

中国草地的产草量和牧草品质: 格局及其与环境因子之间的关系

石岳^{①*}, 马殷雷^{①*}, 马文红^③, 梁存柱^③, 赵新全^②, 方精云^①, 贺金生^{①②†}

① 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京大学地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871;

② 中国科学院西北高原生物研究所, 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008;

③ 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021

* 同等贡献

† 联系人, E-mail: jshe@pku.edu.cn

2012-01-31 收稿, 2012-08-27 接受

国家自然科学基金(31025005, 31021001)和中国科学院知识创新工程方向性项目(KSCX2-YW-Z-0806)资助

摘要 草地是畜牧业生产的基础, 对于草地产草量和牧草品质的格局及其与环境因子之间关系的研究有助于科学合理地发展畜牧业, 但目前国内大尺度上的研究还比较缺乏. 本文通过对中国草地 131 个采样点共计 177 个样地的产草量和牧草品质进行分析, 研究了中国草地不同区域和不同植被类型的产草量和牧草品质, 分析了牧草品质与产草量之间的关系, 探讨了气候和土壤因子对牧草品质格局的作用. 研究显示: (1) 在研究区域总体上, 青藏高原草地的产草量较内蒙古草地高, 主要是由于高寒草甸有较高的产草量. 相比于内蒙古地区的草地, 青藏高原草地的牧草具有高粗蛋白、高无氮浸出物、低粗纤维、低粗脂肪的特点, 营养价值更高. (2) 从植被型上来看, 高寒草甸的产草量和营养价值都最高; 从植被群系上来看, 产草量最高的是西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)草甸和芨芨草(*Achnatherum splendens*)草原, 牧草品质最好的则是高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)草甸和矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸. (3) 大尺度上, 气候和土壤因子首先通过改变植被类型而影响对牧草品质的格局, 对于植物具体的生理过程虽然也有影响但并非造成大尺度牧草品质格局的主要原因; 消除植被类型差异后, 气候因子中仅年均温(MAT)对粗纤维有显著作用, 而土壤因子对所有营养指标均有显著影响, 反映土壤因子对牧草品质有着更直接的作用. (4) 牧草的营养价值和产草量之间存在相关关系, 随着产草量的升高, 牧草表现出粗纤维含量增加、粗蛋白和粗脂肪含量下降的趋势, 这反映产草量较大时对营养元素的“稀释”现象.

关键词

温带草地
高寒草地
草群品质
畜牧发展

草地是地球陆地最重要、分布最广的生态系统之一, 也是重要的自然资源^[1-3]. 资料显示, 全球草地面积约为 3.42×10^9 ha, 占全球陆地面积的 25%^[4]. 中国的草地资源十分丰富, 天然草地面积近 4.0×10^8 ha, 其中可利用草地面积约 3.3×10^8 ha, 占全国陆地面积的近 33.6%^[5,6]. 如此丰富的草地资源为中国畜牧业的发展提供了坚实的物质基础. 然而由于不合理的开发利用, 全国近 90% 的可利用草原出现了不同程

度的退化^[7]. 草地的产草量和牧草品质是评价草地资源最为重要的两个指标. 产草量可以用来判断草地的生产状况和生产潜力, 直接影响着草地的载畜量; 而草群的牧草品质则决定了牧草利用的效率, 影响到牲畜的生长, 与畜牧业生产直接相关, 是评价草地资源价值的重要指标^[8-12]. 因此对草地的产草量和牧草品质进行研究, 有助于合理利用草地、改进放牧制度并科学规划畜牧业生产, 对促进退化草地的恢

引用格式: 石岳, 马殷雷, 马文红, 等. 中国草地的产草量和牧草品质: 格局及其与环境因子之间的关系. 科学通报, 2013, 58: 226-239

英文版见: Shi Y, Ma Y L, Ma W H, et al. Large scale patterns of forage yield and quality across Chinese grasslands. Chin Sci Bull, 2013, 58, doi: 10.1007/s11434-012-5493-4

