

DOI: 10.20103/j.stxb.202508172139

安琦, 洪翎桂, 马秋瑾, 张佛军, 任宇飞, 周小龙. 新疆阿克苏地区草地地上生物量变化规律及其影响因素. 生态学报, 2026, 46(1): 314-324.

An Q, Hong L G, Ma Q J, Zhang F J, Ren Y F, Zhou X L. Variation patterns and influencing factors of grassland aboveground biomass in Aksu Region, Xinjiang. Acta Ecologica Sinica, 2026, 46(1): 314-324.

## 新疆阿克苏地区草地地上生物量变化规律及其影响因素

安琦<sup>1,2</sup>, 洪翎桂<sup>1,2</sup>, 马秋瑾<sup>1,2</sup>, 张佛军<sup>1,2</sup>, 任宇飞<sup>1,2</sup>, 周小龙<sup>1,2,\*</sup>

1 新疆大学生态与环境学院, 乌鲁木齐 830046

2 新疆大学绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046

**摘要:** 地上生物量对干旱区生态保护和牧业发展至关重要, 其形成机制解析是干旱区草地可持续利用的科学基础, 但是在区域尺度上所开展的研究依旧较少。在新疆阿克苏地区调查了 216 个草地样方的地上生物量、物种多样性、功能性状及环境条件, 通过整合回归分析、层次分割法和结构方程模型, 从生物因素和非生物因素两方面揭示干旱区草地地上生物量调控机制。结果表明: (1) 阿克苏地区草地物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数以及 Simpson 多样性指数与地上生物量均呈现显著的正线性回归关系 ( $P < 0.001$ ), 而均匀度对草地生物量影响不显著, 该结果符合生态位互补假说。(2) 地上生物量与群落叶片碳含量、叶片氮含量和叶片磷含量均呈现显著正线性回归关系 ( $P < 0.001$ ), 这与质量比假说的预测一致。(3) 在非生物因素中, 地上生物量与纬度、海拔、年降水量均呈现显著正线性回归关系 ( $P < 0.001$ ); 而与年均温呈现显著负相关关系 ( $P < 0.001$ )。在所有生物因素和非生物因素中, 海拔对地上生物量的影响最大, 可以解释 18.21% 的生物量变化。(4) 地理因子通过气候因子和群落功能性状对地上生物量有显著的间接影响, 而气候因子和群落功能性状对地上生物量产生显著的直接影响, 形成“地理格局主导-气候胁迫强化-群落功能性状响应”的生物量调控机制。揭示了地上生物量的多维度调控机制, 为理解干旱区山地-盆地生态系统功能变化提供了新的视角。

**关键词:** 地上生物量; 物种多样性; 群落功能性状; 地理因子; 气候因子

## Variation patterns and influencing factors of grassland aboveground biomass in Aksu Region, Xinjiang

AN Qi<sup>1,2</sup>, HONG Linggui<sup>1,2</sup>, MA Qiujin<sup>1,2</sup>, ZHANG Fojun<sup>1,2</sup>, REN Yufei<sup>1,2</sup>, ZHOU Xiaolong<sup>1,2,\*</sup>

1 College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education (Xinjiang University), Urumqi 830046, China

**Abstract:** Aboveground biomass (AGB) is critical for ecological conservation and pastoral development in arid regions. Unraveling its formation mechanisms is foundational for sustainable grassland utilization in these areas, yet regional-scale investigations on this topic remain limited. Here, based on 216 grassland quadrats in the Aksu region of Xinjiang, we measured AGB, species diversity, functional traits, and environmental variables to disentangle the biotic and abiotic controls of AGB. Integrating regression analysis, hierarchical partitioning, and structural equation modeling (SEM), we elucidated the regulatory mechanisms of grassland AGB in arid regions by considering both biotic and abiotic factors. The results showed that: (1) AGB was positively correlated with species richness, Shannon-Wiener diversity, and Simpson diversity ( $P < 0.001$ ), but not with evenness, consistent with the niche complementarity hypothesis. (2) AGB exhibited significant positive linear relationships with community leaf carbon, nitrogen, and phosphorus contents ( $P < 0.001$ ), which is consistent with the prediction of the mass ratio hypothesis. (3) Among abiotic factors, AGB was significantly positively

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金 (2022D01C676, 2024D01C33)

收稿日期: 2025-08-17; 采用日期: 2025-10-22

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhouxiaolong@xju.edu.cn

correlated with latitude, altitude, and annual precipitation ( $P < 0.001$ ). Conversely, it exhibited a significant negative correlation with mean annual temperature ( $P < 0.001$ ). Notably, among all studied biotic and abiotic factors, altitude exerted the most significant influence on AGB, accounting for 18.21% of the observed biomass variation. (4) Geographical factors indirectly but significantly influenced AGB via climatic factors and community functional traits, while climatic factors and community functional traits had significant direct effects on AGB. This revealed a hierarchical AGB regulatory mechanism: “geographical pattern dominance-climatic stress intensification-community functional trait response”. These findings advance understanding of the multidimensional controls of AGB and provide a framework for sustainable grassland management in arid mountain-basin systems.

**Key Words:** aboveground biomass; species diversity; community functional traits; geographic factors; climatic factors

生物量作为最重要的生态系统功能,可以表征植被对光照、水分和热量等资源的利用效率及其碳汇能力,受到生物因素与非生物因素的共同调控<sup>[1-2]</sup>。生物因素通过功能性状优化和生物多样性变化来影响群落结构<sup>[3-4]</sup>,进一步影响生物量的积累;而非生物因素为生物量的积累提供了基本的环境条件,包括温度、水分和光照等<sup>[2, 5]</sup>。

在生物因素中,物种多样性被认为是影响生物量的关键变量,其与生物量的关系研究已成为现代生态学的重要前沿领域<sup>[6-7]</sup>。前期关于物种多样性与生物量的研究,发现两者之间呈现多种关系,例如,正相关关系<sup>[8-9]</sup>,负相关关系<sup>[10]</sup>,单峰曲线关系<sup>[11-12]</sup>或者无显著关系<sup>[7]</sup>。造成这种多样化关系的原因可能是生态系统类型的空间异质性、水热资源梯度分布格局以及研究尺度的选择效应<sup>[13-14]</sup>。此外,群落功能性状(如叶片碳、氮、磷含量)通过反映植物资源获取-保存策略直接影响生物量<sup>[15]</sup>。其中,碳作为光合作用基础,在干旱区恢复实验中显著调控生物量积累<sup>[16]</sup>;氮作为叶绿体能量代谢与产物合成的关键元素,协同磷(参与能量代谢与核酸合成)共同构成生物量形成的限制因子<sup>[17]</sup>。当前关于生物量的决定机制主要有两种假说,即生态位互补假说和质量比假说。生态位互补假说认为在同一群落中,物种间因生态位差异能更高效利用资源,从而提升群落生物量<sup>[18]</sup>;而质量比假说则认为群落生物量主要取决于优势物种的功能性状<sup>[19]</sup>。前期关于这两种假说的验证多集中于局域尺度的控制实验,在区域尺度上这两种假说如何发挥作用的研究很少。

