

DOI: 10.5846/stxb202112103509

马扶林, 刘小伟, 朵莹, 于宗恺, 张强, 温仲明, 彭长辉, 郭梁. 日尺度下水热因子变化对青藏高原高寒草原生产力的影响特征. 生态学报, 2023, 43(9): 3719-3728.

Ma F L, Liu X W, Duo Y, Yu Z K, Zhang Q, Wen Z M, Peng C H, Guo L. Effects of daily variation of hydro-thermal factors on alpine grassland productivity on the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(9): 3719-3728.

日尺度下水热因子变化对青藏高原高寒草原生产力的影响特征

马扶林¹, 刘小伟², 朵莹², 于宗恺², 张强², 温仲明^{2,3}, 彭长辉^{4,5}, 郭梁^{3,6,*}

1 青海省海北牧业气象试验站, 海北 810200

2 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨凌 712100

3 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

4 加拿大魁北克大学环境科学研究所, 蒙特利尔 H3C3P8

5 湖南师范大学地理科学学院, 长沙 410081

6 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 杨凌 712100

摘要: 温度和降水变化显著影响高寒生态系统植被生长和系统功能。草地生产力作为草地系统功能强弱的重要体现, 对气候变化, 特别是温度和降水变化十分敏感。探究高寒草原生产力如何响应气候变化, 对预测未来气候变化情景下高寒草地系统功能变化意义重大。前期研究大都从年或季节尺度探究气候变化对草地生产力的影响特征, 缺乏更精细时间尺度的关联分析。本研究基于 1997—2020 年青藏高原高寒草原长期植被观测数据及相应气候资料, 应用简单线性回归及偏最小二乘回归法 (Partial Least Squares regression, PLS) 探究了研究区草地地上净初级生产力对日尺度温度和降水变化响应特征。结果表明: (1) 近 24 a 来研究区年平均气温和降水量分别以 0.03°C/a 和 4.36 mm/a 的速率显著升高; (2) 近 24 a 来研究区草地生产力显著升高 (增幅为 5.24 g m⁻² a⁻¹), 且与年平均温度和降水量呈显著正相关关系; (3) 日尺度分析表明, 不同阶段温度和降水变化对草地生产力的影响不同, 其中 5—8 月和 9—10 月的温度及 5—7 月和 9—11 月的降水是影响研究区草地生产力的气候因子关键作用期, 尤以生长季温度 (5—8 月) 和降水 (5—7 月) 变化影响更高, 这表明生长季气候变化是该高寒草地生产力变化的主要驱动因素。总之, 本研究指出近 24 a 生长季温度和降水量显著增加对高寒草原生产力具有重要促进作用, 这意味着青藏高原暖湿化对高寒草原生态系统功能 (草地生产力) 影响不仅依赖于温度和降水变化的幅度, 同时亦与温度和降水变化的方向和是否同步密切相关。

关键词: 青藏高原; 暖湿化; 地上净初级生产力; 生长季; 高寒草原

Effects of daily variation of hydro-thermal factors on alpine grassland productivity on the Qinghai-Tibet Plateau

MA Fulin¹, LIU Xiaowei², DUO Ying², YU Zongkai², ZHANG Qiang², WEN Zhongming^{2,3}, Peng Changhui^{4,5}, GUO Liang^{3,6,*}

1 Haibei Livestock Experiment Weather Station, Haibei 810200, China

2 College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

4 Institute of Environmental Sciences, University of Quebec at Montreal, Montreal H3C3P8, Canada

基金项目: 国家自然科学基金 (41701606, U21A2021); 中央高校基本科研业务费 (2452020009); 陕西省自然科学基金基础研究计划 (2021JM-093)

收稿日期: 2021-12-10; **采用日期:** 2022-08-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guoliang2014@nwsuaf.edu.cn

5 School of geographical science, Hunan Normal University, Changsha 410081, China

6 Research Center for Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Ministry of Education, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China

Abstract: Changes in temperature and precipitation significantly affect plant growth and system function in the alpine ecosystem. As an important reflection of grassland system function, grassland productivity is very sensitive to climate change, especially to temperature and precipitation. Therefore, it is significant to explore how grassland productivity responds to climate change for predicting system function in the alpine steppe under the background of future climate change. Previous studies often investigated the effects of climate change on grassland productivity at annual or seasonal scales, but there was a lack of correlation analysis at finer time scales. Based on the long-term productivity records and corresponding climatic data from 1997 to 2020, we used simple linear regression and partial least squares regression to reveal the responses of grassland productivity to temperature and precipitation on a daily scale. The results showed that: (1) the annual mean temperature and precipitation in the study area increased significantly in the past 24 years, with a rate of 0.03 °C/a and 4.36 mm/a, respectively. (2) Meanwhile, grassland productivity increased significantly, with a rate of 5.24 g m⁻² a⁻¹, and had significantly positive responses to annual mean temperature and precipitation variation. (3) The results of the daily analysis showed that the effects of temperature and precipitation during different periods on grassland productivity were different. In specific, the temperature from May to August and September to October and precipitation from May to July and September to November were key periods to explain the impacts of climate change on grassland productivity, especially temperature (May to August) and precipitation (May to July) variations during the growing season had the higher impacts on grassland productivity, suggesting climate change in the growing season was the main driving factor for variation in grassland productivity. Overall, the present study indicated that increasing temperature and precipitation during the growing season in the past 24 years significantly promoted grassland productivity of the alpine steppe. The effects of warm-wet climate on alpine grassland ecosystem function (e.g., grassland productivity) were closely dependent on the magnitude, direction, and synchronization of altered temperature and precipitation.

