

# 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

焦翠翠<sup>1,2</sup>, 于贵瑞<sup>1</sup>, 何念鹏<sup>1</sup>, 马安娜<sup>1</sup>, 葛剑平<sup>3</sup>, 胡中民<sup>1</sup>

(1. 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 中国生态系统研究网络综合研究中心, 北京 100101; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 北京师范大学生命科学学院, 北京 100875)

**摘要:** 本文以欧亚大陆草原为研究对象, 收集和整合分析了该区域采用收获法实测的地上生物量数据, 探讨了地上生物量的空间分布规律, 地上生物量空间格局与环境因子之间的关系。主要结论为: ① 欧亚大陆草原地上生物量的空间格局具有复杂的水平和垂直地带性分布规律, 具体表现为: 随着纬度的升高, 海拔的升高, 地上生物量都呈开口向下的抛物线变化趋势; 随着经度的增大, 呈开口向上的抛物线变化趋势。② 欧亚大陆草原地上生物量的空间分布虽然与年平均温度、年总太阳辐射、表层土壤(0~30 cm)的砾石含量、pH和有机碳含量有一定的相关关系, 但是, 主要受到年总降水量空间变异的影响。③ 欧亚大陆草原地上生物量的空间格局与年总降水量空间变异之间呈现为高斯函数关系, 这主要是由青藏高原独特的草原分布与环境因素空间格局特征决定的。

**关键词:** 地上生物量; 空间格局; 欧亚大陆草原; 抛物线; 高斯函数

DOI: 10.11821/dlxb201605007

## 1 引言

自工业革命以来, 由于人类活动的影响, 大气中的CO<sub>2</sub>浓度逐渐上升, 全球不断暖化<sup>[1]</sup>。全球碳循环和碳收支格局的研究已经成为环境和生态学科中关注的焦点问题<sup>[2-4]</sup>。植被生物量作为陆地生态系统碳库的重要组成部分<sup>[5]</sup>, 是全球碳循环研究的重要内容<sup>[6-9]</sup>。草地是地球上广泛分布的生态系统之一, 约占陆地表面的20%, 碳储量约占陆地生态系统的10%<sup>[10]</sup>, 年均碳汇值约为0.5 Pg C, 在全球碳循环和气候调节中起着重要的作用<sup>[11-13]</sup>。因此, 探讨草地生物量的空间格局及其与环境因子的关系是理解全球碳循环、合理保护草地资源的基础。

全球的温带草地生态系统主要有分布于北美洲的普列里 (Prairie)、拉丁美洲的潘珀斯 (Pampas)、非洲南部的维尔德 (Veld) 和欧亚大陆的斯太普 (Steppe)。其中, 欧亚大陆的斯太普草原 (以下称“欧亚大陆草原”) 位于北半球中纬度地区, 是世界上面积最大的草原区, 是全球草地生态系统的重要组成部分<sup>[14]</sup>。欧亚大陆草原西起欧洲多瑙河下游, 呈连续的带状或宽或窄地往东延伸, 经罗马尼亚、俄罗斯、蒙古, 东至中国的松

收稿日期: 2015-11-12; 修订日期: 2016-01-25

**基金项目:** 中国科学院战略性先导科技专项项目(XDA05050602); 国家自然科学基金项目(31290221) [Foundation: The Chinese Academy of Sciences Strategic Priority Research Program, No.XDA05050602; National Natural Science Foundation of China, No.31290221]

**作者简介:** 焦翠翠(1987-), 女, 博士, 主要从事草地生态系统碳源汇功能研究。E-mail: jiaocui1987@sina.cn

**通讯作者:** 于贵瑞(1959-), 男, 研究员, 博士生导师, 主要从事全球变化与生态系统碳氮水循环、生态系统管理和植物生理生态研究。E-mail: yugr@igsrr.ac.cn

辽平原,西南止于喜马拉雅山脉,东西绵延近110个经度<sup>[15]</sup>。

欧亚大陆草原在地域大致可划分为黑海—哈萨克斯坦草原亚区、蒙古高原草原亚区和青藏高原草原亚区<sup>[16-20]</sup>。年总降水量250~750 mm,年平均温度-10~10℃,每年有一个旱季。草原区域的东、西及中部地区处于不同的气候条件下,在哈萨克斯坦以西地区受地中海气候影响,表现为夏季干旱,在亚洲东部地区受东亚季风的影响,表现为春季干旱,在草原区域的中部,由于远离海洋,常年受副热带高压的控制,则属于干旱、半干旱气候(图1)。

草原地上生物量(aboveground biomass, AGB)的空间格局可以概括为沿着经纬度变化的水平地带性规律和随着海拔高度变化的垂直地带性规律。关于欧亚大陆草原地域内的青藏高原和内蒙古高原已有一些研究工作,可是因研究对象区域的不同,这些研究总结出来的空间分布规律差异很大<sup>[21-23]</sup>。例如, Ma等<sup>[21]</sup>的研究表明,内蒙古温带草原AGB的空间格局呈现为自“西南向东北方向逐渐增加”的水平地带性规律; Yang等<sup>[22]</sup>的研究表明,青藏高原高原面上的高寒草地AGB呈现出“自西北向东南方向逐渐增加”的变化趋势; Wang等<sup>[23]</sup>在念青唐古拉山脉北坡的研究(海拔高度4390~5330 m)得出,AGB随着海拔的升高呈现为单峰型曲线的空间分布规律。

草地AGB的空间分异主要受到年总降水量(MAP)、年平均温度(MAT)和土壤因素格局的影响。通常情况下,草地AGB与MAP空间分异呈现为显著正相关关系<sup>[24-27]</sup>,但是这种关系的函数表现形式却在不同研究结果之间存在差异。例如, Bai<sup>[24]</sup>等在中国内蒙古温带草原的研究, Yang等<sup>[22, 26]</sup>和 Jiang等<sup>[28]</sup>在中国青藏高原高寒草地的研究, 安尼瓦尔·买买提等<sup>[29]</sup>在中国新疆地区草地的研究都表明: AGB与MAP的空间分布呈现为简单的线性正相关关系; 而 Hu等<sup>[30-31]</sup>、Ma等<sup>[21]</sup>和 Guo等<sup>[32]</sup>在中国内蒙古温带草原的研究则表明, AGB与MAP的空间分布呈指数正相关关系。

年平均温度对AGB空间分布的影响更加复杂,因研究对象的空间尺度,研究者采用的数据及数据分析方法等方面的差异,所得到的结论差异较大。例如 Yang等<sup>[22, 26]</sup>对青藏高原高寒草地的研究表明, AGB的空间格局与MAT没有显著的相关性,而 Jiang等<sup>[28]</sup>的研究则表明,高寒草原AGB的空间格局与MAT呈显著的正相关关系,高寒草甸、荒漠草

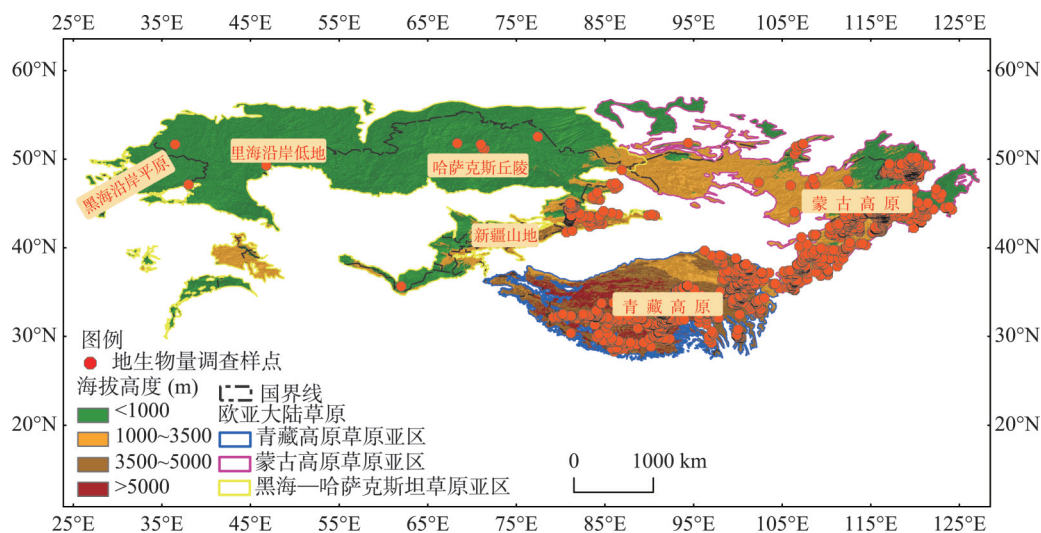


图1 欧亚大陆草原的空间范围和地上生物量调查点的空间分布

Fig. 1 The spatial distribution of the Eurasian steppe and aboveground biomass field sites

