表明枯黄期与气候因子关系并不明显, 说明影响枯黄期的因素更复杂。有研究认为, 生长季末期控制植物生长最主要的因素是光周期, 生长季末期低温天气的推迟出现并不会延长植物的有效生长季节(Körner 2003)。

我们采用排除法来解释高山植物在低海拔物候推迟的原因, 量化各种指标对返青期物候的影响, 可将复杂的环境因子对物候的控制因子分解, 从而得出其真正的环境控制因子。因此, 单一环境因子的控制实验并不能真正解释自然界植物物候发生变化的原因, 开展多因子控制实验将有助于全面理解植物对气候变化的响应机制。

#### 5.4.2 植物物候对气候变化的响应

过去40年, 地球表面温度增加幅度为 $0.2^{\circ}\text{C}/10\text{年}$ (IPCC, 2007), 特别是在高海拔地区这种增温趋势更为明显(Hansen et al., 2006)。许多研究表明, 春季增温导致物候提前(Julien and sobrino, 2009; Menzel et al., 2006; Parmesan and Yohe, 2003; Piao et al., 2006)。Walther et al. (2002)和Root et al., (2003)通过荟萃分析发现, 近30年来的气候变暖对植物物候、植物沿纬向和垂直方向的分布变化等都有明显影响。Menzel et al., (2006)基于欧洲542个植物物种和19个动物物种共计125000个观测序列, 采用荟萃分析方法研究了1971—2000年气候变化导致的物候期变化。结果表明, 78%样本的展叶、开花和果实成熟有显著提前趋势, 但秋季叶变色和落叶有推后趋势。物候对前月温度变化具有敏感响应, 增温 $1^{\circ}\text{C}$ 将导致春、夏季物候期大约提前2.5天。我们通过实测的物候与积温、3-5月降水量推算的生长季长度, 在年份之间的变化规律和植被NDVI数据年份变化存在不完全一致的地方, 说明不同物种对气候变暖的敏

感性和响应方式不尽相同,即不同地区和物种春季物候的出现时间对气候变暖的强度和方向的响应不同,甚至相同物种不同地区也有所不同(Ibanez et al., 2010; Jarrad et al., 2008; Liang et al., 2011; Piao et al., 2006; Primack et al., 2009; Zhang et al., 2007)。这些不同的响应模式导致物候变化在空间的异质性,但是对这种异质性的机理解释仍然比较缺乏。

#### 5.4.3 基于积温和降雨量估算生长季长度的物候模型

以往的物候模型通常仅考虑温度/积温的影响(White et al., 1999),目前仍缺乏考虑积温和降水共同影响的物候模型,这在半干旱草原地区尤其重要。首先,基于7个海拔梯度2007-2010年的观测数据,建立 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温与生长季长度(枯黄期减返青期)线性回归方程。由于在海拔梯度上不同年份间降水量对返青期推迟物候具有很好的解释度,而枯黄期和环境因子之间很难找到相关关系。因此,考虑积温和降水共同影响的生长季长度=基于积温模拟的生长季长度减去基于降水量模拟的“延迟物候”天数。“延迟物候”天数与3-5月降水量的回归方程按物种建立。基于当雄气象站1963-2006年的气候数据,分别计算了垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度的变化,并与过去44年当雄地区NDVI物候数据(Shen et al., 2011)进行了比较。1963-2006年该地区温度显著增加,估算的垫状点地梅和高山嵩草的生长季长度也呈增加趋势,这与基于NDVI数据的分析结果不一致(图5.7)。

### 5.5 小结

高山植物通过调节其物候节律来适应高海拔的胁迫环境。海拔梯度上,由于其控制因子由低海拔的水分胁迫到高海拔的低温胁迫,其分布格局的解释必然也不相同。我们的研究表明:垫状点地梅和高山嵩草的返青始期、返青盛期均随海拔的升高而延后,枯黄期则随海拔的升高而提前。垫状点地梅返青始期和返青盛期的年际变化在高海拔和低海拔地区差异较大,而在中间海拔4700-4950m变化不明显;枯黄期在各海拔的年际差异均不明显。比较而言,各海拔高山嵩草的返青始期、返青盛期、枯黄期的年际变化差异均很明显。相比高山嵩草的返青盛期,垫状点地梅对海拔和年均温

的响应更敏感。两个物种的返青始期、盛期所需积温均随着海拔的升高而降低。垫状点地梅返青始期和返青盛期在其分布上限存在一个最低积温阈值,分别约为21℃和35℃,而高山嵩草返青期的积温年际变化很大。两物种的物候在低海拔都受积温和降水量的共同控制。