Key Words: Qinghai-Tibet Plateau; warm-wet; aboveground net primary production; growing season; alpine steppe

草地生态系统地上净初级生产力(aboveground net primary production, ANPP)是评价草地健康状况的重要指标之一,是草地植物和外界环境共同作用所形成的系统结构与功能的综合体现,同时也是草原人民赖以生存和发展的物质基础^[1-2]。草地生产力具有较高的时空变异性及气候变化(如温度和降水)敏感性,特别是在高寒生态系统中表现尤为突出^[3-5]。青藏高原高寒生态系统是全球变化敏感区和生态系统典型脆弱区,低温作为该区域草地生态系统功能提升的主要限制因子,温度变化如何影响草地生产力得到了较多研究^[6-8]。然而,相较于大量温度变化的影响效应分析,降水变化对高寒草地生产力影响的报道却相对较少^[9-10]。长期定位监测及未来情景预测均指出,青藏高原暖湿化趋势日益增强^[11-12],亟待开展草地生产力与该区域气候暖湿化的关联性研究,这对进一步认识气候变化对高寒生态系统功能影响具有重要意义。

高寒生态系统温度升高可在很大程度上刺激高寒植物生长发育。此前,基于模拟增温实验的研究发现,青藏高原草地生产力对增温的响应因增温幅度和草地类型的不同而具有显著差异^[8, 13]。例如,模拟梯度增温的研究发现小幅增温对植物的生长和生物量的积累有促进作用,而温度增幅过高则会逐渐减弱促进效应甚至转变为抑制效应^[7, 14]。此外,3年模拟增温显著促进了高寒草甸的生产力,却降低了高寒草原生产力^[6, 8],但另有研究则得出相反结果^[15]。基于长时间序列遥感数据和气象数据的模型模拟分析多认为气温升高对青藏高原区域尺度植被生产力的时空动态呈显著正效应^[4, 16]。Piao等^[17-18]进一步通过遥感数据分析强调了增温对草地生产力影响的季节差异性,并指出相对于夏季增温而言,春、秋两季增温对生产力的促进作用更强。

相较于增温对高寒草地生产力的影响,有关青藏高原降水改变的影响效应研究相对较少,且结论间亦存在较大分歧。如有研究发现,模拟增加降水可显著提高高寒草原植物生物量,并可抵消增温对植物生物量的负效应^[5]。类似地,Yang 等^[19]通过综合 2001—2004 年青藏高原 135 个站点的地上生物量和同期 MODIS 植被指数数据分析发现,影响青藏高原草地群落地上生物量的因素主要是生长季的降水而不是温度。此外,基于长时间尺度遥感和气象数据的研究则发现,降水变化对青藏高原高寒生态系统净初级生产力的影响因植被类型、研究区域大小和时间尺度的不同呈现正效应或负效应^[4, 20—21]。而基于长期观测数据发现降水变化对高寒草原植物群落生物量无显著影响^[22]。

综上所述,青藏高原草地生产力对气候变化的响应具有草地类型和季节时间特异性,但前期研究多是基于区域尺度遥感、年或季节层面气候数据相结合的模型模拟以及人工模拟温度和降水变化方面,而基于站点水平草地生产力长期监测并结合日尺度气候因子的关联分析报道较少。高寒草原作为青藏高原主要植被类型,其草地生产力的变化特征以及影响其生产力的气候变化的关键期如何亟待探究。因此,为探索并回答上述科学问题,本研究对青藏高原高寒草原地上净初级生产力进行了 24 a(1997—2020)定位监测,基于长期监测数据,结合日尺度气象资料,分析了 24 a 来高寒草原生产力变化趋势及其对温度和降水的响应特征,以期揭示青藏高原高寒草原对该区水热变化的响应规律,为高寒生态系统植被保护和合理利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究站点概况

本研究于海北牧业气象试验站草地观测场(36°57'N,100°51'E)开展。该站点位于青海省海北藏族自治州海晏县西海镇,海拔 3140 m,属典型高原大陆性气候^[23]。年平均气温 2℃,其中 1 月份温度最低为-21℃,7 月份温度最高 20℃;年均降水量 403 mm,且 70%的降水集中于 5—8 月的生长季^[24]。本研究区域为高寒草原,优势种为西北针茅(*Stipa sareptana* var. *krylovii*)^[25],其余种包括矮嵩草(*Kobresia humilis*)、洽草(*Koeleria cristata*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)和斜茎黄芪(*Astragalus adsurgens*)等。

1.2 数据收集

本研究连续监测并记录了 1997—2020 年研究区生长季高峰期(每年 8 月下旬)地上生物量数据及同期的气象数据。具体步骤如下:首先,在观测场内布置了 4 个相距超过 20 m 的 15 m×30 m 的生物量采样区,每年采用样方法(1 m×1 m)对每个采样区内植物进行刈割并带回实验室于 65℃烘干称重,以此计算该观测小区单位面积地上部分最大干物质质量,并作为该草地地上净初级生产力(即“草地生产力”)。每年秋季进行牧草刈割,以模拟当地放牧情景。同期气象资料,即日平均气温及降水数据采集于研究区内的标准气象观测站。

1.3 数据分析

本研究中所有统计分析及绘图均于 R 4.0.3 中进行。采用偏最小二乘回归法(Partial Least Squares regression, PLS)分析研究区草地生产力与日尺度温度及降水量的相关关系。PLS 回归因其在处理样本数远小于变量数且变量间存在严重多重相关性问题的优势明显,而被广泛应用于生态和气象统计研究中^[26—27]。其中,变量重要性值(Variable Importance in the Projection, VIP)和标准化模型系数(Standardized Model Coefficients)为该分析的两个重要输出指标。变量重要性值反映自变量(即本研究中 24 a 的每日温度和降水)在解释因变量(研究区草地生产力)变化时的重要程度。VIP 阈值与样本数等因素相关,不同研究间存在一定差异。如:少数研究以 VIP=1.0 作为阈值^[28],但更多研究采用 0.8 作为重要性与否的标准。鉴于课题组前期研究基础^[24, 27]及其他草地生产力与气候因子关联分析^[29—30]中均以 0.8 作为阈值,为便于与前人研究结果对比,本研究中设置 VIP 阈值为 0.8。标准化模型系数表明自变量与因变量相关性的强弱与方向,正值表示自变量对因变量具有促进作用,负值则表示抑制作用^[27, 30]。PLS 分析主要通过加载“pls”和“chillR”包编程实现。