原AGB的空间格局与MAT的相关性不显著。Ma等<sup>[21]</sup>和Gao等<sup>[27]</sup>对内蒙古温带草地的研究表明, AGB的空间格局与MAT呈显著的负相关关系。质地和养分等土壤因素对AGB的影响则相对较弱, 一般认为这些土壤因素可以通过与MAP的交互作用影响AGB的空间格局<sup>[33-37]</sup>。

本文以欧亚大陆草原为研究对象, 收集和分析该区域采用收获法实测的AGB数据, 解答3个科学问题: ① 欧亚大陆草原AGB空间分布的规律; ② 影响欧亚大陆草原AGB空间分异的环境因素; ③ 主要环境控制因素与欧亚大陆草原AGB格局的定量关系。

## 2 材料和方法

### 2.1 数据收集

(1) 地上生物量数据 AGB数据均是通过样地收获法得到的实测数据。这些数据主要来自3个部分, ① 通过调研已经发表的学术论文(209篇文献, 具体参考文献见附件), 获得的1015个调查样点生物量数据; ② 从美国橡树岭国家实验室公开的全球净初级生产力数据库中, 下载获得的7个调查样点生物量数据([http://www.daac.ornl.gov/NPP/npp\\_home.html](http://www.daac.ornl.gov/NPP/npp_home.html)); ③ 由其他研究者提供的中国区域809个调查样点生物量数据。通过以上3种途径共计收集获得了近30年来(1980-2014年)在欧亚大陆草原区域内的1831个调查样点的AGB数据。对于获取的AGB数据, 按照以下4个步骤和标准进行数据筛选:

① AGB数据的调查样点必须包括经度、纬度和海拔3个的地理信息, 对于文献中缺失海拔高度信息的样点, 采用高精度地形网格数据库SRTM (Shuttle Radar Topography Mission) elevation database (<http://srtm.csi.cgiar.org/>)中的高程数据来代替<sup>[38]</sup>。② 以MODIS (Moderate resolution Image Spectroradiometer)的土地覆盖数据产品(MCD12C1) ([https://lpdaac.usgs.gov/dataset\\_discovery/modis/modisproducts\\_table/mcd12c1](https://lpdaac.usgs.gov/dataset_discovery/modis/modisproducts_table/mcd12c1))和中国科学院中国植被图编辑委员会<sup>[39]</sup>绘制的植被类型图作为参考, 剔除分布在草地生态系统与其他生态系统交界处的调查样点数据。③ 以平均值 $\pm 2$ 倍标准差为标准, 剔除数值过高或者过低的生物量样点数据。④ 为了避免时间变化可能给空间格局分析造成的影响, 对于有多年实测生物量数据的调查样点, 取其生物量的多年平均值。

按照以上标准筛选后, 形成了来自1421个调查样点的AGB数据集。该数据集的调查样点分布于纬度28°N~53°N, 经度36°E~125°E, 海拔范围20~5600 m (图1)。

(2) 气候数据 在收集调查样点的AGB数据时, 同时收集了调查样点的年总太阳辐射 (Mean annual radiation, MAR), MAT和MAP等基本气候要素的信息, 多数文献中记录的气候要素都是调查样点的多年平均气候值, 对于缺失MAT和MAP信息的调查样点, 用WorldClim-Global Climate Data数据集 (<http://www.worldclim.org>)中的多年(1950-2000年)MAT和MAP来代替<sup>[40]</sup>。对于缺失MAR的调查样点, 用Climate Research Unit (CRU05)的太阳辐射数据集 ([http://daac.ornl.gov/ISLSCP/II/guidescru\\_monthly\\_mean\\_xdeg.html](http://daac.ornl.gov/ISLSCP/II/guidescru_monthly_mean_xdeg.html))<sup>[41-43]</sup>中的数据代替。

(3) 土壤数据 表层(0~30 cm)土壤的物理属性数据包括了砾石 (Gravel)、沙粒 (Sand)、粉粒 (Silt) 及黏粒 (Clay) 含量, 土壤的化学属性数据包括了pH值和有机碳含量 (SOC)。这些数据是来源于联合国粮食及农业组织 (Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO) 的归一化土壤数据库 (Harmonized World Soil Database, HWSD v1.2) ([http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HTML/HWSD\\_Data.html?sb=4](http://webarchive.iiasa.ac.at/Research/LUC/External-World-soil-database/HTML/HWSD_Data.html?sb=4))<sup>[44]</sup>。

## 2.2 数据分析

欧亚大陆草原及其3个亚区的AGB与地理位置信息(纬度、经度、海拔高度)、气候要素(MAR、MAT、MAP)和表层(0~30 cm)土壤要素(Gravel、Sand、Silt、Clay、pH、SOC)之间相关关系的分析采用了一元线性和非线性回归分析方法。

运用单因素方差分析法探讨了在 $\alpha$ 为0.05置信水平上,欧亚大陆草原及其3个亚区区域之间AGB的差异性。运用求算术平均的方法,统计了不同纬度(每 $5^{\circ}\text{N}$ 为一个间隔)、经度(每 $15^{\circ}$ 为一个间隔)和海拔高度(每1000 m为一个间隔)的AGB的大小。运用逐步多元回归方法分析了AGB空间变异的主要环境因素。运用多元线性和非线性回归方法,定量拟合了欧亚大陆草原及其3个亚区AGB与主要环境影响因素之间的关系。

数据分析在SPSS 20.0和R 3.1.3<sup>[45]</sup>(version 3.1.3 R Development Core Team 2012)软件中实现,统计图的绘制在Sigmaplot 12.5软件中完成,研究区域生物量调查样点的空间分布图在ArcGIS 10.0软件中完成。

此外,还需要说明的是,由于本文数据集的生物量调查样点在地理空间分布不均匀,为了降低空间分布不均匀性可能给空间格局分析带来的不确定性,首先按照一定的地理空间和环境因素范围,对区域范围内的所有样点的AGB进行了算术平均,并利用该平均值分析AGB空间格局及其与环境因素的关系。计算AGB区间平均值的具体步骤为:

① 在分析AGB的空间格局时,将1个纬度( $1^{\circ}\text{N}$ )为区间间隔,计算各区间内调查样点AGB的平均值和标准差,分析AGB与纬度之间的相关关系;同样的方法被用于分析AGB与经度( $1^{\circ}\text{E}$ 为区间间隔)和海拔高度(100 m为区间间隔)之间的相关关系。

② 在分析AGB空间格局与环境因素之间的关系时,分别按照MAR:  $100\text{ MJ m}^{-2}\text{a}^{-1}$ , MAT:  $1^{\circ}\text{C}$ , MAP: 25 mm, 表层(0~30 cm)土壤因素 Gravel: 1% vol., pH: 0.1, SOC: 0.01为各环境要素的区间间隔,分别统计AGB的平均值和标准差,分析欧亚大陆草原AGB空间变异与各环境因素之间的关系。

③ 在分析AGB与各个环境要素之间的皮尔逊系数,和定量分析AGB空间格局与主要环境影响因素之间的关系时,采用的是 $1.0^{\circ}\text{N}\times 1.0^{\circ}\text{E}$ 地理格网的AGB与环境因素平均值数据集。即首先在ArcGIS 10.0软件平台上创建了覆盖研究区域的 $1.0^{\circ}\text{N}\times 1.0^{\circ}\text{E}$ 的地理格网,再统计落在每个网格范围内的调查样点的AGB、以及环境要素的平均值,这样共计得到了涵盖199个格网点的数据集。

## 3 结果分析

### 3.1 地上生物量的地理格局及区域统计特征

整个欧亚大陆草原区的草地AGB变化范围为 $4.99\sim 209.00\text{ g C m}^{-2}$ 。分别统计分析整个欧亚大陆草原及其3个亚区内调查样点的生物量得出,欧亚大陆草原、黑海—哈萨克斯坦草原亚区、蒙古高原草原亚区和青藏高原草原亚区的平均AGB分别为 $56.93\pm 40.27\text{ g C m}^{-2}$ ,  $68.95\pm 45.98\text{ g C m}^{-2}$ ,  $56.93\pm 40.27\text{ g C m}^{-2}$ 和 $54.33\pm 42.32\text{ g C m}^{-2}$ 。黑海—哈萨克斯坦草原亚区的平均AGB显著高于其他亚区(图2)。

欧亚大陆草原区的草地AGB具有复杂的水平和垂直地带性分布规律。随着纬度的升高,AGB格局呈开口向下的抛物线趋势,平均AGB的最大值为 $71.01\pm 56.78\text{ g C m}^{-2}$ ,出现在 $35^{\circ}\text{N}\sim 40^{\circ}\text{N}$ 纬度带(图3a)。自西向东,随经度变化,AGB格局表现为开口向上的抛物线变化趋势,平均AGB最低值为 $44.71\pm 35.33\text{ g C m}^{-2}$ ,出现在 $80^{\circ}\text{E}\sim 95^{\circ}\text{E}$ 范围内(图3b)。随着海拔升高,AGB格局呈现开口向下的抛物线变化趋势,在海拔3000~4000 m



