

DOI: 10.5846/stxb202203100578

王晓濛, 侯继华, 何念鹏. 中国植物群落生产力由东向西分布格局及其驱动因素. 生态学报, 2023, 43(6): 2488-2500.

Wang X M, Hou J H, He N P. Distribution pattern and driving factors of plant community productivity from east to west in China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(6): 2488-2500.

中国植物群落生产力由东向西分布格局及其驱动因素

王晓濛¹, 侯继华^{1,2,*}, 何念鹏^{3,4}

1 北京林业大学生态与自然保护学院, 北京 100083

2 北京林业大学森林资源生态系统过程北京市重点实验室, 北京 100083

3 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, 北京 100101

4 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要: 植物群落生产力是表征植物群落光合生产能力的重要参数, 是维护生态系统稳定性与可持续发展的基础。研究沿中国东西样带(WETC)的水热梯度对植物群落展开野外调查, 并基于调查数据计算植物群落地上生物量(AGB)及地上净初级生产力(ANPP), 结合环境因子对我国植物群落生产力的东西分布格局及其驱动因素进行了探讨。中国东西样带(WETC)沿 30°N 设置, 水热梯度明显, 具有良好的植被、气候等环境因素的过渡特征。在该样带上, ANPP 和 AGB 均具有明显的经度地带性和垂直地带性分布特征, 并且其空间分布特征能够较好地被环境因子所解释; 具体关系为: ANPP、AGB 和年降水(MAP)、生长季温度(T_{gs})、CO₂分压(P_{co_2})呈显著正相关关系, 与太阳辐射(SRAD)、风速(WS)、pH 为显著负相关关系。由于青藏高原特殊环境的影响, 在该样带上除了 MAP 和 T_{gs} 外, P_{co_2} 也成为影响 ANPP 和 AGB 空间分布格局的重要因子, 该结论为未来研究高海拔地区群落生产力的响应机制提供了新的启示。综上所述, 中国东西样带(WETC)具有良好的样带潜质, 未来可能与中国东北样带(NECT)、中国东部南北样带(NSTEC)共同构成我国新的样带调查体系, 为全球陆地生态系统与全球变化关系的研究提供一个更加完善的野外平台。

关键词: 中国东西样带; 植物群落; 生产力; 生物量; 二氧化碳分压

Distribution pattern and driving factors of plant community productivity from east to west in China

WANG Xiaomeng¹, HOU Jihua^{1,2,*}, HE Nianpeng^{3,4}

1 School of Ecology and Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Beijing Key Laboratory of Forest Resources and Ecosystem Process, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

4 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Plant community productivity is an important parameter that reflects the production capacity of plant communities under the natural conditions. Exploring the spatial distribution pattern and driving factors of plant community productivity is not only conducive to further understanding plant community productivity and its response to climate change, but also is of great significance for maintaining the stability and sustainable development of terrestrial ecosystems. This study carried out a field survey of plant communities along the hydrothermal gradient of the West-East Transect of China (WETC). We used survey data to calculate the plant community aboveground biomass (AGB) and aboveground net primary productivity

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31872683, 32171544, 32001186)

收稿日期: 2022-03-10; **网络出版日期:** 2022-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: houjihua@bjfu.edu.cn

(ANPP). Combined with environmental factors such as mean annual precipitation (MAP), mean temperature of the growing season (T_{gs}), CO_2 partial pressure (P_{co_2}), and the distribution pattern, as well as the driving factors of plant community productivity are discussed. The west-east 4000 km transect of China was set along the latitude $30^\circ N$, with a span of approximately 5° and a wide geographical distribution range. The WETC had an apparent precipitation gradient and a large temperature span. It also had good transition characteristics of vegetation, climate, and other environmental factors. At the same time, owing to the influence of the Qinghai-Tibet Plateau, the WETC formed a significant CO_2 partial pressure gradient. In summary, the unique environmental advantages and hydrothermal gradient of WETC provide a new platform for studying plant community productivity. AGB and ANPP of plant communities had evident longitudinal and vertical zonal distribution characteristics in WETC, that is, with an increase in longitude, the ANPP and AGB of the plant community showed a logistic growth trend, while ANPP and AGB showed a linear decreasing trend with increasing altitude. The environmental factors could well explain their spatial distribution. Firstly, ANPP, AGB, MAP, T_{gs} , and P_{co_2} were significantly positively correlated with WETC; that is, ANPP and AGB showed a logistic growth trend with the increase in MAP and P_{co_2} . AGB and ANPP increased linearly with increasing T_{gs} . Secondly, ANPP and AGB had significantly negative correlations with solar radiation (SRAD), wind speed (WS), and pH. ANPP and AGB showed a linear decreasing trend with the increase in SRAD and soil pH, and an exponential downward trend with the increase in WS. In the West-East Transect of China, in addition to MAP and T_{gs} , P_{co_2} also had an increasing effect on the distribution pattern of ANPP and AGB due to the impact of the particular environment of the Qinghai-Tibet Plateau. Our findings provide new insights into the response mechanisms of community productivity in high-altitude areas. Overall, the WETC had good transect potential and it may form a new transect system with the incorporation of the WETC, Northeast China Transect (NECT), and North-South Transect of Eastern China (NSTEC), to provide an improved platform for exploring the relationship between terrestrial ecosystems and global change in China.

Key Words: West-East Transect of China; plant community; productivity; biomass; CO_2 partial pressure

植物群落生产力是反映植物群落在自然条件下光合生产能力的重要参数,不仅为动物及其他生物提供食物来源,亦为人类直接或间接地提供各种生态系统服务^[1-2]。同时,作为陆地生态系统的基本功能之一,植物群落生产力也是生态系统能量流动和物质循环的基础^[3-5]。因此,探讨植物群落生产力的空间分布格局及其驱动因素,不仅有利于进一步了解植物群落生产力及其对气候变化的响应情况,还对维护陆地生态系统的稳定与可持续发展也有着重要的意义^[6-7]。

植物群落生产力的空间分布格局是植物群落与环境相互作用的结果,与降水、温度、大气 CO_2 浓度、土壤养分等环境因子密切相关,且受气候因子影响最为显著^[8-11]。多数研究表明,降水是影响植物群落生产力空间分布的重要环境因子之一^[3-4,12]。但在不同的植被类型或研究区域下,降水与植物群落生产力的关系有所差异^[1,13-15]。如 Sun 等研究发现,在干旱地区草地生态系统净初级生产力(NPP)随降水的增加呈增加趋势,而在湿润地区随着降水的增加,草地生态系统 NPP 则呈降低的趋势^[7]。其次,温度对植物群落生产力的分布格局也有着重要的影响^[8,16-17]。温度的升高不仅促进植物的光合速率,而且延长植物的生长季,对植物群落生产力产生积极的影响^[18-20];但在干旱半干旱地区,温度的升高会加快植物自身和土壤水分的蒸散作用,加剧水分胁迫,对植物群落生产力产生消极影响^[7,16,21]。由此可知,植物群落生产力对环境因子的响应机制存在较大的区域差异,且不同植被类型对气候变化的响应情况也有所不同^[7,22];在大尺度下,目前关于植物群落生产力对环境因子的响应机制仍存在争议^[4,14]。因此,作为生物多样性较为丰富的国家之一,我国植物群落生产力自东向西的分布格局如何变化?其主要影响因素是什么?这些问题依然需要进一步探讨。