在基于 PLS 分析结果确定显著影响草地生产力的温度和降水量变化的关键时期后,本研究利用 R 包

“fields”中的 Kriging 插值方法构建草地生产力对两个时期平均温度和降水量响应的等高线图以进一步阐明这两个时期影响的相对重要性。此外,利用“agricolae”包进行简单线性回归分析并以此探究 1997—2020 年研究区年平均温度、降水量及草地生产力的变化趋势,同时分析年尺度和关键期平均温度和降水量变化规律及其与地上生物量的相关性。

2 结果

2.1 温度和降水量的年际变化趋势

研究发现 1997—2020 年平均温度的年际变化范围为 1.39—2.99℃,其中最小值出现在 1997 年,最大值则出现在 2018 年,整个分析期内均呈显著上升趋势,平均增幅为 0.03℃/a(图 1)。此外,研究区历年来年降水量的变化范围较大(254.6—626.2 mm),降水量最少的年份是 2000 年,最高则是 2013 年。同时,近 24 年的降水量亦呈显著增加趋势,平均增幅为 4.36 mm/a(图 1)。

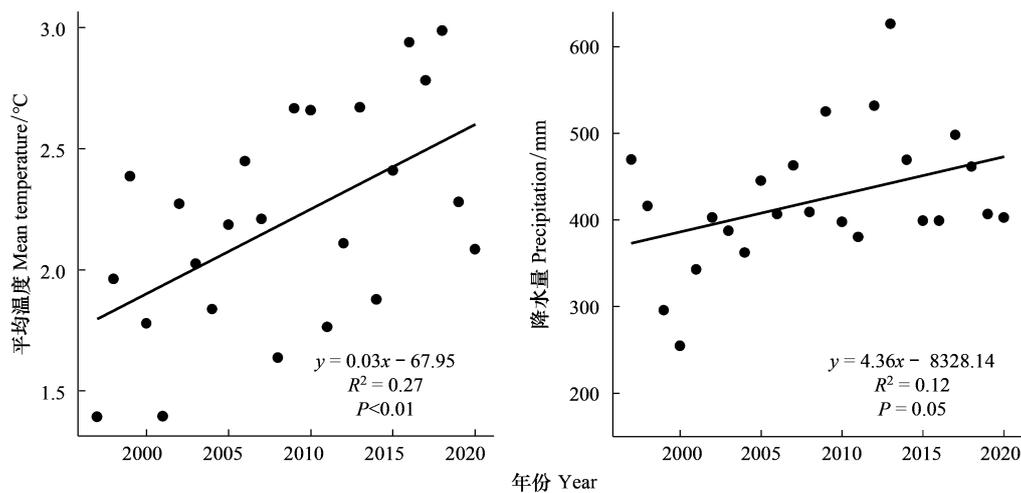


图 1 1997—2020 年研究区年平均气温、降水量的年际变化

Fig.1 Inter-annual variation in mean annual temperature, precipitation in this study area from 1997 to 2020

2.2 草地生产力的年际变化及其对年平均温度和降水量的响应

本研究以 8 月底研究区草地地上部分单位面积最大干物质质量表征该草地生产力大小,结果表明,1997—2020 年该草地生产力呈显著增加趋势,平均增加速率为 5.24 g m⁻² a⁻¹(图 2)。进一步分析发现草地生产力与年平均气温、降水量之间均呈显著正相关关系(图 2),表明研究区气候暖湿化显著促进草地生产力的增加。

2.3 草地生产力对日尺度温度和降水量的响应

本研究利用 PLS 分析方法探究日尺度温度和降水量变化对草地生产力的影响,其中因变量为每年 8 月底地上最大生物量,自变量为生物量采收的前一年 9 月至当年 8 月(365 d)的每日温度和降水量。基于 PLS 分析的变量重要性值(VIP)及标准化模型系数,本研究结果表明,研究区不同时期温度和降水量变化对草地生产力的影响不同(图 3)。

具体而言,9 月 1 日至 10 月 31 日期间,PLS 结果显示模型 VIP 值(变量重要性阈值)大多超过 0.8 且模型系数为正,表明 9 月和 10 月增温显著增加草地生产力。同样,5 月 15 日至 8 月 31 日期间模型系数亦大多为正且 VIP 值大于 0.8,表明该时期温度增加对草地生产力呈现显著正效应(图 3)。与上述两个时期的一致且显著的正效应相比,其他时期(即 11 月—4 月)温度变化对草地生产力的影响较弱,且呈现正负效应相抵的现象(图 3)。

