

DOI: 10.20103/j.stxb.202212143591

张庭康, 王军邦, 叶辉, 赖文钦, 张秀娟. 高寒生态系统脆弱性及其对气候变化和人类活动的响应. 生态学报, 2024, 44(1): 154-170.

Zhang T K, Wang J B, Ye H, Lai W Q, Zhang X J. Vulnerability of alpine ecosystems and its response to climate change and human activities. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 154-170.

高寒生态系统脆弱性及其对气候变化和人类活动的响应

张庭康^{1,2}, 王军邦^{2,*}, 叶辉³, 赖文钦^{2,3}, 张秀娟¹

1 长江大学园艺园林学院, 荆州 434000

2 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 生态系统大数据与模拟中心, 北京 100101

3 九江学院旅游与地理学院, 九江 332005

摘要: 了解陆地生态系统的脆弱性和基本机制是适应和减轻全球气候变化影响的决策基础。生态系统的脆弱性可以通过生产力对气候变化的敏感性和适应性进行量化。采用 1982—2018 年青海省境内基于遥感的现实净初级生产力 (NPP_R) 和气候驱动的潜在净初级生产力 (NPP_C), 量化了高寒生态系统的敏感性 (Sensitivity)、适应性 (Adaptability) 和脆弱性 (Vulnerability)。然后探讨了生态系统脆弱性的时空变化, 并分别从人类活动和气候变化的影响方面分析了其基本机制。结果表明: (1) 基于 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统脆弱性在空间上呈现出中度脆弱的模式, 脆弱性从东南向西北由不脆弱依次递增至极度脆弱等级。(2) 耕地的脆弱性较低, 基于 NPP_R 和 NPP_C 的指数分别为 -1.31 和 -0.93, 这是由于其适应水平较高而敏感性较低; 森林次之, 指数为 -1.18 (NPP_R) 和 -1.06 (NPP_C); 草原的指数为 -0.17 (NPP_R) 和 -0.17 (NPP_C); 而荒漠的脆弱性较高, 指数为 0.77 (NPP_R) 和 0.78 (NPP_C), 这是由于其敏感性较高, 适应性较低。(3) 基于 NPP_R 的高寒草地的脆弱性有两个温度阈值 (-2.2 ± 0.8) °C 和 (5.5 ± 0.8) °C, 一个降水阈值 (387 ± 45.6) mm, 两个干旱指数阈值为 (14.2 ± 20.2) 和 (78.2 ± 20.2)。而基于 NPP_C 的脆弱性也发现了同样的阈值, 并且数值相似。阈值表明最佳气候条件下, 生态系统将具有较高的适应性和较低的敏感性, 即较低的脆弱性。但如果气温较低或较高, 或者降水较低, 生态系统的脆弱性将会更高。(4) 人类活动对东部地区生态系统的脆弱性产生了强烈的影响, 但就整个青海省的生态系统而言, 这些影响在区域平均水平上较小。这项研究表明, 在高寒脆弱的生态系统中, 气候条件决定了脆弱性在空间上的分布情况, 这应该被视为生态保护决策的理论基础。此外, 本研究发现的阈值将为生态系统生态学提供一个案例研究, 并应在世界各地的脆弱生态系统中广泛探索。

关键词: 净初级生产力; 生态系统脆弱性; 气候变化; 人类活动; 脆弱性阈值

Vulnerability of alpine ecosystems and its response to climate change and human activities

ZHANG Tingkang^{1,2}, WANG Junbang^{2,*}, YE Hui³, LAI Wenqin^{2,3}, ZHANG Xiujuan¹

1 College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou 434000, China

2 National Ecosystem Science Data Center, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Beijing 100101, China

3 College of Tourism and Geography, Jiujiang University, Jiujiang 332005, China

Abstract: Understanding vulnerability of terrestrial ecosystems and underlying mechanisms are fundamentals for decision-making on the adaptation and mitigation of global climate change impacts. Vulnerability of ecosystem could be quantified by

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0302); 中国科学院美丽中国生态文明建设科技工程 A 类战略性先导科技专项 (XDA23100202); 中国科学院 青海省人民政府三江源国家公园联合研究专项 (LHZX-2020-07); 国家自然科学基金项目 (31971507)

收稿日期: 2022-12-14; 网络出版日期: 2023-09-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jbwang@igsrr.ac.cn

the sensitivity and adaptability of productivity to climatic changes. In this study, a method was developed to quantify the sensitivity, adaptability and vulnerability for alpine ecosystems. The method respectively quantified the vulnerability, sensitivity and adaptability of ecosystems through the remote sensing-based actual net primary productivity (NPP_R) and the climate-driven potential net primary productivity (NPP_C) over Qinghai province from 1982 to 2018. Then the spatial and temporal changes were explored in ecosystem vulnerability and the underlying mechanisms were analyzed in the terms of the effects from human activities and climate change respectively. The results showed that: (1) the NPP_R - and NPP_C -based vulnerability of the ecosystems showed a spatial pattern as moderately vulnerable, vulnerability increases from southeast to northwest in descending order from not vulnerable to extremely vulnerable. (2) Cropland had lower vulnerability with the NPP_R - and NPP_C -based index of -1.31 and -0.93 , due to its higher adaptation level and lower sensitivity level, followed by forest with the index of -1.18 (NPP_R) and -1.06 (NPP_C), and grassland with the index of -0.17 (NPP_R) and -0.17 (NPP_C), while desert had higher vulnerability level with the index of 0.77 (NPP_R) and 0.78 (NPP_C), due to higher sensitivity level and lower adaptation level. (3) The NPP_R -based vulnerability of alpine grassland was found having the two thresholds (-2.2 ± 0.8) $^{\circ}\text{C}$ and (5.5 ± 0.8) $^{\circ}\text{C}$ of temperature, the one precipitation threshold (387 ± 45.6) mm, therefore the two aridity index thresholds of (78.2 ± 20.2) and (14.2 ± 20.2). And the same thresholds were found for the NPP_C -based vulnerability, which has the similar value as the NPP_R -based vulnerability. The thresholds indicate that under optimal climate conditions, ecosystems will have higher adaptation and lower sensitivity, that is, lower vulnerability. But it will be higher vulnerability if temperatures are very cold or very warm, or the precipitation are very low. (4) The human activities exert strong impact on the vulnerability of the ecosystems over the eastern regions though the impacts were smaller in the term of the regional average for the ecosystems in whole province. This study demonstrated that vulnerability is spatially vary but dependent on climate condition in alpine fragile ecosystems, which should be considered as a theoretical fundament in the decision-making on ecological protection. Further the thresholds found in this study would provide a case study in ecosystem ecology and should be widely explored over the fragile ecosystems worldwide.

Key Words: Net Primary Productivity; ecological vulnerability; climate change; human activities; vulnerability threshold

随着全球气候变化对生态系统的影响加剧,脆弱性成为研究全球变化的一个中心问题^[1],并且在描述和预测生态系统对气候情景的反应方面发挥着越来越重要的作用^[2]。以往的研究表明每种生态系统的稳态都存在生态阈值^[3-4],位于临界阈值附近的生态系统更容易受到微小环境变化的影响^[5]而发生退化^[6-7]。因此,评估生态系统脆弱性,确定生态系统脆弱性发生的阈值,是适应和减缓气候变化影响、实现生态系统可持续的关键和基础^[8]。

脆弱性(Vulnerability)是生态系统在其演变过程中对外界干扰具有的敏感反应和自我恢复能力^[9-10],是敏感性(Sensitivity)和适应性(Adaptability)的函数。敏感性体现了生态系统对胁迫或干扰的响应程度^[10-11],适应性则是调整生态系统以最大限度地缓解或应对这种变化的不利影响的能力^[6,12],因此更高的敏感性和更低的适应性将导致一个更加脆弱的生态系统。敏感性和适应性之间的相互作用反映了生态系统的脆弱程度,同时也决定了生态系统脆弱性的变化及其阈值。针对不同类型的生态系统,学者们采用了不同的方法评估了生态系统脆弱性,如综合指数法^[13]、情景分析法^[14]等。这些研究主要关注了生态系统脆弱性的空间分布^[6,15-17],而对于生态系统脆弱性发生的阈值关注较少。Marten Scheffer 等人认为,在达到阈值之前,生态系统的状态可能几乎没有变化,而一旦超过阈值,系统会转向另外一种状态^[18]。因此,通过分析生态系统的敏感性和适应性对气候变化的响应,探讨生态系统脆弱性发生的阈值,是预测气候扰动导致的生态风险的关键。

另一方面,由于人类活动直接或间接的影响到了生态系统的演替进程,因此探究人类活动对生态系统的影响也愈发困难^[19],不少学者以放牧强度来量化人类活动的影响,但是由于统计数据的不确定性以及其他形式的人类活动影响^[20-21],导致了此类方法难以在较大尺度内准确评估。过去的几十年间,人为干扰(放牧)

对高寒草原的影响加剧,导致了高寒草原的生产力及生物多样性下降^[22],使生态系统更加脆弱并威胁到生态安全和区域可持续发展。因此有必要评估人类活动对于生态系统脆弱性的影响,以探索消除或减轻负面影响的措施。

为了量化生态系统脆弱性大小、明确生态系统脆弱性发生转变的阈值区间、探讨人类活动对于生态系统脆弱性的影响,本研究以青海省为研究区域,采用能够反映气候变化和人类活动的植被净初级生产力(NPP)作为特征量^[14,23],选择对气候变化具有较高敏感性^[17,24]和脆弱性^[25—26]的青海省高寒草地生态系统为研究对象。本研究的目的是:(1)分析青海省生态系统脆弱性的空间分布和不同类型生态系统以及不同草地类型的生态系统脆弱性;(2)分析生态系统敏感性和适应性对气候因素的响应机制,得到生态系统脆弱性发生的临界阈值区间;(3)评估人类活动对青海省生态系统脆弱性的影响。

1 研究区域概况

青海省(89°35′—103°04′E 和 31°30′—39°19′N)是青藏高原重要组成部分,总面积约 $6.97\times 10^5\text{ km}^2$,多年平均气温约为 -1.26°C ,多年平均降水量约为 386.97 mm。区域内主要生态系统类型及面积占比:农田生态系统(1.23%)、林地生态系统(4.07%)、草地生态系统(56.24%)和荒漠生态系统(33.89%)。主要草地类型为高寒草甸和高寒草原,占草地总面的 80%以上(图 1)。