复、实现草地的永续利用有着重要意义^[13,14]。

目前,中国学者已经利用定位研究、样带调查、遥感探测以及生态模型等手段对中国草地生产力水平在不同尺度上的格局、动态及其与环境因子和物种丰富度的关系进行了大量探讨^[15-21]。然而这些研究主要关注牧草的生产量,对牧草品质的关注并不充足,作为畜牧业科学决策的依据有所不足。另一方面,目前对中国草地牧草从个体到群落水平营养品质的格局及影响因素进行了一定的研究,特别值得一提的是,《中国草地资源》通过系统总结 20 世纪 80 年代统一的草地资源调查的资料,对中国草地的草群品质格局进行了详细的报道^[6]。但这一成果基于 20 世纪 80 年代早中期的调查,且多偏重于格局的论述;而近年来的研究多关注于某个特定区域^[14,22-24],少有关于牧草品质在大尺度上格局及影响因素的研究。考虑到草地产草量及牧草品质在草地评价及畜牧业生产中的重要性,分析二者的空间格局及在植被类型之间的差异可以为综合评价草地畜牧业潜力提供相关的依据,研究环境因子对其格局的影响则可为改进草地、提高草地资源的价值水平给予参考。因此通过大范围的野外调查对近年来中国草地的产草量和牧草品质的空间格局进行研究,并探索影响这一格局的环境因素就显得很有必要。

本研究利用 2004~2007 年对中国草地 131 个采样地点的 177 个样地,共计 528 个样方进行野外调查所获得的生物量数据,并结合实验室内牧草品质的分析,试图探讨如下问题:(1) 中国两大主要牧区(内蒙古地区和青藏高原)草地的牧草品质和产草量的总体格局;(2) 不同植被类型草地的牧草品质和产草量的差异;(3) 气候、土壤环境因子如何作用于牧草品质的大尺度格局;(4) 牧草品质与产草量之间的关系。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究集中在中国北方温带和高寒草地生态系统,包括内蒙古、宁夏、甘肃、青海、西藏 5 个省区。其中,内蒙古温带草地的研究范围为 107.26°~120.12°E, 38.41°~50.19°N, 海拔为 557~1542 m, 生长季温度(生长季定义为 5~9 月) 11.2~17.6℃, 生长季降水为 110~343 mm; 青藏高原高寒草地的研究范围为 90.80°~102.89°E, 30.31°~34.97°N, 海拔为 2925~5105 m, 生长季温度 2.5~11.4℃, 生长季降水为 198~506 mm。根据 1:100 万中国植被图^[25], 研究区的植被类型包括草甸草原、典型草原、荒漠草原、高寒草原和高寒草甸 5 种植被型(图 1)。