近 24 年日尺度降水变化影响分析如下(图 3): 9 月 10 日至 11 月 14 日和 5 月 20 日至 7 月 25 日期间的

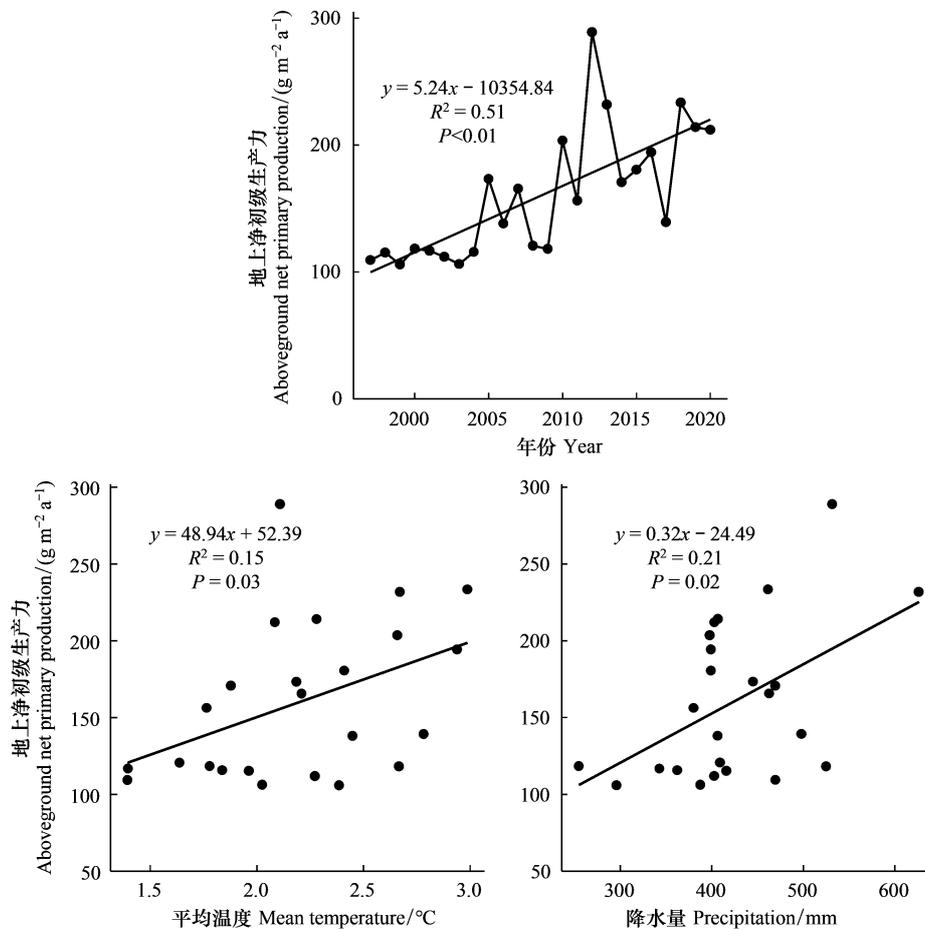


图2 1997–2020年研究区草地生产力的年际变化及其与年平均气温、降水量的关系

Fig.2 Inter-annual variation in grassland productivity and its relationship with annual mean temperature and precipitation in this study area from 1997 to 2020

降水量对草地生产力整体呈现较强正相关,表明这两个时期降水变化显著促进草地生产力增加。值得注意的是,在1月至3月期间,降水量的变化与草地生产力亦呈显著正相关,但模型系数较低,约为0.5左右(图3)。此外,4月和8月份的降水量变化与草地生产力间表现为负相关,但相关系数普遍较低,且包含一定时期的正相关,使得此阶段影响相较较弱(图3)。

2.4 影响高寒草原生产力的关键期

上述 PLS 分析的结果表明,草地生产力总体受前一年衰老期(9—11月)和生长季(5—8月)这两个关键期温度和降水量的显著影响(图3),为进一步比较这两个关键期间的温度和降水变化对草地生产力的影响程度,本研究绘制了等高线图以表征草地生产力对这两个时期温度和降水量变化的响应规律(图4)。

不同时期温度变化对草地生产力影响相对强弱的分析(图4)表明,草地生产力主要受生长季(5—8月)温度变化的正向影响,9—10月增温对生产力的促进效应亦能体现,但没有生长季增温的正效应明显(图4)。同时,回归分析进一步表明,草地生产力与9—10月($R^2=0.13$)和5—8月($R^2=0.31$)的平均温度均呈显著正相关且这两个时期温度均呈显著增加趋势,但5—8月的温度增加可以更好地解释草地生产力的升高(图5)。

类似地,尽管9—11月降水量增加对草地生产力的促进效应仍存在,但生长季(5—7月)的降水量对草地生产力的影响则更为明显(图4)。回归分析的结果亦印证了这一点,9—11月和生长季的降水量呈显著增加趋势,且均与草地生产力呈显著正相关关系,但生长季的降水量变化可解释49%的草地生产力的变化,远高于9—11月降水量变化的13%解释度(图5)。

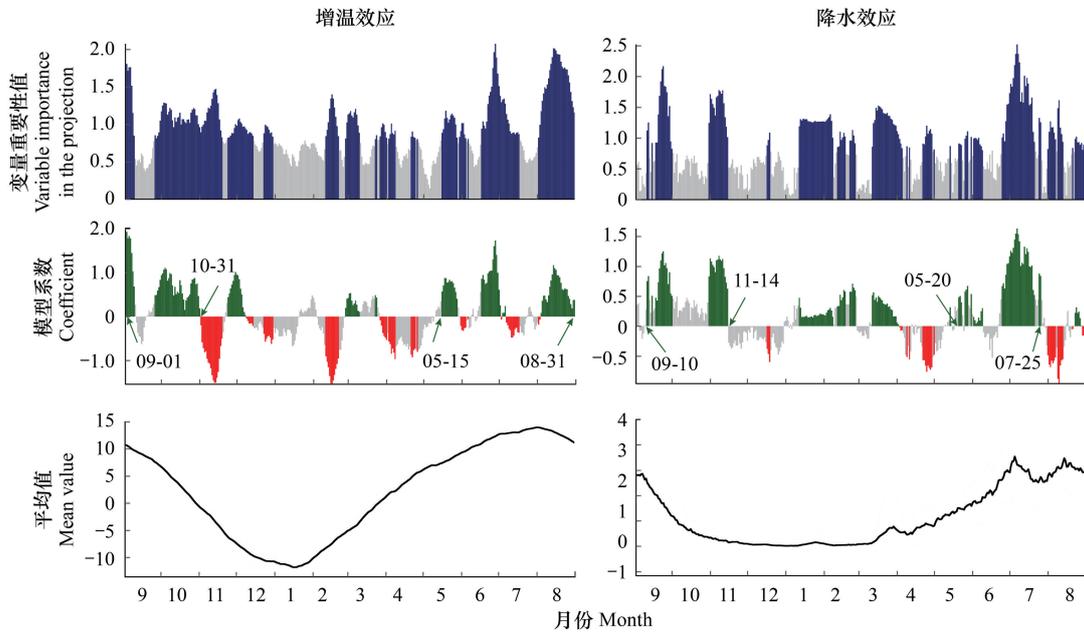


图3 1997—2020年研究区草地生产力与日尺度平均温及降水量的偏最小二乘回归(PLS)分析

Fig.3 Partial Least Squares (PLS) regression correlating grassland productivity this study area from 1997 to 2020 with daily mean temperature and daily precipitation