北纬 30° 位于温带和亚热带过渡地带,受亚热带季风气候和高原山地气候影响显著,水热梯度明显,植物类型丰富,既有茂密的亚热带常绿阔叶林,也有较为稀疏的高寒荒漠草原,植被过渡特征良好,为探究我国植

物群落生产力的东西分布格局及其响应机制提供了一个天然的实验场所。同时,沿北纬 30°从东部沿海地区到有着“低 CO₂分压”独特地形的青藏高原,形成了显著的 CO₂分压梯度,为研究植物群落生产力对环境的响应机制提供了新的角度^[16,23]。近年来,随着交通技术的不断发展,“317 和 318 国道”已经建成并逐步拓展成为高速公路,使得基于北纬 30°中国东西样带(West-East Transect of China, WETC)大规模开展相关研究成为可能。

基于以上背景,本研究沿中国东西样带展开了约为 4000 km 的样带调查,以地上净初级生产力(Aboveground net primary productivity, ANPP)与地上生物量(Aboveground biomass, AGB)为指标,探讨我国植物群落生产力的东西分布格局及其驱动因素,重点解决以下问题:(1)植物群落地上净初级生产力(ANPP)和地上生物量(AGB)的东西分布格局如何变化?(2)在中国东西样带上植物群落 ANPP 和 AGB 主要受哪些环境因子影响?(3)在该样带上除了温度、降水等常规环境因子外,CO₂分压是否是影响植物群落 ANPP 和 AGB 分布的重要环境因子?

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本次研究沿北纬 30°中国东西样带进行野外调查。中国东西样带位于 80.15—121.78°E 范围内,以 30°N 为中线设置,海拔跨度 4780 m(158—4938 m)。该样带跨越北亚热带、中亚热带和高原气候区三大气候区,降水梯度明显,温度跨度大。总体来说,降水和温度都呈现出自东向西逐渐减小的趋势,其中年降水最低为 75 mm,最高可达 1664 mm,生长季均温的变化幅度为 5.88—25.14℃。由于青藏高原独特地形的影响,该研究区域的二氧化碳分压变化显著。研究样带的植被类型多样,包括亚热带常绿阔叶林、亚热带常绿与落叶阔叶混交林、亚热带针阔混交林、落叶阔叶灌丛、高寒草甸、高寒草原和高寒荒漠草原等植被类型。土壤类型包括红壤、黄棕壤、棕壤、黄壤、紫色土、褐土、草甸土、草毡土、黑毡土、暗棕壤、灰褐土、寒钙土、沼泽土、冷钙土^[24]。

1.2 样地设置与野外采样

本次野外调查于植物生长旺盛时期(7—8月),沿 WETC 上的水热梯度展开,全程跨度约 4000 km(图 1)。在本次调查中为降低人为干扰,调查样点均设置在自然保护区内或野外生态站的长期监测样地内^[25]。在森林调查中,每个样点随机设置 3—4 个 30 m×40 m 的乔木样方,进行每木检尺,记录样方内每棵树的种名、胸径、树高、冠幅等信息。在乔木样方的对角处设置 2 个 5 m×5 m 的灌木植物样方,在乔木样方的四角设置 4 个 1 m×1 m 的草本植物样方,分别记录各样方中出现的灌木和草本植物的种名、株高、基径、冠幅、多度和盖度等信息。在灌丛调查中,在每个样点随机建立 3—4 个 5 m×5 m 的灌木植物样方,在每个灌木植物样方的对角线处设置 2 个 1 m×1 m 的草本植物样方,分别记录每个样方内的灌木和草本植物的种名、株高、基径、冠幅、多度和盖度。草地调查中,在每个样点随机设置 2 条长约 1 km 的平行样线,两条样线相距 50 m 以上,在每条样线上均匀布设 4 个 1 m×1 m 的草地样方,记录各样方内草本植物的种名、多度和盖度。在本次调查中,所有草本植物样方群落调查后均采用收获法收集样方内各草本植物的地上部分,而后在实验室内烘干至恒重测定各草本植物样方内全部植物种的地上生物量。同时在每个调查样点内采用土钻采集 0—10 cm 表层土壤样品,在 25℃ 风干后研磨备用。

1.3 地上生物量计算

森林生态系统地上生物量由乔木层、灌木层和草本层地上生物量加和而得;灌丛地上生物量为灌木层和草本层地上生物量之和;草地生态系统地上生物量则由直接测量获得。

其中,乔木地上生物量为叶枝干生物量的加和,各器官生物量的计算方法参考《中国森林生态系统碳储量—生物量方程》^[26],根据树高、胸径来进行计算(公式 1、2)。对于部分生物量方程缺失的物种首先采用与该树种同地区同属或同科树种生物量方程代替,若无替换方程则利用同地区混合种生物量方程进行计算。同时,为减小误差,对于胸径小于或超过以上方程适用范围的树木,则根据该物种所在群系和其胸径范围使用该

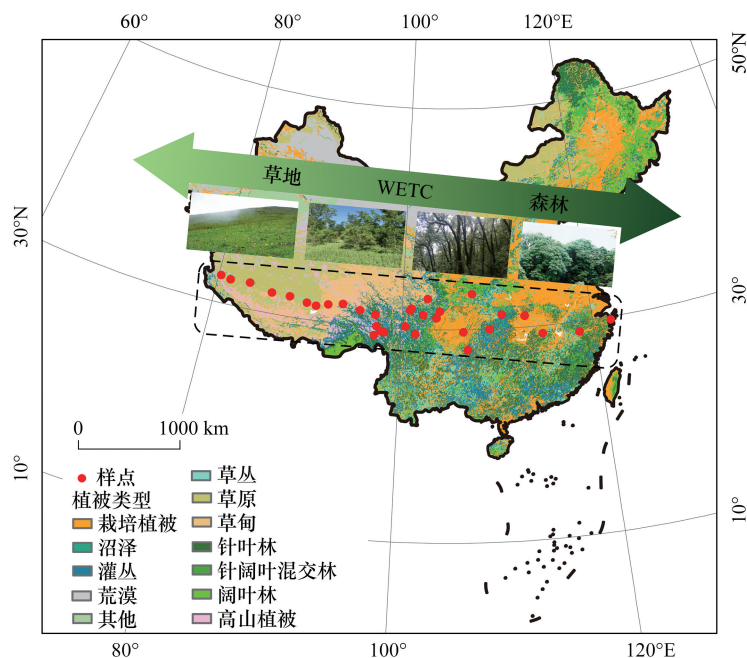


图1 中国东西样带(WETC)及野外调查样点的地理位置

Fig.1 Geographical location of the West-East Transect of China (WETC) and field survey sites

书“中国森林主要群系生物量方程”章节的生物量方程进行计算^[26]。

$$W = aD^b \quad (1)$$

或

$$W = a(D^2H)^b \quad (2)$$

其中(2)式主要计算生长在较恶劣地区的小老头树的生物量。 D 为胸径(cm), H 为树高(m), a , b 为常数,不同地区不同物种对应的 a , b 不同,本文中共涉及120种生物量方程。