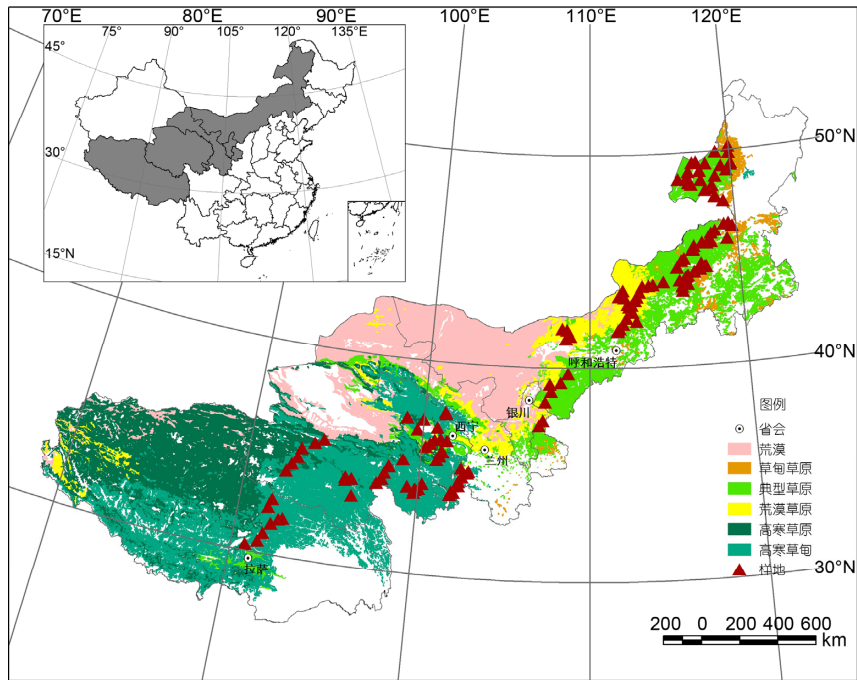


图 1 研究区和样地分布图

1.2 野外调查及样品采集与测定

于2004~2007年在上述5个省区共计131个采样地点进行调查. 其中2004年在内蒙古、甘肃、宁夏3个省区59个地点设置样地, 2007年对其中的15个地点进行复查后又补充了在全区内分布均匀的20个新采样点开展调查; 2006年在青海、西藏2省区选择52个采样地点进行调查, 并在2007年进行复查. 考虑到年际间可能存在的差异, 对同一地点进行复查时所设的样地均按照新样地处理, 排除掉缺失数据后共计177个样地. 其中草甸草原样地为9个, 典型草原样地54个, 荒漠草原样地33个, 高寒草原样地18个, 高寒草甸样地63个.

样地选择在生长季中没有受到割草和放牧干扰的具有代表性的草地, 每年的调查均在7月下旬至8月上旬的生长季盛期进行. 在每处样地(10 m×10 m)沿对角线设置3个样方(1 m×1 m). 将每个样方的地上部分齐地面刈割, 除去黏附的土壤、砾石、以前的植物残体等杂物后称量并记录其鲜重. 然后在充分混合均匀后取出50%~60%的部分称量鲜重, 在当天即用便携式烘箱进行烘干. 回到实验室后, 于65℃条件下烘干至恒重后称重, 并按照所取样品的比例计算出样方单位面积的产草量.

烘干至恒重的样品用粉碎机(NM200, Retsch, Haan, German)粉碎后, 用于牧草品质的分析. 牧草品质的指标包括粗脂肪(EE)、粗纤维(CF)、粗蛋白(CP)以及无氮浸出物(NFE). 样品的粗蛋白含量利用元素分析仪(PE 2400 II)测定; 粗纤维含量采取过滤法测定; 粗脂肪含量采用乙醚浸出法测定; 无氮浸出物含量依据粗脂肪、粗纤维、粗蛋白和粗灰分(干烧法测定)含量计算得到^[26]. 全部牧草品质的分析在中国农业大学动物科学技术学院进行.

1.3 气候与土壤数据

本文所使用的气候数据包括年均温(MAT)、年降水(MAP)、生长季均温(GST, 5~9月)、生长季降水(GSP, 生长季定义同GST). 该数据来自于世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org>), 其空间分辨率为0.0083°(赤道附近约为1 km²)^[20,27]. 此数据使用了1950~2000年全球已有气候站点数据进行空间插值, 然后根据经纬度及海拔信息提取出样地的月均温、月降水数据, 进而计算出上述气候数据.

土壤数据通过在野外样地采样测量获得. 在每个样地的3个小样方中, 用土钻(直径 $d=5$ cm)取得0~30 cm深度的土壤, 以每10 cm为一层分段装入封口袋中, 称其鲜重后带回实验室风干. 另外在每个样地的3个小样方中挖取0.5 m×0.5 m大小的土壤剖面, 用体积为100 cm³环刀采集样品后, 于105℃条件下烘干至恒重, 然后计算土壤容重(SBD). 土钻取样的风干土壤在过筛粉碎后用于测定土壤样品的有机碳含量(SOC, 重铬酸钾氧化法)、全氮(STN, PE2400 II元素分析仪测定)、全磷(STP, 钼锑抗比色法)和速效磷(SAP, 碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法)^[28,29].

1.4 数据分析

利用独立样本 T 检验分析了草地产草量、粗蛋白含量、粗纤维含量、粗脂肪含量和无氮浸出物含量在2个区域之间的差异, 使用单因子方差分析的方法分析它们在5个植被型和9个重要的植被群系之间的差异; 使用相关分析探讨大尺度上群落水平牧草的粗蛋白、粗脂肪、粗纤维、无氮浸出物与气候、土壤因子之间的关系; 由于环境因子可能通过影响植被类型而影响到牧草品质, 为消除这一影响, 将植被类型与环境因子共同作为牧草品质的解释变量进行协方差分析, 并根据协方差分析的结果建立多元回归模型以检验大尺度上环境因子对牧草品质的作用; 最后通过Pearson相关分析检验了牧草品质与产草量之间的相关性.