图中上方蓝色标记部分表示变量重要性值(VIP)大于阈值0.8,代表所对应阶段中温度或降水变化对草地生产力有显著影响;中间红色标示部分表示模型系数为负,代表气候变化与草地生产力为负相关关系,绿色表示模型系数为正,代表温度升高或降水增加对草地生产力有正效应,灰色则表示无明显相关。下方黑线代表日平均气温和降水,灰色区域代表日气候变量的标准差

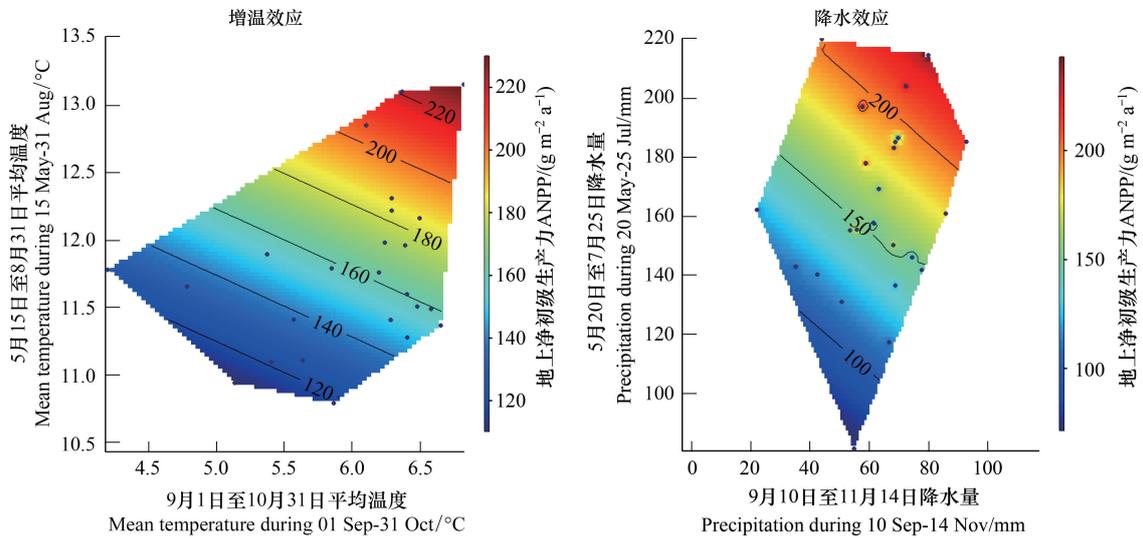


图4 草地地上生产力对不同关键期平均气温和降水量的响应

Fig.4 Response of grassland aboveground productivity to mean temperatures and precipitation during different key periods

3 讨论

本研究以青藏高原典型高寒草原为研究对象,基于长期植被观测数据及相应日尺度气候资料,探究了高寒草原生产力对温度及降水变化的响应特征。结果发现,近24 a来该区年平均温度和降水量显著升高,增幅