范围内的平均 AGB 为  $82.95 \pm 52.33 \text{ g C m}^{-2}$ , 高于其他海拔范围 (图 3c)。

欧亚大陆草原区的 AGB 空间格局是由区域内的三个亚区的空间格局特征叠加构成的。在黑海—哈萨克斯坦草原亚区, AGB 随着自西向东的经度增加而逐渐减小, 在  $35^{\circ}\text{E} \sim 50^{\circ}\text{E}$  范围内的平均 AGB 为  $91.86 \pm 60.80 \text{ g C m}^{-2}$ , 高于其他经度范围 (图 3e), 而沿着纬度梯度和海拔梯度都没有显著的变化趋势 (图 3d、3f)。在蒙古高原草原亚区, AGB 随着自西向东的经度增加而逐渐增大, 在  $110^{\circ}\text{E} \sim 125^{\circ}\text{E}$  范围内的平均 AGB 为  $57.19 \pm 38.67 \text{ g C m}^{-2}$ , 高于其他经度范围 (图 3h), 在纬度方向和海拔方向上都没有趋势性的变化规律 (图 3g、3i)。在青藏高原草原亚区, AGB 随着自南向北纬度的升高以及自西向东经度的变化都呈现为逐渐增加的变化趋势 (图 3j、3k), 而且 AGB 随着海拔的升高, 呈逐渐降低的趋势, 海拔  $2000 \sim 3000 \text{ m}$  范围内的平均 AGB 为  $90.67 \pm 75.41 \text{ g C m}^{-2}$ , 高于其他海拔高度范围 (图 3l)。

### 3.2 环境因素对地上生物量空间变异的影响

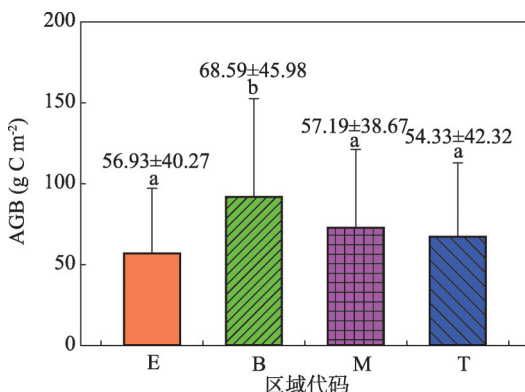
地上生物量 (AGB) 与气候要素和土壤要素之间的皮尔逊相关系数表明, 欧亚大陆草原及其 3 个亚区的 AGB 与表层 ( $0 \sim 30 \text{ cm}$ ) 土壤的 Sand、Silt 和 Clay 属性之间的相关性不显著 (表 1)。用线性、指数和多项式等一元回归分析方法, 探讨了 AGB 与 MAR、MAT 和 MAP 等气候要素, 以及 Gravel、pH、和 SOC 等表层土壤要素之间的关系。

在整个欧亚大陆草原及蒙古高原草原亚区, AGB 的空间格局与 MAR 空间变异之间的关系都表现为开口向下的二次函数关系 (图 4a、4g), 在青藏高原草原亚区呈现为负的线性关系 (图 4j), 在黑海—哈萨克斯坦草原亚区两者的相关性不显著 (图 4d)。在整个欧亚大陆草原及青藏高原草原亚区, AGB 的空间格局随着 MAT 的升高呈现为线性增加的趋势 (图 4b、4k), 在蒙古高原草原亚区呈开口向上的抛物线变化趋势 (图 4h), 在黑海—哈萨克斯坦草原亚区, 两者之间关系不明显 (图 4e)。在整个欧亚大陆草原及青藏高原草原亚区, AGB 的空间格局是随着 MAP 的增加呈现为高斯函数的变化趋势 (图 4c、4l), 在黑海—哈萨克斯坦草原亚区呈现为线性增加趋势 (图 4f), 在蒙古高原草原亚区则呈现为指数增加趋势 (图 4i)。

AGB 的空间格局与表层 ( $0 \sim 30 \text{ cm}$ ) 土壤属性空间变异之间的回归分析表明, 整个欧亚大陆草原的 AGB 空间格局与 Gravel 呈现为负的相关关系 (图 5a), 但在 3 个亚区尺度上 Gravel 的空间分布对 AGB 空间分布没有显著影响 (图 5d、5g、5j)。在青藏高原草原亚区的 AGB 与土壤 pH 之间呈现为开口向下的抛物线变化趋势 (图 5k), 而在整个欧亚大陆草原 (图 5b)、黑海—哈萨克斯坦草原亚区 (图 5e) 和蒙古高原草原亚区 (图 5h) 两者的相关性不显著。AGB 与 SOC 在黑海—哈萨克斯坦草原亚区呈线性正相关关系 (图 5f), 在整个欧亚大陆草原 (图 5c)、蒙古高原草原亚区 (图 5i) 和青藏高原草原亚区 (图 5l) 相关性不显著。

### 3.3 地上生物量的空间分布与环境因素变异之间的定量关系

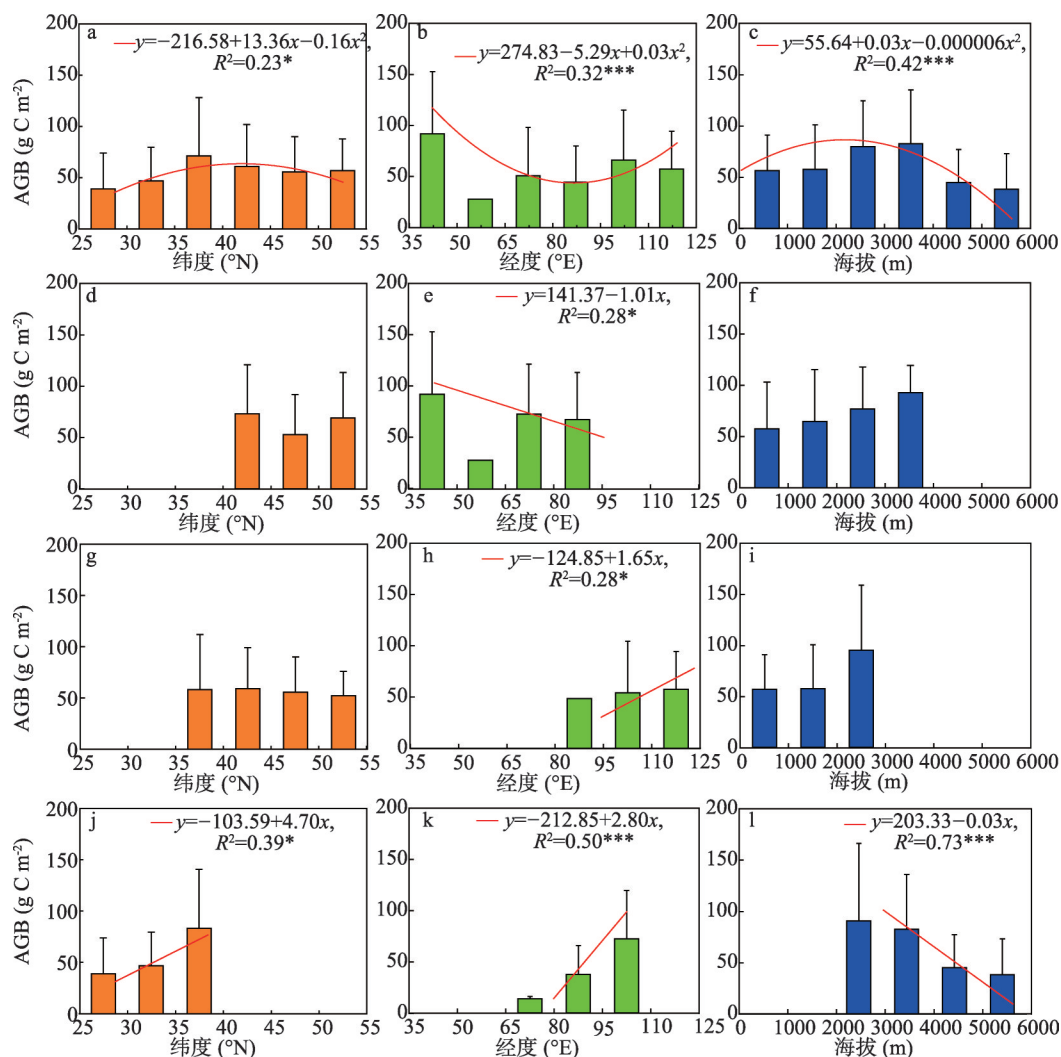
地上生物量 (AGB) 空间格局与多个环境因子空间变异的逐步回归分析表明 (表



注: 误差棒代表地上生物量 1 倍的标准误差; 不同字母 a、b 表示各数值在  $p < 0.05$  水平上显著差异 (LSD test)。

图 2 欧亚大陆草原地上生物量的统计特征(E: 整个欧亚大陆草原区; B: 黑海—哈萨克斯坦草原亚区; M: 蒙古高原草原亚区; T: 青藏高原草原亚区)