前期研究表明各类非生物因子也会对地上生物量产生不同影响<sup>[20]</sup>。例如地理因子中的经度、纬度和海拔是影响生物量的关键因子。纬度引发的温度和光照变化会显著影响生物量的积累:低纬度地区太阳辐射强、温度高及光照充足,利于植物光合作用,通常生物量较高;随着纬度的升高,太阳辐射减弱、温度降低及光照条件改变,生物量呈现减少趋势<sup>[21-22]</sup>。经度的变化主要通过降水分布进而影响生物量<sup>[23]</sup>。海拔对于生物量的影响呈现出高度的复杂性。具体而言,随着海拔不断攀升,温度会逐渐降低;然而,降水情况因地域差异而异。这种气温与降水变化的不同步、不确定性,使得生物量在不同海拔梯度上的分布呈现多样性<sup>[24]</sup>。与地理因子不同,气象因子中的降水和温度可以直接影响生物量。作为草地生态系统植被生长发育的主要限制因素,降水与生物量多呈现正相关关系,这一规律在内蒙古荒漠草原<sup>[25]</sup>、欧洲中部草原<sup>[26]</sup>和美国南部大平原<sup>[27]</sup>都得到了验证,降水的增加均显著促进了当地草地群落生物量的提高。适当的增温有利于高寒草地生物量的提高<sup>[28]</sup>,但是却抑制了温带草原生物量的提高<sup>[29]</sup>,这可能是因为温度过高会加剧水分蒸发、诱发干旱及干扰植物生理代谢,最终导致生物量下降。

山盆系统(Mountain-Basin System, MBS)由山地植被垂直带系统和荒漠盆地的同心环形(地质-地貌)植被地带所构成,是中亚干旱区典型的地貌结构<sup>[30]</sup>。在山盆系统中,从山地向盆地,温度因海拔降低而升高,但是盆地底部可能因逆温现象出现低温<sup>[31]</sup>;降雨则因迎风坡抬升作用增多,背风坡及盆地内部因雨影效应和地形封闭而降雨稀少<sup>[32]</sup>。在干旱半干旱地区普遍存在着由山地和盆地交错组成的山盆系统,其脆弱的生态本底与剧烈的水热波动使生物量呈现梯度性的变化,为探究生物量的变化规律提供了理想场所。阿克苏地区位于中亚干旱区的核心地带,境内分布着典型的山盆系统,然而在其中所开展的关于生物量变化机制研究依然较

少。前期研究多依赖单一尺度的数据,未能充分整合地理、气候和植物功能性状等多方面数据以揭示驱动路径。鉴于此,本研究以阿克苏地区草地为研究对象,从生物因素和非生物因素入手,试图回答以下科学问题:(1)在山盆系统中群落地上生物量呈现怎样的变化规律?(2)群落地上生物量的主要影响因素是什么?(3)生物因素和非生物因素如何共同调控草地群落地上生物量?

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区域位于新疆阿克苏地区(78°03′—84°07′, 39°30′—42°41′),地处天山山脉中段南麓与塔里木盆地北缘,形成了典型的山盆系统地理格局(图1)。地势北高南低,整体由西北向东南倾斜,北部为高耸的天山山地,最高海拔托木尔峰的7443.8 m;中部为天山山前洪积-冲积倾斜平原(山前带);南部则过渡到广阔的塔里木盆地荒漠平原区,区域最低海拔约950 m左右(位于塔里木河沿岸),区域平均海拔1104 m。阿克苏地区总面积为1.313×10<sup>5</sup> km<sup>2</sup>,北部山区(含中高山带)约占区域总面积的30%,中部山前冲洪积倾斜平原带约占40%,南部荒漠平原区约占30%<sup>[33]</sup>。气候属于典型的暖温带极端干旱大陆性气候,气候干旱,降雨稀少,冬季干冷,夏季干热,年均降水量为42.4 mm,年均温度为9.9℃<sup>[34]</sup>。阿克苏地区常见草原类型有:温性荒漠类草原、草原化荒漠类草原、温性草原和低地草甸类草原。

### 1.2 植物群落调查和指标获取

在2023和2024年6—7月,对阿克苏地区草地进行野外样方调查,由北向南设置216个样地,在每个样地设置1个样方(1 m×1 m)对草本植物进行调查采样。首先,对样方内的物种进行基本信息调查。记录样方内所有植物的物种名称、物种数量以及该样方的盖度,利用GPS记录每个样地的经度(Longitude, Lon)、纬度(Latitude, Lat)和海拔高度(Altitude, Alt)。然后齐地面剪取植物的地上部分,放于信封中。回到室内后及时称取鲜重,之后置于65℃烘箱中烘干至恒重,用电子秤(精确度为1/10000 g)称其干重即为该样方的地上生物量。计算每个采样点中小样方的地上生物量,代表该点植物群落地上生物量(Above-ground biomass, AGB, g/m<sup>2</sup>)。在实验室内将所有植物叶片收集并进行混合研磨用以测定群落水平叶片碳、氮、磷含量,其中,重铬酸钾消化法测量叶片碳含量(Leaf carbon content, LCC)<sup>[35]</sup>,半微量凯氏定氮法测定叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LNC)<sup>[36]</sup>、钼锑抗比色法测定叶片磷含量(Leaf phosphorus content, LPC)<sup>[37]</sup>。