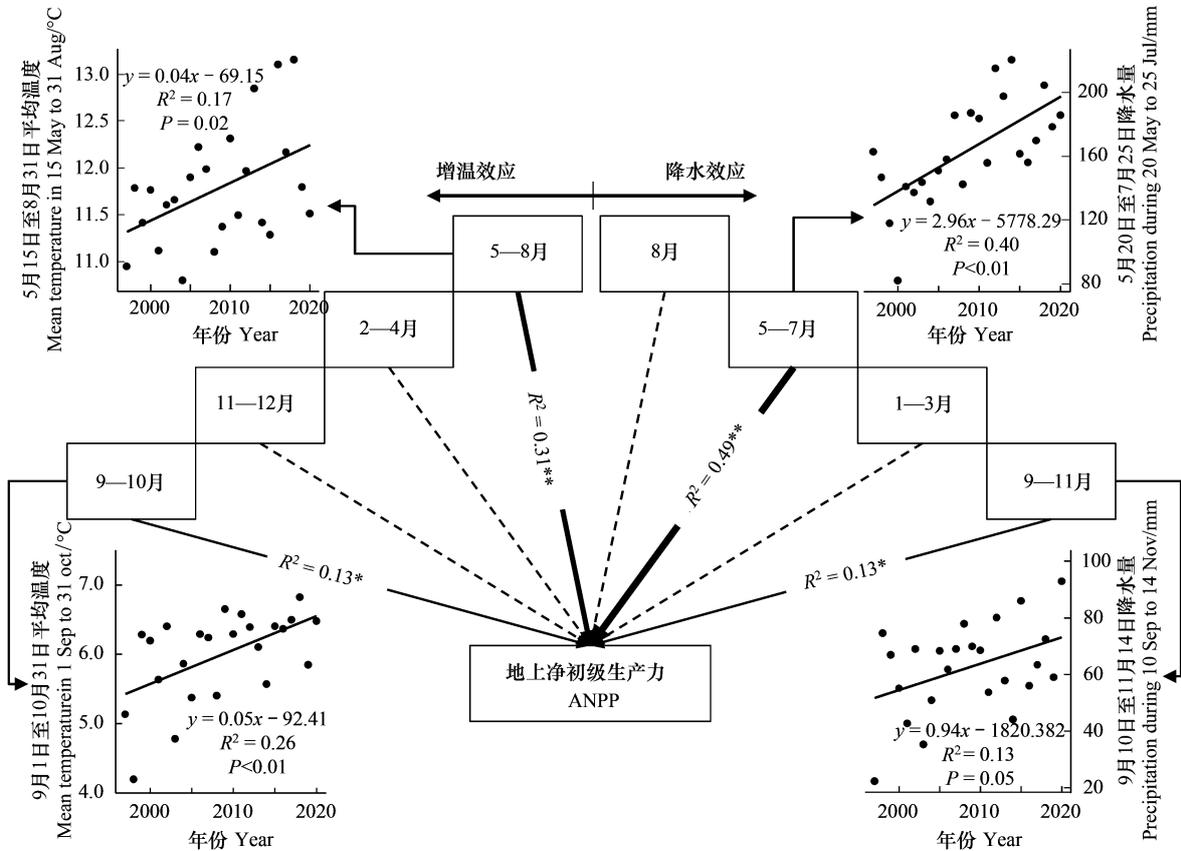


图 5 1997—2020 年研究区草地生产力与不同时期平均温度和降水量的关系

Fig.5 Relationships between grassland productivity and mean temperature and precipitation for different periods during 1997—2020 in this study area

实线代表显著正相关,虚线表示相关性不显著;*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

分别为 $0.03^{\circ}\text{C}/\text{a}$ 和 $4.36\text{ mm}/\text{a}$ (图 1),这与先前基于青藏高原长期观测数据的模型模拟的研究结果基本一致^[4, 16]。同时,本研究亦发现该高寒草原草地生产力呈显著增加趋势($5.24\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$),并与年平均温度和降水量显著正相关(图 2)。其他基于模型模拟的研究也得到了类似结果,如刘刚等^[31]的研究表明青藏高原地区植被净初级生产力与温度、降雨量均存在明显正相关性;Ye 等^[4]基于过程的生态系统模型模拟发现青藏高原植被净初级生产力的年际变化与降水和温度的年际变化呈正相关。这是因为高寒草原因其寒冷干燥的生境特点,对温度和降水变化具有较高敏感性^[5-6]。一方面,温度升高可以解除高寒系统中植物的冷胁迫以促进植物生长^[24, 32],另一方面,增温引起的干旱胁迫可能降低高寒草原地上生物量^[6],而降水增加可缓解增温造成的水分亏缺,且增温和降水增加将显著刺激土壤微生物的活性和微生物源有机质降解,进而提高土壤养分可用性^[12],最终促进高寒草地植物生物量的积累。因此,本研究认为研究区高寒草原草地生产力由温度及降水量两个因子共同控制。然而,另有较多研究指出,相较于年平均温度和降水的变化,季节性水热变化更能解释生态系统的生产力变化^[17-18, 33]。为此,本研究借助日尺度温度和降水数据分析了年内不同时期水热变化对草地生产力的影响以探究上述争议。

本研究中生物量采集于每年的 8 月底,因而在日尺度气候变化影响分析时以生物量采样的前一年 9 月至采样年 8 月(365 d)的温度和降水量作为解释因子探究不同时期温度和降水变化对生产力的影响。研究结果准确勾画了影响草地生产力的气象因子关键作用时期,包括植被衰老期和生长季。其中,生长季温度(5—8 月, $R^2 = 0.31$)和降水量(5—7 月, $R^2 = 0.49$)与青藏高原高寒草原生产力呈显著较强的正相关关系(图 3—5),

这与先前研究中生长季温度和水分变化显著促进寒冷地区草地生产力的结果一致^[24, 34],表明生长季暖湿化主导了研究区草地生产力的提高。首先,这可能归因于土壤矿质养分与土壤温度和含水量高度相关性,而土壤温度和含水量又与气温和降水密切相关。具体而言,生长季暖湿化导致的土壤温度和水分的良好可通过刺激土壤酶、微生物和动物活性以促进高寒生态系统中保存的大量活性土壤有机质的分解和矿化从而提高土壤养分有效性,最终促进植物生长而提高草地生产力^[35-37]。其次,植物生理功能(如光合作用)的增强亦可促进草地生产力。与实验变暖引起水分胁迫导致植物生物量和光合作用降低不同^[38],本研究中生长季暖湿化可抵消单一变暖可能造成的负效应,通过提高温暖条件下的水分供应刺激植物光合生理过程中的酶活性以增加光合作用促进植物生长和生物量积累^[39-40]。此外,生长季早期温暖湿润的环境可促进植物种子萌发和返青等过程,调节植物生育期长度影响植物生长^[24]。同时,生长季盛期暖湿化带来的高水分供应可及时补充高叶面积指数及高盖度物种生长过程中的土壤水分消耗,维持其在该时期的高速生长,对草地生产力的提升至关重要,因为植物叶面积指数敏感响应水分的变化,且其是植物生产力的重要指示因子^[29]。

此外,目前有关青藏高原气候变化对其草地生产力的遗存效应的研究报道较少^[29]。本研究发现与当年生长季水热因子变化对草地生产力显著较强的正效应相比,上年植被衰老期的温度(9—10月)和降水量(9—11月中旬)对生产力的正向遗存效应相对较弱(R^2 均为0.13)(图3—5),这与先前的研究结果一致^[29, 41]。衰老期(即秋季)的遗存效应可能与秋季暖湿化对植物养分再分配及土壤水分和养分的调节有关。研究表明秋季变暖将促进植物向根系分配更多的非结构性碳水化合物^[42],因为秋季变暖可提高植物光合速率,减缓叶绿素降解,但并不会改变衰老时期叶片和茎秆中的碳浓度,因此该时期光合作用产生的碳水化合物可能被分配储存于植物根系之中^[43]。同时,植被衰老过程中的暖湿化气候有利于植物对氮、磷养分的重吸收过程,减少对土壤养分供应的依赖,更好地适应高寒系统中养分贫瘠的生境,这最终将促进植物来年生物量的积累^[44-45]。此外,秋季降水升高则会增加土壤水分储存,不仅可在随后的寒冷季节为植物地下部位提供保护,又可为来年植物返青和早期生长提供充足水分以促进其生长^[30, 46]。再者,秋季温暖潮湿可促进新鲜凋落物的降解以增加土壤有机质的含量和质量,并为来年植物早春返青后的生长发育提供充足的养分储存进而提高草地生产力。