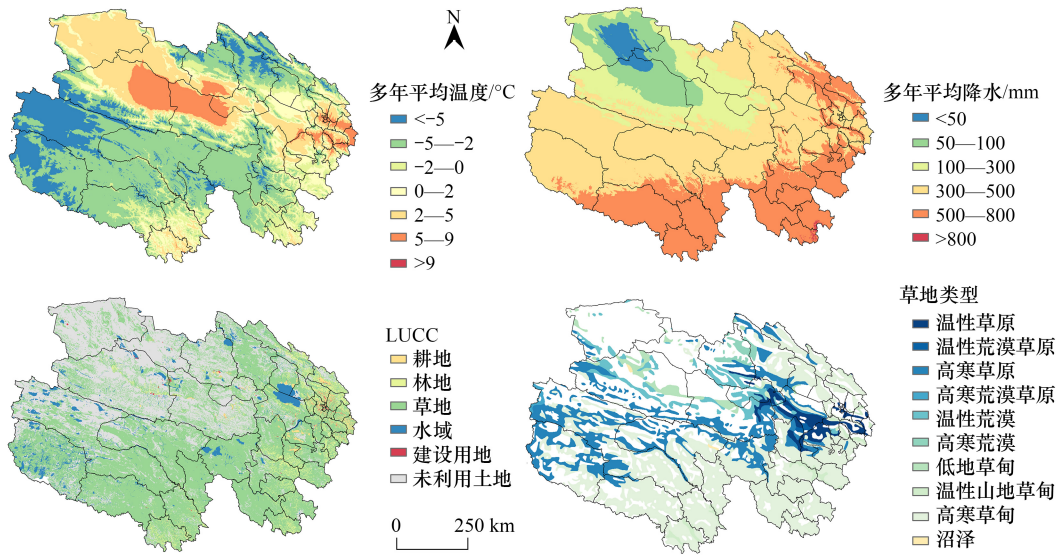


图1 青海省多年平均年均气温、年平均降水、LUCC 和草地类型图

Fig.1 Annual average air temperature, annual average precipitation, LUCC and grassland type in Qinghai Province
LUCC:土地利用/土地覆盖变化 Land use and land cover change

2 材料与方法

2.1 数据来源及处理

2.1.1 NPP 数据

NPP 数据是通过空间插值的气象数据和遥感数据输入 GLOPEM-CEVSA 模型计算得到的^[27]。输入模型的数据包括 FPAR 数据、气象数据、土壤质地数据以及数字高程模型数据(DEM)等。基于卫星遥感的 1982—2018 年 FPAR 数据,通过空间插值及人工神经网络模型等算法,将 1981—2015 年 GIMMIS NDVI3G 数据反演的 FPAR 与 MODIS 的 2000 年以来的 FPAR 数据产品(MCD15A2)融合。FPAR 空间分辨率为 1 km,时间分辨率为 8 d^[27]。叶面积指数数据来自于 MCD15A2 提供的陆地植被 LAI 数据产品,空间分辨率为 1 km、时间分

分辨率为 8 d。DEM 数据来源于 SRTM(shuttle radar topography mission)^[28]。土壤质地数据来自刘明亮的全国土壤质地数据^[29]。

NPP 数据通过站点的长期监测牧草产量数据作为验证,模型验证结果详见左婵等^[27]和王春雨等^[30]。NPP 数据的空间分辨率为 1 km,时间分辨率为 8 d,并根据每 8 d 数据计算得到空间分辨率为 1 km 的年度 NPP 数据。

2.1.2 气象数据

本研究使用的 1982—2018 年的气象数据(气温和降水)采用全国 753 个和周边国家 345 个气象台站观测数据,通过光滑薄板样条算法的 ANUSPLIN 插值软件内插得到的^[31],插值的数据分别能解释 94%和 77%的气温和降水空间变异^[32]。气象数据的空间分辨率为 1 km,时间分辨率为 8 d^[33],并根据每 8 d 数据计算得到空间分辨率为 1 km 的年平均气温和年平均降水数据。

2.1.3 土地利用数据

采用了 2018 年全国土地利用和土地覆被变化数据(LUCC)。数据由 2005 年 Landsat 数据的土地利用和覆盖产品(LUC05)用于改进 MODIS 土地覆盖产品,具有更高的精度,根据全局交叉验证分析表明结果具有 75%的分类精度^[34]。其中,土地利用数据的空间分辨率为 1 km。

2.1.4 草地类型数据

各类草地类型数据来自于《1:100 万中国草地资源图集》^[35—36],空间分辨率为 1 km。

2.2 研究方法

2.2.1 植被净初级生产力模拟

基于光能利用率,利用植物光合作用所产生的有机质总量减去自养呼吸(R_a)得到 NPP^[30]:

$$NPP_R = PAR \times FPAR_{RS} \times \varepsilon^* \times \sigma - R_a \quad (1)$$

$$NPP_C = PAR \times FPAR_{CL} \times \varepsilon^* \times \sigma - R_a \quad (2)$$

式中, NPP_R 和 NPP_C 分别表示卫星遥感的现实 NPP 和气候驱动的潜在 NPP; PAR 为光合有效辐射; $FPAR_{RS}$ 为现实 $FPAR$; $FPAR_{CL}$ 通过气候变量模拟 LAI 获得, $FPAR_{CL}$ 利用比尔定律计算为^[30]:

$$FPAR_{CL} = 1 - e^{-k \times LAI} \quad (3)$$

$FPAR_{CL}$ 为气候变量驱动的潜在光合有效辐射比率; k 为消光系数,取值 0.5; LAI 为叶面积指数。

2.2.2 脆弱性、敏感性和适应性的计算

生态系统的敏感性被定义为生态系统对扰动(气候变化)的响应程度。本研究以 NPP 作为生态系统功能特征量,以 1982—2018 年 NPP 的年际波动来计算敏感性,反映每年 NPP 相对于多年 NPP 的平均值的离散程度^[12,37—38]:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n |NPP_i - \overline{NPP}|}{\overline{NPP}} \quad (4)$$

式中, S 表示生态系统敏感性, NPP_i 表示第 i 年的 NPP; $\overline{NPP}$ 表示研究时间段内的 NPP 的多年平均值; n 表示研究时间段内年份数($n=37$)。

生态系统的适应性则以 NPP 年际变率线性拟合趋势线的斜率表示^[8,38]:

$$y = Ax + b \quad (5)$$

其中公式(5)中的 A ,即生态系统适应性,可以采用最小二乘法计算得到^[8]:

$$A = \frac{n \sum xy - (\sum x)(\sum y)}{n \sum x^2 - (\sum x)^2} \quad (6)$$

式中, A 表示生态系统的适应性; x 表示时间序列; y 表示 NPP 的年际变率,即每年的 NPP 减去多年 NPP 的平

均值。

脆弱性是生态系统对气候变化的敏感性和适应性综合的结果,是敏感性和适应性的函数关系^[12,37]:

$$V = S - A \quad (7)$$

式中, V 代表该地区的生态系统脆弱性; S 为生态系统敏感性; A 为生态系统适应性。为防止 S 和 A 不在同一纲量,对 S 和 A 进行了标准化处理^[39]。

本文采用分位数分级法^[40],将脆弱性、敏感性、适应性分为5类,脆弱性为:不脆弱(<-1.03)、轻度脆弱($-1.03-0.36$)、中度脆弱($-0.36-0.33$)、重度脆弱($0.33-1.02$)和极度脆弱(>1.02)。敏感性为:不敏感(<-0.63)、轻度敏感($-0.63-0.33$)、中度敏感($-0.33-0$)、重度敏感($0-0.45$)、极度敏感(>0.45)。适应性为:适应性低(<-0.86)、适应性较低($-0.86-0.38$)、中等适应性($-0.38-0.08$)、适应性较高($0.08-0.68$)、适应性高(>0.68)。

2.2.3 数据统计与分析

(1) 趋势分析方法

采用一元线性回归分析 1982—2018 年青海省 NPP 的年际变化趋势^[41]:

$$\text{Slope} = \frac{n \sum_{i=1}^n i \times \text{NPP}_i - \sum_{i=1}^n i \sum_{i=1}^n \text{NPP}_i}{n \times \sum_{i=1}^n i^2 - (\sum_{i=1}^n i)^2} \quad (8)$$

式中, Slope 为 NPP 的年际变化趋势, n 为研究时间段内年份数($n=37$)。 NPP_i 为第 i 年的 NPP。当 $\text{Slope}>0$ 时,NPP 年际变化呈增加趋势; $\text{Slope}<0$ 时,NPP 年际变化呈减少趋势。

(2) 滑动窗口分析方法

本文使用滑动窗口法,采用 0.2°C 的气温区间和 20 mm 的降水区间,计算滑动区间内敏感性和适应性的平均值,得到敏感性和适应性随气温梯度和降水梯度变化的数据。由于 NPP 是受到气温和降水的综合作用^[42],因此本研究也采用能够综合反映气温和降水的干旱指数(Aridity index),分析了生态脆弱性对于干旱指数的响应,计算公式如下^[42]:

$$AI = \frac{P}{T + 10} \quad (9)$$

式中, AI 为干旱指数, P 为多年平均降水, T 为多年平均气温。

滑动窗口参考了叶辉等人的计算方法^[43]:

$$\text{Sen}_i = \frac{\sum_{i=1}^n S}{n} \quad (10)$$

$$\text{Ada}_i = \frac{\sum_{i=1}^n A}{n} \quad (11)$$

式中, Sen_i 和 Ada_i 分别表示第 i 个滑动区间内的平均敏感性和适应性, S 和 A 分别表示第 i 个滑动区间内像元的敏感性和适应性, n 为第 i 个滑动区间内 S 或 A 的像元个数。

在分析敏感性和适应性对气温和降水的响应时,以全区多年平均气温和多年平均降水的 25%和 75%的分位数,划分了低温区、中温区、高温区以及低降水区、中降水区和高降水区^[43]。