产草量呈现显著的对数正态分布, 为保证正态性, 在分析前进行了对数变换(图2). 由于草甸草原这一植被类型数据的样地数目略少, 为避免取样强度不足, 除描述性统计外, 其余分析均以样方水平的数据开展统计.

2 主要结果

2.1 产草量与牧草品质的空间格局

图2给出了本研究中草地产草量、粗蛋白含量、粗纤维含量、粗脂肪含量和无氮浸出物含量的频度分布图. 从图中可以看出, 草地的产草量、粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物在测量的样地间表现出很大的差异.

对区域之间进行比较的结果显示, 草地的产草量和牧草品质表现出显著的区域差异(图3): 就产草量

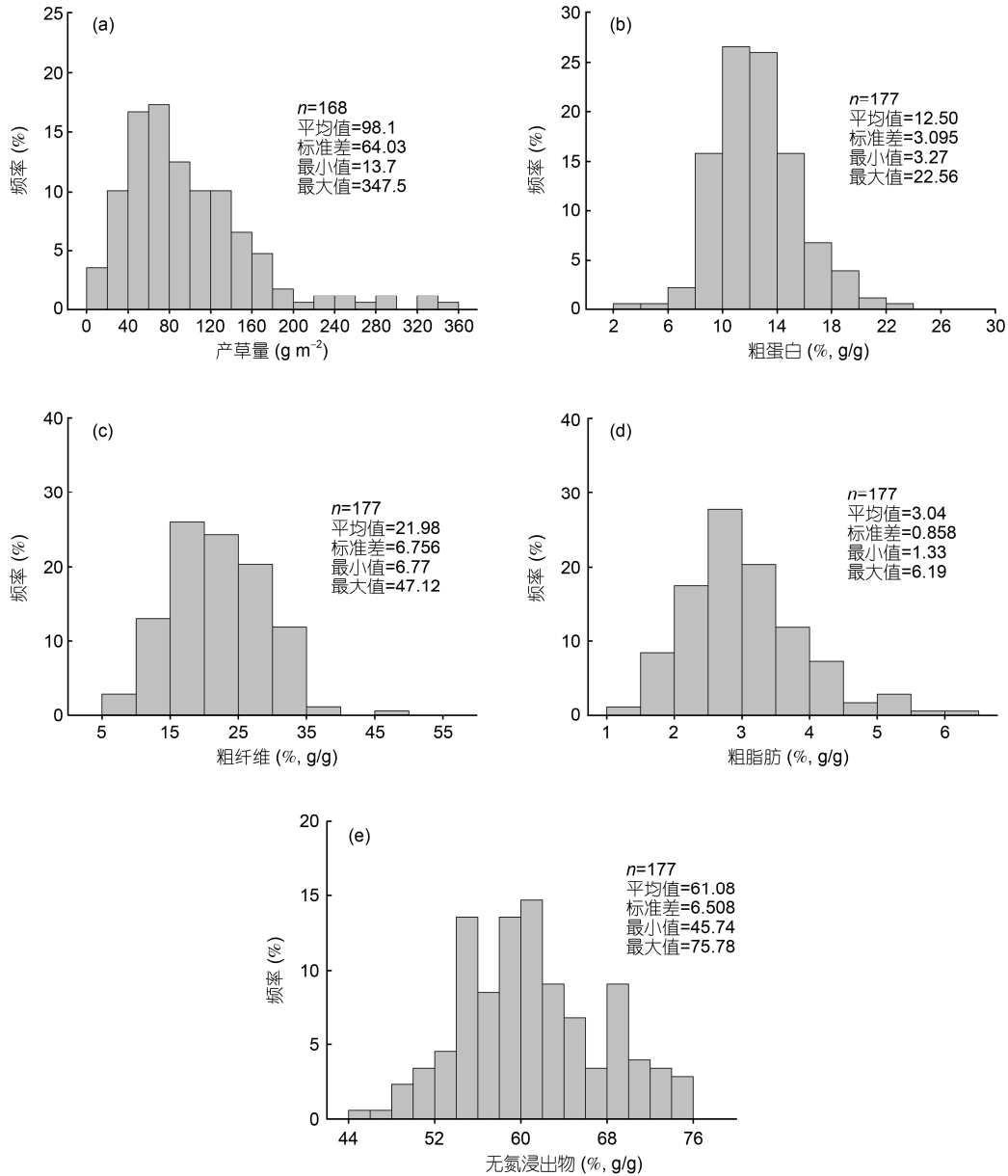


图 2 研究区草地的产草量(a)、粗蛋白(b)、粗纤维(c)、粗脂肪(d)和无氮浸出物(e)的频度分布
以上所有数据分析均用 SPSS 18 统计软件进行

而言，青藏高原高寒草地的产草量平均为 115.0 g m⁻²，显著高于内蒙古温带草地的 79.8 g m⁻²；就牧草品质而言，内蒙古地区温带草地的粗脂肪和粗纤维含量较高，其平均值分别为 3.22% 和 24.65%，而青藏高原高寒草地的粗蛋白和无氮浸出物含量较高，其均值分别为 12.87% 和 63.53%。

2.2 产草量与牧草品质在不同植被之间差异

根据植被型对草地的产草量和牧草品质进行单

因子方差分析显示(表 1)，不同的植被型间存在着明显的区别。在产草量上，高寒草甸和草甸草原较高，而荒漠草原和高寒草原较低。在牧草品质上，不同的营养成分与植被型关系不同：粗蛋白在高寒草甸、荒漠草原和高寒草原中较高，而在草甸草原中最低；粗纤维在温带草地的 3 种类型中均较高，而在高寒草地的 2 种类型中较低；粗脂肪在荒漠草原和高寒草原中较高，在高寒草甸和草甸草原中较低；无氮浸出物在高寒草甸、高寒草原和草甸草原中较高，而荒漠草原