Fig. 2 Statistical characteristics of AGB in the Eurasian



注：只有一个生物量调查样点落在50°E~65°E范围，在图b、e中该经度区间的平均地上生物量没有参与不同；经度间隔之间平均地上生物量大小的比较。误差棒代表地上生物量1倍的标准误差；\*： $p < 0.05$ ；\*\*\*： $p < 0.001$ 。

图3 欧亚大陆草原地上生物量与纬度、经度和海拔高度的关系(a~c：整个欧亚大陆草原区；d~f：黑海—哈萨克斯坦草原亚区；g~i：蒙古高原草原亚区；j~l：青藏高原草原亚区)

Fig. 3 The correlations of AGB in the Eurasian steppe to latitude, longitude and elevation

2)，整个欧亚大陆草原AGB的空间分布主要受到MAP的影响，其可以解释地上生物量空间变异的24.91%。另外，MAT、MAR和表层土壤（0~30 cm）Gravel对AGB的空间分布也具有一定的影响，分别可以解释其空间变异的3.94%、2.09%、3.98%。上述4个环境因素的共同作用可以解释AGB空间变异的35%。对于整个欧亚大陆草原而言，其AGB与环境因子之间的定量关系可以表达为：

$$AGB_E = 84.82 + 54.69 \exp\left(-0.5\left(\frac{MAP - 500.83}{154.16}\right)^2\right) + 1.15MAT - 0.01MAR - 1.163Gravel, R^2 = 0.35, n = 199 \quad (1)$$

式中： $AGB_E$ 为整个欧亚大陆草原的地上生物量；MAP为欧亚大陆草原的年总降水量，MAT为欧亚大陆草原的年平均温度；MAR为欧亚大陆草原的年总太阳辐射；Gravel为欧

表1 欧亚大陆草原地上生物量与环境因素之间的相关系数

Tab. 1 Correlations between AGB and environmental factors in the Eurasian steppe

AGB		MAP (mm)	MAT (°C)	MAR (MJ m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	Gravel (%vol.)	Sand (%wt.)	Silt (%wt.)	Clay (%wt.)	SOC (%wt.)	pH (-log(H <sup>+</sup> ))
欧亚大陆 草原	皮尔逊系数	0.45**	0.16*	-0.26**	-0.28**	-0.09	0.07	0.08	-0.01	0.08
	<i>p</i> (双侧检验)	0.00	0.02	0.00	0.00	0.19	0.34	0.25	0.88	0.47
	样本数	199	199	199	199	199	199	199	199	199
黑海—哈 萨克斯坦 草原亚区	皮尔逊系数	0.54**	0.07	-0.04	-0.34	-0.37	0.44	0.13	0.55**	-0.06
	<i>p</i> (双侧检验)	0.00	0.72	0.85	0.07	0.05	0.06	0.51	0.00	0.59
	样本数	28	28	28	28	28	28	28	28	28
蒙古高原 草原亚区	皮尔逊系数	0.60**	-0.53**	-0.28*	-0.04	-0.18	0.27	-0.01	0.37	-0.17
	<i>p</i> (双侧检验)	0.00	0.00	0.01	0.74	0.11	0.06	0.96	0.08	0.13
	样本数	85.00	85.00	85.00	85.00	85.00	85.00	85.00	85.00	85.00
青藏高原 草原亚区	皮尔逊系数	0.53**	0.17*	-0.40**	-0.28	0.17	-0.29	-0.05	-0.07	0.38**
	<i>p</i> (双侧检验)	0.00	0.02	0.00	0.89	0.11	0.09	0.65	0.50	0.00
	样本数	85	85	85	85	85	85	85	85	85

注: \*:  $p < 0.05$ , \*\*:  $p < 0.01$ 。

亚大陆草原表层(0~30 cm)土壤的砾石含量。

在黑海—哈萨克斯坦草原亚区, AGB的空间分布主要受MAP和SOC的影响, 两者分别可以解释AGB空间变异的29.65%和12.60%, 二者的共同作用可以解释其变异的42.25%。对黑海—哈萨克斯坦草原亚区而言, AGB与环境因子之间定量关系可表达为:

$$AGB_B = -15.35 + 0.18MAP + 28.75SOC, R^2 = 0.42, n = 28 \quad (2)$$

式中:  $AGB_B$ 为黑海—哈萨克斯坦草原亚区的草地地上生物量;  $MAP$ 为该亚区的年总降水量;  $SOC$ 为该亚区表层(0~30 cm)土壤的有机碳含量。

在蒙古高原草原亚区, AGB的空间分布受到MAP以及MAP与MAT之间交互作用的影响, 分别可以解释AGB空间变异的35.62%和4.49%, 二者的共同作用可以解释其变异的40.11%。对于蒙古高原草原亚区而言, AGB与环境因子之间的定量关系可以表达为:

$$AGB_M = 17.95 + 6.33 \exp(0.006MAP) - 0.001MAP \times MAT, R^2 = 0.40, n = 85 \quad (3)$$

式中:  $AGB_M$ 为蒙古高原草原亚区的草地地上生物量;  $MAP$ 为该亚区的年总降水量;  $MAT$ 为该亚区的年平均温度。

在青藏高原草原亚区, MAP和表层土壤pH控制着AGB的空间分异, 分别可以解释AGB空间变异的27.93%和7.18%, 二者的共同作用可以解释其变异的35.11%。对于青藏高原草原亚区而言, AGB与环境因子之间的定量关系可以表达为:

$$AGB_T = -440.32 + 65.97 \exp\left(-0.5\left(\frac{MAP - 532.92}{219.13}\right)^2\right) + 137.71pH - 137.17pH^2 \quad (4)$$

$$R^2 = 0.35, n = 85$$

式中:  $AGB_T$ 为青藏高原草原亚区的草地地上生物量;  $MAP$ 为该亚区的年总降水量;  $pH$ 为该亚区表层土壤(0~30 cm)的pH。

## 4 讨论

### 4.1 草地地上生物量的空间格局

植被生物量是连接生态系统能量流动、物质循环等生态过程的关键参数<sup>[28]</sup>, 也是理解陆地生态系统生物地球化学循环的基础<sup>[46]</sup>。因此, 探讨植被生物量空间格局对定量分