### 1.3 物种多样性计算

物种多样性指数采用物种丰富度(Species richness,  $S$ )、Shannon-Wiener多样性指数(Shannon-Wiener diversity index,  $H$ )、Simpson多样性指数(Simpson index,  $D$ )、均匀度指数(Pielou index,  $J$ )四个指标。具体计算公式如下:

$$\text{物种丰富度}(S) \quad S = N$$

$$\text{Shannon-Wiener多样性指数}(H) \quad H = - \sum_{i=1}^N P_i \times \ln P_i$$

$$\text{Simpson多样性指数}(D) \quad D = 1 - \sum_{i=1}^N P_i^2$$

$$\text{均匀度指数}(J) \quad J = \frac{H}{\ln N}$$

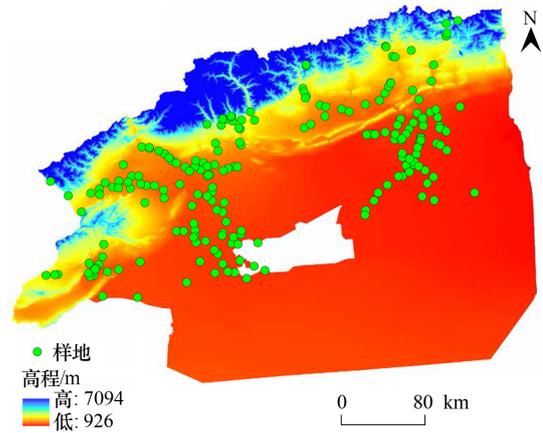


图1 采样点分布图

Fig.1 Distribution map of sampling point

式中, $N$  为样方内物种数, $P_i$  为物种相对多度。

#### 1.4 气候数据

从国家地球系统科学数据中心(<https://www.geodata.cn/main>)获取 2014—2023 年分辨率为 1 km 的降雨数据<sup>[38]</sup>,根据样地的经纬度信息,采用 ArcGIS 10.8 的 Spatial Analyst 模块的提取分析对降雨数据进行采样,得到研究区空间分辨率为 1km 的年降水量(Mean annual precipitation, MAP)和年均温度(Mean annual temperature, MAT)。其中,年降水量的单位是 mm,年均温度的单位是℃。

#### 1.5 数据分析

首先基于物种多度计算物种多样性指标(物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数和均匀度指数)。在模型构建阶段,先通过一元线性回归筛选与地上生物量显著相关的预测变量(物种多样性、环境因子和群落功能性状),继而建立多元线性回归模型。采用方差膨胀因子(Variance Inflation Factor, VIF)逐步降维优化模型,逐步剔除 VIF > 10 的高共线性变量直至模型赤池信息量准则(Akaike Information Criterion, AIC)达到最小,确立最优解释模型。为了解不同因子对地上生物量变化的相对贡献,基于层次分割定量分解生物因子和非生物因子对地上生物量的独立解释率,该方法通过方差分解有效规避共线性干扰<sup>[39]</sup>。为解析多维度因子的作用路径,将解释变量系统地划分为三类,分别为地理因子(包含经度、纬度和海拔)、气候因子(包含年均温度和年降水量)、群落功能性状(包含群落叶片碳含量、氮含量、磷含量)。其中地理因子中的经度均匀度标准化载荷较低(低于 0.6 的常用阈值)。据此,我们删除了这个低载荷的观测变量,以确保每个潜变量都由一组高度一致且可靠的指标来定义。然后用偏最小二乘结构方程模型(Partial Least Squares Structural Equation Modeling, PLS-SEM)量化三类因子对地上生物量的直接效应及交互作用网络,模型拟合优度通过 GoF 指数评估<sup>[40]</sup>。

所有数据均在 R4.4.2 中进行分析,物种多样性的各类指标使用“vegan”包,多元线性模型筛选及检验用到了“MASS”、“car”包,层次分割使用了“glm.hp”包,偏最小二乘结构方程模型使用“pls.path”包。所有数据均利用“ggplot2”包完成绘图制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 阿克苏地区草地地上生物量与物种多样性之间的关系

通过分析四种物种多样性指数与地上生物量的关系(图 2),发现地上生物量与物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数以及 Simpson 多样性指数均呈现显著的正线性回归关系( $P < 0.001$ ),决定系数分别为 0.36、0.37 和 0.26,而均匀度指数与地上生物量之间无显著关系( $P < 0.05$ )。这表明随着物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数和 Simpson 多样性指数的增加,地上生物量呈现显著增加的趋势。

### 2.2 地上生物量与植物群落功能性状之间的关系

群落叶片碳含量、氮含量和磷含量与地上生物量均呈现显著正线性回归关系( $P < 0.001$ ),决定系数分别为 0.36、0.14、0.10,表明随着群落叶片碳含量、氮含量和磷含量的增加,地上生物量呈显著增加的趋势(图 3)。

### 2.3 地上生物量与非生物因子的关系

地上生物量与纬度和海拔呈现显著正线性回归关系( $P < 0.001$ ),决定系数分别为 0.31、0.55,表明随着纬度和海拔的增加,地上生物量呈显著增加的趋势。地上生物量与年降水量呈现显著正线性回归关系( $P < 0.001$ ),决定系数为 0.56,表明随着年降水量的增加,地上生物量呈显著增加的趋势;而地上生物量与年均温呈现显著负线性回归关系( $P < 0.001$ ),决定系数为 0.59,表明随着年均温的增加,地上生物量呈显著减少的趋势(图 4、图 5)。

### 2.4 地上生物量影响因子的相对重要性排序

结果表明,所有因子共解释了生物量 69% 的方差变异,地理因子贡献度最高为 32.34%、气候因子贡献了 31.14%,群落功能性状和物种多样性分别贡献了 19.88% 和 16.64%;其中,海拔、年均温和年降水量为解释率