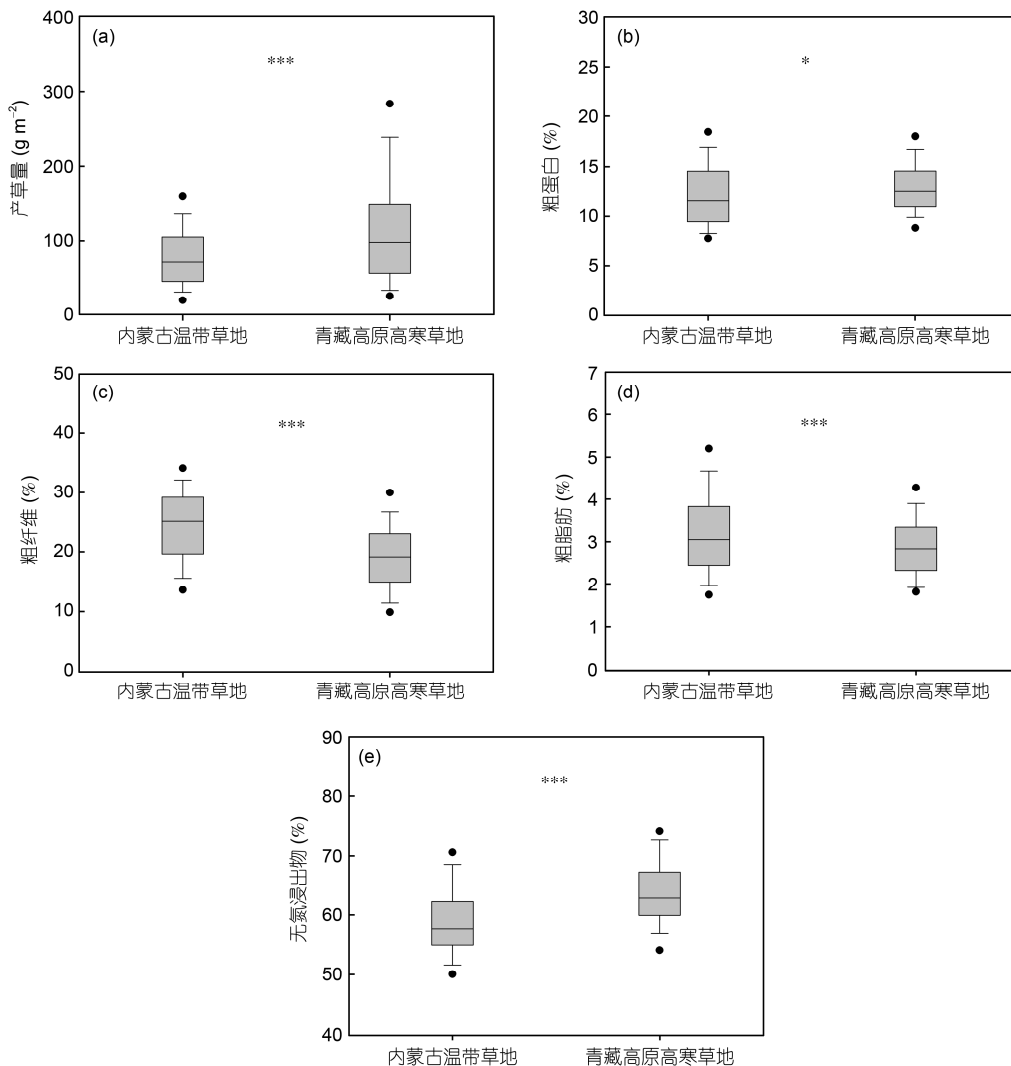


图3 内蒙古草地与青藏高原草地产草量(a)、粗蛋白(b)、粗纤维(c)、粗脂肪(d)及无氮浸出物(e)的比较
***, $P < 0.001$; *, $P < 0.05$

中较低。

随后, 对大针茅(*Stipa grandis*)草原、克氏针茅(*Stipa krylovii*)草原、芨芨草(*Achnatherum splendens*)草原、小针茅(*Stipa klemenzii*)草原、短花针茅(*Stipa breviflora*)草原、紫花针茅(*Stipa purpurea*)草原、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸、高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)草甸和西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)草甸这9个分布范围广泛且数据充足的植被群系进行分析, 比较其产草量与牧草品质的差别。结果同对植被型的分析类似, 产草量、粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物在这9个植被群系间也表现出显著的不同(图4)。可以看出, 在产草量上, 西藏嵩草草甸和芨芨草草原最高, 小针茅草原最低。在牧草品质上, 矮生

嵩草草甸和高山嵩草草甸有着较高的粗蛋白和无氮浸出物含量, 粗纤维含量较低; 芨芨草草原和小针茅草原的粗纤维含量则较高, 粗蛋白和无氮浸出物的含量较低。另外, 小针茅草原和大针茅草原有着较高的粗脂肪含量, 而西藏嵩草草甸、芨芨草草原和矮生嵩草草甸的粗脂肪含量则较低。

2.3 气候、土壤因子对牧草品质格局的作用

对粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物与4个气候因子和5个土壤因子进行相关分析的结果显示(表2), 在与气候因子的关系上, 粗蛋白与所有的气候因子之间没有显著关系, 粗纤维与GST, MAT和GSP关系显著, 粗脂肪与GSP, MAP和GST有明显