(3) 人类活动对生态系统脆弱性的影响

基于 NPP_R 和 NPP_C 计算敏感性、适应性及脆弱性指数的差值来厘定人类活动影响^[27,44]:

$$S_{HA} = S_R - S_C \quad (12)$$

$$A_{HA} = A_R - A_C \quad (13)$$

$$V_{HA} = V_R - V_C \quad (14)$$

式中, S_R 和 S_C 分别表示基于 NPP_R 和 NPP_C 计算得到的敏感性指数。 A_R 和 A_C 分别表示基于 NPP_R 和 NPP_C 计算得到的适应性指数。 V_R 和 V_C 分别表示基于 NPP_R 和 NPP_C 计算得到的脆弱性指数。 S_{HA} 、 A_{HA} 和 V_{HA} 分别表示人类活动对于敏感性、适应性和脆弱性的影响。若 S_{HA} 、 A_{HA} 、 V_{HA} 大于0,则表明人类活动增大了生态系统的敏感性、适应性以及脆弱性。

3 结果与分析

3.1 NPP 的时空变化

3.1.1 空间格局

研究区域内 NPP 呈现东南向西北递减的空间分布, NPP_R 和 NPP_C 多年平均值分别为 $222.0 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $372.4 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (图 2)。4 种生态系统的多年平均 NPP 中,农田生态系统($640 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)略高于林地生态系统($552.27 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$),草地生态系统($294.97 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)次之,荒漠生态系统($64.68 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)最低。总体而言,青海省 NPP 空间分布差异较大,且大部分地区 NPP 较低。

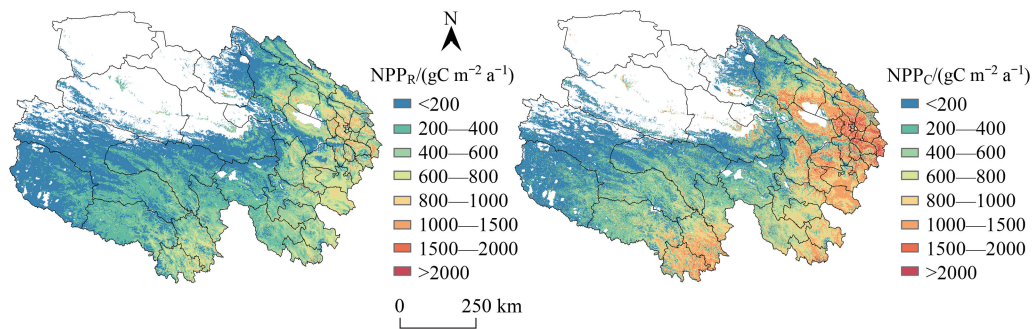


图 2 1982—2018 年间青海省 NPP 空间分布格局

Fig.2 Spatial distribution pattern of NPP in Qinghai Province during 1982 to 2018

NPP_R : 现实净初级生产力 Actual net primary productivity; NPP_C : 潜在净初级生产力 Potential net primary productivity

3.1.2 年际变化

在近 37 年中,研究区域内气温和降水分别呈现波动上升趋势,相应的导致 NPP_R 和 NPP_C 也呈波动上升趋势(图 3)。 NPP_R 和 NPP_C 整体上分别以每年 $2.06 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ($R^2=0.65, P<0.01$) 和 $1.98 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ($R^2=0.48, P<0.01$) 的速率显著增加,最低值均出现在 1982 年,分别为 $182.71 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $321.39 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。

3.2 生态系统脆弱性的空间格局及对气候的响应

3.2.1 空间格局

研究区的生态系统敏感性、适应性、脆弱性的空间格局(图 4)和不同等级面积占比(表 1、表 2、表 3)。基于 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统敏感性指数分别为 (-0.08 ± 0.05) 和 (-0.02 ± 0.07) ,均处在中度敏感等级,空间格局上呈东南向西北递增的趋势;基于 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统适应性指数分别为 (-0.12 ± 0.13) 和 (-0.14 ± 0.11) ,均处在中等适应性等级,空间格局呈现由东南向西北递减的趋势,适应性极低和适应性较低的区域主要集中在环柴达木盆地和青海省西北部;基于 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统脆弱性指数为 (0.04 ± 0.15) 和 (0.10 ± 0.12) ,均处在中度脆弱等级,空间格局呈现出由东南向西北递增的趋势。青海省生态系统整体呈现出“中度敏感—中等适应—中度脆弱”,但青海省西北部和环柴达木盆地则呈现出“极度敏感—低适应—极度脆弱”,应当被重点关注。

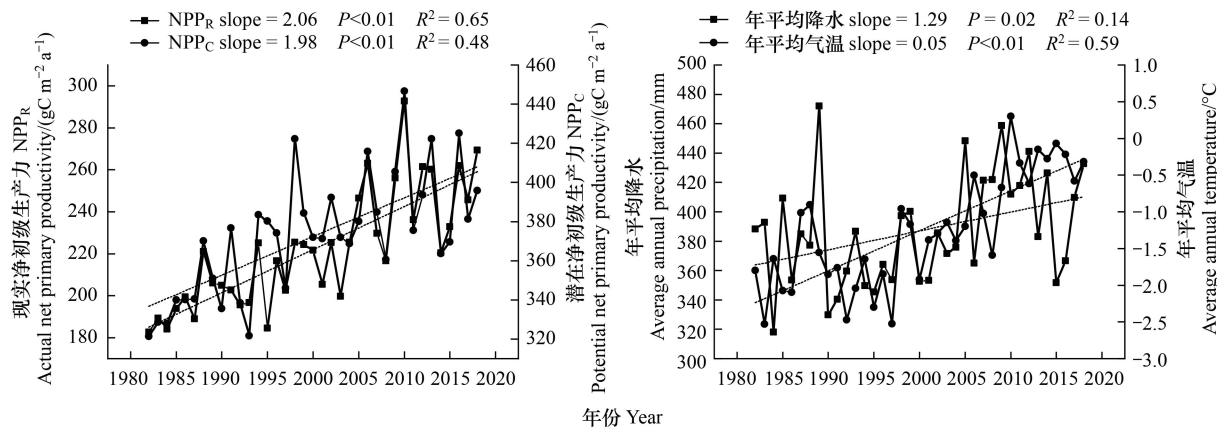


图3 1982—2018 年间青海省 NPP、降水、气温年际变化趋势

Fig.3 Interannual variability of NPP, precipitation and temperature in Qinghai Province during 1982 to 2018

表 1 1982—2018 年青海省生态系统敏感性不同等级面积占比/%

Table 1 The area percentage of the sensitivity grades of the ecosystems in Qinghai Province from 1982 to 2018

敏感性等级 Sensitivity levels	不敏感 Insensitive	轻度敏感 Mildly sensitive	中度敏感 Moderately sensitive	重度敏感 Severe sensitivity	极度敏感 Extremely sensitive
S_R	20.10	20.07	20.04	19.98	19.80
S_C	18.54	17.31	19.32	23.38	21.46

S_R : 基于 NPP_R 的敏感性 NPP_R -based sensitivity; S_C : 基于 NPP_C 的敏感性 NPP_C -based sensitivity

表 2 1982—2018 年青海省生态系统适应性不同等级面积占比/%

Table 2 The area percentage of the adaptability grades of the ecosystems in Qinghai Province from 1982 to 2018

适应性等级 Adaptability levels	适应性极高 Extremely adaptable	适应性较高 Highly adaptable	中等适应性 Moderately adaptable	适应性较低 Less adaptable	适应性低 Low adaptable
A_R	29.37	12.36	14.89	16.91	26.47
A_C	28.25	10.57	13.89	18.77	28.53

A_R : 基于 NPP_R 的适应性 NPP_R -based adaptation; A_C : 基于 NPP_C 的适应性 NPP_C -based adaptation

表 3 1982—2018 年青海省生态系统脆弱性不同等级面积占比/%

Table 3 The area percentage of the vulnerability grades of the ecosystems in Qinghai Province from 1982 to 2018

脆弱性等级 Vulnerability levels	不脆弱 Not vulnerable	轻度脆弱 Mildly vulnerable	中度脆弱 Moderately vulnerable	重度脆弱 Severe vulnerable	极度脆弱 Extremely vulnerable
V_R	31.32	9.58	10.73	11.63	36.74
V_C	33.75	9.51	10.88	11.77	34.09

V_R : 基于 NPP_R 的脆弱性 NPP_R -based vulnerability; V_C : 基于 NPP_C 的脆弱性 NPP_C -based vulnerability

3.2.2 主要生态系统的脆弱性

四种主要生态系统(农田、林地、草地、荒漠)的平均敏感性指数、适应性指数、脆弱性指数如图 5。四种生态系统类型中,约占研究区域总面积 33.89%的荒漠生态系统具有最高的敏感性、最低的适应性以及最高脆弱性;而面积仅占研究区域总面积 1.23%的农田生态系统,由于受到人类活动干预(水肥管理)而具有较低的敏感性、较高的适应性和较低的脆弱性。

3.2.3 主要草地类型的脆弱性

草地类型由东南向西北依次从高寒草甸、高寒草原过渡到高寒荒漠(图 1)。主要草地生态系统的平均敏感性、适应性、脆弱性差异较大(图 6)。敏感性中,敏感性最高为高寒荒漠和高寒荒漠草原。适应性中,高寒荒漠草原适应性最低,温性山地草甸表现出更高的适应性。脆弱性中,高寒荒漠和高寒荒漠草原的脆弱性最