## 第六章 结论与展望

### 6.1 主要结论与创新点

#### 6.1.1 发现最佳水热组合决定垫状点地梅盖度随海拔的单峰分布格局，其海拔分布上、下限很可能分别受表层土壤极端低温与高温的控制

高山垫状植物以其低矮而致密的生活型形成与大气环境不同的微环境。以往研究因缺乏同步的微气象监测数据，很难解释垫状植物的海拔分布格局及其气候限制阈值。沿海拔梯度的不同放牧干扰，更增加了我们认识垫状植物与高山环境关系的困难。

本研究采用一种系统的观测方法，在念青唐古拉山南坡对跨越垫状点地梅海拔分布上、下限的山体开展了围栏+降海拔移植实验和样带调查，并以自动气象站同步监测气候和土壤因子。研究结果表明，-5cm土壤的日最低温 $<0^{\circ}\text{C}$ 与日高温 $\geq 25^{\circ}\text{C}$ 在生长季出现的天数分别与垫状点地梅海拔分布的上限与下限相对应，在一定海拔高度存在一个与垫状点地梅最大盖度相对应的最佳温度和水分组合(GSP/AccT = 0.7, GST =  $6.5^{\circ}\text{C}$ )。垫状点地梅随海拔的单峰分布格局获得了其它山体 and 物种调查数据的验证，降海拔移植实验证明垫状点地梅海拔分布的下限主要受表层土壤极端高温的控制。

五年的定位观测数据显示，不同海拔围栏内垫状点地梅的生存率在温暖或少雨年份呈降低趋势，每年约下降0.4%-1.6%。围栏+降海拔移植实验结果进一步表明，增温和降水减少对垫状点地梅的生存率下降均有显著贡献，为预测和评价高寒草甸生态系统的脆弱性和稳定性提供了科学数据和适用指标。

#### 6.1.2 发现春季积温和降水共同控制垫状点地梅返青期的海拔分异和年际波动

我们的观测结果表明，垫状点地梅及其群落建群种高山嵩草的返青始期、返青盛期均随海拔的升高而延后，枯黄期则随海拔的升高而提前。相比较高山嵩草，垫状点地梅的返青盛期随海拔升高的延迟速率更快，而且垫状点地梅的返青始期和盛期在其海拔分布上限存在一个年际间相对稳定的 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 最低积温阈值（分别为 $21^{\circ}\text{C}$ 和 $35^{\circ}\text{C}$ ），

物候期的年际波动主要受生长季早期温度条件的控制；而在较低海拔地带，其返青期的 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温年际波动大且普遍高于其海拔分布上限的最低积温阈值，物候期的年际波动受到生长季早期 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温和降水量的共同控制。尽管高山嵩草返青期在其海拔分布上限不存在最低积温阈值，但其低海拔物候期的年际波动也主要受生长季早期 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温和降水量的共同控制。

以往研究认为，随着海拔升高，高山植物对极端低温的忍耐性增加，导致低海拔物候期所需积温通常要高于其高海拔物候期所需积温（Sierra-Almeida et al., 2009）。我们发现，垫状点地梅和高山嵩草的返青期随海拔增加的“延迟物候”天数与极端最低温度没有关系，但与“延迟物候”期间的降水量存在显著负相关，表明两物种在高海拔主要受 $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 积温控制，而在低海拔除了受积温控制以外，还受降水量的调节。数据支持了我们的假设：海拔分布上限的高山植物物候在最湿润年份所需的大于零度积温可认为是满足其生长和繁殖最低需求的积温阈值，而低海拔植物由于水分限制导致其物候年际波动远大于高海拔。

## 6.2 问题与展望

### 6.2.1 垫状点地梅海拔分布上限的气候限制阈值研究

垫状点地梅海拔分布上限与-5cm土壤的日最低温 $< 0^{\circ}\text{C}$ 在生长季出现的天数存在很好的对应关系，很可能是其海拔分布上限的控制因子，但仍需要进一步开展向上海拔移植实验进行验证，以更好地了解垫状植物自身遗传特性对低温是否具有调节作用，从而在机理上解释垫状点地梅的海拔分布格局，而不是仅仅说明环境因子对垫状点地梅的限制作用。

### 6.2.2 垫状点地梅的生理生态指标测定

不同山体和物种的样带调查数据表明，垫状植物的种群盖度随海拔的单峰分布格局具有普遍性，但是目前仍缺乏相关生理生态机理的解释，今后工作需要加强有关生理生态指标的海拔梯度测定。