表 1 研究区内不同植被型草地的产草量、粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物比较^{a)}

		N	平均值	标准差	95%置信区间下限	95%置信区间上限
产草量(g m ⁻²)	草甸草原	27	119.0c	43.10	101.9	136.0
	典型草原	152	91.5b	42.03	84.8	98.3
	荒漠草原	99	62.3a	39.60	54.4	70.2
	高寒草原	54	61.5a	47.86	48.4	74.6
	高寒草甸	167	133.9c	86.97	120.6	147.2
粗蛋白 (% g/g)	草甸草原	27	9.68a	2.849	8.55	10.81
	典型草原	161	12.15b	2.943	11.70	12.61
	荒漠草原	99	12.97bc	3.707	12.23	13.71
	高寒草原	54	12.35bc	3.206	11.48	13.23
	高寒草甸	185	13.16c	2.913	12.74	13.58
粗纤维 (% g/g)	草甸草原	27	24.18b	7.250	21.32	27.05
	典型草原	161	24.98b	6.895	23.91	26.06
	荒漠草原	99	24.66b	5.884	23.48	25.83
	高寒草原	54	18.46a	6.097	16.80	20.13
	高寒草甸	185	18.15a	5.746	17.31	18.98
粗脂肪 (% g/g)	草甸草原	27	2.66a	0.787	2.35	2.97
	典型草原	161	3.05b	0.955	2.90	3.20
	荒漠草原	99	3.42c	1.062	3.21	3.63
	高寒草原	54	3.28bc	1.057	2.99	3.57
	高寒草甸	185	2.84a	0.735	2.74	2.96
无氮浸出物 (% g/g)	草甸草原	27	62.80c	7.025	60.02	65.58
	典型草原	161	58.80b	6.985	57.72	59.89
	荒漠草原	99	57.04a	6.186	55.80	58.27
	高寒草原	54	63.94a	5.308	62.49	65.39
	高寒草甸	185	64.45c	5.917	63.59	65.31