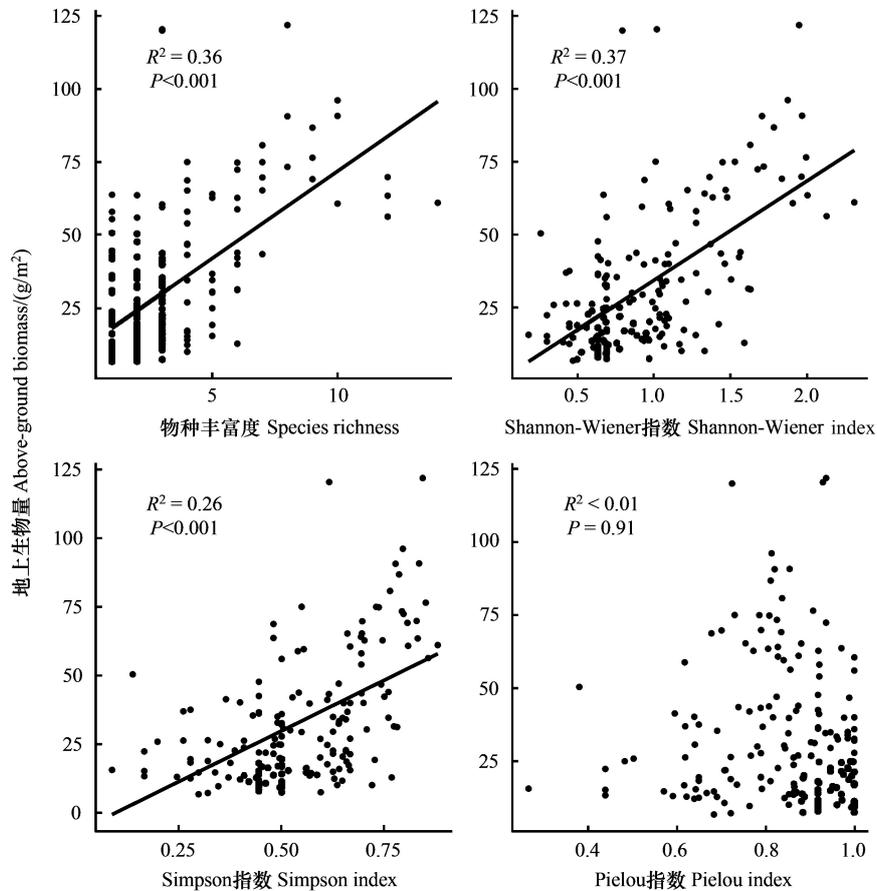


图2 物种多样性与地上生物量之间的关系

Fig.2 Relationship between species diversity and aboveground biomass

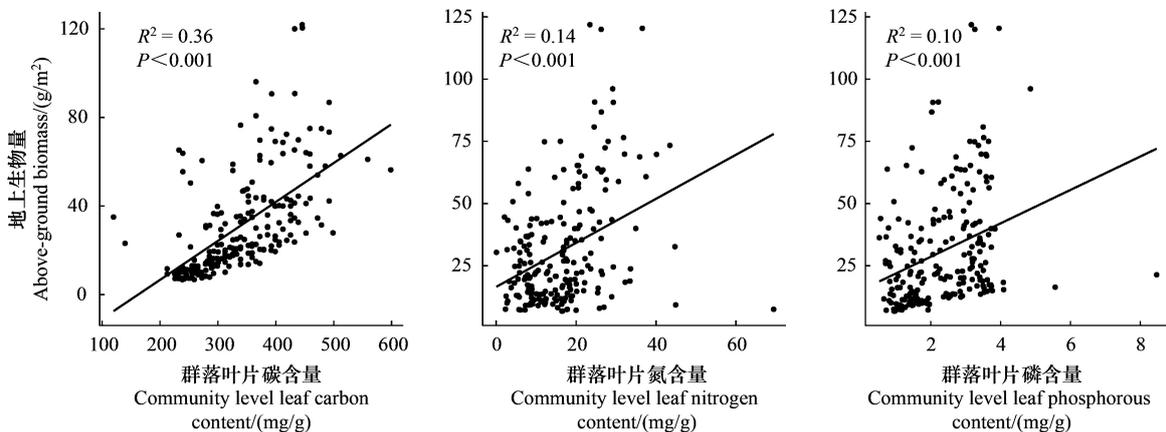


图3 植物群落功能性状与地上生物量之间的关系

Fig.3 Relationship between functional traits of plant communities and aboveground biomass

较高的三个因子,解释率分别为 18.21%、18%、16.28%,群落功能性状和物种多样性相对解释率较低。逐步回归结果表明,对群落地上生物量解释最优的指标组合为经度+海拔+物种丰富度+Shannon-Wiener 多样性指数+群落叶片碳含量的组合,解释了地上生物量变异的 68% ( $P < 0.001$ ) (图 6)。

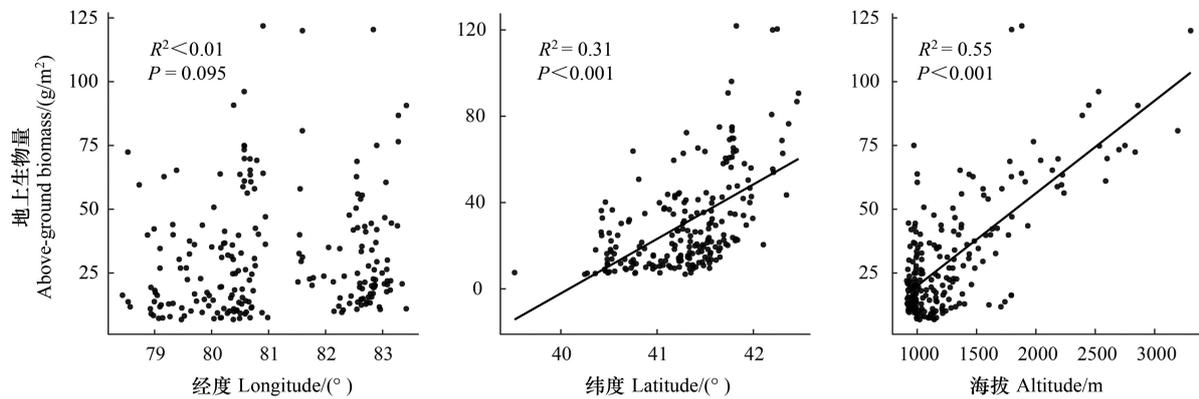


图4 地理因子与地上生物量之间的关系

Fig.4 Relationship between geographical factors and aboveground biomass

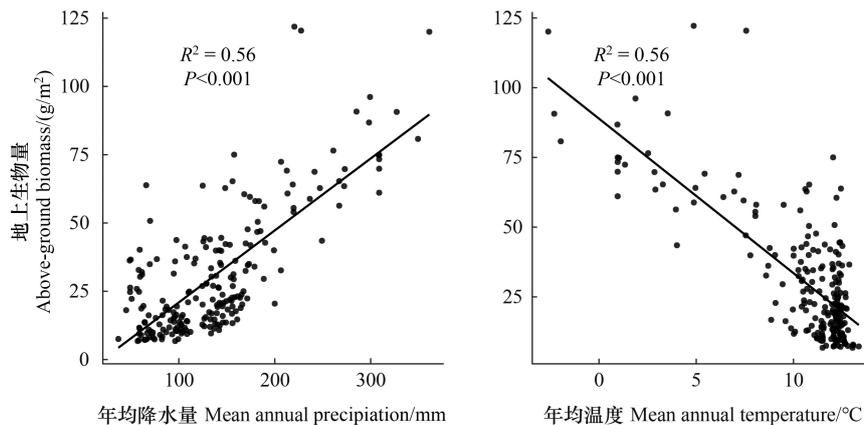


图5 气候因子与地上生物量之间的关系

Fig.5 Relationship between climatic factors and aboveground biomass

## 2.5 地上生物量的影响路径

结构方程模型结果表明,模型共解释了地上生物量 64% 的变异。地理因子通过气候因子和群落功能性状对地上生物量有显著的间接影响,路径系数分别为 0.59 ( $P < 0.001$ ) 和 0.09 ( $P < 0.01$ ),而气候因子和群落功能性状对地上生物量产生显著的直接影响,路径系数分别为  $-0.62$  ( $P < 0.001$ ) 和  $0.18$  ( $P < 0.01$ ),物种多样性虽能直接影响地上生物量,但其影响并不显著。其中,地理因子对地上生物量影响最大(图 7)。