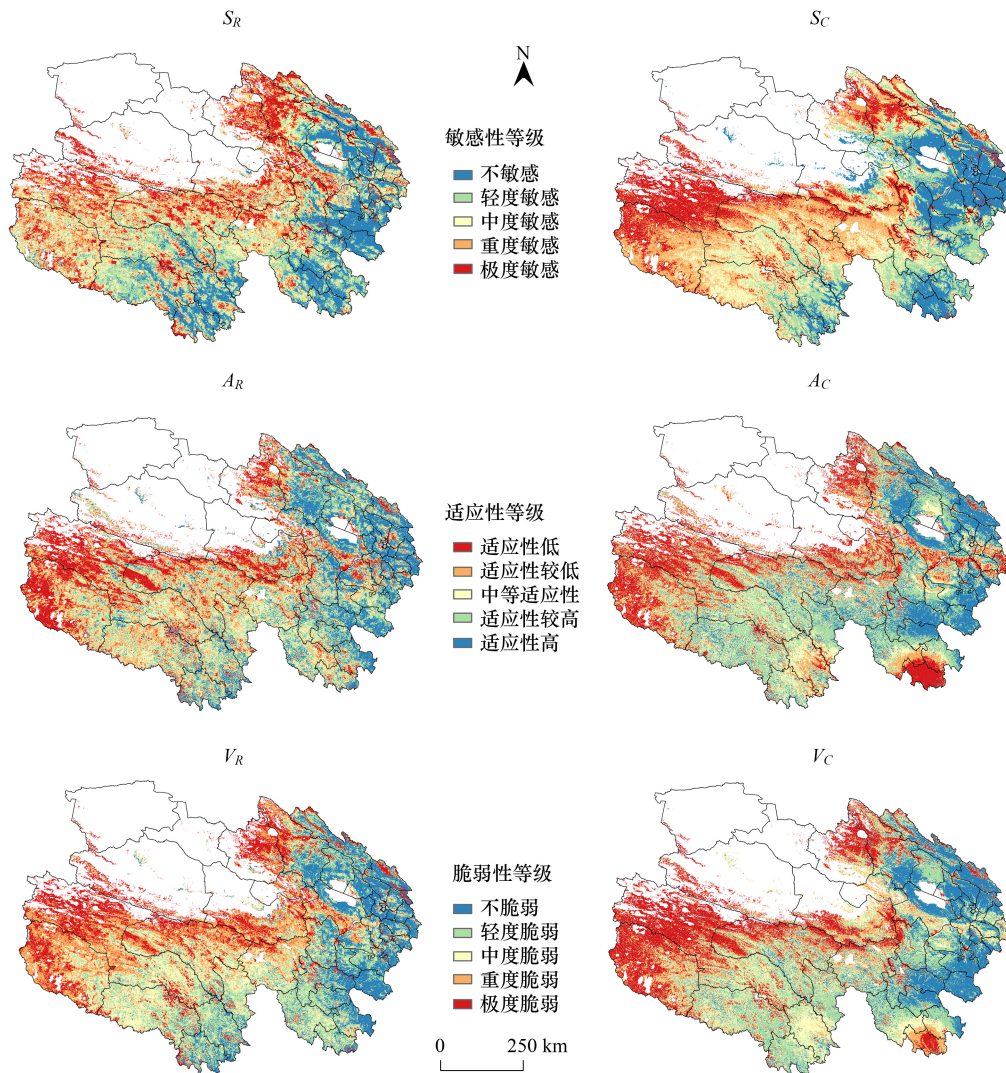


图4 青海省生态系统的敏感性、适应性和脆弱性的空间格局

Fig.4 Spatial pattern of sensitivity, adaptability, and vulnerability of ecosystems in Qinghai Province

S_R : 基于 NPP_R 的敏感性 NPP_R -based sensitivity; S_C : 基于 NPP_C 的敏感性 NPP_C -based sensitivity; A_R : 基于 NPP_R 的适应性 NPP_R -based adaptation; A_C : 基于 NPP_C 的适应性 NPP_C -based adaptation; V_R : 基于 NPP_R 的脆弱性 NPP_R -based vulnerability; V_C : 基于 NPP_C 的脆弱性 NPP_C -based vulnerability

高,高寒草原次之,温性山地草甸的脆弱性最低。由于高寒荒漠和高寒荒漠草原主要分布在青海省的西北部,严酷的自然环境一定程度上导致了这两种草地类型呈现高敏感性、低适应性和高脆弱性的状态。

3.3 脆弱性对气候响应的转变阈值

研究区域内,草地生态系统的敏感性与中温区和中降水区的变化趋势较为一致,低温区和低降水区的敏感性则呈现较大的波动性(图7)。敏感性于年平均气温约为 1.2°C (NPP_R) 和 5.6°C (NPP_C) 以及年降水量约为 528 mm (NPP_R) 和 512 mm (NPP_C) 达到最小值。值得注意的是, NPP_R 的敏感性曲线在气温约为 4°C 是出现峰值,这是由于在中降水区域的敏感性波动导致的,通过对应气温(4°C)与中降水($313.38\text{—}499.27\text{ mm}$)的区间,发现该区域主要沿湟水和黄河的分布。在黄河沿岸,由于草地覆盖度较低,导致了较高的敏感性。而湟水周边为人口密集区,如西宁市,受到人类活动干扰较为强烈,也是这些区域有着相对较高的敏感性可能性。

研究区域内,草地生态系统的适应性与中温区和中降水区的变化趋势较为一致,低温区间和低降水区的

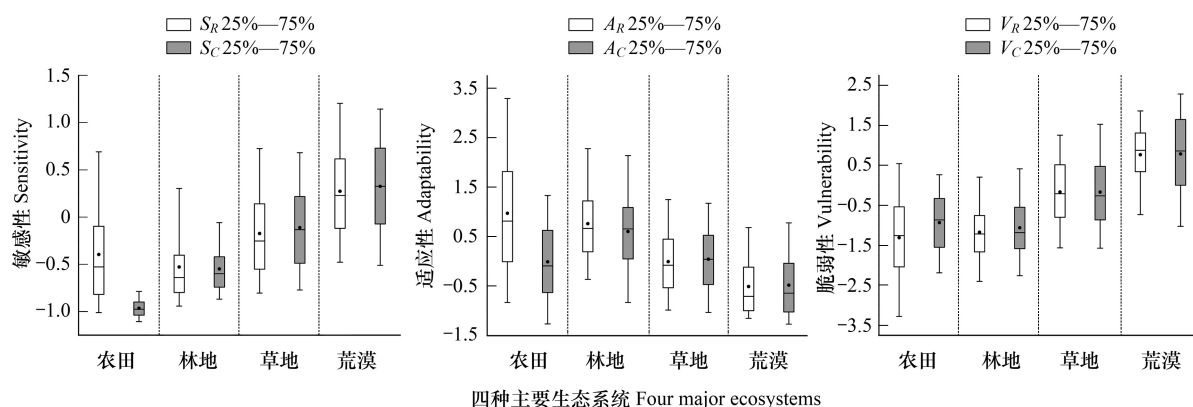


图5 四种主要生态系统的平均敏感性、适应性、脆弱性

Fig.5 Average sensitivity, adaptability, and vulnerability of the four major ecosystems

适应性则呈现较大的波动性(图8)。适应性随着气温的增加呈现先增加后减小的趋势,并于年平均气温约为 1.6°C (NPP_R)和 1.2°C (NPP_C)以及年降水量约为508 mm(NPP_R)和512 mm(NPP_C)时达到最大值。

敏感性和适应性共同决定脆弱性的变化及阈值。本研究以中温区和中降水区来分析高寒草地生态系统脆弱性的阈值(图9),基于 NPP_R 的高寒草地的脆弱性有两个温度阈值($-2.2 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$)和($5.5 \pm 0.8^{\circ}\text{C}$),一个降水阈值(387 ± 45.6) mm,两个干旱指数阈值(14.2 ± 20.2)和(78.2 ± 20.2)。基于 NPP_C 的高寒草地的脆弱性也存在温度阈值($-2.3 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$),降水阈值(375 ± 44.1) mm和干旱指数阈值(70.3 ± 22.5)。阈值表明最佳气候条件下,即高于最低阈值或低于最高阈值,草地生态系统将具有较高的适应性和较低的敏感性,即较低的脆弱性。反之,生态系统的脆弱性将会更高。

3.4 人类活动对脆弱性的影响

基于 NPP_R 和 NPP_C 计算的敏感性、适应性、脆弱性的差值来厘定了人类活动的影响(图10)。结果表明,人类活动对于生态系统的敏感性、适应性、脆弱性的影响程度较低,整体处于-1—1之间,分别占青海省总面积的90.15%、80.83%、79.37%。但是在局部区域,人类活动影响较为强烈。如青海省东部地区,人类活动较强的增加了敏感性指数和适应性指数,而西北部地区则较强的降低了敏感性指数和脆弱性指数。此外,有四处受到人类活动影响较为强烈的区域,分别位于海东市、海南藏族自治州、海西蒙古族藏族自治州和果洛藏族自治州南部。在海东市和西宁市,农田作为受到人类干预最为强烈的土地类型,虽然有较高的敏感性,但是也具有较弱的适应性,因此表现出较低的脆弱性,如在海东市,基于 NPP_R 和 NPP_C 的农田生态系统的平均敏感性指数为-0.23和-0.91;平均适应性指数为1.46和-0.21;平均脆弱性指数为-1.69和-0.71。在海南藏族自治州,由于放牧强度较高,受到人类活动影响较大,人类活动主要增加了敏感性,降低了适应性,进而增加了脆弱性。此外,值得注意的是玉树藏族自治州的西北部,以长江源园区为主,人类活动减小了敏感性从而降低了脆弱性。

4 讨论

4.1 脆弱性的空间分布

本研究基于NPP评估和量化了青海省生态系统敏感性、适应性和脆弱性(图4)。在计算生态系统脆弱性时,采用的是年NPP而非生长季NPP。虽然生长季直接影响着植被NPP的积累^[45],但是考虑到非生长季对植被NPP的影响以及全球气候变暖对植被物候的影响^[46],本研究最终采用年NPP作为研究生态系统脆弱性的指标。