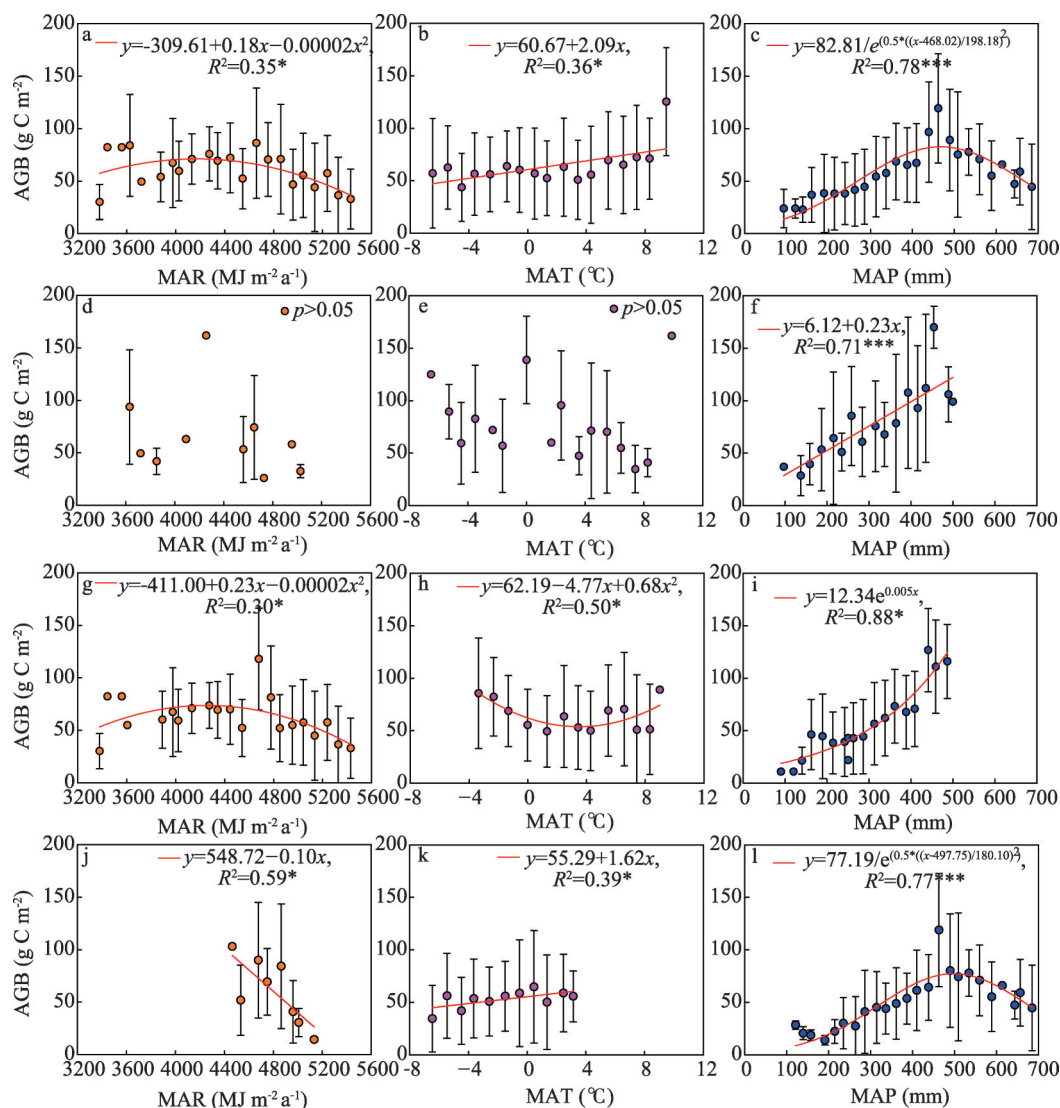


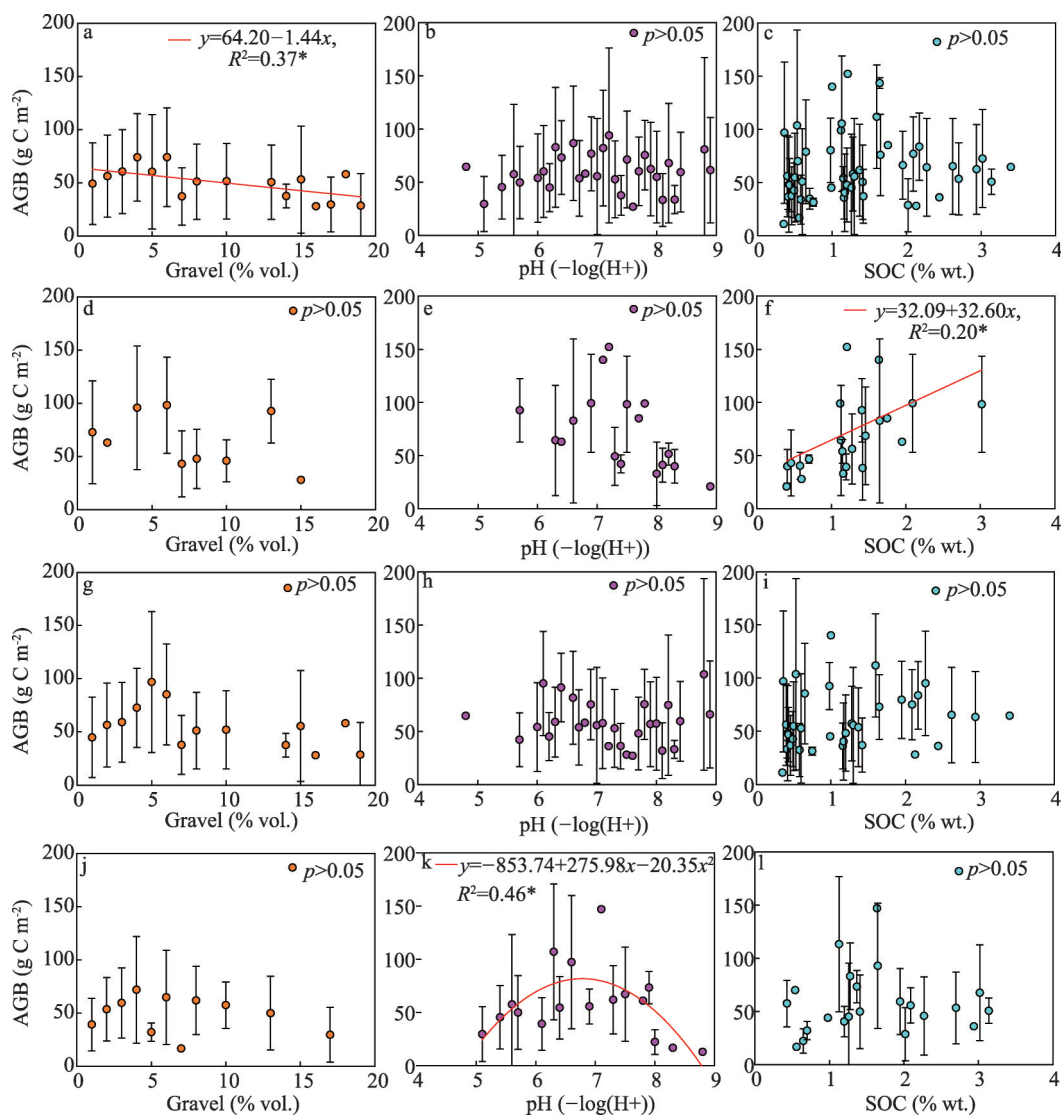
图4 欧亚大陆草原地上生物量与气候因素之间的关系(a~c: 整个欧亚大陆草原区; d~f: 黑海—哈萨克斯坦草原亚区; g~i: 蒙古高原草原亚区; j~l: 青藏高原草原亚区)

Fig. 4 The relationships between AGB in the Eurasian steppe and climatic variables

析陆地生态系统碳源汇功能具有重要的意义<sup>[47]</sup>。从全球尺度来看, 植被生物量的空间分布呈现出明显的纬度格局, 位于赤道附近的热带雨林的生物量最大, 随着纬度的升高, 向极地方向生物量逐渐降低<sup>[48-50]</sup>。

研究结果表明, 黑海—哈萨克斯坦草原亚区的地上生物量 (AGB) 随着经度的增加, 自西向东呈逐渐减小的变化趋势 (图 3e), 而蒙古高原草原亚区 AGB 的空间格局正好相反, 呈现为自西向东随着经度增加逐渐增加的变化趋势 (图 3h), 两者的组合构成了黑海—哈萨克斯坦—蒙古高原草地的 AGB 沿着经度方向呈开口向上的抛物线形状的水平地带性规律”, 纬度和海拔变化对 AGB 空间格局影响不显著。这种草地的水平地带性分布与 Sala 等<sup>[34]</sup>在美国中部大草原的研究, Jobbágy 等<sup>[51]</sup>在巴塔哥尼亚草原的研究以及 Ma 等<sup>[21]</sup>在内蒙古温带草原的研究结论类似。





注: 误差棒代表地上生物量1倍的标准差; \*:  $p < 0.05$ ;  $p > 0.05$  表示 AGB 与土壤因素相关性不显著。

图5 欧亚大陆草原地上生物量与土壤因素之间的关系(a~c: 整个欧亚大陆草原区; d~f: 黑海—哈萨克斯坦草原亚区; g~i: 蒙古高原草原亚区; j~l: 青藏高原草原亚区)

Fig. 5 The relationships between AGB in the Eurasian steppe and soil factors

青藏高原草原亚区 AGB 的空间格局既具有明显的垂直方向地带性变化规律, 也具有经度和纬度方向的水平地带性。在垂直方向上, 随着海拔的升高, AGB 显著地降低 (图 3l), 在水平方向, 随着纬度的升高和经度的增加, AGB 都呈显著的增加趋势 (图 3j、3k)。青藏高原草原亚区 AGB 空间格局的水平地带性主要是由分布在青藏高原面上 (海拔高于 4800 m) 草地 AGB 的空间格局所决定的 (图 6c、7a), 其垂直地带性主要是由分布在青藏高原的东缘和南缘 (海拔高度低于 4800 m) 的草地 AGB 空间格局所决定的 (图 6b、7c)。这一认识丰富了 Yang 等<sup>[22]</sup>对青藏高原面上和 Wang 等<sup>[23]</sup>对念青唐古拉山脉高山带 AGB 空间分布规律的研究结论。

以整个欧亚大陆草原为研究对象的分析表明, AGB 水平方向的空间分布规律为, 随着纬度的升高, AGB 自南向北呈现为开口向下的抛物线 (图 3a); 随着经度的变化, 自

表2 环境因素对欧亚大陆草原地上生物量空间格局的综合影响

Tab. 2 Summary of the results obtained from stepwise multiple regressions between AGB and environmental variables, showing the integrative effects of environmental factors on the spatial variation of AGB in the Eurasian steppe

	影响因素	自由度	解释率(%)	F值
欧亚大陆草原	MAP	1	24.91***	55.28
	MAT	1	3.94**	10.96
	Gravel	1	3.98**	11.09
	MAR	1	2.09*	5.83
	MAP×Gravel	1	0.88	2.44
	Residual	193	64.21	
黑海-哈萨克斯坦草原亚区	MAP	1	29.65***	13.67
	SOC	1	12.60*	5.81
	MAP×SOC	1	5.72	2.64
	Residual	24	52.04	
蒙古高原草原亚区	MAP	1	35.62***	49.39
	MAP×MAT	1	4.49*	6.23
	MAP×MAR	1	2.73	3.78
	MAT	1	0.20	0.27
	Residual	79	56.96	
青藏高原草原亚区	MAP	1	27.93***	36.68
	pH	1	7.18**	9.43
	MAP×MAR	1	3.16	4.16
	MAR	1	0.23	0.30
	MAT	1	1.33	1.74
	Residual	79	60.16	