灌木植物地上生物量利用基径和高度或冠幅进行计算,具体计算公式及相关参数,参考《中国常见灌木生物量模型手册》^[27]。

1.4 地上净初级生产力计算

1.4.1 森林生态系统

森林生态系统地上净初级生产力由群落地上年均生物量增量(Aboveground annual biomass increment, AABI)与年凋落(Annual litterfall, L)的加和而得^[28],即:

$$ANPP = AABI + L \quad (3)$$

一般情况下,森林的年均生物量增量与林分的生物量和林龄有着密切的关系,可以用公式(4)表述:

$$ABI = \frac{B}{(cA + dB)} \quad (4)$$

其中, ABI 为年生物量增量($t \cdot hm^{-2} \cdot a^{-1}$), B 为林分生物量(t/hm^2),包括地上生物量和地下生物量, A 为林龄, c 和 d 为特定森林类型的常数,具体数值参考Wang等^[28]。

因本次调查过程中未获取林龄数据,因此利用各样点的生物量根据公式计算得到各森林样点的林龄,具体公式及数值参考Zhang等^[29]。

又因地上生物量(Aboveground biomass, AGB)和林分生物量(Stand biomass, B)的比例同样适用于地上年均生物量增量(AABI)与年生物量增量(ABI),因此根据比例可以得到 $AABI$ ^[30-31],即:

$$AABI = ABI \times \frac{AGB}{B} \quad (5)$$

年凋落物量与林分生物量的关系为:

$$L = \frac{1}{\frac{e}{B} + f} \quad (6)$$

其中, L 为年凋落物量 ($\text{t hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$), B 为林分生物量 (t/hm^2), e 和 f 为常数, 具体数值参考 Wang 等^[28]。

1.4.2 灌丛和疏林地

灌丛和疏林地的地上净初级生产力计算公式如下:

$$\frac{1}{\text{NPP}} = \frac{1.27}{B^{1.196}} + 0.056 \quad (7)$$

$$\text{ANPP} = \frac{\text{AGB}}{B} \times \text{NPP} \quad (8)$$

其中, B 为灌丛或疏林地总生物量 (t/hm^2), 包括地上生物量和地下生物量, 求得灌丛或疏林地的净初级生产力后, 再根据地上生物量和总生物量 (地上生物量+地下生物量) 的比例关系求得地上净初级生产力^[32-33]。

1.4.3 草地生态系统

因本次调查处于草地生长季后期, 所以, 将草地生态系统的地上生物量 (Aboveground biomass, AGB) 视作地上净初级生产力 (Aboveground net primary productivity, ANPP), 即:

$$\text{ANPP} = \text{AGB} \quad (9)$$

1.5 环境数据的获取

年降水 (Mean annual precipitation, MAP)、生长季温度 (Mean temperature of the growing season, T_{gs})、太阳辐射 (Solar radiation, SRAD)、风速 (Wind speed, WS) 利用 ArcGIS 根据样点的经纬度从 WorldClim 数据集中提取获得^[34], 其中生长季温度利用 5—9 月份的平均温度来表示。

土壤理化性质数据由样方土壤实测获得。土壤全氮 (Total nitrogen, TN) 采用元素分析仪 (Vario MAX CN, Elementar, Germany) 测定; 土壤有机质 (Soil organic matters, SOM) 采用重铬酸钾容量法测定^[35]; 土壤全磷 (Total phosphorus, TP) 首先通过微波消解仪 (MARS Xpress, CEM, Matthews, USA) 进行消解, 之后采用电感耦合等离子体发射光谱仪 (ICP-OES, Optima 5300 DV, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA) 进行测定^[1]; 土壤 pH 值利用土壤 pH 计测得。

二氧化碳分压 (CO_2 partial pressure, P_{CO_2}) 的计算公式如下^[36-37]:

$$P_{\text{CO}_2} = \frac{P_{\text{air},z}}{101325} \times P_{\text{CO}_2, \text{sea level}} \quad (10)$$

其中, $P_{\text{air},z}$ 为 Z 海拔高度处的大气压 (Pa), 由公式 (11) 求得, $P_{\text{CO}_2, \text{sea level}}$ 是海平面上的 CO_2 分压, 其值为 37.5 Pa。

$$P_{\text{air},z} = \frac{101325}{10 \left[\frac{z}{18400 \times \left(1 + \frac{T}{273} \right)} \right]} \quad (11)$$

其中, Z 为样点所在海拔高度 (m), T 为 7 月平均气温 ($^{\circ}\text{C}$)。

1.6 数据分析

本研究采用回归分析探讨了植物群落 ANPP、AGB 的空间分布格局 (经度、海拔)。利用 Pearson 相关性分析对植物群落 ANPP、AGB 与各环境因子之间的相关性进行了检验。利用一元线性和非线性回归分析的方法分析植物群落 ANPP、AGB 和各环境因子之间的响应关系, 并根据拟合优度对模型进行检验, 最后选择拟合优度高且合理的模型, 其中误差线为 ± 1 标准误。

利用随机森林分析 (RF) 确定对植物群落 ANPP、AGB 影响显著且重要的环境因子, 其中各环境因子的重要性利用 Percentage of Increase in Mean Square Error (Increase in MSE%) 值进行衡量, 变量越重要则该值越高,

此过程利用 R 4.0.3 中的“rfPermute”包计算,并得出各环境因子重要性的显著水平,其次利用“A3”包计算全模型的解释率 R^2 和显著性^[38]。

运用结构方程探讨环境因子对植物群落 ANPP、AGB 空间分布的直接效应、间接效应和总效应。其中,该过程利用的观测变量为随机森林分析所得的对 ANPP、AGB 空间分布影响显著的环境因子。在分析中为避免共线性,利用主成分分析对 MAP、 P_{CO_2} 、 T_{gs} 进行降维处理,并用 Climate 表示。

本研究的数据分析利用 SPSS 23 和 R 4.0.3 统计软件完成,图的绘制利用 Origin 2022、ArcGIS 10.2 和 AMOS 24 软件完成。

2 结果与分析

2.1 植物群落生产力的分布格局

在中国东西样带(WETC)上,植物群落 ANPP 与 AGB 表现为显著的正相关关系($r = 0.87, P < 0.01$) (表 1),其中 ANPP 的变化范围为 $0.21\text{—}20.43\text{ t hm}^{-2}\text{ a}^{-1}$;AGB 的变化范围为 $0.21\text{—}245.69\text{ t/hm}^2$ 。

在该样带上,植物群落生产力(ANPP、AGB)表现出明显的经度分布格局,自西向东随着经度的增大,植物群落 ANPP、AGB 整体呈现出逻辑斯蒂型的增长趋势(ANPP: $R^2 = 0.77, P < 0.01$; AGB: $R^2 = 0.78, P < 0.01$) (图 2)。同时,在海拔方向上,植物群落生产力(ANPP、AGB)也表现出明显的垂直地带性分布规律(图 2),随着海拔的升高植物群落 ANPP、AGB 均表现为线性降低的趋势(ANPP: $R^2 = 0.76, P < 0.01$; AGB: $R^2 = 0.79, P < 0.01$)。

表 1 中国东西样带(WETC)植物群落地上净初级生产力(ANPP)、地上生物量(AGB)与环境因子之间的相关系数

Table 1 Pearson correlation coefficients between aboveground net primary productivity (ANPP)、aboveground biomass (AGB) and environmental factors in the West–East Transect of China (WETC)