## 3 讨论

### 3.1 生态位互补效应驱动地上生物量

本研究发现阿克苏地区草地三种物种多样性指标,即物种丰富度、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数与地上生物量呈现显著正线性关系,而均匀度指数与地上生物量不显著。生态位互补效应可以解释物种多样性与地上生物量之间的正相关关系<sup>[8]</sup>,即在阿克苏地区山盆系统中,由于山地和盆地环境差异显著,不同区域可能存在众多生态位差异明显的物种,随着物种多样性的增加,不同物种能够充分利用山地和盆地多样化的资源,通过物种冗余和功能互补更好地适应环境实现生态位互补,优化生态系统功能,从而维持较高的草地生物量<sup>[41]</sup>。此外,抽样效应也可以解释正相关关系,阿克苏山盆系统具有复杂的地形,在物种库贫乏、环境严酷的荒漠区域,生物量由少数几个高竞争力的荒漠先锋物种(如骆驼刺、花花柴、河西菊等)主导,

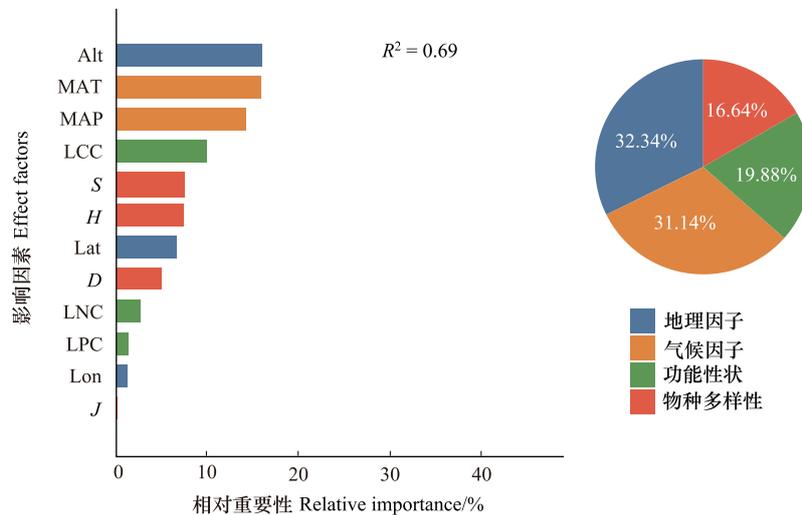


图 6 生物因素和非生物因素对地上生物量的解释率

Fig.6 Interpretation rate of biotic factors and abiotic factors on aboveground biomass

Alt:海拔 Altitude; MAT:年均温度 Mean annual temperature; MAP:年均降水量 Mean annual precipitation; LCC:叶片碳含量 Leaf Carbon Content; S:物种丰富度 Species richness; H:Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index; Lat:纬度 Latitude; D: Simpson 多样性指数 Simpson index; LNC:叶片氮含量 Leaf Nitrogen Content; LPC:叶片磷含量 Leaf Phosphorus Content; Lon:经度 Longitude; J:Pielou index 均匀度指数

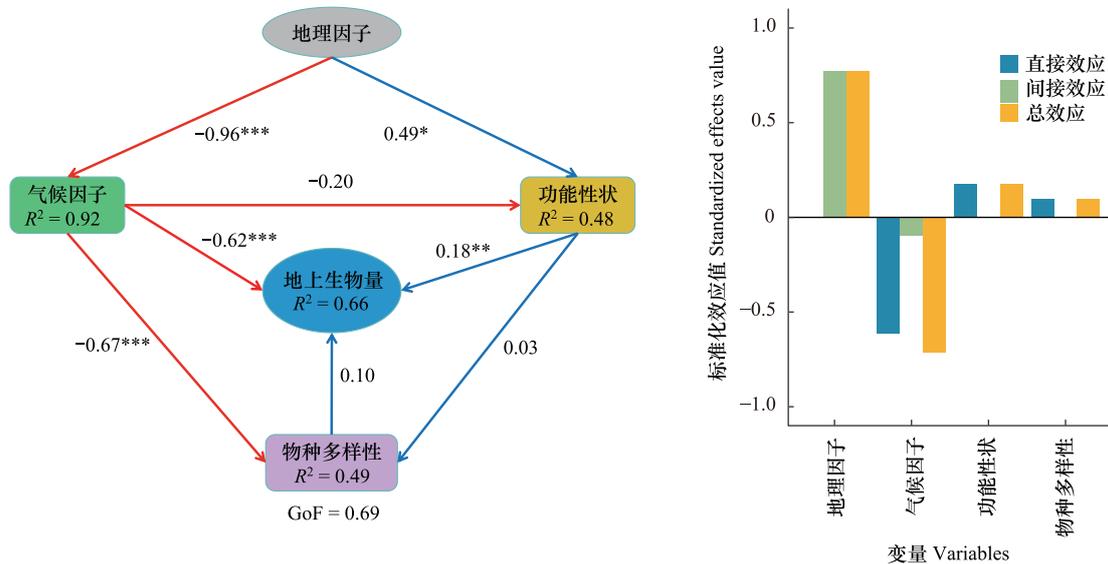


图 7 生物因素和非生物因素对地上生物量影响的结构方程模型

Fig.7 Structural equation model of the effects of biotic factors and abiotic factors on aboveground biomass

蓝色线和红色线分别表示正相关和负相关,箭头上的数字表示标准化的路径系数,  $R^2$  值表示模型所解释的变化比例, GoF 表示模型拟合优度 (GoF 值范围应为 0—1, 0.69 为强适配); \* 表示  $P < 0.05$ ; \*\* 表示  $P < 0.01$ ; \*\*\* 表示  $P < 0.001$