注：\*：p<0.05，\*\*：p<0.01，\*\*\*：p<0.001。

西向东则呈开口向上的抛物线变化趋势（图3b）。AGB垂直方向的空间分布规律为，随着海拔的升高，AGB呈开口向下的抛物线（图3c）。这一结果是欧亚大陆草原3个亚区AGB空间分布叠加的结果（图3a、3b、3c），也是对欧亚大陆草原AGB空间格局的水平地带性和垂直地带性的总体概括。

4.2 地上生物量空间格局的环境影响因素

植被生物量及初级生产力的空间格局通常受到气候、土壤及人类活动等因素的影响<sup>[52]</sup>，其中，气候要素的空间变异被认为是起主导作用的因素<sup>[23, 34, 47, 49-54]</sup>。Lieth<sup>[48]</sup>运用以MAT和MAP为输入变量的模型估算了全球植被的净初级生产力。Churkina等<sup>[52]</sup>研究表明，在全球的绝大部分地区，植被生产力都会受到MAT和MAP的影响，只有在极少数日照时数短的区域（约占全球表面的5%）才会受到MAR的影响。

草地生态系统AGB的空间格局通常与MAP、MAT、土壤质地及土壤可利用养分等因素的空间变异有关系<sup>[25, 29, 35-36]</sup>，其中的MAP空间变异是最为重要的影响因素<sup>[22, 34]</sup>。例如，Sala等<sup>[34]</sup>、Lauenroth等<sup>[55]</sup>在北美洲美国中部温带大草原的研究，Jobbágy等<sup>[51]</sup>在南美洲巴塔哥尼亚温带草原的研究，Bai等<sup>[56]</sup>在中国内蒙古温带草原的研究和Yang等<sup>[33]</sup>在中国青藏高原高寒草地的研究也都证实了这一认知。本文的研究结果表明，整个欧亚大陆草原以及其中的3个亚区的AGB空间分布虽然与MAT、MAR、表层土壤的Gravel、pH和SOC的空间变异都具有一定的相关关系，但是，MAP的空间变异对AGB空间格局的解释程度最大（图4，表2），这进一步证实了前人研究结论的普适意义。

在此还需要指出的是，本文的研究结果表明，欧亚大陆草原AGB与MAP空间分布

之间的关系呈高斯函数(图4c)。这不同于前人研究中所报道的“草地生态系统的AGB空间格局与MAP空间变异呈线性或者指数关系”的研究结论。

从图4中可以看出, AGB与MAP的空间分布在黑海—哈萨克斯坦草原亚区呈线性函数关系(图4f), 而在蒙古高原草原亚区呈现为指数函数关系(图4i), 在青藏高原草原亚区则为高斯函数关系(图4l), 3个亚区叠加的结果构成了整个欧亚大陆草原的AGB空间格局与MAP空间变异之间呈现高斯函数关系, 其中决定这种函数关系的主要因素是青藏高原的草原分布及环境因素的空间格局, 这种独特的空间格局决定了AGB与MAP空间格局关系的特殊性。

#### 4.3 青藏高原草原地上生物量与年总降水量空间分布关系的特殊性及其成因

青藏高原草原的AGB空间格局与MAP变异之间的关系表现为高斯函数, 这是青藏高原草地生态系统特殊的生态学现象, 是独特高原地理环境作用的结果。就青藏高原的整体而言, 在MAP低于500 mm的区域, AGB空间分布与MAP呈正相关关系; 而在MAP高于500 mm的区域, AGB与MAP则呈负相关关系(图4l)。在青藏高原海拔高于4800 m的高原面上, 生物量调查样点的MAP低于500 mm(图6a), 该区域主要的植被类型为高寒草原和高寒草甸, 高寒草原所占的比例比较大(图6c)。该区域AGB水平分布规律及其形成机制与其他平原区域草原AGB空间格局相似, 主要受MAP空间变异的影响, 随着MAP自东北向西南方向的增加, AGB也呈现为逐渐增加的变化趋势(图7)。

在青藏高原海拔低于4800 m的东缘及东南缘, MAP为100~700 mm, 本文中MAP高于500 mm的生物量调查样点大多位于这一区域, 主要植被类型为高寒草甸和高寒草原, 高寒草甸所占比例较大(图6b)。该区AGB的空间格局以垂直分布为主, 随着海拔变化的MAP对AGB格局的影响也十分复杂(图7c、7d)。300 mm的MAP是一个主要的气候分界线。在MAP低于300 mm的区域内, 植被类型主要为高寒草原(图6b), AGB空间格局主要受MAP空间变异的影响, 与MAT空间变异之间的相关性不显著(图8a)。

在MAP高于300 mm的区域, 草地植被类型主要为高寒草甸(图6b), AGB的空间格局与MAT空间变异具有显著的正相关关系, MAT格局成为制约AGB空间变异的重要因素之一。在MAP为300~500 mm的区域, MAP与MAT的空间格局变化趋势一致(图

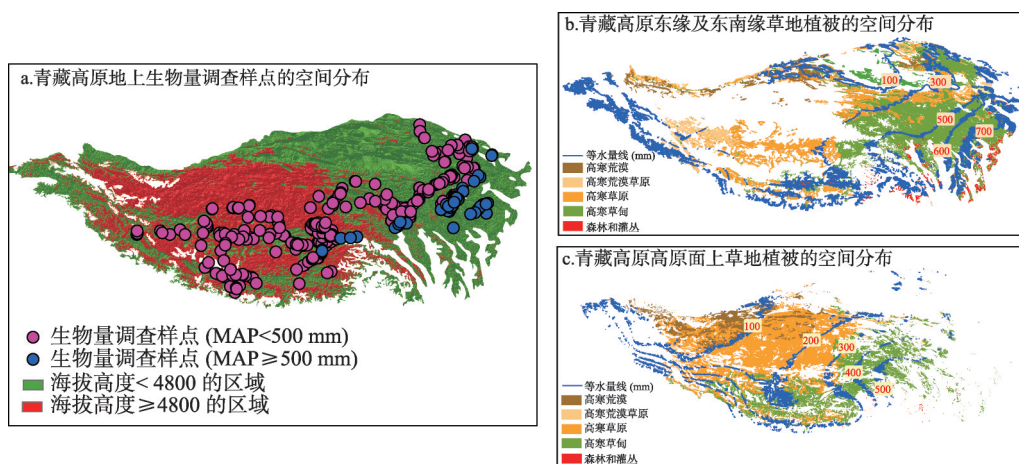
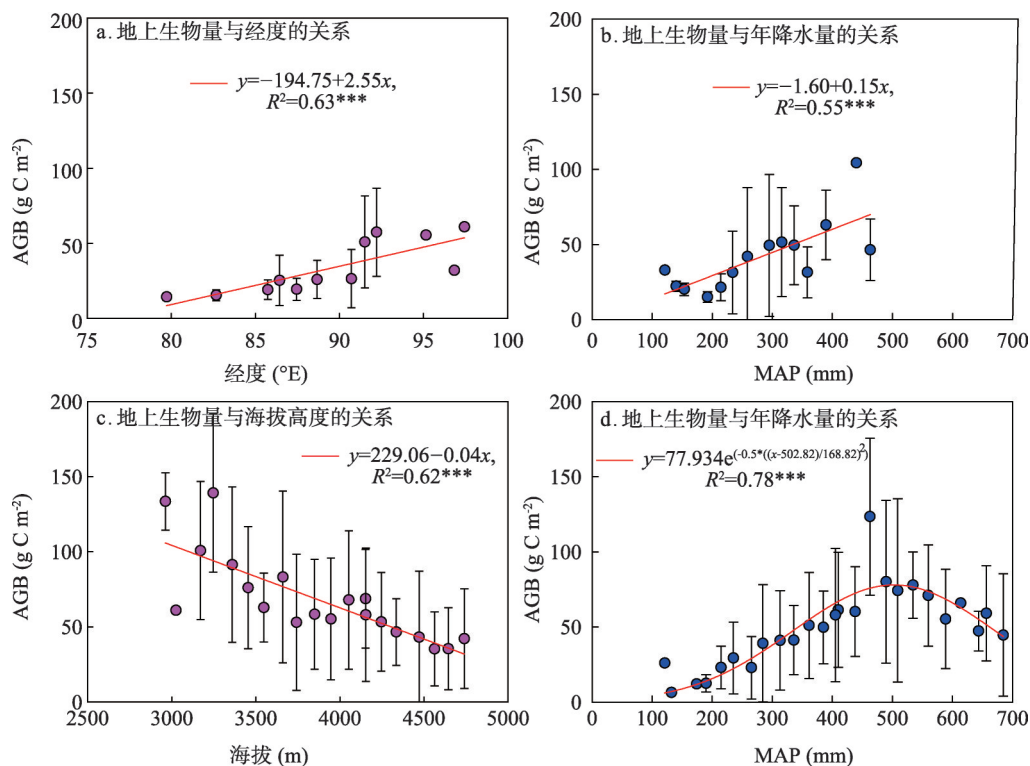