	AGB	ANPP	年降水 MAP	生长季 温度 T_{gs}	太阳辐射 SRAD	风速 WS	CO ₂ 分压 P_{CO_2}	土壤全氮 TN	土壤全磷 TP	土壤 有机质 SOM	pH
AGB/(t/hm ²)	1.00	0.87 **	0.81 **	0.88 **	-0.68 **	-0.51 **	0.89 **	0.11	-0.15	0.05	-0.47 **
ANPP/(t hm ⁻² a ⁻¹)		1.00	0.79 **	0.83 **	-0.74 **	-0.61 **	0.86 **	0.26	-0.02	0.21	-0.60 **
MAP/mm			1.00	0.82 **	-0.66 **	-0.52 **	0.86 **	0.31	-0.08	0.21	-0.48 **
$T_{gs}/^{\circ}\text{C}$				1.00	-0.62 **	-0.55 **	0.99 **	-0.06	-0.35	-0.09	-0.37 *
SRAD/(MJ m ⁻² d ⁻¹)					1.00	0.81 **	-0.68 **	-0.43 *	-0.30	-0.37 *	0.68 **
WS/(m/s)						1.00	-0.58 **	-0.29	-0.16	-0.21	0.44 *
P_{CO_2}/Pa							1.00	0.05	-0.26	0.00	-0.44 *
TN/(g/kg)								1.00	0.71 **	0.84 **	-0.61 **
TP/(g/kg)									1.00	0.65 **	-0.37 *
SOM/(g/kg)										1.00	-0.70 **
pH											1.00

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; MAP:年降水 Mean annual precipitation; T_{gs} :生长季温度 Mean temperature of the growing season; SRAD:太阳辐射 Solar radiation; WS:风速 Wind speed; P_{CO_2} :CO₂分压 CO₂ partial pressure; TN:土壤全氮 Total nitrogen; TP:土壤全磷 Total phosphorus; SOM:土壤有机质 Soil organic matters

2.2 植物群落生产力与环境因子的关系

植物群落 ANPP、AGB 与各环境因子之间的 Pearson 相关分析表明,在中国东西样带上植物群落 ANPP、AGB 除与土壤全氮(TN)、土壤全磷(TP)、土壤有机质(SOM)的相关性不显著外($P > 0.05$),与其他各环境因子都呈现显著的相关关系(表 1)。

进一步的线性、逻辑斯蒂、指数等一元回归分析发现,在该样带上植物群落 ANPP、AGB 与年降水(MAP)均表现为显著的逻辑斯蒂型增长关系(ANPP: $R^2 = 0.75, P < 0.01$, AGB: $R^2 = 0.84, P < 0.01$) (图 3)。随着生长季温度(T_{gs})的增加,ANPP、AGB 均表现出显著的线性增加趋势(ANPP: $R^2 = 0.69, P < 0.01$, AGB: $R^2 = 0.78$,

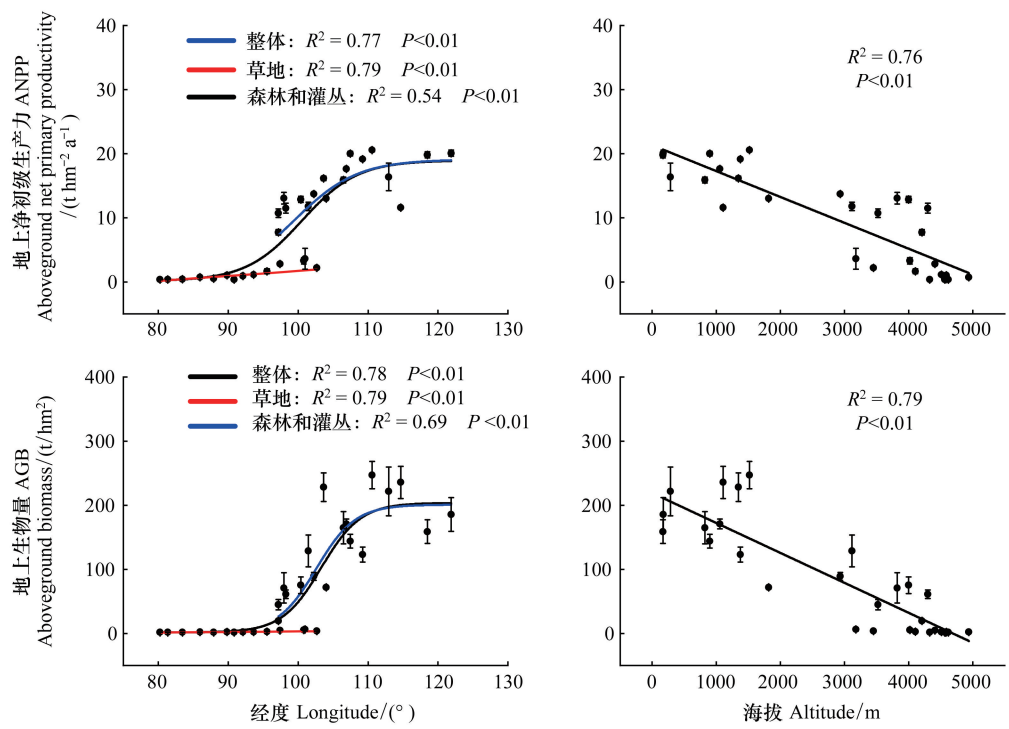


图 2 中国东西样带植物群落生产力分布格局

Fig.2 Distribution pattern of plant community productivity in the WETC
误差线为±1×标准误

$P<0.01$) (图 3);随着 CO_2 分压的增加,植物群落 ANPP、AGB 均呈现出逻辑斯蒂型的增长趋势 (ANPP: $R^2 = 0.76, P<0.01$; AGB: $R^2 = 0.81, P<0.01$) (图 3)。

植物群落 ANPP、AGB 也受太阳辐射(SRAD)、风速(WS)和土壤 pH 的影响,且通过 Pearson 相关分析表明这三个环境因子与 ANPP、AGB 均呈显著负相关关系(表 1),具体表现为,在该样带内 ANPP、AGB 随太阳辐射、土壤 pH 的增加呈现线性降低趋势,随风速的增加表现为指数型下降趋势(表 2)。

表 2 中国东西样带植物群落地上净初级生产力、地上生物量与环境因子之间的函数关系

Table 2 Functional relationships between ANPP, AGB and environmental factors in the WETC

y	x	回归方程 Regression equation	R^2	P
地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity	太阳辐射	$y = -3.12x + 54.12$	0.55	<0.001
	风速	$y = 63.59 \times 0.45^x$	0.41	<0.001
	pH	$y = -3.76x + 33.72$	0.36	<0.001
地上生物量 Aboveground biomass	太阳辐射	$y = -32.27x + 542.75$	0.46	<0.001
	风速	$y = 670.6 \times 0.41^x$	0.29	<0.001
	pH	$y = -33.17x + 294.59$	0.22	<0.01

2.3 植物群落生产力空间分布的主要驱动因素

根据随机森林分析发现,在中国东西样带(WETC)上年降水(MAP)、生长季温度(T_{gs})、 CO_2 分压(P_{CO_2})、太阳辐射(SRAD)和土壤 pH 是影响植物群落 ANPP、AGB 空间分布格局的重要环境因子。其中对于 ANPP 来说生长季温度、 CO_2 分压和年降水对其分布格局的影响最为显著($P<0.01$),对于 AGB 来说降水是影响其分布格局的最重要的环境因子,其次为 CO_2 分压(图 4)。