## 参考文献

- [1] 陈效逖, 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.
- [2] 道本迈尔 R. F., 曲仲湘译. 植物与环境. 北京: 科学出版社; 1965.
- [3] 丁明军, 张臆锂, 刘林山, 王兆锋. 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, 7 (5): 317-323.
- [4] 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.
- [5] 符瑜, 潘学标. 草本植物物候及其物候模拟模型的研究进展. 中国农业气象, 2011, 32 (3): 319-325.
- [6] 何永涛, 石培礼, 闫巍. 高山垫状植物的生态系统工程师效应研究进展. 生态学杂志, 2010, 29 (6): 1221-1227.
- [7] 黄荣福. 青海可可西里地区垫状植物. 植物学报, 1994, 36 (2): 130-137.
- [8] 李渤生, 王金亭, 李世英. 西藏座垫植物的区系特点及地理分布. 山地研究, 1987, 5 (1): 14-20.
- [9] 李渤生, 张经炜, 王金亭, 陈伟烈. 西藏的高山座垫植被. 植物学报, 1985, 27 (3): 311-317.
- [10] 李荣平, 周广胜, 王玉辉, 韩喜. 羊草物候特征对气候因子的响应. 生态学杂志, 2006, 25 (3): 277-280.
- [11] 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, 26 (3): 923-929.
- [12] 吕新苗, 康世昌, 朱立平, 张拥军, 韩文武. 西藏纳木错植物物候及其对气候的响应. 山地学报, 2009, 27 (6): 648-654.
- [13] 潘红丽, 李迈和, 蔡小虎, 吴杰, 杜忠, 刘兴良. 海拔梯度上的植物生长与生理生态特性. 生态环境学报, 2009, 18 (2): 722-730.
- [14] 祁如英, 张成昭, 郭卫东. 青海省天然牧草物候期变化特征分析. 青海气象,

- 2008, 4: 16-21.
- [15] 秦志业, 谢大忠. 北土门地区垫状植物的形态与生态观察. 植物学报, 1980, 22 (2) : 177-181.
- [16] 宋春桥, 游松财, 柯灵红, 刘高焕, 钟新科. 藏北高原植被物候时空动态变化的遥感监测研究. 植物生态学报, 2011, 35 (8) : 853-863.
- [17] 孙鸿烈, 郑度. 青藏高原形成演化及发展. 广州: 广东科技出版社; 1998.
- [18] 宛敏渭, 刘秀珍. 中国物候观测方法. 北京: 科学出版社; 1979.
- [19] 王玉金, 李小娟, 郝刚, 刘建全. 点地梅属的分子系统学、生物地理学和垫状形态的趋同进化. 植物分类学报, 2004, 42 (6) : 481-499.
- [20] 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.
- [21] 吴宁等译. 高山植物功能生态学. 北京: 科学出版社; 2009.
- [22] 吴瑞芬, 霍治国, 曹艳芳, 闫伟兄. 内蒙古典型草本植物春季物候变化及其对气候变暖的响应. 生态学杂志, 2009, 28 (8) : 1470-1475.
- [23] 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.
- [24] 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, 21 (5) : 459-464.
- [25] 游松财, 宋春桥, 柯灵红, 刘高焕, 钟新科. 基于 MODIS 植被指数的藏北高原植被物候空间分布特征. 生态学杂志, 2011, 30 (7) : 1513-1520.
- [26] 于海英, 许建初. 气候变化对青藏高原植被影响研究综述. 生态学杂志, 2009, 28 (4) : 747-754.
- [27] 张峰, 周广胜, 王玉辉. 内蒙古克氏针茅草原植物物候及其与气候因子关系. 植物生态学报, 2008, 32 (6) : 1312-1322.
- [28] 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社; 2008.
- [29] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 横断山自然地理. 北京: 科学出版社; 1997.
- [30] 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.