图6 青藏高原东缘及东南缘(海拔低于4800 m)和高原面上(海拔高于4800 m)生物量调查样点和植被类型的分布

Fig. 6 The spatial distribution of AGB field sites and vegetation type in the east and southeast margins (elevation < 4800 m) and the surface (elevation > 4800 m) of the Tibetan Plateau



注：误差棒代表地上生物量1倍的标准差；\*\*\*： $p < 0.001$ 。

图7 青藏高原高原面上(海拔高于4800 m)和东缘及东南缘(海拔低于4800 m)草地地上生物量的空间格局及其与年总降水量之间的关系

Fig.7 The spatial patterns of AGB and its correlations to MAP in the surface (elevation > 4800 m) and the east and southeast margins (elevation < 4800 m) of the Tibetan Plateau

8), 因此, 随着MAP的增加, AGB也逐渐增加。在MAP为500~600 mm的区域, MAP与MAT的空间格局呈负相关关系, 由于温度的限制, 随着MAP的增加, AGB表现出减小的趋势。在MAP为600~700 mm的区域, MAP与MAT的空间相关性不显著, 且AGB的空间格局主要受到MAT空间变异的影响, 与MAP空间变异的相关性不显著(图9)。

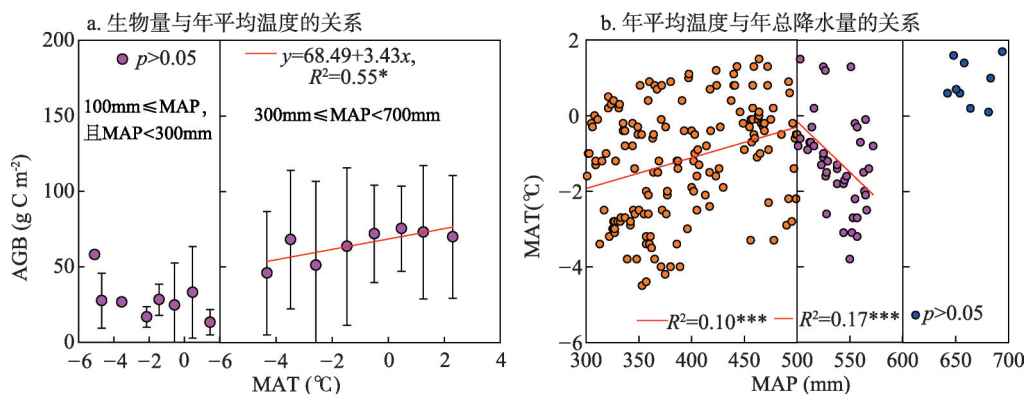
在不同的降水梯度下, 青藏高原东缘及东南缘草地AGB空间变异的主要影响因素有所差异: MAP低于300 mm时, 主要受MAP空间变异的影响, 在MAP为300~500 mm时, 受到MAP与MAT空间变异的共同影响, 在MAP为600~700 mm时则主要受MAT空间变异的影响。MAP在500~600 mm时, MAP与MAT的空间负相关关系是形成青藏高原东缘及东南缘AGB与MAP空间变异之间呈现高斯函数关系的主要原因。

AGB与MAP的空间分异在青藏高原面上呈正相关关系(图7b), 在青藏高原东缘及东南缘则为高斯函数关系(图7d), 二者的叠加作用形成青藏高原草原亚区AGB空间格局与MAP空间变异之间呈现为高斯函数的关系, 决定这种特殊函数关系的主要原因是东缘及东南缘MAP为500~600 mm的区域MAP与MAT的空间格局呈负相关关系。

## 5 结论

本文将整个欧亚大陆草原生态系统作为研究区域, 分析了草地地上生物量(AGB)

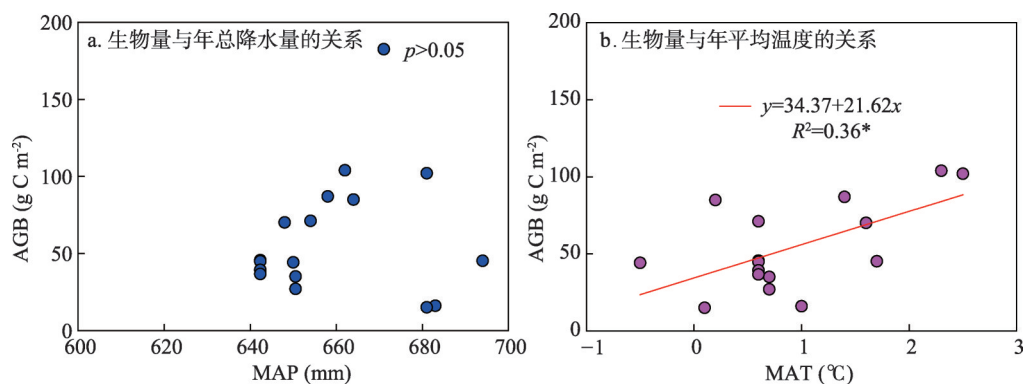




注: 误差棒代表地上生物量1倍的标准差; \*:  $p < 0.05$ ; \*\*\*:  $p < 0.001$ ;  $p > 0.05$ : 两个变量之间相关性不显著。

图8 不同降水梯度下青藏高原东缘及东南缘地上生物量与年平均温度的关系、年平均温度与年总降水量之间的关系

Fig. 8 The correlations of AGB to MAT and MAT to MAP along the precipitation gradient in the east and southeast margins of the Tibetan Plateau



注: \*:  $p < 0.05$ ;  $p > 0.05$ : 地上生物量与年总降水量之间相关性不显著。

图9 青藏高原年总降水量为600~700 mm的区域地上生物量与年总降水量和年平均温度之间的关系

Fig. 9 The correlations of AGB to MAP and MAT in the Tibetan Plateau with MAP of 600-700 mm

的空间格局及其与环境因素之间的关系, 主要结论为:

(1) 在黑海—哈萨克斯坦草原亚区、蒙古高原草原亚区(海拔低于3000 m), 以及青藏高原面(海拔高于4800 m)的草原区, MAP低于500 mm, AGB的空间格局表现为沿经度方向的水平地带性规律, 主要受到MAP空间变异的影响, 二者之间呈正相关关系。

(2) 在青藏高原东缘及东南缘(海拔低于4800 m), AGB的空间格局主要表现为垂直地带性规律, 空间变异的主要影响因素因降水梯度的不同而有所差异。在MAP为100~300 mm的区域, AGB主要受到MAP空间变异的影响, 在MAP为300~500 mm的区域, 主要受MAP与MAT共同影响, 在MAP为600~700 mm的区域, 则主要受MAT的影响。

(3) 在3个亚区AGB空间格局的叠加作用下, 欧亚大陆草原AGB的空间分布规律表现为, 在水平方向的自南向北随着纬度的升高, AGB的变化趋势呈开口向下的抛物线分布; 自西向东随着经度的增加, 则呈开口向上的抛物线分布。在垂直方向的格局则是随着海拔升高, AGB呈开口向下的抛物线变化规律。