4 结论

温度和降水是高寒草地系统植物生长和生产力最重要的限制因子。本研究发现24 a来青藏高原高寒草原草地生产力显著增加,与该区显著增加的温度和降水量显著正相关。表明高寒草原区气候暖湿化显著促进其草地生产力。日尺度分析进一步表明,不同阶段温度和降水变化对草地生产力具有不同影响:前一年衰老期和当年生长季暖湿化对草地生产力呈显著正效应,但相较于衰老期的遗存效应,当年生长季温度和降水升高对草地生产力的影响更强烈。总之,本研究依据长期定位监测及精细化气候影响效应分析,强调了在青藏高原高寒草原系统中,生长季气候暖湿化对草地生产力增长的重要作用,同时表明引入精细化的日尺度气候因子影响效应分析可显著提高我们解释草地生产力变化的能力。

参考文献(References):

- [1] Shi Y, Wang Y, Ma Y, Ma W, Liang C, Flynn D F B, Schmid B, Fang J, He J S. Field-based observations of regional-scale, temporal variation in net primary production in Tibetan alpine grasslands. *Biogeosciences*, 2014, 11(7): 2003-2016.
- [2] 姜风岩, 位晓婷, 康瀚月, 邵新庆. 模拟增温对高寒草甸植物物种多样性与初级生产力的影响. *草地学报*, 2019, 27(2): 298-305.
- [3] Wang Y J, Shen X J, Jiang M, Tong S Z, Lu X G. Spatiotemporal change of aboveground biomass and its response to climate change in marshes of the Tibetan Plateau. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 2021, 102: 102385.
- [4] Ye J S, Reynolds J F, Sun G J, Li F M. Impacts of increased variability in precipitation and air temperature on net primary productivity of the Tibetan Plateau: a modeling analysis. *Climatic Change*, 2013, 119: 321-332.
- [5] Zhao J X, Luo T X, Wei H X, Deng Z H, Li X, Li R C, Tang Y H. Increased precipitation offsets the negative effect of warming on plant biomass and ecosystem respiration in a Tibetan alpine steppe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 279: 107761.

- [6] 李岩, 干珠扎布, 胡国铮, 万运帆, 李玉娥, 旦久罗布, 白玛玉珍, 高清竹. 增温对青藏高原高寒草原生态系统碳交换的影响. 生态学报, 2019, 39(6): 2004-2012.
- [7] 李军祥, 张扬建, 朱军涛, 曾辉, 常文静, 丛楠, 刘瑶杰, 俎佳星, 黄珂, 朱艺旋, 王荔, 唐泽, 陈宁. 藏北高山嵩草草甸群落特征及生产力对模拟增温幅度的响应. 生态学报, 2019, 39(2): 474-485.
- [8] Ganjurjav H, Gao Q Z, Gornish E S, Schwartz M W, Liang Y, Cao X J, Zhang W N, Zhang Y, Li W H, Wan Y F, Li Y, Danjiu L B, Guo H B, Lin E D. Differential response of alpine steppe and alpine meadow to climate warming in the central Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, 223: 233-240.
- [9] 王志鹏, 张宪洲, 何永涛, 石培礼, 俎佳星, 牛犇, 李猛. 降水变化对藏北高寒草原化草甸降水利用效率及地上生产力的影响. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1822-1828.
- [10] Wu J S, Shen Z X, Zhang X Z. Precipitation and species composition primarily determine the diversity-productivity relationship of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau. *Alpine Botany*, 2014, 124: 13-25.
- [11] Li L, Yang S, Wang Z Y, Zhu X D, Tang H Y. Evidence of warming and wetting climate over the Qinghai-Tibet Plateau. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2010, 42(4): 449-457.
- [12] Chen Q Y, Niu B, Hu Y L, Luo T X, Zhang G X. Warming and increased precipitation indirectly affect the composition and turnover of labile-fraction soil organic matter by directly affecting vegetation and microorganisms. *Science of the Total Environment*, 2020, 714: 136787.
- [13] 王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 姜丽丽, 白玲, 汪诗平. 青藏高原草地生态系统对气候变化的响应. 生态学杂志, 2013, 32(6): 1587-1595.
- [14] 马丽, 张骞, 张中华, 郭婧, 杨晓渊, 周秉荣, 邓艳芳, 王芳, 余延娣, 周华坤. 梯度增温对高寒草甸物种多样性和生物量的影响. 草地学报, 2020, 28(5): 1395-1402.
- [15] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2007, 17(2): 541-557.
- [16] 许洁, 陈惠玲, 商沙沙, 杨欢, 朱高峰, 刘晓文. 2000—2014 年青藏高原植被净初级生产力时空变化及对气候变化的响应. 干旱区地理, 2020, 43(3): 592-601.
- [17] Piao S L, Mohammad A, Fang J Y, Cai Q, Feng J M. NDVI-based increase in growth of temperate grasslands and its responses to climate changes in China. *Global Environmental Change*, 2006, 16(4): 340-348.
- [18] Piao S L, Wang X H, Ciais P, Zhu B, Wang T, Liu J. Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006. *Global Change Biology*, 2011, 17(10): 3228-3239.
- [19] Yang Y H, Fang J Y, Pan Y D, Ji C J. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(1): 91-95.
- [20] 姚玉璧, 杨金虎, 王润元, 陆登荣. 50 年长江源区域植被净初级生产力及其影响因素变化特征. 生态环境学报, 2010, 19(11): 2521-2528.
- [21] 周伟, 牟凤云, 刚成诚, 官冬杰, 何锦峰, 李建龙. 1982—2010 年中国草地净初级生产力时空动态及其与气候因子的关系. 生态学报, 2017, 37(13): 4335-4345.
- [22] Zhou B R, Li S, Li F, Dong S K, Ma F L, Zhu S C, Zhou H K, Stufkens P. Plant functional groups asynchrony keep the community biomass stability along with the climate change- a 20-year experimental observation of alpine meadow in eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 282: 49-57.
- [23] Chen J, Luo Y Q, Chen Y X, Felton A J, Hopping K A, Wang R W, Niu S L, Cheng X L, Zhang Y F, Cao J J, Olesen J E, Andersen M N, Jørgensen U. Plants with lengthened phenophases increase their dominance under warming in an alpine plant community. *Science of the Total Environment*, 2020, 728: 138891.
- [24] Guo L, Chen J, Luedeling E, He J S, Cheng J M, Wen Z M, Peng C H. Early-spring soil warming partially offsets the enhancement of alpine grassland aboveground productivity induced by warmer growing seasons on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2018, 425(1/2): 177-188.
- [25] 马扶林, 杨永胜, 王军邦, 黄煜茹, 李以康, 周华坤, 李英年. 青海北部草地水分时间异质性及主导因素. 水土保持研究, 2020, 27(4): 178-183.
- [26] 李晓婷, 郭伟, 倪向南, 卫晓依. 高寒草甸植物物候对温度变化的响应. 生态学报, 2019, 39(18): 6670-6680.
- [27] Guo L, Cheng J M, Luedeling E, Koerner S E, He J S, Xu J C, Gang C C, Li W, Luo R M, Peng C H. Critical climate periods for grassland productivity on China's Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 233: 101-109.
- [28] Li K W, Wang C Y, Sun Q, Rong G Z, Tong Z J, Liu X P, Zhang J Q. Spring phenological sensitivity to climate change in the Northern Hemisphere: comprehensive evaluation and driving force analysis. *Remote Sensing*, 2021, 13(10): 1972.
- [29] Zhai D C, Gao X Z, Li B L, Yuan Y C, Jiang Y H, Liu Y, Li Y, Li R, Liu W, Xu J. Driving climatic factors at critical plant developmental stages for Qinghai-Tibet Plateau alpine grassland productivity. *Remote Sensing*, 2022, 14(7): 1564.