- [31] 周兴民. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社; 2001.
- [32] 竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1980.
- [33] Angert A. L., Schemske D. W. The evolution of species' distributions: Reciprocal transplants across the elevation ranges of *Mimulus cardinalis* and *M. lewisii*. *Evolution*, 2005, 59: 1671-1684.
- [34] Arroyo M. T. K., Cavieres L. A., Penalzoza A., Arroyo-Kalin M. A. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes. *Plant Ecology*, 2003, 169: 121-129.
- [35] Badano E. I., Jones C. G., Cavieres L. A., Wright J. P. Assessing impacts of ecosystem engineers on community organization: a general approach illustrated by effects of a high-Andean cushion plant. *Oikos*, 2006, 115: 369-385.
- [36] Badano E. I., Marquet P. A. Ecosystem engineering affects ecosystem functioning in high-Andean landscapes. *Oecologia*, 2008, 155: 821-829.
- [37] Badano E. I., Molina-Montenegro M. A., Quiroz C., Cavieres L. A. Effects of the cushion plant *Oreopolus glacialis* (Rubiaceae) on species richness and diversity in a high-Andean plant community of central Chile. *Revista Chilena De Historia Natural*, 2002, 75: 757-765.
- [38] Billings W. D., Mooney H. A. Ecology of Arctic and Alpine Plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1968, 43: 481-489.
- [39] Breckle S. W., Naumann C. M. Forschungen in Und uber afghanistan. In: Breckle S. W. (ed). *Situation der wissenschaftlichen erforschung afghanistans und folgen der gegenwartigen politischen lage*. Hamburg: Mitt. Dtsch. Orient-Inst., 1983.
- [40] Bruelheide H. Climatic factors controlling the eastern and altitudinal distribution boundary of *Digitalis purpurea* L. in Germany. *Flora*, 2002, 197: 475-490.
- [41] Cabrera H. M., Rada F., Cavieres L. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*, 1998, 114: 145-152.
- [42] Cavieres L., Penalzoza A., Papić C., Tambutti M. Efecto nodriza del cojín *Laretia*

- acaulis* (Umbelliferae) en la zona alto-andina de Chile central. *Revista Chilena De Historia Natural*, 1998, 71: 337-347.
- [43] Cavieres L. A., Badano E. I., Sierra-Almeida A., Gomez-Gonzalez S., Molina-Montenegro M. A. Positive interactions between alpine plant species and the nurse cushion plant *Laretia acaulis* do not increase with elevation in the Andes of central Chile. *New Phytologist*, 2006, 169: 59-69.
- [44] Cavieres L. A., Badano E. I., Sierra-Almeida A., Molina-Montenegro M. A. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high andes of central Chile. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 2007, 39: 229-236.
- [45] Chapin III F. S., Shaver G. R., Giblin A. E., Nadelhoffer K. J., Laundre J. A. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 1995, 76: 694-711.
- [46] Chmielewski F. M., Rotzer T. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 101-112.
- [47] Cleland E. E., Chiariello N. R., Loarie S. R., Mooney H. A., Field C. B. Diverse responses of phenology to global changes in a grassland ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 13740-13744.
- [48] Cleland E. E., Chuine I., Menzel A., Mooney H. A., Schwartz M. D. Shifting plant phenology in response to global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22: 357-365.
- [49] Diekmann M. Relationship between flowering phenology of perennial herbs and meteorological data in deciduous forests of Sweden. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1996, 74: 528-537.
- [50] Dunne J. A., Harte J., Taylor K. J. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. *Ecological Monographs*, 2003, 73: 69-86.

- [51] Epstein H. E., Lauenroth W. K., Burke I. C. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the US great plains. *Ecology*, 1997, 78: 2628-2631.
- [52] Fischer H., Kuhn H. W. Diurnal courses of temperatures in cushion plants. *Flora*, 1984, 175: 117-134.
- [53] Fitter A. H., Fitter R. S. R., Harris I. T. B., Williamson M. H. Relationships between 1st Flowering Date and Temperature in the Flora of a Locality in Central England. *Functional Ecology*, 1995, 9: 55-60.
- [54] Forrest J., Inouye D. W., Thomson J. D. Flowering phenology in subalpine meadows: Does climate variation influence community co-flowering patterns? *Ecology*, 2010, 91: 431-440.
- [55] Gauslaa Y. Heat-resistance and energy budget in different Scandinavian plants. *Holarctic Ecology*, 1984, 7: 1-78.
- [56] Geber M. A., Eckhart V. M. Experimental studies of adaptation in *Clarkia xantiana*. II. Fitness variation across a subspecies border. *Evolution*, 2005, 59: 521-531.
- [57] Geng Y. P., Tang S. Q., Tashi T. R., Song Z. P., Zhang G. R., Zeng L. Y., Zhao J. Y., Wang L., Shi J., Chen J. K., Zhong Y. Fine- and landscape-scale spatial genetic structure of cushion rockjasmine, *Androsace tapete* (Primulaceae), across southern Qinghai-Tibetan Plateau. *Genetica*, 2009, 135: 419-427.
- [58] Germino M. J., Smith W. K. Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Functional Ecology*, 2001, 15: 243-251.
- [59] Gibson N., Hope G. S. On the origin and evolution of Australasian alpine cushion plants. In: Barlow B. A. (ed). *Flora and Fauna alpine australasia*. Melbourne: CSIRO, 1986: 63-82.
- [60] Hager J., Breckle S. Mikroklima der subalpinen Dornpolsterstufe Kretas. *Verh Ges Okol*, 1985, 13: 671-676.
- [61] Hager J., Faggi A. Observaciones sobre distribución y microclima de cojines enanos de la isla de Creta y del noroeste de la Patagonia. *Parodiana*, 1990, 6: 109-127.