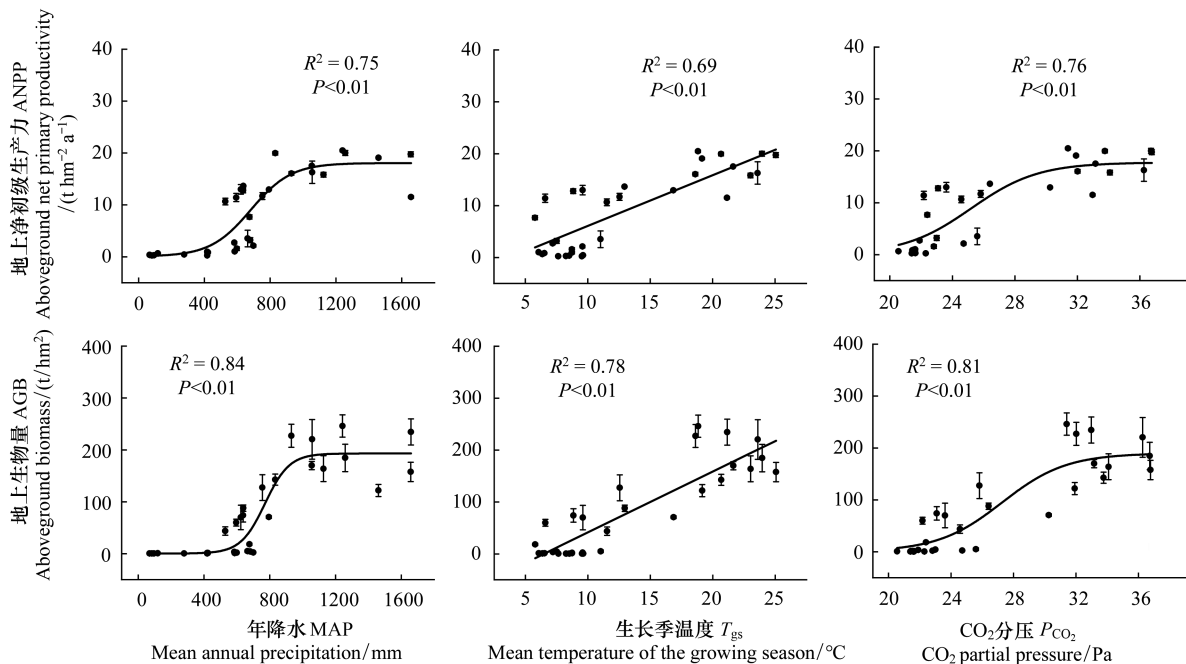


图3 中国东西样带植物群落生产力与环境因子关系

Fig.3 Relationship between plant community productivity and environmental factors in the WETC

误差线为 $\pm 1 \times$ 标准误

根据结构方程的进一步分析可知,环境因子对植物群落 ANPP、AGB 空间变异的解释率均为 0.81(图 4)。其中,气候因子(CO_2 分压、生长季温度、年降水)对 ANPP、AGB 的空间变异产生显著的直接影响($P < 0.001$);且由图 4 可知,气候因子是影响 ANPP、AGB 空间变异的最主要的环境因素,对 ANPP、AGB 空间变异的解释率分别为 0.67、0.81。

3 讨论

3.1 植物群落生产力呈经度地带性和垂直地带性分布

研究表明,在中国东西样带上植物群落 ANPP、AGB 随着经度的增加而增加,表现出明显的经度地带性特征,该分布特征与东北样带植物群落生产力的研究结果相一致^[39]。植物群落生产力的空间分布格局是植物群落与环境相互作用的结果^[40]。研究发现在中国东西样带上随着经度的增加,植物群落生产力表现出逻辑斯蒂型的增长趋势,与朱桂丽等对青藏高寒草地地上生物量研究发现的幂指数型变化趋势有所不同^[13],其可能是由于在不同的研究区域下,植物群落生产力对降水、温度等环境因子的响应情况存在区域差异,进而形成了不同的植物群落生产力分布格局^[4,6,22]。同时研究发现,在不同的生态系统中,植物群落生产力随经度的变化趋势也有所差异,随着经度的增加,以草本植物占优势的草地生态系统表现出线性增加的趋势,而以木本植物占优势的森林和灌丛生态系统则表现出逻辑斯蒂型的增长趋势(图 2)。

在中国东西样带(WETC)上植物群落生产力在海拔方向上也表现出明显的垂直地带性特征,随着海拔的升高植物群落 ANPP、AGB 呈逐渐降低的趋势。Liu 等认为该变化趋势与随着海拔的升高,植物的光合活性降低,生长季缩短,叶面积指数减小有关^[41]。Wang 等研究表明植物群落生产力的垂直分布格局是降水和温度等环境因子综合作用的结果,在高海拔地区植被往往由于低温的影响进而受到水分和氮的限制,从而导致生产力降低^[42]。