物种多样性增加时,样本中包含这些高生物量物种的概率也增加,从而实现更高的生物量<sup>[42]</sup>。

### 3.2 质量比假说影响群落功能性状与地上生物量的线性关系

本研究结果显示,阿克苏地区植物群落叶片碳含量、叶片氮含量和叶片磷含量均与地上生物量呈显著正线性回归关系,这一结果符合质量比假说,即生态系统的功能主要由优势种的功能性状决定<sup>[43]</sup>。阿克苏山盆

系统内某些优势物种可能具备更有利于生长和生物量积累的功能性状,在资源相对丰富的区域,优势物种可能凭借其较高的叶片氮含量等优势功能性状,在群落中占据主导地位,对群落生物量的贡献更为显著;在资源相对匮乏的区域,耐贫瘠的优势物种则可能凭借其特定的功能性状在恶劣环境下生存并积累一定的生物量。例如,骆驼刺等深根系优势物种在干旱胁迫下通过高效水分利用主导群落生物量<sup>[44]</sup>。从叶片经济谱视角来看,叶片碳含量、氮含量和磷含量反映了植物资源获取策略<sup>[45]</sup>。具体而言,具有高氮磷含量的植物通常与快速投资-回报策略相关,这种策略促进了个体生长,进而提升群落生物量。相反,低氮磷含量的植物则采取保守的资源利用策略,尽管在资源受限环境中占优,但其生物量积累却较慢<sup>[46]</sup>。在阿克苏干旱区,高氮磷物种可以更快地适应资源脉冲(如降水事件),通过快速生长捕获有限资源,造成生物量积累<sup>[47]</sup>。

### 3.3 海拔是非生物因子中对地上生物量影响最大的因子

研究发现,在阿克苏地区,海拔是所有因子中对地上生物量影响最大的因子,可单独解释 18.21%的地上生物量变化。阿克苏地区高海拔群落地上生物量更高,这一现象揭示了干旱区山地系统的独特驱动机制。尽管高海拔意味着更低的温度和更短的生长季(这些因素通常会限制生物量),但在本研究系统中,水分是比温度更为强烈的第一限制因子。海拔升高带来的降水增加与低温减少蒸散的协同效应<sup>[48]</sup>,极大地提高了水分可用性,彻底缓解了低海拔地区存在的极端干旱胁迫<sup>[49]</sup>,这一强大的正向驱动不仅抵消了温度的负面效应,甚至通过避免夏季高温胁迫、创造昼夜温差大的高效光合环境,主导了地上生物量的积累<sup>[50]</sup>。因此,高海拔地区形成了一个短暂但水热条件极佳的高质量生长季,其单位时间生产力远高于低海拔漫长但充满胁迫的生长季。此外,人为干扰随海拔升高而减少,进一步促进了这一过程。最终,水分增益及其相关效应对地上生物量的促进作用远大于温度降低和生长季缩短的抑制作用,导致了净生物量的增加<sup>[51]</sup>。这一结果凸显了在干旱区生态系统中,基于海拔梯度的水热组合是理解植被格局的关键。

### 3.4 阿克苏地区草地地上生物量调控机制

研究结果表明,地理因子对草地地上生物量起主导作用,气候因子次之,且总体上呈负向影响。这一调控机制可归纳为“地理格局主导—气候胁迫强化—群落功能性状响应”模式(图 7)。地理因子(如纬度和海拔)高度稳定,决定了区域水热和土壤等基础环境,其影响深远且起根本性控制作用<sup>[52]</sup>。相比之下,气候因子(如温度、降水)年际波动大<sup>[53]</sup>,且其空间分布本身受地理因子调节(如地形对降水的再分配)<sup>[54]</sup>,因此其作用处于从属地位。尽管年降水量与地上生物量呈正相关,但降水的时空分布不均限制了其促进作用<sup>[55]</sup>。高温会加剧蒸散,抵消降水增益,并增加植物呼吸消耗,从而总体上使气候因子呈现对地上生物量的负效应<sup>[56]</sup>。环境梯度还通过筛选植物功能性状间接影响生物量<sup>[57]</sup>。高海拔山区以资源获取型性状为主(如高叶片氮含量),利于地上生物量积累;而干旱平原区以资源保守型策略为主,限制了地上生物量积累。

## 4 结论

本研究发现,新疆阿克苏干旱区草地地上生物量受生物与非生物因素共同调控,其中海拔的影响最为突出。地理因子(经度除外)通过气候因子和群落功能性状产生显著的间接影响,而气候因子与功能性状则对地上生物量产生显著的直接影响,从而形成“地理格局主导-气候胁迫强化-群落功能性状响应”的生物量调控机制。基于此,本研究提出以下放牧管理建议:在高海拔区进行季节性休牧和划区轮牧,避免过度放牧破坏脆弱的水热平衡;在低海拔区通过开发水源、优化饮水点布局来减轻草场局部压力,促进草地均匀利用。研究结果为干旱区草地的生态保护与可持续利用提供科学依据。

### 参考文献(References):

- [ 1 ] Kerkhoff A J, Enquist B J. Ecosystem allometry: the scaling of nutrient stocks and primary productivity across plant communities. *Ecology Letters*, 2006, 9(4): 419-427.
- [ 2 ] Wang C W, Yu W Y, Ma L N, Ye X H, Erdenebileg E, Wang R Z, Huang Z Y, Indree T, Liu G F. Biotic and abiotic drivers of ecosystem multifunctionality: Evidence from the semi-arid grasslands of northern China. *Science of the Total Environment*, 2023, 887: 164158.