敏感性和脆弱性从东南向西北脆弱性递增,这与前人的研究结果较为一致^[16,20],适应性则从东南向西北

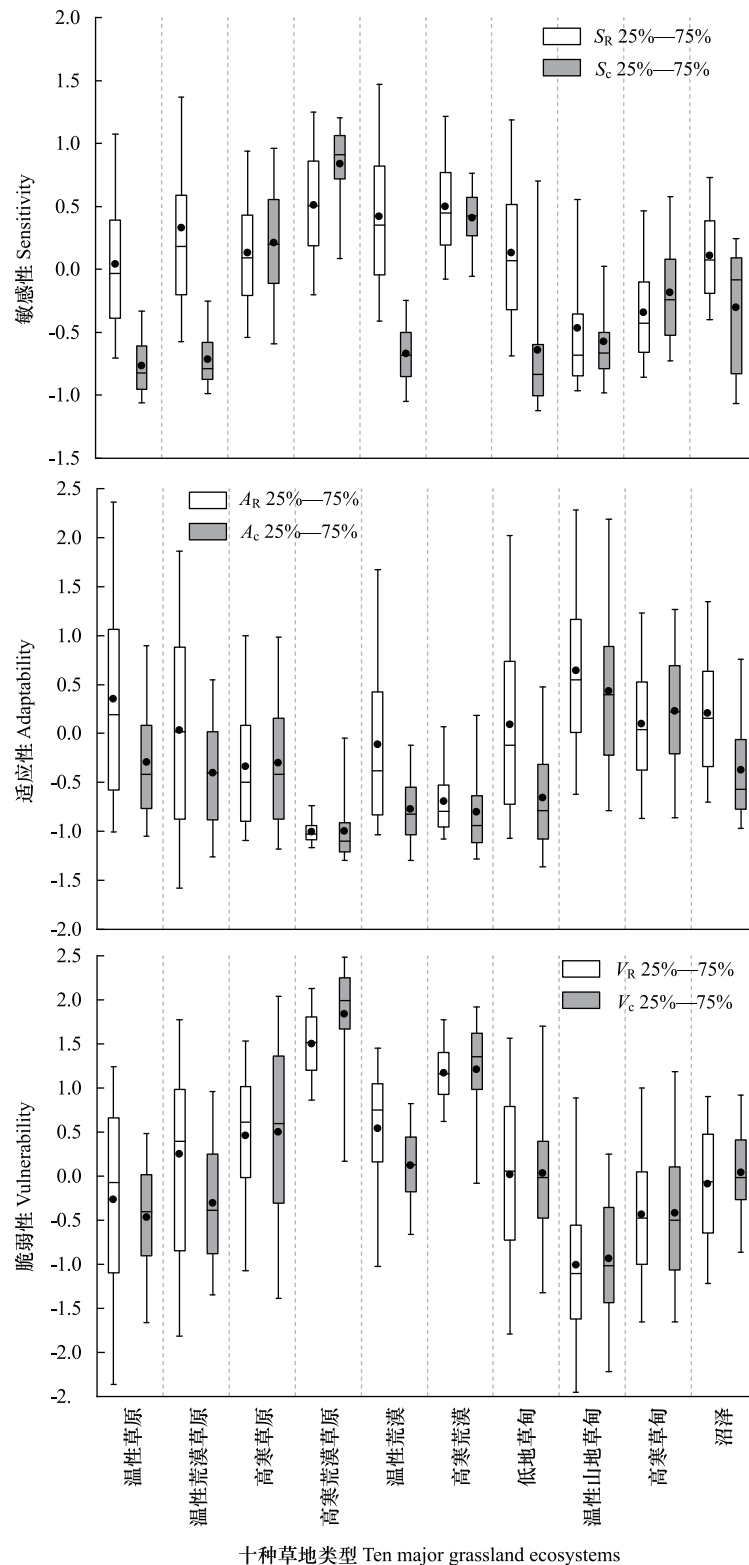


图6 主要草地生态系统的平均敏感性、适应性以及脆弱性

Fig.6 Average sensitivity, adaptability, and vulnerability of major grassland classifications

递减。脆弱性指数较低的区域集中分布在东部地区,这些地区海拔相对较低(700—3700 m),年平均气温分布在0—10℃范围内,年降水量分布在360—590 mm之间,高于青海省其他地区,由于气温和降水是影响植被

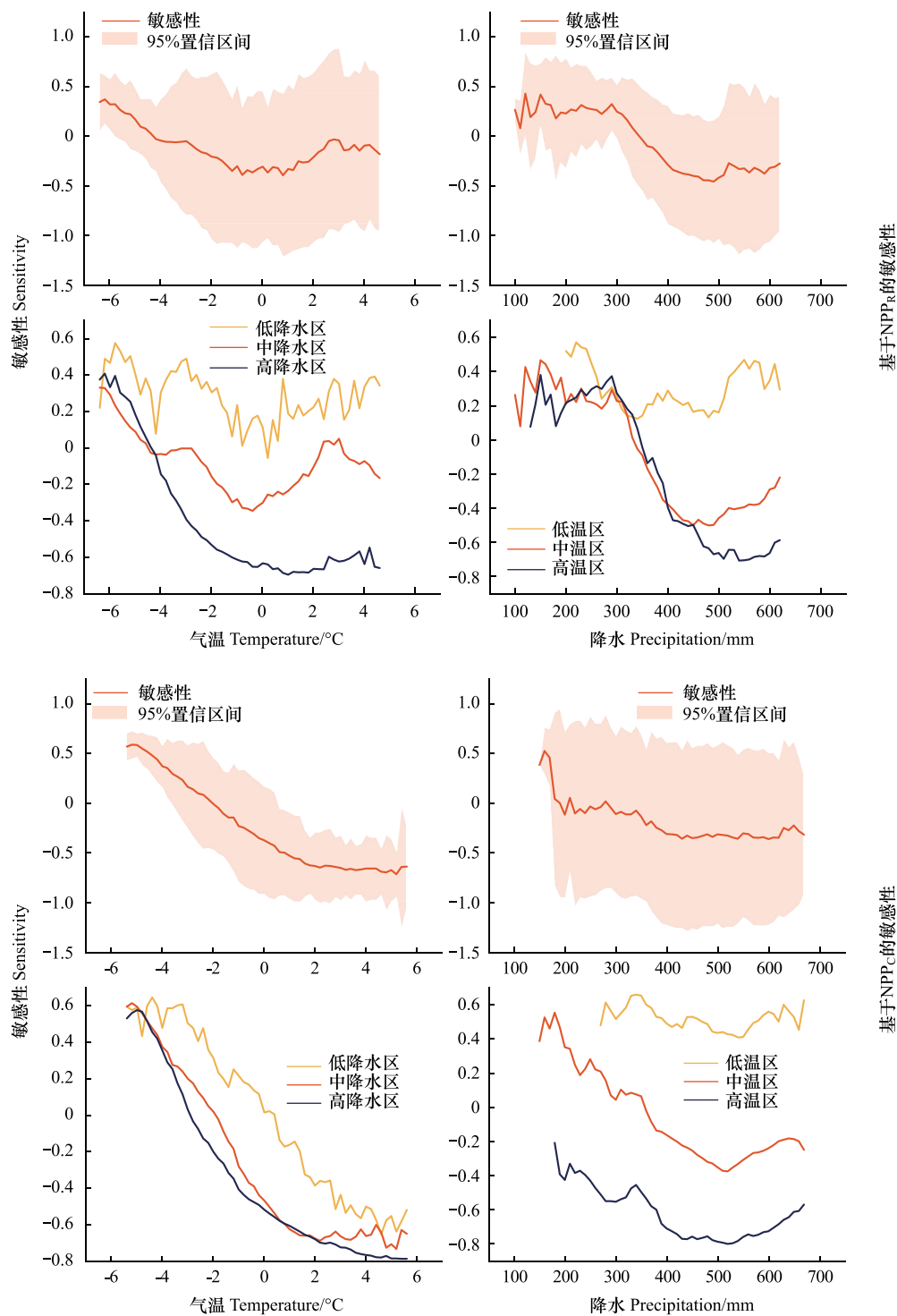
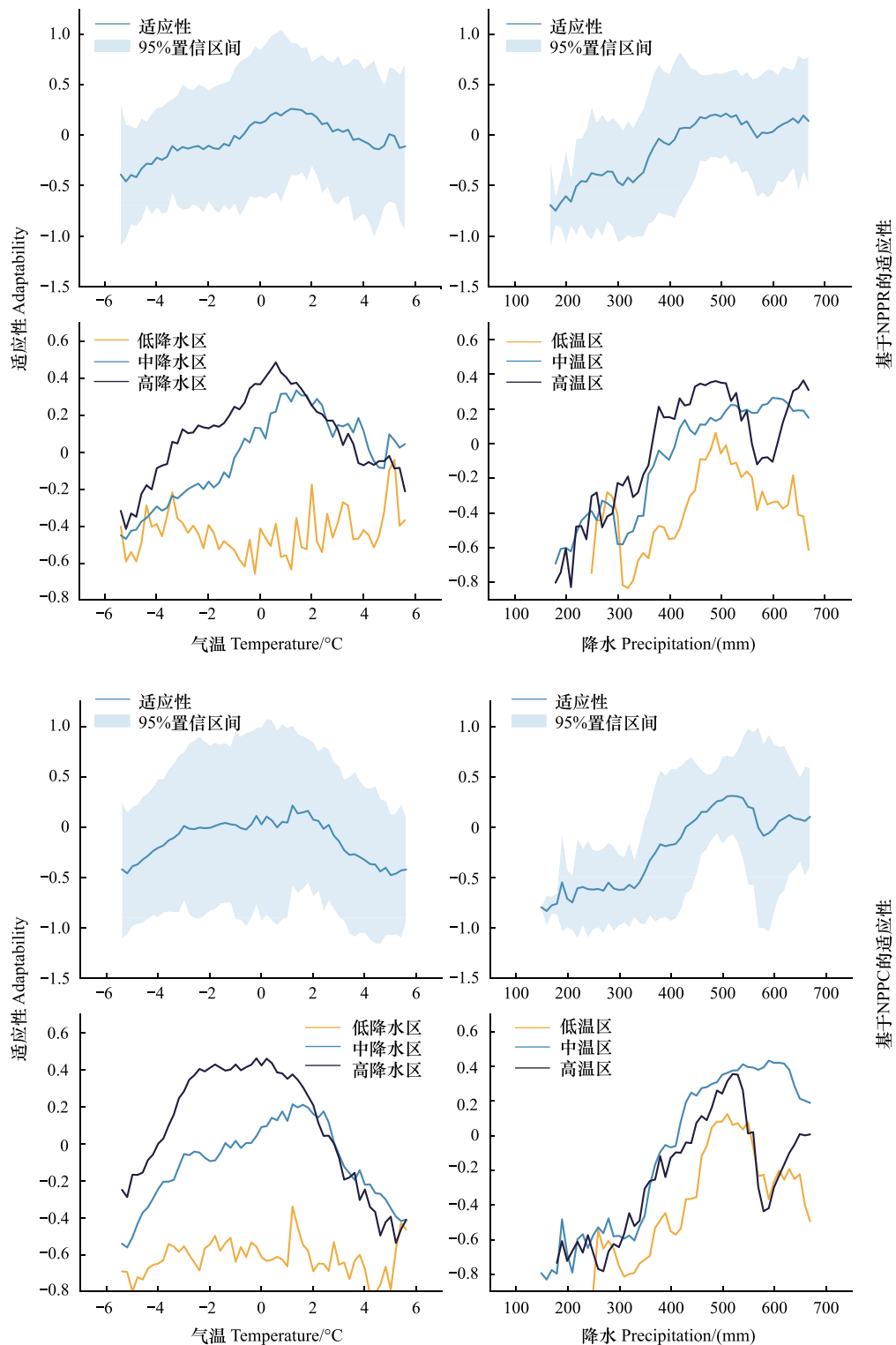