- [62] Hansen J., Sato M., Ruedy R., Lo K., Lea D. W., Medina-Elizade M. Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 14288-14293.
- [63] Harrington R., Woiwod I., Sparks T. Climate change and trophic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14: 146-150.
- [64] Hedberg O. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica suecica*, 1964, 49: 1-14.
- [65] Ibanez I., Primack R. B., Miller-Rushing A. J., Ellwood E., Higuchi H., Lee S. D., Kobori H., Silander J. A. Forecasting phenology under global warming. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2010, 365: 3247-3260.
- [66] Inouye D. W. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology*, 2008, 89: 353-362.
- [67] IPCC. The Physical Science Basis Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK: Cambridge University; 2007.
- [68] Jackson M. T. Effects of Microclimate on Spring Flowering Phenology. *Ecology*, 1966, 47: 407-413.
- [69] James J. C., Grace J., Hoad S. P. Growth and photosynthesis of *Pinus-sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 297-306.
- [70] Jarrad F. C., Wahren C. H., Williams R. J., Burgman M. A. Impacts of experimental warming and fire on phenology of subalpine open-heath species. *Australian Journal of Botany*, 2008, 56: 617-629.
- [71] Ji L., Peters A. J. Assessing vegetation response to drought in the northern Great Plains using vegetation and drought indices. *Remote Sensing of Environment*, 2003, 87: 85-98.
- [72] Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 1994, 69: 373-386.
- [73] Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as

- physical ecosystem engineers. *Ecology*, 1997, 78: 1946-1957.
- [74] Julien Y., Sobrino J. A. Global land surface phenology trends from GIMMS database. *International Journal of Remote Sensing*, 2009, 30: 3495-3513.
- [75] Körner C. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystem* (2nd edition). New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg; 2003.
- [76] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22: 569-574.
- [77] Körner C., De Moraes J. Water potential and diffusion resistance in alpine cushion plants on clear summer days. *Oecologia Plantarum*, 1979, 14: 109-120.
- [78] Kikvidze Z., Pugnaire F. I., Brooker R. W., Choler P., Lortie C. J., Michalet R., Callaway R. M. Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology*, 2005, 86: 1395-1400.
- [79] Kleier C., Rundel P. Energy balance and temperature relations of *Azorella compacta*, a high-elevation cushion plant of the central Andes. *Plant Biology*, 2009, 11: 351-358.
- [80] Kleier C., Rundel P. W. Microsite requirements, population structure and growth of the cushion plant *Azorella compacta* in the tropical Chilean Andes. *Austral Ecology*, 2004, 29: 461-470.
- [81] 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: 1170-1179.
- [82] Klimeš L., Doležal J. An experimental assessment of the upper elevational limit of flowering plants in the western Himalayas. *Ecography*, 2010, 33: 590-596.
- [83] Ladinig U., Wagner J. Dynamics of flower development and vegetative shoot growth in the high mountain plant *Saxifraga bryoides* L. *Flora*, 2009, 204: 63-73.
- [84] Larcher W., Kainmuller C., Wagner J. Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora*, 2010, 205: 3-18.
- [85] Le Roux P. C., McGeoch M. A., Nyakatya M. J., Chown S. L. Effects of a short-term climate change experiment on a sub-Antarctic keystone plant species.

- Global Change Biology, 2005, 11: 1628-1639.
- [86] Li Y., Luo T., Lu Q. Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19: 245-252.
- [87] Liang E. Y., Wang Y. F., Eckstein D., Luo T. X. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. *New Phytologist*, 2011, 190: 760-769.
- [88] Liu X. D., Chen B. D. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20: 1729-1742.
- [89] Liu X. D., Yin Z. Y., Shao X. M., Qin N. S. Temporal trends and variability of daily maximum and minimum, extreme temperature events, and growing season length over the eastern and central Tibetan Plateau during 1961-2003. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2006, 111: D19109.
- [90] Luo T. X., Li W. H., Zhu H. Z. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2002, 12: 980-997.
- [91] Luo T. X., Luo J., Pan Y. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005, 142: 261-273.
- [92] Luo T. X., Pan Y. D., Ouyang H., Shi P. L., Luo J., Yu Z. L., Lu Q. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2004, 13: 345-358.
- [93] Luo T. X., Zhang L., Zhu H. Z., Daly C., Li M. C., Luo J. Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect. *Ecography*, 2009, 32: 526-538.
- [94] Malhi Y., Silman M., Salinas N., Bush M., Meir P., Saatchi S. Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 2010, 16: 3171-3175.
- [95] Mayr S., Schmid P., Beikircher B. Plant water relations in alpine winter. In: Lütz C.