- [ 3 ] Schumacher J, Roscher C. Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos*, 2009, 118(11): 1659-1668.
- [ 4 ] Heilpern S A, Weeks B C, Naeem S. Predicting ecosystem vulnerability to biodiversity loss from community composition. *Ecology*, 2018, 99(5): 1099-1107.
- [ 5 ] Kubota C. Growth, development, transpiration, and translocation as affected by abiotic environmental factors. *Plant Factory*, 2020: 207-220.
- [ 6 ] Whittaker R J. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, 2010, 91(9): 2522-2533.
- [ 7 ] Adler P B, Seabloom E W, Borer, E T, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole W S, O'Halloran L R, Grace J B, Anderson T M, Bakker J D, Biederman L A, Brown C S, Buckley Y M, Calabrese L B. Productivity Is a Poor Predictor of Plant Species Richness. *Science*, 2011, 333(6050): 1750-1753.
- [ 8 ] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E D, Siamantziouras A S D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286(5442): 1123-1127.
- [ 9 ] Zhang Y, Chen H Y H. Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1245-1252.
- [ 10 ] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner M M, Renner S C, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig M C, Schaefer H M, Schloter M, Schmitt B, Schöning I, Schrupf M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P C, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Willeke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, 536(7617): 456-459.
- [ 11 ] Yu Y, Peñuelas J, Sardans J, Pei J Y, Li G, Liu G L, Ye J S. Water addition but not reduction alters plant biomass-diversity relationship. *Global Change Biology*, 2024, 30(7): e17430.
- [ 12 ] Guo Q F, Berry W L. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, 1998, 79(7): 2555-2559.
- [ 13 ] Zou J Y, Luo Y H, Seidl R, Thom D, Liu J, Geres L, Richter T, Ye L J, Zheng W, Ma L L, Song J, Xu K, Li D Z, Gao L M, Seibold S. No generality in biodiversity-productivity relationships along elevation in temperate and subtropical forest landscapes. *Forest Ecosystems*, 2024, 11: 100187.
- [ 14 ] Chase J M, Leibold M A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 2002, 416(6879): 427-430.
- [ 15 ] Chen J, Chen M, Liu S, Xing H S, Li F F, Xu G X, Shi Z M. Elevational patterns and drivers of leaf carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry in an alpine-gorge region on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 2024, 24(2): 3953-3968.
- [ 16 ] Balazs K R, Munson S M, Butterfield B J. Functional composition of plant communities mediates biomass effects on ecosystem service recovery across an experimental dryland restoration network. *Functional Ecology*, 2022, 36(9): 2317-2330.
- [ 17 ] Akhtar K, Ain N U, Vara Prasad P V, Naz M, Aslam M M, Djalovic I, Riaz M, Ahmad S, Varshney R K, He B, Wen R H. Physiological, molecular, and environmental insights into plant nitrogen uptake, and metabolism under abiotic stresses. *The Plant Genome*, 2024, 17(2): e20461.
- [ 18 ] Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412(6842): 72-76.
- [ 19 ] Smith M D, Koerner S E, Knapp A K, Avolio M L, Chaves F A, Denton E M, Dietrich J, Gibson D J, Gray J, Hoffman A M, Hoover D L, Komatsu K J, Silletti A, Wilcox K R, Yu Q, Blair J M. Mass ratio effects underlie ecosystem responses to environmental change. *Journal of Ecology*, 2020, 108(3): 855-864.
- [ 20 ] Chen R F, Ran J Z, Hu W G, Dong L W, Ji M F, Jia X, Lu J L, Gong H Y, Aqeel M, Yao S R, An L Z, He J S, Niklas K J, Deng J M. Effects of biotic and abiotic factors on forest biomass fractions. *National Science Review*, 2021, 8(10): nwab025.
- [ 21 ] Wiegand T, Wang X G, Fischer S M, Kraft N J B, Bourg N A, Brockelman W Y, Cao G H, Cao M, Chanthorn W, Chu C J, Davies S, Ediriweera S, Savitri Gunatilleke C V, Gunatilleke I A U N, Hao Z Q, Howe R, Jiang M X, Jin G Z, Kress W J, Li B H, Lian J Y, Lin L X, Liu F, Ma K P, McShea W, Mi X C, Myers J A, Nathalang A, Orwig D A, Shen G C, Su S H, Sun I F, Wang X H, Wolf A, Yan E R, Ye W H, Zhu Y, Huth A. Latitudinal scaling of aggregation with abundance and coexistence in forests. *Nature*, 2025, 640(8060): 967-973.
- [ 22 ] Chu C J, Lutz J A, Král K, Vrška T, Yin X, Myers J A, Abiem I, Alonso A, Bourg N, Burslem D F R P, Cao M, Chapman H, Condit R, Fang S Q, Fischer G A, Gao L M, Hao Z Q, Hau B C H, He Q, Hector A, Hubbell S P, Jiang M X, Jin G Z, Kenfack D, Lai J S, Li B H, Li X K, Li Y D, Lian J Y, Lin L X, Liu Y K, Liu Y, Luo Y H, Ma K P, McShea W, Memiaghe H, Mi X C, Ni M, O'Brien M J, de Oliveira A A,