(4) 欧亚大陆草原AGB空间格局与MAP空间变异之间呈现为高斯函数关系, 主要

是因为青藏高原独特的草原分布及环境因素空格局特征决定的。

**致谢:**衷心感谢中国科学院地理科学与资源研究所客座研究生李杰和薛晶月, 为本文提供的中国区域的部分草地上生物量样点数据; 感谢美国橡树岭国家实验室提供的净初级生产力数据库。

## 参考文献(References)

- [1] Solomon S, Qin D H, Manning M, et al. Climate Change 2007: The Physical Science Basis//Contribution of Working Group 1 to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: United Kingdom Cambridge University Press, 2007.
- [2] Chapin F S. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 2006, 9(7): 1041-1050.
- [3] Chapin F S, Mcfarland J, Mcguire A D, et al. The changing global carbon cycle: Linking plant-soil carbon dynamics to global consequences. *Journal of Ecology*, 2009, 97(5): 840-850.
- [4] Yu Guirui, Fang Huajun, Fu Yuling, et al. Research on carbon budget and carbon cycle of terrestrial ecosystems in regional scale: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(19): 5449-5459. [于贵瑞, 方华军, 伏玉玲, 等. 区域尺度陆地生态系统碳收支及其循环过程研究进展. *生态学报*, 2011, 31(19): 5449-5459.]
- [5] Schlesinger W H. Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, 8: 51-81.
- [6] Myneni R B, Keeling C D, Tucker C J, et al. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 1997, 386(6626): 698-702.
- [7] Schimel D S, Emanuel W, Rizzo B, et al. Continental scale variability in ecosystem processes: Models, data, and the role of disturbance. *Ecological Monographs*, 1997, 67(2): 251-271.
- [8] Cao M K, Woodward F I. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 185-198.
- [9] Turner D P, Ritts W D, Cohen W B, et al. Site-level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring. *Global Change Biology*, 2005, 11(4): 666-684.
- [10] Eswaran H. Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, 1993, 57(1): 192-194.
- [11] Hall D O. Climate change and productivity of natural grasslands. *Annals of Botany*, 1991, 67(S1): 49-55.
- [12] Scurlock J M O. The global carbon sink: A grassland perspective. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 229-233.
- [13] Scurlock J M O, Johnson K, Olson R J. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 2002, 8(8): 736-753.
- [14] Woodward S L. The Temperate Grassland Biome//Woodward S L. Grassland Biomes. Westport, Connecticut · London: Greenwood Press, 2008: 39-40.
- [15] Archibold O W. Ecology of World Vegetation. Springer Science & Business Media, 2012.
- [16] Лавренко. Geography, dynamics and history of the Eurasian steppe//Лавренко. Grasslands in Soviet Union. Beijing: Science Press, 1959: 217-218. [拉甫林科. 欧亚大陆草原区的草原及其地理、动态和历史//拉甫林科. 苏联的草原. 北京: 科学出版社, 1959: 217-218.]
- [17] Wu Zhengyi. Chinese Vegetation. Beijing: Science Press, 1979. [吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1979.]
- [18] Li Bo. General characters of vegetation in grasslands in China. *Chinese Journal of Grassland*, 1979(1): 1-13. [李博. 中国草原植被的一般特征. *中国草地学报*, 1979(1): 1-13.]
- [19] Zhou Xingmin. A summary of alpine grasslands in the Tibetan Plateau and their correlation to the Eurasian steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 1980(4): 1-6. [周兴民. 青藏高原高寒草原的概述及其与欧亚大陆草原区的关系. *中国草原*, 1980(4): 1-6.]
- [20] Hou Xiangyang. Thinking and practice on the protection and development of the Eurasian steppe based on the northern China's grasslands. *Chinese Journal of Grassland*, 2014, 36(1): 1-2. [侯向阳. 立足中国北方草原、面向欧亚草原的保护和发展的思考与实践. *中国草地学报*, 2014, 36(1): 1-2.]
- [21] Ma W H, Yang Y H, He S, et al. Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 51(3): 263-270.
- [22] Yang Y H, Fang J, Pan D Y, et al. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(1): 91-95.
- [23] Wang Z, Luo T X, Li R C, et al. 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.

- [24] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, et al. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [25] Fang J Y, Yang Y H, Ma W H, et al. Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2010, 53(7): 757-765.
- [26] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, et al. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [27] Gao T, Xu B, Yang X C, et al. Using MODIS time series data to estimate aboveground biomass and its spatio-temporal variation in Inner Mongolia's grassland between 2001 and 2011. *International Journal of Remote Sensing*, 2013, 34(21): 7796-7810.
- [28] Jiang Y B, Tao J, Huang Y Q, et al. The spatial pattern of grassland aboveground biomass on Xizang Plateau and its climatic controls. *Journal of Plant Ecology*, 2015, 8(1): 30-40.
- [29] Anwar Maiaiti, Yang Yuanhe, Guo Zhaodi, et al. Grassland aboveground biomass in Xinjiang. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2006, 42(7): 521-526. [安尼瓦尔·买买提, 杨元合, 郭兆迪, 等. 新疆草地植被的地上生物量. *北京大学学报(自然科学版)*, 2006, 42(7): 521-526.]
- [30] Hu Z M, Fan J W, Zhong H P, et al. 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.
- [31] Hu Z M, Yu G R, Fan J W, et al. Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(6): 842-851.
- [32] Guo Q, Hu Z M, Li S G, et al. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland. *Global Change Biology*, 2012, 18(12): 3624-3631.
- [33] Noy-Meir I. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 23-51.
- [34] Sala O E. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, 69(1): 40-45.
- [35] Epstein H E, Lauenroth W K, BURKE I C. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the US Great Plains. *Ecology*, 1997, 78(8): 2628-2831.
- [36] Lane D R, Coffin D P, Lauenroth W K. Effects of soil texture and precipitation on above-ground net primary productivity and vegetation structure across the Central Grassland region of the United States. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9(2): 239-250.
- [37] Yang J P, Mi R, Liu J F. Variations in soil properties and their effect on subsurface biomass distribution in four alpine meadows of the hinterland of the Tibetan Plateau of China. *Environmental Geology*, 2009, 57(8): 1881-1891.
- [38] CGIAR-CSI. NASA Shuttle Radar Topographic Mission (SRTM). The SRTM data is available as 3 arc second (approx. 90 m resolution) DEMs, 2006. The dataset is available at: <http://srtm.csi.cgiar.org/>.
- [39] Editorial Committee of Vegetation Map of China, Chinese Academy of Sciences. Vegetation Map of China and Its Geographical Pattern: Vegetation Map of The People's Republic of China (1:1000 000), 2007. [中国科学院中国植被图编辑委员会. 中国植被及其地理格局: 中华人民共和国植被图(1:1000 000), 2007.]
- [40] Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2005, 25(15): 1965-1978.
- [41] New M, Hulme M, Jones P. Representing twentieth-century space-time climate variability. Part I: Development of a 1961-90 mean monthly terrestrial climatology. *Journal of Climate*, 1999, 12(3): 829-856.
- [42] New M, Hulme M, Jones P. Representing twentieth-century space-time climate variability. Part II: Development of 1901-1996 monthly grids of terrestrial surface climate. *Journal of Climate*, 2000, 13(13): 2217-2238.
- [43] New M, Jones P. ISLSCP II Climate Research Unit CRU05 Monthly Climate Data//Hall Forrest G, Collatz G, Meeson B, et al. ISLSCP Initiative II Collection. Dataset. Available on-line at: <http://daac.ornl.gov/> from Oak Ridge National Laboratory Distributed Active Archive Center, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. doi: 10.3334/ORNLDAAAC/1015, 2011.
- [44] Nachtergaele F. Harmonized World Soil Database Version 1.2. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), ISRIC-World Soil Information, Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences (ISSCAS), Joint Research Centre of the European Commission (JRC), 2012.
- [45] R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>, 2011.
- [46] Luo T X, Li W H, Zhu H Z. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2002, 12(4): 980-997.

- [47] Houghton R A, Forrest H, Goetz S J. Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2009, 114: G00E03. doi: 10.1029/2009JG000935.
- [48] Lieth H. Modeling the primary productivity of the world//Lieth H, Whittaker R H. *Primary Productivity of the Biosphere*. New York: Springer-Verlag, 1975: 237-264.
- [49] Kicklighter D W, Bondeau A, Schloss A L, et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): Global pattern and differentiation by major biome. *Global Change Biology*, 1999, 5(S1): 16-24.
- [50] Begon M, Townsend C R. *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, 4th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2005.
- [51] Jobbágy E G, Sala O E, Paruelo J M. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: A remote sensing approach. *Ecology*, 2002, 83(2): 307-319.
- [52] Churkina G, Running S W. Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems*, 1998, 1(2): 206-215.
- [53] Rosenzweig M L. Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 1968, 102(923): 67-74.
- [54] Knapp A K, Smith M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
- [55] Lauenroth W K, Sala O E. Long-term forage production of North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 1992, 2(4): 397-403.
- [56] Bai Y F, Han X G, Wu J G, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7006): 181-184.

## The spatial pattern of grassland aboveground biomass and its environmental controls in the Eurasian steppe

JIAO Cuicui<sup>1,2</sup>, YU Guirui<sup>1</sup>, HE Nianpeng<sup>1</sup>, MA Anna<sup>1</sup>, GE Jianping<sup>3</sup>, HU Zhongmin<sup>1</sup>

(1. Synthesis Research Center of Chinese Ecosystem Research Network, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing

100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. College of Life Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

**Abstract:** In this study, we collected aboveground biomass (AGB) data by the harvesting method in the Eurasian steppe. We then discussed the spatial pattern of AGB, and correlations of AGB to its environmental controls by Meta-analysis. Our results mainly indicated that the spatial distribution of AGB had not only complex horizontal but also vertical zonality in the Eurasian steppe. Along a latitudinal gradient and an altitudinal gradient, the spatial variation in AGB was well characterized by an inverted U-shaped quadratic function, while a U-shaped quadratic function along a longitudinal gradient. In addition, the spatial variation in AGB was related to mean annual temperature (MAT), mean annual solar radiation (MAR), Gravel content and pH in topsoil (0-30 cm) of the Eurasian steppe. However, mean annual precipitation (MAP) could explain the largest proportion of AGB variation of the Eurasian steppe. Finally, the spatial variation in AGB was well correlated with MAP in a Gaussian function. The main reason was that vegetation and environment held special characteristics in the Tibetan Plateau.

**Keywords:** aboveground biomass; spatial pattern; the Eurasian steppe; Quadratic function; Gaussian function