a) 显示 5 个不同植被型草地的产草量、粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物的平均值、标准差及变化范围。不同的字母表示 $P<0.05$ 下的显著性水平

关系，而无氮浸出物与所有的气候因子均有显著关系；在与土壤因子关系上，SOC, STN, SAP 和 SBD 对粗脂肪、粗纤维、粗蛋白和无氮浸出物的影响均是显著的，STP 则仅与粗纤维和粗蛋白有显著关系。

进一步进行协方差分析的结果显示，消除植被类型的作用后，一些环境因子对牧草品质仍然有直接的影响(表 3)，粗蛋白含量受到 SOC 和 SBD 的显著作用($P<0.1$)；粗纤维含量受到 MAT, STN 和 STP 的直接影响($P<0.05$)；粗脂肪含量受到 GST 和 SAP 的影响；无氮浸出物则显著受到 STP 的影响。另外，一些环境因子还和植被类型通过交互作用影响牧草品质：

对于粗蛋白，MAT, SOC, STP, SAP 和 SBD 与植被类型交互作用有显著影响($P<0.05$)；对于粗纤维，GSP, MAT, STP 和 SBD 与植被类型交互作用有显著影响($P<0.1$)；粗脂肪显著受到 GSP 和 MAT 与植被类型交互作用的影响($P<0.05$)；无氮浸出物则显著受到 GSP 和 SBD 与植被类型交互作用的影响($P<0.05$)。

根据这一结果建立大尺度上植被类型与环境因子对牧草品质作用的多元回归模型，具体模型见表 4。在考虑到植被类型差异之后，对牧草品质大尺度格局最重要的解释变量是植被类型(粗蛋白：解释 24%， $P<0.001$ ；粗纤维：解释 32%， $P<0.001$ ；粗脂肪：解释