- Orwig D A, Parker G G, Qiao X J, Ren H B, Reynolds G, Sang W G, Shen G C, Su Z Y, Sui X H, Sun I F, Tian S Y, Wang B, Wang X H, Wang X G, Wang Y S, Weiblen G D, Wen S J, Xi N X, Xiang W S, Xu H, Xu K, Ye W H, Zhang B W, Zhang J X, Zhang X T, Zhang Y M, Zhu K, Zimmerman J, Storch D, Baltzer J L, Anderson-Teixeira K J, Mittelbach G G, He F L. Direct and indirect effects of climate on richness drive the latitudinal diversity gradient in forest trees. *Ecology Letters*, 2019, 22(2): 245-255.
- [23] Yang M X, Chen A, Zhang M, Gu Q, Wang Y H, Guo J, Yang D, Zhao Y, Huang Q, Ma L C, Yang X C. Relationship between plant species diversity and aboveground biomass in alpine grasslands on the Qinghai-Tibet Plateau: Spatial patterns and the factors driving them. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, 11: 1138884.
- [24] Fang T, Rao M D, Chen Q T, Liu S J, Lai J P, Chen T T, Ye D. Different biomass allocation strategies of geophytes and non-geophytes along an altitude gradient. *Ecological Indicators*, 2023, 146: 109805.
- [25] Li X Y, Hu Y, Song Z B, Cong P, Cheng H, Zheng X B, Song W J, Yue P, Wang S K, Zuo X A. Precipitation-induced biomass enhancement and differential allocation in Inner Mongolia's herbaceous and shrub communities. *Science of the Total Environment*, 2024, 954: 176483.
- [26] Md H, Carl B. Enhanced aboveground biomass by increased precipitation in a Central European grassland. *Ecological Processes*, 2018, 7(1): 37.
- [27] Zhou X H, Talley M, Luo Y Q. Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in southern great Plains, USA. *Ecosystems*, 2009, 12(8): 1369-1380.
- [28] Mi J, Ou J, Liu H, Shi J, Chen D M, Bai Y F. The loss of plant species diversity dominated by temperature promotes local productivity in the steppe of eastern Inner Mongolia. *Ecological Indicators*, 2022, 139: 108953.
- [29] Wu W J, Sun R J, Liu L R, Liu X D, Yu H Y, Ma Q H, Qi M, Li L, Li Y B, Zhou G S, Xu Z Z. Precipitation consistently promotes, but temperature inversely drives, biomass production in temperate vs. alpine grasslands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 329: 109277.
- [30] Tai X L, Epstein H E, Li B. Elevation and climate effects on vegetation greenness in an arid mountain-basin system of central Asia. *Remote Sensing*, 2020, 12(10): 1665.
- [31] Yoshino M M. Thermal belt and cold air drainage on the mountain slope and cold air lake in the basin at quiet, clear night. *GeoJournal*, 1984, 8(3): 235-250.
- [32] Galewsky J. Rain shadow development during the growth of mountain ranges: an atmospheric dynamics perspective. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 2009, 114(F1): 2008JF001085.
- [33] Zheng B X. Glacial geomorphological map (1: 200 000) of Mt. tomur region, Tianshan (abstract). *Annals of Glaciology*, 1986, 8: 209.
- [34] Xu J H, Chen Y N, Lu F, Li W H, Zhang L J, Hong Y L. The Nonlinear trend of runoff and its response to climate change in the Aksu River, western China. *International Journal of Climatology*, 2011, 31(5): 687-695.
- [35] Nelson D W, Sommers L E. Total Carbon, Organic Carbon, and Organic Matter // SSSA Book Series. Soil Science Society of America, American Society of Agronomy, 2018: 961-1010.
- [36] Jackson M L. Soil chemical analysis. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1958: 183-204.
- [37] Parkinson J A, Allen S E. A wet oxidation procedure suitable for the determination of nitrogen and mineral nutrients in biological material. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1975, 6(1): 1-11.
- [38] Peng S Z, Ding Y X, Liu W Z, Li Z. 1 km monthly temperature and precipitation dataset for China from 1901 to 2017. *Earth System Science Data*, 2019, 11(4): 1931-1946.
- [39] Lai J S, Zhu W J, Cui D F, Mao L F. Extension of the glmm.hp package to zero-inflated generalized linear mixed models and multiple regression. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 16(6): rtad038.
- [40] Schubert F, Rademaker M E, Henseler J. Assessing the overall fit of composite models estimated by partial least squares path modeling. *European Journal of Marketing*, 2023, 57(6): 1678-1702.
- [41] Wang S P, Isbell F, Deng W L, Hong P B, Dee L E, Thompson P, Loreau M. How complementarity and selection affect the relationship between ecosystem functioning and stability. *Ecology*, 2021, 102(6): e03347.
- [42] Scherber C, Eisenhauer N, Weisser W W, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze E D, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Beßler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement L W, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein A M, Koller R, König S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Lange M, Lauterbach D, Middelhoff C, Migunova V D, Milcu A, Müller R, Partsch S, Petermann J S, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu S, Schumacher J, Temperton V M, Tschamtk T. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 2010, 468(7323): 553-556.
- [43] Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1302-1305.
- [44] Zhang Z H, Tariq A, Zeng F J, Graciano C, Zhang B. Nitrogen application mitigates drought-induced metabolic changes in *Alhagi sparsifolia* seedlings by regulating nutrient and biomass allocation patterns. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 155: 828-841.
- [45] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species.

- Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 125-159.
- [46] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [47] Schwinning S, Sala O E. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 211-220.
- [48] Liu Z G, Chen Z, Yu G R, Yang M, Zhang W K, Zhang T Y, Han L. Ecosystem carbon use efficiency in ecologically vulnerable areas in China: Variation and influencing factors. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1062055.
- [49] Hovenden M J, Leuzinger S, Newton P C D, Fletcher A, Fatichi S, Lüscher A, Reich P B, Andresen L C, Beier C, Blumenthal D M, Chiariello N R, Dukes J S, Kellner J, Hofmockel K, Niklaus P A, Song J, Wan S Q, Classen A T, Langley J A. Globally consistent influences of seasonal precipitation limit grassland biomass response to elevated CO<sub>2</sub>. *Nature Plants*, 2019, 5(2): 167-173.
- [50] Yu J F, Zhang Y, Wang Y T, Luo X, Liang X Q, Huang X M, Zhao Y X, Zhou X Y, Li J P. Ecosystem photosynthesis depends on increased water availability to enhance carbon assimilation in semiarid desert steppe in northern China. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 38: e02202.
- [51] Li Z L, Zhang Y T, Yu D F, Zhang N, Lin J X, Zhang J W, Tang J H, Wang J F, Mu C S. The influence of precipitation regimes and elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis and biomass accumulation and partitioning in seedlings of the rhizomatous perennial grass *Leymus chinensis*. *PLoS One*, 2014, 9(8): e103633.
- [52] Wang Y, Sun J, Lee T M. Altitude dependence of alpine grassland ecosystem multifunctionality across the Tibetan Plateau. *Journal of Environmental Management*, 2023, 332: 117358.
- [53] Jucker T, Hardwick S R, Both S, Elias D M O, Ewers R M, Milodowski D T, Swinfield T, Coomes D A. Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. *Global Change Biology*, 2018, 24(11): 5243-5258.
- [54] Ma Y R, Guan Q Y, Sun Y F, Zhang J, Yang L Q, Yang E Q, Li H C, Du Q Q. Three-dimensional dynamic characteristics of vegetation and its response to climatic factors in the Qilian Mountains. *Catena*, 2022, 208: 105694.
- [55] Wei P, Pan X B, Xu L, Hu Q, Zhang X T, Guo Y Y, Shao C X, Wang C C, Li Q Y, Yin Z W. The effects of topography on aboveground biomass and soil moisture at local scale in dryland grassland ecosystem, China. *Ecological Indicators*, 2019, 105: 107-115.
- [56] Piancharoenwong A, Badir Y F. IoT smart farming adoption intention under climate change: The gain and loss perspective. *Technological Forecasting and Social Change*, 2024, 200: 123192.
- [57] Li Z J, Liang M W, Li Z Y, Mariotte P, Tong X Z, Zhang J H, Dong L, Zheng Y, Ma W H, Zhao L Q, Wang L X, Wen L, Tuvshintogtokh I, Gornish E S, Dang Z H, Liang C Z, Li F Y. Plant functional groups mediate effects of climate and soil factors on species richness and community biomass in grasslands of Mongolian Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(4): 679-691.