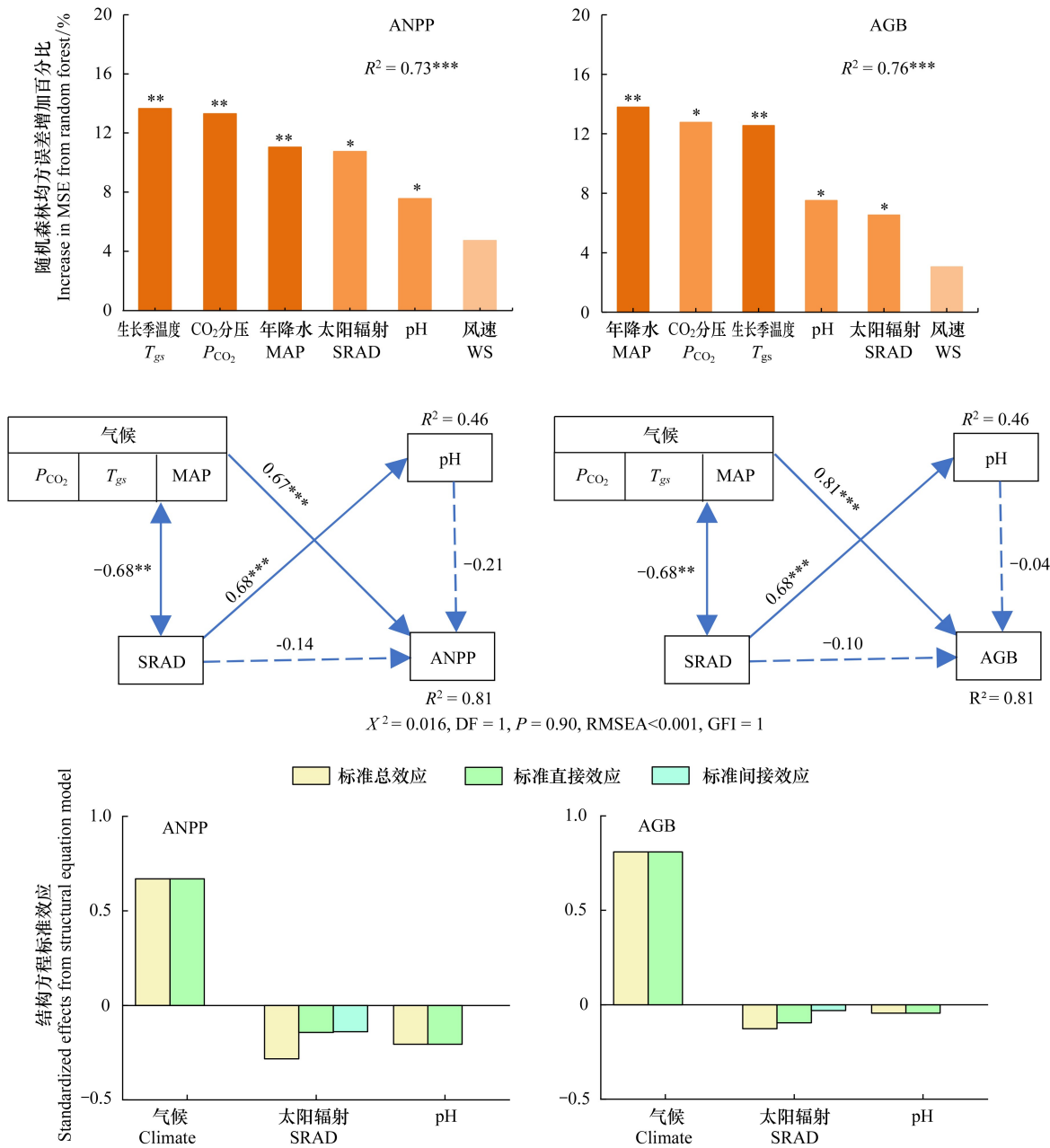


图4 影响植物群落地上净初级生产力(ANPP)、地上生物量(AGB)分布格局的主要环境因子及其结构方程分析

Fig.4 Main environmental factors affecting the distribution pattern of aboveground net primary productivity (ANPP) and aboveground biomass (AGB) and its structural equation model analysis

MAP: 年降水 Mean annual precipitation; T_{gs} : 生长季温度 Mean temperature of the growing season; SRAD: 太阳辐射 Solar radiation; WS: 风速 Wind speed; P_{CO_2} : CO_2 分压 CO_2 partial pressure; MSE: 均方误差 Mean square error; RMSEA: 近似均方根误差 Root mean square error of approximation; GFI: 拟合优度指数 Goodness of fit index; 在结构方程中箭头上方数字表示标准化路径系数, 实线和虚线分别表示影响效应是否显著, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

3.2 年降水、生长季温度和 CO_2 分压是影响植物群落生产力分布格局的主要因素

植物群落生产力的空间分布格局是植物群落与环境长期相互作用的结果^[40]。多数研究表明, 降水和温度是影响植物群落生产力的主要环境因子^[1,4,8,13-14]。本研究也发现了这一规律(图4)。在中国东西样带上, 植物群落生产力随着降水的增加呈现出逻辑斯蒂型增长趋势。一方面, 降水增加了土壤水分含量和根系

活性,使土壤养分和水分更有利于被根系吸收^[4,17]。同时,随着降水的增加,植被的叶面积指数和植被覆盖度增大,从而提高了植被对降水的利用效率^[3,15]。因此,随着降水的增加,植物群落生产力的增加幅度越来越大。另一方面,在降水达到 1000 mm 左右后,植物群落 ANPP 和 AGB 随降水的变化趋势变得平缓(图 3),该变化趋势与 Zhou 等研究相似^[43]。其可能是由于在此降水范围内,植物群落生产力更易受到降水以外资源或植被结构的限制,降低了对降水的敏感性,从而使得植物群落生产力随降水的增加趋势变缓^[44—45]。

同时,在该样带上温度对植物群落生产力也有着重要的影响。研究显示随着生长季温度的升高,植物群落 ANPP、AGB 均呈现线性增加的趋势(图 3)。该变化趋势和以往的研究结果相似^[1,14]。研究认为,温度的升高不仅会促进植物的光合速率、延长植物的生长季,而且还会促进土壤微生物的活性,提高土壤氮矿化速率,使植物获得更多的养分,从而使植物群落生产力增加^[18—19,46—47]。

与其它研究不同的是,本研究发现,在中国东西样带上,除了降水和温度等常规环境因子外,CO₂分压也是影响植物群落生产力的重要环境因子(图 4)。中国东西样带从青藏高原到东部沿海地区,海拔的急剧降低,导致 CO₂分压显著升高。CO₂作为植物生长的重要因子之一,其增加不仅为植物提供光合作用的原料,也通过影响有关酶(如 1,5—二磷酸核酮糖羧化酶)的活性促进了植物对 CO₂的固定能力^[11,23];同时,研究表明 CO₂分压还能通过影响气孔密度、气孔导度对植物群落生产力产生间接影响^[48]。随着 CO₂分压升高,植物的气孔密度降低,气孔导度下降,进而使植物自身的蒸散降低,提高水分利用率,促进植物生长^[37,49—50]。由此可知,CO₂分压对植物群落生产力也有着重要的影响,该结论为未来研究高海拔地区群落生产力的响应机制提供了新的启示。

3.3 中国东西样带将成为一条新的具有潜力的全球变化陆地样带

中国东西样带(WETC)位于 80.15—121.78°E 范围内,全程跨度约 4000 km,沿北纬 30°设立,纬度跨度在 5°左右,地理分布范围广泛,植被类型多样。同时,中国东西样带温度跨度大,降水格局明显,其中年降水最低为 75 mm,最高可达 1664 mm,具有良好的生态梯度。由本研究可知中国东西样带具有明显的生产力梯度,即随着经度的增大植物群落生产力呈显著增加的趋势。同时在该样带上环境因子对生产力的分布格局解释率较高($R^2=0.81$),能够充分反映出植物群落与环境的响应情况。其次,中国东西样带横跨具有“低 CO₂分压”独特地形的青藏高原地区,形成了显著的 CO₂分压梯度,为研究植物群落生产力对 CO₂的响应机制提供了新的平台,也弥补了我国现有两条样带未涉及青藏高原地区的遗憾。随着“317”、“318”国道的不断建成,克服了因环境恶劣、交通闭塞而无法对该区域展开样带调查的困难。同时,该样带目前由中国科学院地理科学与资源研究所何念鹏团队在积极地对此展开调查研究,有强大的科研力量支持,且今后随着交通和科研技术的进一步发展,该样带独特的地理优势、环境机制将会吸引更多的研究团队对其展开研究。综上可知,中国东西样带是一条具有潜力的全球变化陆地样带,该样带的建立为我国植被及其对环境响应机制的研究提供了一个新的实验场所。

中国东西样带的建立将与中国东北样带(NECT)、中国东部南北样带(NSTEC)共同构成我国一个新的样带体系(图 5),其中,中国东北样带(NECT)沿 43.5°N 设置,属于中纬度半干旱区的代表性陆地样带,对于我国干旱/湿润或温带地区草原/森林过渡带的生态条件与气候因子的综合研究有着重要的意义^[51—54]。中国东部南北样带(NSTEC)则是一条纬向设置的样带,其由南向北形成了地球上独特而完整的以热量为主要驱动力的植被连续带,且涵盖了北半球主要的森林植被类型,为研究森林生态系统对环境的响应机制提供了一个天然实验室^[25,55—56]。中国东西样带从东到西由亚热带