- (ed). Plants in alpine regions: cell physiology of adaption and survival strategies. Innsbruck: Springer Wien New York, 2012: 153-162.
- [96] McGuire A. D., Chapin F. S., Wirth C. Responses of high latitude ecosystems to global change: potential consequences for the climate system. In: Canadell J. G., Pataki D. E., Pitelka L. F. (eds). Terrestrial ecosystems in a changing world. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2007: 297-310.
- [97] Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Alm-Kubler K., Bissolli P., Braslavska O., Briede A., Chmielewski F. M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl A., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatca K., Mage F., Mestre A., Nordli O., Penuelas J., Pirinen P., Remisova V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Van Vliet A. J. H., Wielgolaski F. E., Zach S., Züst A. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, 2006, 12: 1969-1976.
- [98] Micheli C., Paganin P., Peirano A., Caye G., Meinesz A., Bianchi C. N. Genetic variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in relation to local factors and biogeographic patterns. *Aquatic Botany*, 2005, 82: 210-221.
- [99] Miller-Rushing A. J., Katsuki T., Primack R. B., Ishii Y., Lee S. D., Higuchi H. 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: 1470-1478.
- [100] Molau U. Responses to natural climatic variation and experimental warming in two tundra plant species with contrasting life forms: *Cassiope tetragona* and *Ranunculus nivalis*. *Global Change Biology*, 1997, 3: 97-107.
- [101] Morecroft M. D., Woodward F. I. Experimental Investigations on the Environmental Determination of Delta-C-13 at Different Altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 1303-1308.
- [102] Morin X., Lechowicz M. J., Augspurger C., O'Keefe J., Viner D., Chuine I. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century. *Global Change Biology*, 2009, 15: 961-975.

- [103] Neuner G., Buchner O., Braun V. Short-term changes in heat tolerance in the alpine cushion plant *Silene acaulis* ssp. *excapa* [All.] J. Braun at different altitudes. *Plant Biology*, 2000, 2: 677-683.
- [104] Neuner G., Hacker J. Ice formation and propagation in alpine plants. In: Lütz C. (ed). *Plants in alpine regions: cell physiology of adaption and survival strategies*. Innsbruck: Springer WienNew York, 2012: 163-174.
- [105] Nobel P. S., Hartssock T. L. Temperature, Water, and Par Influences on Predicted and Measured Productivity of Agave-Deserti at Various Elevations. *Oecologia*, 1986, 68: 181-185.
- [106] Nunez C. I., Aizen M. A., Ezcurra C. Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 357-364.
- [107] Nyakatia M. J., McGeoch M. A. Temperature variation across Marion Island associated with a keystone plant species (*Azorella selago* Hook. (Apiaceae)). *Polar Biology*, 2008, 31: 139-151.
- [108] Pangtey Y., Rawal R., Bankoti N., Samant S. Phenology of high-altitude plants of Kumaun in Central Himalaya, India. *International Journal of Biometeorology*, 1990, 34: 122-127.
- [109] Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2006, 37: 637-669.
- [110] Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 2003, 421: 37-42.
- [111] Peñuelas J., Boada M. A global change - induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Global Change Biology*, 2003, 9: 131-140.
- [112] Peñuelas J., Filella I., Zhang X. Y., Llorens L., Ogaya R., Lloret F., Comas P., Estiarte M., Terradas J. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes. *New Phytologist*, 2004, 161: 837-846.
- [113] Pennington D. D., Collins S. L. Response of an aridland ecosystem to interannual climate variability and prolonged drought. *Landscape Ecology*, 2007, 22: 897-910.



- [114] 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: 1599-1608.
- [115] Piao S. L., Fang J. Y., He J. S. Variations in vegetation net primary production in the Qinghai-Xizang Plateau, China, from 1982 to 1999. *Climatic Change*, 2006, 74: 253-267.
- [116] Piao S. L., Friedlingstein P., Ciais P., Viovy N., Demarty J. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the Northern Hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21: 253-267.
- [117] Price M. V., Waser N. M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow. *Ecology*, 1998, 79: 1261-1271.
- [118] Primack R. B., Ibanez I., Higuchi H., Lee S. D., Miller-Rushing A. J., Wilson A. M., Silander J. A. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. *Biological Conservation*, 2009, 142: 2569-2577.
- [119] Rauh W. Uber polsterformigen Wuchs. *Nova Acta Leopoldina*, 1939, 7: 267-508.
- [120] Reid A. M., Lamarque L. J., Lortie C. J. A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: champions of plant facilitation. *Web Ecology*, 2010, 10: 44-49.
- [121] Retzer V., Nadrowski K., Miede G. Variation of precipitation and its effect on phytomass production and consumption by livestock and large wild herbivores along an altitudinal gradient during a drought, South Gobi, Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66: 135-150.
- [122] Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 2003, 421: 57-60.
- [123] Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants: Responses and adaptation to freezing stress. Berlin: Springer-Verlag; 1987.
- [124] Salisbury F. B., Spomer G. G. Leaf temperatures of alpine plants in the field. *Planta*,