图 7 NPP_R 和 NPP_C 的敏感性对气温和降水的响应曲线

Fig.7 Response curves of sensitivity of NPP_R and NPP_C to temperature and precipitation

生长变化的基本环境因素^[47],这种气候条件促进了植被的生长,一定程度上减弱了该地区的生态系统脆弱性。脆弱性指数较高的区域主要分布在青海省西北部,以高寒荒漠和高寒荒漠草原为主,这可能是由于高寒草原区生产力水平较低^[48]。这些区域平均海拔在 4000 m 以上,其中唐古拉地区平均在 4700—6700 m,年平均气温在-2℃以下,年降水量在 200—360 mm 之间。严酷的自然条件不利于植被的生长,会导致植被稀疏且

图 8 NPP_R 和 NPP_C 的适应性对气温和降水的响应曲线Fig.8 Response curves of adaptability of NPP_R and NPP_C to temperature and precipitation

土层裸露,极易受到自然和人为压力的影响^[49]。有研究表明,水分是荒漠地区生态-水文过程的关键影响因子和主要驱动力,荒漠生态系统常表现出对水分变化较高的敏感性^[50]。此外,植物群落较高的物种多样性能够促进生态系统的稳定^[51-52],具有较高的抵抗环境压力和人为扰动能力^[53],而荒漠生态系统群落结构简单,

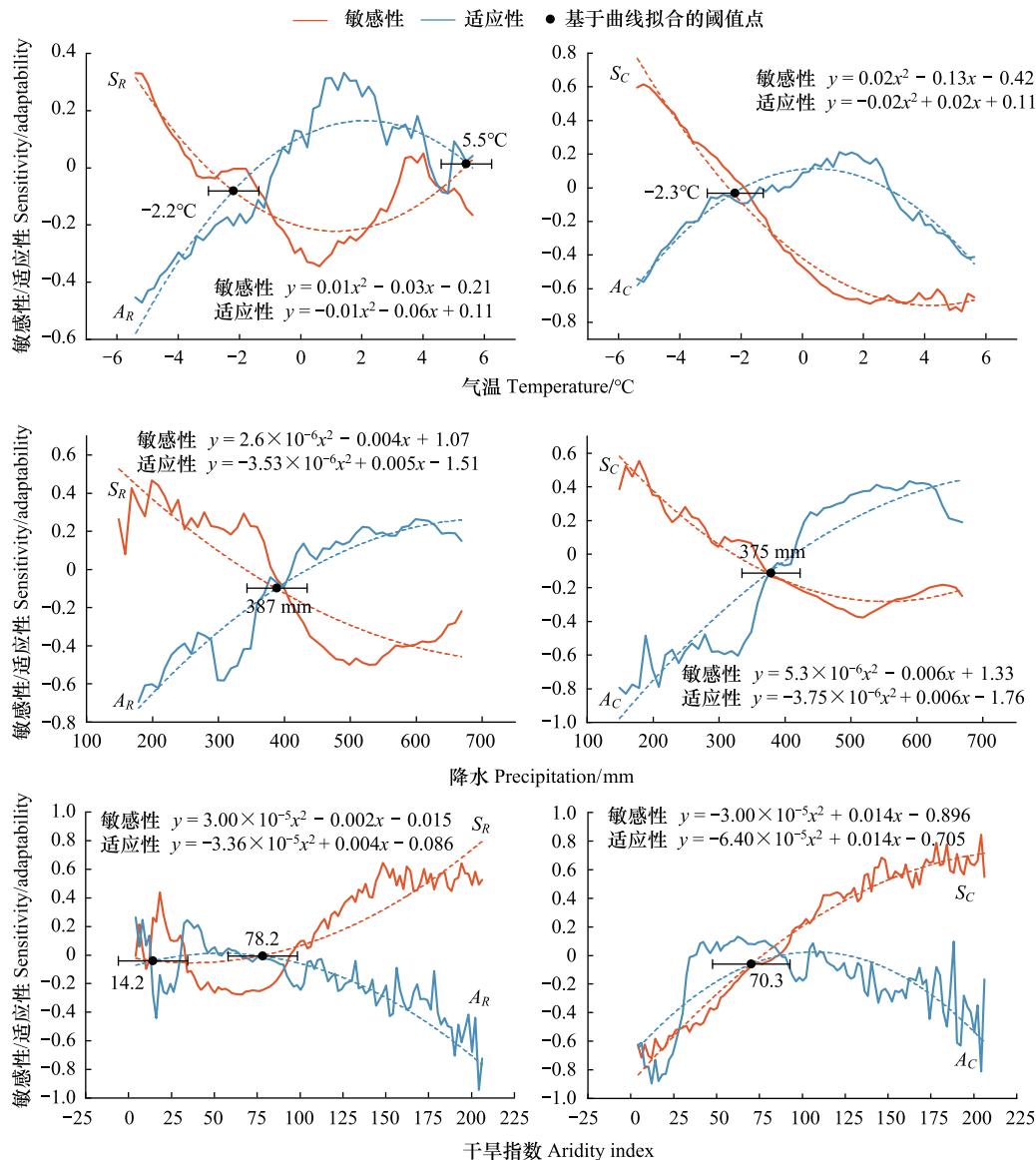


图9 中温区和中降水区的敏感性和适应性响应曲线及脆弱性阈值

Fig.9 Sensitivity and adaptive response curves and vulnerability thresholds in the mesothermal and mesoprecipitation zones

物种组成稀少且种类分布极不均匀^[50],因此荒漠生态系统表现出较低的适应性。由于荒漠生态系统高敏感性和低适应性的特点,荒漠生态系统则呈现出较高的脆弱性,这与冯起^[54]、赵旺林^[55]、Xia^[49]、肖桐等^[56]的研究结果一致。

敏感性和脆弱性的等级由东南向西北递增,但是它们的极高值却出现在青海省东部区域,并且以林地为主,通过叠加人类活动的影响(图10),发现敏感性和脆弱性的极大值分布位置与人类活动影响较强的区域高度重叠。林地群落结构较为复杂,具有更加稳定的生态系统,但是这种反常的现象进一步证实了受到干扰的生态系统比未受到干扰的生态系统对于气候变化更加敏感^[57]。

生态系统的稳定性或脆弱性除了通过NPP的年际波动和变化趋势表示出来,同时与生态系统群落结构和组成有密切关系。植物群落是生态系统物质和能量的主要提供者,能够维持生态系统稳定和持续生产的物质基础^[50]。研究表明,生态系统可能会通过调节群落结构而适应气候变化,进而维持生态系统生产力的稳定性^[58];由此表明虽然生态系统调节生态功能的机制存在不同,但生态系统生产力更具稳健性,也更能反映生

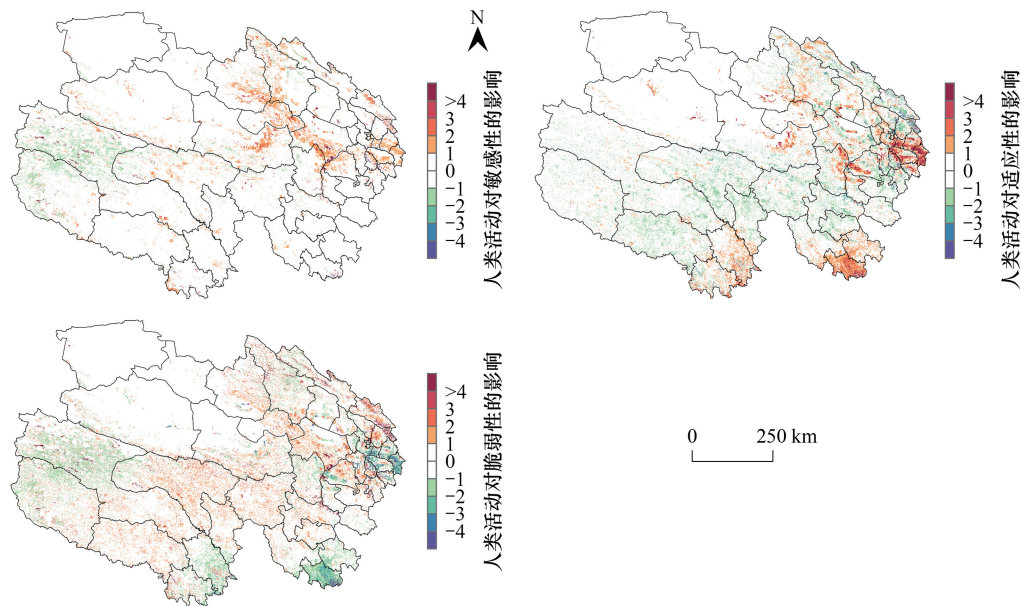


图 10 人类活动对敏感性指数、适应性指数、脆弱性指数的影响

Fig.10 Impact of human activities on sensitivity index, adaptability index, and vulnerability index

态系统功能变化。此外,由于物种间存在异步性,导致了在环境波动下,一些物种多度减少(如适口的优良牧草),另外一些物种的多度增加(如杂草等),造成群落总多度波动减弱或者趋于平缓,增加了群落的稳定性^[59]。Wang 等人的研究通过对高寒草甸的长期实验观察也表明,植物功能群的异步性维持着植物群落生物量的稳定性,减少了生物量的波动^[60]。进而维持了生态系统的稳定性,保持了生态系统的功能的完整。本文基于卫星遥感的 NPP 理论上既包括了群落结构变化导致的生产力变化,也包括了气候和人类活动影响下的生产力变化,进而更为客观地量化了生态系统的脆弱性。

4.2 敏感性和适应性对气候响应及脆弱性的阈值

每种生态系统都存在对环境变化的响应阈值^[61],在青藏高原地区的研究也表明高寒生态系统的脆弱性存在响应阈值^[17,56]。本研究通过分析敏感性和适应性对气候变化的响应,进一步量化了草地生态系统脆弱性发生的阈值区间。与前人研究不同的是,本研究发现草地生态系统的脆弱性在对气温和降水的响应中存阈值的下限和上限,分别代表了生态系统由脆弱向不脆弱以及由不脆弱向脆弱的突变,这表明了生态系统在面对胁迫或者干扰响应中可能存在多种状态的转变^[62]。