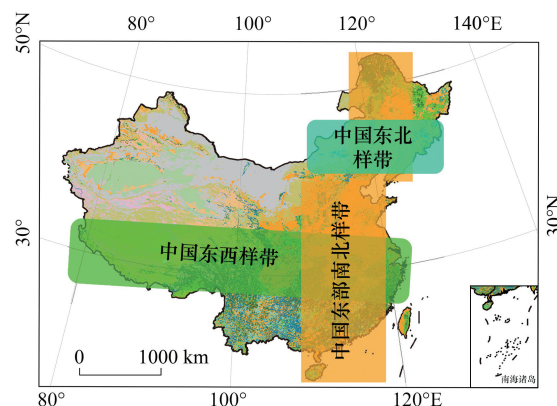


图 5 中国全球变化陆地样带体系

Fig.5 Terrestrial transect system of global change in China

季风气候向高原山地气候过渡,涵盖了我国亚热带和青藏高原的地带性植被类型,包括了我国大气环流重要起源和东亚植被地带格局形成者的青藏高原地区^[51];具有较理想的环境梯度特征,同时也包含了 CO₂分压这一独特的环境机制,为研究植被及其对环境响应的动态变化提供了一个新的场所。未来,三条样带相辅相成,各具优势,为我国乃至全球陆地生态系统与全球变化关系的进一步研究提供了一个更加完善的平台。

4 结论

本研究以中国东西样带(WETC)为研究区域,对我国植物群落生产力的东西分布格局及其驱动因素进行了研究。在该样带上,植物群落生产力(ANPP、AGB)具有明显的经度地带性和垂直地带性特征,并且该空间分布情况能够较好地被环境因子所解释;在该样带上,植物群落生产力(ANPP、AGB)和 MAP、 T_{gs} 、 P_{CO_2} 为显著正相关关系,与 SRAD、WS、pH 为显著负相关关系。此外,由于青藏高原特殊环境的影响,除了温度、降水外, P_{CO_2} 也是影响该样带群落生产力空间分布的重要环境因子;这一独特的环境机制,为未来研究高海拔地区群落生产力的响应机制提供了新途径。中国东西样带(WETC)独特的环境优势及水热梯度为今后的大尺度研究提供了一个新的平台,未来其将与中国东北样带(NECT)、中国东部南北样带(NSTEC)共同构成我国一个更加完善的野外调查样带体系,进一步推进我国乃至全球陆地生态系统与全球变化关系的研究。

参考文献(References):

- [1] Li Q Y, Hou J H, Yan P, Xu L, Chen Z, Yang H, He N P. Regional response of grassland productivity to changing environment conditions influenced by limiting factors. *PLoS One*, 2020, 15(10): e0240238.
- [2] 袁文平, 蔡文文, 刘丹, 董文杰. 陆地生态系统植被生产力遥感模型研究进展. *地球科学进展*, 2014, 29(5): 541-550.
- [3] Guo Q, Hu Z M, Li S G, Li X R, Sun X M, Yu G R. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution. *Global Change Biology*, 2012, 18(12): 3624-3631.
- [4] Hu Z M, Fan J W, Zhong H P, Yu G R. Spatiotemporal dynamics of aboveground primary productivity along a precipitation gradient in Chinese temperate grassland. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2007, 50(5): 754-764.
- [5] 焦翠翠, 于贵瑞, 展小云, 朱先进, 陈智. 全球森林生态系统净初级生产力的空间格局及其区域特征. *第四纪研究*, 2014, 34(4): 699-709.
- [6] Guo B, Zang W Q, Yang F, Han B M, Chen S T, Liu Y, Yang X, He T L, Chen X, Liu C T, Gong R. Spatial and temporal change patterns of net primary productivity and its response to climate change in the Qinghai-Tibet Plateau of China from 2000 to 2015. *Journal of Arid Land*, 2020, 12(1): 1-17.
- [7] Sun Y F, Yang Y H, Zhao X, Tang Z Y, Wang S P, Fang J Y. Global patterns and climatic drivers of above- and belowground net primary productivity in grasslands. *Science China Life Sciences*, 2021, 64(5): 739-751.
- [8] Ji Y H, Zhou G S, Luo T X, Dan Y, Zhou L, Lv X M. Variation of net primary productivity and its drivers in China's forests during 2000-2018. *Forest Ecosystems*, 2020, 7: 15.
- [9] 刘万弟, 李小伟, 黄文广, 马惠成, 马红英, 王文晓. 宁夏草原针茅属植物群落物种多样性和生产力格局及影响因素研究. *草业学报*, 2021, 30(1): 12-23.
- [10] Piao S L, Tan K, Nan H J, Ciais P, Fang J Y, Wang T, Vuichard N, Zhu B. Impacts of climate and CO₂ changes on the vegetation growth and carbon balance of Qinghai-Tibetan grasslands over the past five decades. *Global and Planetary Change*, 2012, 98/99: 73-80.
- [11] Nowak R S, Ellsworth D S, Smith S D. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂-do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 2004, 162(2): 253-280.
- [12] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7005): 181-184.
- [13] 朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏. 青藏高原寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. *自然资源学报*, 2017, 32(2): 210-222.
- [14] 焦翠翠, 于贵瑞, 何念鹏, 马安娜, 葛剑平, 胡中民. 欧亚大陆草原地上生物量的空间格局及其与环境因子的关系. *地理学报*, 2016, 71(5): 781-796.
- [15] 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(4): 345-358.