- 1964, 60: 497-505.
- [125] Schwartz M. D. Phenology: an integrative environmental science. Volume 39. Dordrecht: Kluwer academic publishers; 2003.
- [126] 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: 1711-1722.
- [127] Sherry R. A., Zhou X. H., Gu S. L., Arnone J. A., Schimel D. S., Verburg P. S., Wallace L. L., Luo Y. Q. Divergence of reproductive phenology under climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104: 198-202.
- [128] Sierra-Almeida A., Cavieres L. A. Summer freezing resistance decreased in high-elevation plants exposed to experimental warming in the central Chilean Andes. *Oecologia*, 2010, 163: 267-276.
- [129] Smith A. P., Young T. P. Tropical alpine plant ecology. *Annual review of ecology and systematics*, 1987, 18: 137-158.
- [130] Sparks T. H., Jeffree E. P., Jeffree C. E. An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44: 82-87.
- [131] Sveshnikova V. M. Water regime of plants under the extreme conditions of high-mountain deserts of Pamirs. *Proc Uppasla Symp*; 1973.
- [132] Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416: 389-395.
- [133] Wang B., Bao Q., Hoskins B., Wu G. X., Liu Y. M. Tibetan plateau warming and precipitation changes in East Asia. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35: L14702.
- [134] Webb W. L., Lauenroth W. K., Szarek S. R., Kinerson R. S. Primary Production and Abiotic Controls in Forests, Grasslands, and Desert Ecosystems in the United-States.

- Ecology, 1983, 64: 134-151.
- [135] White M. A., Running S. W., Thornton P. E. 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: 139-145.
- [136] Xu W., Liu X. Response of Vegetation in the Qinghai-Tibet Plateau to Global Warming. *Chinese Geographical Science*, 2007, 17: 151-159.
- [137] Yang Y., Niu Y., Cavieres L. A., Sun H. Positive associations between the cushion plant *Arenaria polytrichoides* (Caryophyllaceae) and other alpine plant species increase with altitude in the Sino-Himalayas. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21: 1048-1057.
- [138] You Q. L., Kang S. C., Aguilar E., Yan Y. P. Changes in daily climate extremes in the eastern and central Tibetan Plateau during 1961-2005. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2008, 113: D07101.
- [139] Yu F. F., Price K. P., Ellis J., Shi P. J. Response of seasonal vegetation development to climatic variations in eastern central Asia. *Remote Sensing of Environment*, 2003, 87: 42-54.
- [140] Yu H. Y., Luedeling E., Xu J. C. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107: 22151-22156.
- [141] Zeng L. Y., Li Z. H., Tashi T., Chen J. A., Zhong Y., Geng Y. P. Microsatellite markers for the cushion rock jasmine, *Androsace Tapete* (Primulaceae), a species endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. *American Journal of Botany*, 2010a, 97: E94-E96.
- [142] Zeng L. Y., Xu L. L., Tang S. Q., Tersing T., Geng Y. P., Zhong Y. Effect of sampling strategy on estimation of fine-scale spatial genetic structure in *Androsace tapete* (Primulaceae), an alpine plant endemic to Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Systematics and Evolution*, 2010b, 48: 257-264.
- [143] Zhang X. B., REN J. R., Zhang D. Phenological observations on *Larix*

- principis-rupprechtii* Mayr. in primary seed orchard. *Journal of Forestry Research*, 2001, 12: 201-204.
- [144] Zhang X. Y., Friedl M. A., Schaaf C. B. Global vegetation phenology from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS): Evaluation of global patterns and comparison with in situ measurements. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2006, 111.
- [145] Zhang X. Y., Tarpley D., Sullivan J. T. Diverse responses of vegetation phenology to a warming climate. *Geophysical Research Letters*, 2007, 34: L19405.
- [146] Zhang Y. Q., Welker J. M. Tibetan alpine tundra responses to simulated changes in climate: aboveground biomass and community responses. *Arctic and Alpine Research*, 1996, 28: 203-209.
- [147] Zhuang Q., He J., Lu Y., Ji L., Xiao J., Luo T. Carbon dynamics of terrestrial ecosystems on the Tibetan Plateau during the 20th century: an analysis with a process-based biogeochemical model. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19: 649-662.