由于受到诸多要素的影响,生态系统状态的转变(演替)是一个过程,因此生态系统的脆弱性对于气温和降水的响应应当被考虑为阈值区间;基于 NPP_R 的生态系统脆弱性的气温下限为 $(-2.2 \pm 0.8)^\circ\text{C}$ 、上限为 $(5.5 \pm 0.8)^\circ\text{C}$;降水下限为 $(387 \pm 45.6) \text{ mm}$ 。基于 NPP_C 的生态系统脆弱性的气温下限为 $(-2.3 \pm 0.9)^\circ\text{C}$ 、降水下限为 $(375 \pm 44.1) \text{ mm}$ 。根据阈值在空间中绘制出了脆弱区域与不脆弱区域的界限(图 11),并与得到的脆弱性分级中不脆弱等级分布范围较为一致(图 4),不脆弱区域与 NPP_R 和 NPP_C 的较高值分布较为吻合。此外,由脆弱区向不脆弱区过渡中,主要的草地类型发生了明显的转变,由温性草原和高寒草甸为主转变为以高寒草原和温性荒漠为主,这可能是由于在阈值点前后生态系统的功能、结构以及承载力等发生变化^[63-65]。然而,本文没有考虑极端高(低)温或极端高(低)降水对于敏感性和适应性的影响,这样减少了由于气温胁迫和降水胁迫导致敏感性和适应性的极端变化的情况^[66],在今后的研究中,建议进一步开展极端气候变化下生态系统敏感性和适应性响应研究。

通过研究生态系统敏感性和适应性对气温和降水的响应(图 9),得到了 NPP_R 和 NPP_C 两种模式下的脆弱性模式(图 12)。在青海省草地生态系统中,脆弱性对气温和降水存在阈值下限(A)和阈值上限(B),当处于

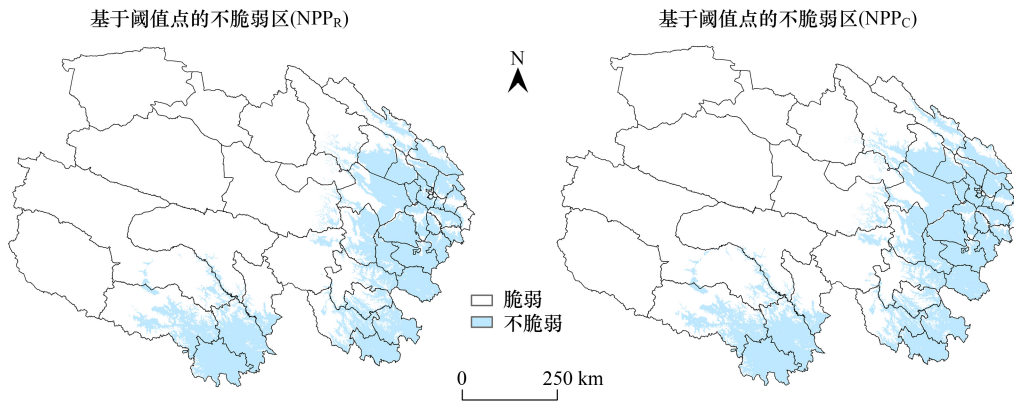


图 11 基于阈值点的脆弱性空间分布

Fig.11 Spatial distribution of vulnerability based on threshold points

点 A 和点 B 之间时,系统展现出不脆弱。就本研究而言,青海省草地生态系统的脆弱性处于点 A 和点 B 之间,但是在青海省 $0.5^{\circ}\text{C}/10\text{a}$ 的增温和 1.29 mm/a 的降水增量下,导致草地生态系统在不远的将来可能会发生脆弱性的转变。

4.3 人类活动的影响

在以往的对于脆弱性的研究中,主要以研究气候变化对于脆弱性的影响,而较少对于人类活动进行量化。已有对人类活动的评估中,主要采用了通过放牧强度来进行评估^[20]。本研究参考了左婵等量化人类活动对 NPP 的影响的方法^[27],以 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统敏感性、适应性、脆弱性的差值量化了人类活动在其中的影响。结果表明了人类活动对敏感性、适应性和脆弱性的影响较弱,但局部地区影响较大。在东部区域,由于人口密集,放牧强度较高^[67],导致了东部地区的敏感性以增加为主。虽然放牧在一定程度上会提高适应性^[20],但是由于过高的放牧强度,提升的适应性不足以抵消敏感性的增加,导致东部区域的脆弱性呈现增加的趋势。而西部地区,由于人口稀少,加之 2000 年以来实施了一系列生态保护工程^[68],长江源园区的敏感性呈降低趋势,进而降低了生态系统的脆弱性。

5 结论

通过 NPP_R 和 NPP_C 的年际变率及其变化趋势量化了青海省生态系统脆弱性,并着重探讨了气候变化对于草地生态系统脆弱性影响。研究结果表明:(1)基于 NPP_R 和 NPP_C 的生态系统脆弱性在空间上呈现出中度脆弱的模式,脆弱性从东南向西北由不脆弱依次递增至极度脆弱等级。(2)四种主要生态系统中,耕地的脆弱性较低,森林次之,荒漠的脆弱性最高。草地生态系统中,高寒荒漠草原的脆弱性最高,高寒荒漠次之,温性山地草甸的脆弱性最低。(3)基于 NPP_R 的高寒草地的脆弱性有两个温度阈值 ($-2.2\pm 0.8^{\circ}\text{C}$ 和 $(5.5\pm 0.8)^{\circ}\text{C}$),一个降水阈值 ($387\pm 45.6\text{ mm}$),两个干旱指数阈值为 (78.2 ± 20.2) 和 (14.2 ± 20.2) 。而基于 NPP_C 的脆弱性也发现了同样的阈值,并且数值相似。(4)人类活动对东部地区生态系统的脆弱性产生了强烈的影响,但就整个青海省的生态系统而言,这些影响在区域平均水平上较小。

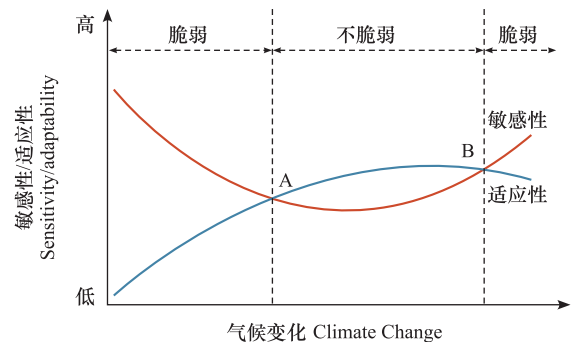


图 12 敏感性、适应性以及脆弱性与气候变化之间的关系

Fig.12 The relationship between sensitivity, adaptation and vulnerability with climate change

参考文献(References):

- [1] Xu Y, Shen Z H, Ying L X, Ciais P, Liu H Y, Piao S L, Wen C, Jiang Y X. The exposure, sensitivity and vulnerability of natural vegetation in China to climate thermal variability (1901—2013): an indicator-based approach. *Ecological Indicators*, 2016, 63: 258-272.
- [2] Zhang L L, Gao J B, Tang Z, Jiao K W. Quantifying the ecosystem vulnerability to drought based on data integration and processes coupling. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 301/302: 108354.
- [3] 于贵瑞, 张雪梅, 赵东升, 邓思琪. 区域资源环境承载力科学概念及其生态学基础的讨论. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 577-590.
- [4] 赵东升, 张雪梅, 邓思琪, 于贵瑞. 区域资源环境承载力的评价理论及方法讨论. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 591-602.
- [5] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2001, 413(6856): 591-596.
- [6] Li D L, Wu S Y, Liu L B, Zhang Y T, Li S C. Vulnerability of the global terrestrial ecosystems to climate change. *Global Change Biology*, 2018, 24(9): 4095-4106.
- [7] Martin T G, Watson J E M. Intact ecosystems provide best defence against climate change. *Nature Climate Change*, 2016, 6(2): 122-124.
- [8] 王春雨, 王军邦, 孙晓芳, 王猛, 王绍强, 崔惠娟. 孟印缅地区农田生产力脆弱性变化及气候影响机制——基于1982—2015年GIMMS3g植被指数. *生态学报*, 2019, 39(21): 7793-7804.
- [9] De Lange H J, Sala S, Vighi M, Faber J H. Ecological vulnerability in risk assessment—a review and perspectives. *Science of the Total Environment*, 2010, 408(18): 3871-3879.
- [10] 徐兴良, 于贵瑞. 基于生态系统演变机理的生态系统脆弱性、适应性与突变理论. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 623-628.
- [11] Gallopin G C. Linkages between vulnerability, resilience, and adaptive capacity. *Global Environmental Change*, 2006, 16(3): 293-303.
- [12] 何敏. 基于植被生产力的西南地区生态系统脆弱性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [13] Nguyen A K, Liou Y A, Li M H, Tran T A. Zoning eco-environmental vulnerability for environmental management and protection. *Ecological Indicators*, 2016, 69: 100-117.
- [14] 吴绍洪, 戴尔阜, 黄玫, 邵雪梅, 李双成, 陶波. 21世纪未来气候变化情景(B2)下我国生态系统的脆弱性研究. *科学通报*, 2007, 52(7): 811-817.
- [15] De Keersmaecker W, Lhermitte S, Tits L, Honnay O, Somers B, Coppin P. A model quantifying global vegetation resistance and resilience to short-term climate anomalies and their relationship with vegetation cover. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(5): 539-548.
- [16] Gao J B, Jiao K W, Wu S H. Quantitative assessment of ecosystem vulnerability to climate change: methodology and application in China. *Environmental Research Letters*, 2018, 13(9): 094016.
- [17] Zhang Q, Yuan R Y, Singh V P, Xu C Y, Fan K K, Shen Z X, Wang G, Zhao J Q. Dynamic vulnerability of ecological systems to climate changes across the Qinghai-Tibet Plateau, China. *Ecological Indicators*, 2022, 134: 108483.
- [18] Scheffer M, Bascompte J, Brock W A, Brovkin V, Carpenter S R, Dakos V, Held H, van Nes E H, Rietkerk M, Sugihara G. Early-warning signals for critical transitions. *Nature*, 2009, 461(7260): 53-59.
- [19] 苑全治, 吴绍洪, 戴尔阜, 赵东升, 任平, 张学儒. 过去50年气候变化下中国潜在植被NPP的脆弱性评价. *地理学报*, 2016, 71(5): 797-806.
- [20] Li M, Zhang X Z, He Y T, Niu B, Wu J S. Assessment of the vulnerability of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau. *PeerJ*, 2020, 8: e8513.
- [21] 胡晓阳, 王兆锋, 张德铨, 宫殿清. 青藏高原放牧强度空间化方法与应用. *地理学报*, 2022, 77(3): 547-558.
- [22] Zhang Y, Gao Q Z, Dong S K, Liu S L, Wang X X, Su X K, Li Y Y, Tang L, Wu X Y, Zhao H D. Effects of grazing and climate warming on plant diversity, productivity and living state in the alpine rangelands and cultivated grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, 2015, 37(1): 57.
- [23] 张颖, 唐敏, 陈新. 2000—2019年海南岛植被净初级生产力时空分布. *海南大学学报: 自然科学版*, 2022, 40(2): 158-167.
- [24] Zhang Q, Kong D D, Shi P, Singh V, Sun P. Vegetation phenology on the Qinghai-Tibetan Plateau and its response to climate change (1982-2013). *Agricultural Forest Meteorology*, 2018, 248: 408-417.
- [25] 于伯华, 吕昌河. 青藏高原高寒区生态脆弱性评价. *地理研究*, 2011, 30(12): 2289-2295.
- [26] 赵东亮. 青藏高原社会-生态系统承灾体脆弱性综合评价[D]. 西宁: 青海师范大学, 2021.
- [27] 左婵, 王军邦, 张秀娟, 芦光新, 叶辉, 王春雨, 张志军, 李英年. 三江源国家公园植被净初级生产力变化趋势及影响因素. *生态学报*, 2022, 42(14): 5559-5573.
- [28] Farr T G, Rosen P A, Caro E, Crippen R, Duren R, Hensley S, Kobrick M, Paller M, Rodríguez E, Roth L, Seal D, Shaffer S, Shimada J, Umland J, Werner M, Oskin M, Burbank D, Alsdorf D. The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics*, 2007, 45(2): RG2004.
- [29] 刘明亮. 中国土地利用/土地覆盖变化与陆地生态系统植被碳库和生产力研究[D]. 北京: 中国科学院遥感应用研究所, 2001.
- [30] 王春雨, 王军邦, 张法伟, 李英年, 李红琴, 杨永胜, 罗方林. 近40年三江源区高寒草地气候资源利用率及载畜量. *草业科学*, 2022, 39(4): 672-687.
- [31] Fan Y, van den Dool H. A global monthly land surface air temperature analysis for 1948-present. *Journal of Geophysical Research*, 2008, 113(D1): D01103.
- [32] 王军邦. 基于遥感-过程耦合模型的区域陆地净生态系统生产力模拟研究. 北京: 中国科学院地理科学与资源研究所, 2007.
- [33] 王军邦, 王居午, 叶辉, 刘亚, 何洪林. 2000—2012年全国气温和降水1 km网格空间插值数据集. *中国科学数据*, 2017, 2(1): 73-