- [16] Cuo L, Zhang Y X, Xu-Ri, Zhou B R. Decadal change and inter-annual variability of net primary productivity on the Tibetan Plateau. *Climate Dynamics*, 2021, 56(5/6): 1837-1857.
- [17] Su F L, Wei Y N, Wang F W, Guo J X, Zhang J J, Wang Y, Guo H, Hu S J. Sensitivity of plant species to warming and altered precipitation dominates the community productivity in a semiarid grassland on the Loess Plateau. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(13): 7628-7638.
- [18] Albert K R, Ro-Poulsen H, Mikkelsen T N, Michelsen A, van der Linden L, Beier C. Interactive effects of elevated CO₂, warming, and drought on photosynthesis of *Deschampsia flexuosa* in a temperate heath ecosystem. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(12): 4253-4266.
- [19] Keyser A R, Kimball J S, Nemani R R, Running S W. Simulating the effects of climate change on the carbon balance of North American high-latitude forests. *Global Change Biology*, 2000, 6(S1): 185-195.
- [20] Xia J Y, Niu S L, Ciaia P, Janssens I A, Chen J Q, Ammann C, Arain A, Blanken P D, Cescatti A, Bonal D, Buchmann N, Curtis P S, Chen S P, Dong J W, Flanagan L B, Frankenberg C, Georgiadis T, Gough C M, Hui D F, Kiely G, Li J W, Lund M, Magliulo V, Marcolla B, Merbold L, Montagnani L, Moors E J, Olesen J E, Piao S L, Raschi A, Rouspard O, Suyker A E, Urbaniak M, Vaccari F P, Varlagin A, Vesala T, Wilkinson M, Weng E S, Wohlfahrt G, Yan L M, Luo Y Q. Joint control of terrestrial gross primary productivity by plant phenology and physiology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(9): 2788-2793.
- [21] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, Pan Q M, Huang J H, Yang D L, Han X G. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [22] Rodríguez-Hernández D I, Deane D C, Wang W T, Chen Y F, Li B H, Luo W Q, Chu C J. Direct effects of selection on aboveground biomass contrast with indirect structure-mediated effects of complementarity in a subtropical forest. *Oecologia*, 2021, 196(1): 249-261.
- [23] Luo X, Jia B H, Lai X. Contributions of climate change, land use change and CO₂ to changes in the gross primary productivity of the Tibetan Plateau. *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, 2020, 13(1): 8-15.
- [24] 全国土壤普查办公室. 1:100 万中华人民共和国土壤图. 西安: 西安地质出版社, 1995: 1-60.
- [25] 何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 徐丽, 陈智, 刘远, 王瑞丽, 赵宁, 徐志伟, 田静, 王倩, 朱剑兴, 李颖, 侯继华, 于贵瑞. 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析. *生态学报*, 2018, 38(18): 6359-6382.
- [26] 周国逸, 尹光彩, 唐旭利, 温达志, 刘昌平, 旷远文, 王万同. 中国森林生态系统碳储量-生物量方程. 北京: 科学出版社, 2018: 40-80.
- [27] 谢宗强, 王杨, 唐志尧, 徐文婷. 中国常见灌木生物量模型手册. 北京: 科学出版社, 2018: 14-80.
- [28] Wang B, Huang J Y, Yang X S, Zhang B, Liu M C. Estimation of biomass, net primary production and net ecosystem production of China's forests based on the 1999—2003 National Forest Inventory. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2010, 25(6): 544-553.
- [29] Zhang C H, Ju W M, Chen J M, Li D Q, Wang X Q, Fan W Y, Li M S, Zan M. Mapping forest stand age in China using remotely sensed forest height and observation data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2014, 119(6): 1163-1179.
- [30] Chen S P, Wang W T, Xu W T, Wang Y, Wan H W, Chen D M, Tang Z Y, Tang X L, Zhou G Y, Xie Z Q, Zhou D W, Shangguan Z P, Huang J H, He J S, Wang Y F, Sheng J D, Tang L S, Li X R, Dong M, Wu Y, Wang Q F, Wang Z H, Wu J G, Chapin F S III, Bai Y F. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4027-4032.
- [31] 李倩. 叶片性状随着森林恢复年限的变异规律及其与生产力的关系[D]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [32] 赵灿, 张宇清, 秦树高, 赖宗锐, 刘加彬, 法科学. 3 种典型沙生灌木 NPP 及其分配格局. *北京林业大学学报*, 2014, 36(5): 62-67.
- [33] 方精云, 刘国华, 徐嵩龄. 我国森林植被的生物量和净生产量. *生态学报*, 1996, 16(5): 497-508.
- [34] Fick S E, Hijmans R J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, 37(12): 4302-4315.
- [35] 常晶晶, 徐丽, 薛晶月, 杨浩, 何念鹏, 张晋京. 放牧强度对若尔盖高寒草甸土壤有机质和微生物的影响. *草业学报*, 2018, 27(1): 22-31.
- [36] Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Xia F C, Zhao N, Xu Z W, Ge J P. Elevation-related variation in leaf stomatal traits as a function of plant functional type: evidence from Changbai Mountain, China. *PLoS One*, 2014, 9(12): e115395.
- [37] Kouwenberg L L R, Kurschner W M, McElwain J C. Stomatal frequency change over altitudinal gradients: prospects for paleoaltimetry. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry*, 2007, 66(1): 215-241.
- [38] Jiao S, Chen W M, Wang J L, Du N N, Li Q P, Wei G H. Soil microbiomes with distinct assemblies through vertical soil profiles drive the cycling of multiple nutrients in reforested ecosystems. *Microbiome*, 2018, 6(1): 146.
- [39] Zhu W Q, Pan Y Z, Liu X, Wang A L. Spatio-temporal distribution of net primary productivity along the Northeast China Transect and its response to climatic change. *Journal of Forestry Research*, 2006, 17(2): 93-98.
- [40] 孙金伟, 关德新, 吴家兵, 金昌杰, 袁凤辉. 陆地植被净初级生产力研究进展. *世界林业研究*, 2012, 25(1): 1-6.
- [41] Liu X S, Nie Y Q, Kong G Q, Luo T X. Contrasting changes in above-and below-ground biomass allocation across treeline ecotones in southeast

- Tibet. *Journal of Mountain Science*, 2016, 13(11): 2036-2045.
- [42] Wang Z, Luo T X, Li R C, Tang Y H, Du M Y. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24(1): 189-201.
- [43] Zhou X H, Weng E S, Luo Y Q. Modeling patterns of nonlinearity in ecosystem responses to temperature, CO₂, and precipitation changes. *Ecological Applications*, 2008, 18(2): 453-466.
- [44] Ren H Y, Xu Z W, Isbell F, Huang J H, Han X G, Wan S Q, Chen S P, Wang R Z, Zeng D H, Jiang Y, Fang Y T. Exacerbated nitrogen limitation ends transient stimulation of grassland productivity by increased precipitation. *Ecological Monographs*, 2017, 87(3): 457-469.
- [45] Felton A J, Knapp A K, Smith M D. Precipitation-productivity relationships and the duration of precipitation anomalies: an underappreciated dimension of climate change. *Global Change Biology*, 2021, 27(6): 1127-1140.
- [46] Knorr W, Prentice I C, House J I, Holland E A. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 2005, 433(7023): 298-301.
- [47] Muller-Landau H C, Cushman K C, Arroyo E E, Martinez Cano I, Anderson-Teixeira K J, Backiel B. Patterns and mechanisms of spatial variation in tropical forest productivity, woody residence time, and biomass. *New Phytologist*, 2021, 229(6): 3065-3087.
- [48] 徐雨晴, 肖风劲, 於琰. 中国森林生态系统净初级生产力时空分布及其对气候变化的响应研究综述. *生态学报*, 2020, 40(14): 4710-4723.
- [49] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901-908.
- [50] Woodward F I, Lake J A, Quick W P. Stomatal development and CO₂: ecological consequences. *New Phytologist*, 2002, 153(3): 477-484.
- [51] 周广胜, 王玉辉, 蒋延玲. 全球变化与中国东北样带 (NECT). *地学前缘*, 2002, 9(1): 198-216.
- [52] 张新时, 杨莫安. 中国全球变化样带的设置与研究. *第四纪研究*, 1995, 15(1): 43-52, T002.
- [53] 张新时, 高琼, 杨莫安, 周广胜, 倪健, 王权. 中国东北样带的梯度分析及其预测. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(9): 785-799.
- [54] 张新时, 周广胜, 高琼, 杨莫安, 倪健, 王权, 唐海萍. 全球变化研究中的中国东北森林——草原陆地样带 (NECT). *地学前缘*, 1997, 4(S1): 145-151.
- [55] 周广胜, 何奇瑾. 生态系统响应全球变化的陆地样带研究. *地球科学进展*, 2012, 27(5): 563-572.
- [56] 王春燕, 何念鹏, 吕瑜良. 中国东部森林土壤有机碳组分的纬度格局及其影响因子. *生态学报*, 2016, 36(11): 3176-3188.