## 致 谢

在本论文即将完成之际，重温往昔，博士求学生活的点滴历历在目。回想自己这几年为了取得第一手野外观测数据，曾多次穿行于海拔4300到5300m的山体，体会过夏日的酷暑、冬日的严寒和狂风暴雨的洗礼。然而，这一切都成为回忆，也将成为我人生中最重要的一笔财富。在这六年时间里，我要向那些曾经给予我帮助和支持的人致以诚挚的问候和衷心的感谢！

首先，衷心感谢我的导师罗天祥研究员和唐艳鸿研究员对我的谆谆教诲和悉心关怀。当我在求学路上徘徊彷徨时，是两位老师引领我进入科学的殿堂。两位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，使我感受到了作为一个科研工作者基本的素质，让我终生受益。在我博士期间，从最初的论文选题和实验设计，到最后的数据分析、学术和毕业论文的撰写，两位老师都给予了悉心的指导，使得本论文得以顺利完成。我在学业上取得的每一点进步、科研素养上每一点提高，都凝聚着两位老师无数的心血。

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。感谢南开大学古松教授和中国科学院研究生院崔晓勇研究员、北京大学沈海花副研究员在野外考察中对我的帮助。感谢地理科学与资源研究所石培礼研究员和何永涛副研究员在当雄野外调查和生活上对我的帮助，感谢青藏所梁尔源研究员、旭日副研究员、日本国立环境研究所沈妙根博士后在论文写作和数据分析中给我很好的建议。感谢青藏所所有给予我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平时的学习和生活中的关怀和帮助。

感谢西藏自治区当雄草原站索朗次仁站长为本研究野外工作期间提供的便利，感谢西罗为本研究持续不断的提供样方照片。感谢在野外工作中给我提供便利的藏族兄弟。感谢中国科学院青藏高原研究所拉萨部的工作人员在野外工作中提供的帮助。感谢北京林业大学公共测试中心周金池老师为本实验的室内分析提供帮助和指导。

感谢张林师兄在论文写作、修改以及野外工作上所给予的帮助。感谢李明财师兄、何吉成师兄、以及魏海霞、刘新圣、孔高强、王忠、魏达、王亚峰、胡梦瑶、沈维、

刘勇稳、赵景学和沈维在野外工作、样品处理分析以及数据分析等方面提供的帮助，和你们的每一次讨论都让我受益匪浅。

另外，感谢和我同级的同学们，赵中平、文力、徐强、王莱、王忠彦、张强弓、王利强、甄晓林、陈锋、韦利杰、龙利群、谢曼平、于淑梅、谢健、李杏茹等，大家一起走过的岁月，永远难忘。感谢徐向科、王伟财、、邓攻、Chhatra、Roe等朋友们，和你们相处的过程中我得到了很多快乐。

最后，感谢我的父母和我的兄弟，我之所以能够顺利完成学业，离不开你们的无私奉献。感谢我的女友郜婧，感谢你在我背后默默的付出。你们的支持是我的坚实后盾，也是我不间断向前的动力。

感谢所有帮助过和关心我的人，祝你们一生幸福、快乐！

李瑞成

2012-3-15，北京

中国科学院青藏高原研究所

## 作者简介

李瑞成，男，汉族，1982年生，山西泽州县人

### 主要学习经历

2000.09-2004.06	山西农业大学，林学专业	农学学士
2004.09-2006.7	中国农业大学，生态学专业	理学硕士
2006.09-2012.6	中国科学院青藏高原研究所，自然地理专业	博士研究生

### 博士期间撰写的学术论文

Li Ruicheng, Luo Tianxiang, Tang Yanhong, Du Mingyuan, Zhang Xianzhou. The altitudinal distribution of a widespread cushion species is related to an optimum combination of temperature and precipitation in central Tibetan Plateau. (major revision, Journal of Arid Environments)

Li Ruicheng, Shen Miaogen, Luo Tianxiang, Du Mingyuan, Tang Yanhong. Nonlinear responses of leaf unfolding date to temperature change along a slope from 4400 m to 5200 m in two species differing in life form. (submit to Journal of Plant Research, under review)

Wang Zhong, Luo Tianxiang, Li Ruicheng, Tang Yanhong, Du Mingyuan. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. (minor revision, Journal of Vegetation Science)