- 80, 205.
- [34] Wang J, Dong J, Yi Y, Lu G, Oyler J, Smith W K, Zhao M, Liu J, Running S. Decreasing net primary production due to drought and slight decreases in solar radiation in China from 2000 to 2012. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(1): 261-278.
- [35] 1:100 万中国草地资源图编制委员会. 1:100 万中国草地资源图集. 北京: 中国地图出版社, 1993.
- [36] 苏大学. 1:1000000 中国草地资源图的编制与研究. *自然资源学报*, 1996, 11(1): 75-83.
- [37] 於琨, 曹明奎, 陶波, 李克让, 董文杰, 刘洪滨, 刘长友. 基于潜在植被的中国陆地生态系统对气候变化的脆弱性定量评价. *植物生态学报*, 2008, 32(3): 521-530.
- [38] 何敏, 王鹤松, 孙建新. 基于植被生产力的西南地区生态系统脆弱性特征. *应用生态学报*, 2019, 30(2): 429-438.
- [39] 段士中. 气候变化下的四川省自然生态系统脆弱性分析[D]. 成都: 成都理工大学, 2013.
- [40] Hyndman R J, Fan Y N. Sample quantiles in statistical packages. *The American Statistician*, 1996, 50(4): 361-365.
- [41] 康振山, 张莎, 白雲, Malak Henchiri, 张佳华. 内蒙古草地净初级生产力时空变化及其对干旱的响应. *草地学报*, 2021, 29(1): 156-165.
- [42] Sun J, Zhou T C, Liu M, Chen Y C, Liu G H, Xu M, Shi P, Peng F, Tsunekawa A, Liu Y, Wang X D, Dong S, Zhang Y J, Li Y N. Water and heat availability are drivers of the aboveground plant carbon accumulation rate in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(1): 50-64.
- [43] 叶辉, 王军邦, 黄玫, 齐述华. 青藏高原植被降水利用效率的空间格局及其对降水和气温的响应. *植物生态学报*, 2012, 36(12): 1237-1247.
- [44] 许端阳. 气候变化和人类活动在沙漠化过程中相对作用的定量研究——以鄂尔多斯高原为例[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [45] 杨柏娟, 王思远, 常清, 孙云晓, 尹航, 汪萧悦. 青藏高原植被净初级生产力对物候变化的响应. *地理与地理信息科学*, 2015, 31(5): 115-120.
- [46] 曹晓云, 周秉荣, 周华坤, 乔斌, 颜玉倩, 赵彤, 陈奇, 赵慧芳, 于红妍. 气候变化对青藏高原植被生态系统的影响研究进展. *干旱气象*, 2022, 40(6): 1068-1080.
- [47] 郭连云, 吴让, 汪青春, 蒯尚玛. 气候变化对三江源兴海县草地气候生产潜力的影响. *中国草地学报*, 2008, 30(2): 5-10.
- [48] 高江波, 侯文娟, 赵东升, 吴绍洪. 基于遥感数据的西藏高原自然生态系统脆弱性评估. *地理科学*, 2016, 36(4): 580-587.
- [49] Xia M, Jia K, Zhao W W, Liu S L, Wei X Q, Wang B. Spatio-temporal changes of ecological vulnerability across the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, 2021, 123: 107274.
- [50] 张晓龙, 周继华, 蔡文涛, 管天玉, 高楠楠, 杜会, 姜联合, 来利明, 杨大文, 丛振涛, 郑元润. 水分梯度下黑河流域荒漠植物群落多样性特征. *生态学报*, 2017, 37(14): 4627-4635.
- [51] 杜忠毓, 安慧, 文志林, 王波, 张馨文. 荒漠草原植物群落结构及其稳定性对增水和增氮的响应. *生态学报*, 2021, 41(6): 2359-2371.
- [52] 张景慧, 黄永梅. 生物多样性与稳定性机制研究进展. *生态学报*, 2016, 36(13): 3859-3870.
- [53] 陶利波, 于双, 王国会, 高晓荣, 许冬梅. 封育对宁夏东部风沙区荒漠草原植物群落特征及其稳定性的影响. *中国草地学报*, 2018, 40(2): 67-74.
- [54] 冯起, 常宗强, 席海洋, 苏永红, 温小虎, 朱猛, 张举涛, 张成琦. 基于碳氮循环的中蒙荒漠生态脆弱区生态系统对全球变化响应研究. *地球科学进展*, 2022, 37(11): 1101-1114.
- [55] 赵旺林, 罗天祥, 张林. 气候变化与放牧对西藏典型高寒荒漠草地植被指数变化的相对影响. *生态学报*, 2019, 39(22): 8494-8503.
- [56] 肖桐, 王军邦, 陈卓奇. 三江源地区基于净初级生产力的草地生态系统脆弱性特征. *资源科学*, 2010, 32(2): 323-330.
- [57] Kröel-Dulay G, Ransijn J, Schmidt I K, Beier C, De Angelis P, de Dato G, Dukes J S, Emmett B, Estiarte M, Garadnai J, Kongstad J, Kovács-Láng E, Larsen K S, Liberati D, Ogaya R, Riis-Nielsen T, Smith A R, Sowerby A, Tietema A, Penuelas J. Increased sensitivity to climate change in disturbed ecosystems. *Nature Communications*, 2015, 6: 6682.
- [58] Sun J M, Liu W, Pan Q M, Zhang B, Lv Y X, Huang J H, Han X G. Positive legacies of severe droughts in the Inner Mongolia grassland. *Science Advances*, 2022, 8(47): eadd6249.
- [59] 张景慧, 黄永梅. 生物多样性与稳定性机制研究进展. *生态学报*, 2016, 36(13): 3859-3870.
- [60] Wang C Y, Wang J B, Zhang F W, Yang Y S, Luo F L, Li Y N, Li J X. Stability response of alpine meadow communities to temperature and precipitation changes on the Northern Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(2): e8592.
- [61] 徐驰, 王海军, 刘权兴, 王博. 生态系统的多稳态与突变. *生物多样性*, 2020, 28(11): 1417-1430.
- [62] 赵东升, 张雪梅. 生态系统多稳态研究进展. *生态学报*, 2021, 41(16): 6314-6328.
- [63] Beisner B E, Haydon D T, Cuddington K. Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(7): 376-382.
- [64] Huggett A J. The concept and utility of 'ecological thresholds' in biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 2005, 124(3): 301-310.
- [65] Clements C F, Ozgul A. Indicators of transitions in biological systems. *Ecology Letters*, 2018, 21(6): 905-919.
- [66] Wang Q, Ni J, Tenhunen J. Application of a geographically-weighted regression analysis to estimate net primary production of Chinese forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(4): 379-393.
- [67] 魏晓旭, 魏伟, 刘春芳. 近 40 年青海省草地植被时空变化及其与人类活动的关系. *生态学杂志*, 2021, 40(8): 2541-2552.
- [68] 赵东升, 郭彩赞, 郭义强, 刘磊, 高璇, 张家诚, 朱瑜, 张雪梅. 气候变化对“山水林田湖草”重大生态工程的影响. *生态学报*, 2019, 39(23): 8780-8788.