- [30] Wang L, Yu H Y, Zhang Q, Xu Y J, Tao Z X, Alatalo J, Dai J H. Responses of aboveground biomass of alpine grasslands to climate changes on the Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Geographical Sciences*, 2018, 28(12): 1953-1964.
- [31] 刘刚, 孙睿, 肖志强, 崔天翔. 2001—2014 年中国植被净初级生产力时空变化及其与气象因素的关系. *生态学报*, 2017, 37(15): 4936-4945.
- [32] Craine J M, Nippert J B, Elmore A J, Skibbe A M, Hutchinson S L, Brunsell N A. Timing of climate variability and grassland productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, 109(9): 3401-3405.
- [33] Robinson T M P, La Pierre K J, Vadeboncoeur M A, Byrne K M, Thomey M L, Colby S E. Seasonal, not annual precipitation drives community productivity across ecosystems. *Oikos*, 2013, 122(5): 727-738.
- [34] Li K H, Liu X J, Hu Y K, Mohammad A, Geng F Z, Han W X. Long-term increasing productivity of high-elevation grassland caused by elevated precipitation and temperature. *Rangeland Ecology & Management*, 2020, 73(1): 156-161.
- [35] Gong S W, Zhang T, Guo R, Cao H B, Shi L X, Guo J X, Sun W. Response of soil enzyme activity to warming and nitrogen addition in a meadow steppe. *Soil Research*, 2015, 53(3): 242-252.
- [36] Wu Z T, Dijkstra P, Koch G W, Peñuelas J, Hungate B A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927-942.
- [37] Xu M H, Peng F, You Q G, Guo J, Tian X F, Liu M, Xue X. Effects of warming and clipping on plant and soil properties of an alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Journal of Arid Land*, 2015, 7(2): 189-204.
- [38] De Boeck H J, Lemmens C M H M, Zavalloni C, Gielen B, Malchair S, Carnol M, Merckx R, Van den Berge J, Ceulemans R, Nijs I. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences*, 2008, 5(2): 585-594.
- [39] Adams M P, Collier C J, Uthicke S, Ow Y X, Langlois L, O'Brien K R. Model fit versus biological relevance: evaluating photosynthesis-temperature models for three tropical seagrass species. *Scientific Reports*, 2017, 7: 39930.
- [40] Peng Z Y, Liu H Y, Jiang L B, Liu X, Dai J Y, Xu C Y, Chen Z T, Wu L, Liu F, Liang B Y. Effect paths of environmental factors and community attributes on aboveground net primary productivity of a temperate grassland. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(14): 3823-3832.
- [41] Li P L, Zhu D, Wang Y L, Liu D. Elevation dependence of drought legacy effects on vegetation greenness over the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 295: 108190.
- [42] Li H, Zhang F, Li Y, Zhao X, Cao G. Thirty-year variations of above-ground net primary production and precipitation-use efficiency of an alpine meadow in the north-eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, 2016, 71(2): 208-218.
- [43] Gough C M, Flower C E, Vogel C S, Curtis P S. Phenological and temperature controls on the temporal non-structural carbohydrate dynamics of *Populus grandidentata* and *Quercus rubra*. *Forests*, 2010, 1(1): 65-81.
- [44] Zong N, Shi P L, Chai X. Effects of warming and nitrogen addition on nutrient resorption efficiency in an alpine meadow on the northern Tibetan Plateau. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2018, 64(4): 482-490.
- [45] Lü X T, Han X G. Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 2010, 327: 481-491.
- [46] Vermeire L T, Rinella M J. Fall water effects on growing season soil water content and plant productivity. *Rangeland Ecology & Management*, 2020, 73(2): 252-258.