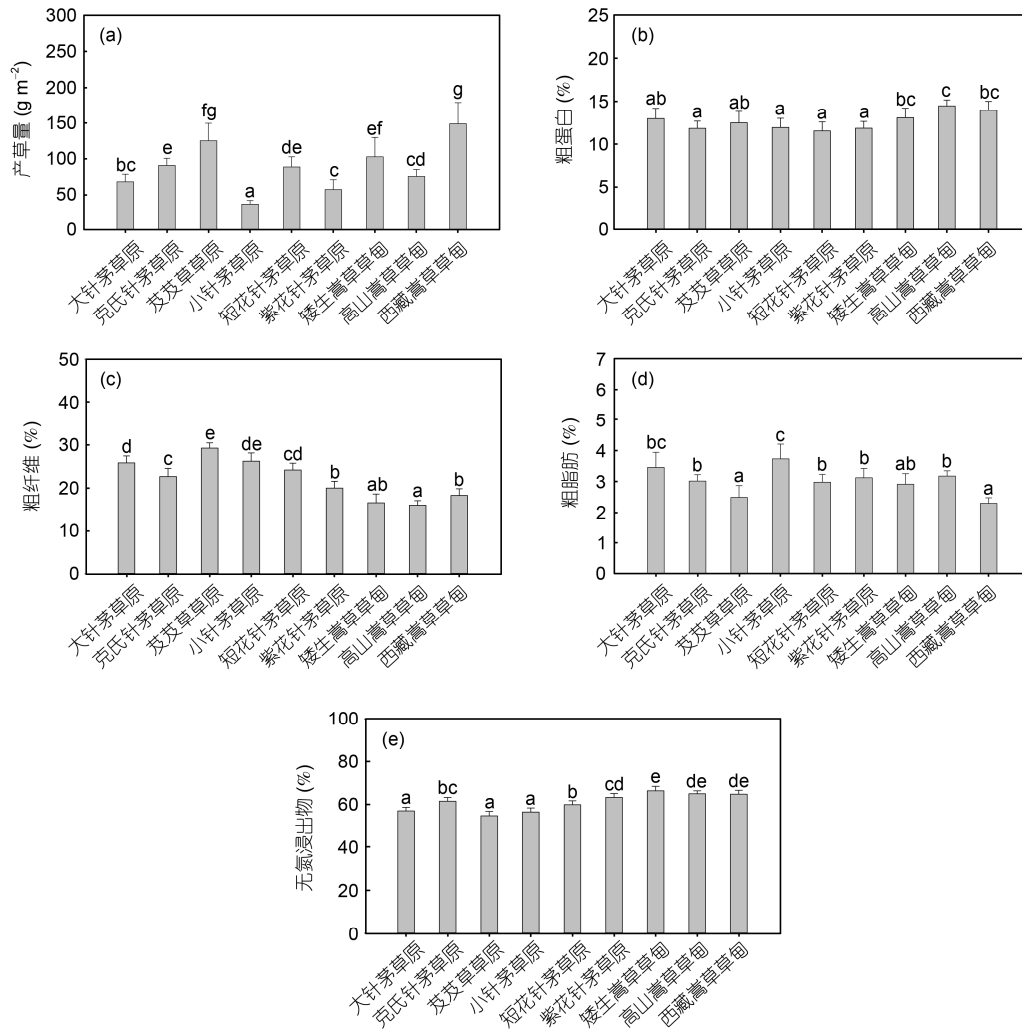


图4 研究区中9种重要植被群系的产草量(a)、粗蛋白(b)、粗纤维(c)、粗脂肪(d)和无氮浸出物(e)的比较
不同的字母表示 $P < 0.05$ 下的显著性水平

表2 研究区全区粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物与气候因子及土壤因子之间的相关关系^{a)}

		粗蛋白	粗纤维	粗脂肪	无氮浸出物
气候因子	GST	-0.157	0.378**	0.170*	-0.348**
	GSP	0.069	-0.210*	-0.199*	0.251**
	MAT	-0.162	0.360**	0.066	-0.327**
	MAP	0.001	-0.117	-0.223**	0.193*
土壤因子	SOC	0.235*	-0.283**	-0.248*	0.242*
	STN	0.253**	-0.327**	-0.246*	0.275**
	STP	0.321**	-0.203*	-0.134	0.079
	SAP	0.273**	-0.325**	-0.307**	0.268**
	SBD	-0.224*	0.336**	0.218*	-0.322**

a) GST, 生长季均温; GSP, 生长季降水; MAT, 多年平均气温; MAP, 多年平均降水. SOC, 土壤有机碳含量; STN, 土壤全氮; STP, 土壤全磷; SAP, 土壤速效磷; SBD, 土壤容量. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

表 3 考虑植被类型后粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物与环境因子关系的协方差分析^{a)}

		粗蛋白	粗纤维	粗脂肪	无氮浸出物
主效应显著性水平	VT	0.000**	0.000**	0.065†	0.000**
	GST	0.651	0.453	0.002**	0.961
	GSP	0.220	0.666	0.377	0.750
	MAT	0.125	0.025*	0.140	0.248
	MAP	0.740	0.643	0.730	0.842
	SOC	0.083†	0.487	0.995	0.342
	STN	0.975	0.044*	0.728	0.571
	STP	0.914	0.001**	0.410	0.001**
	SAP	0.363	0.047*	0.021*	0.253
	SBD	0.095†	0.425	0.489	0.384
与植被类型交互作用显著性水平	GST	0.510	0.985	0.549	0.637
	GSP	0.296	0.053†	0.063†	0.086†
	MAT	0.024*	0.034*	0.010*	0.949
	MAP	0.215	0.147	0.326	0.192
	SOC	0.001**	0.890	0.853	0.293
	STN	0.718	0.500	0.516	0.687
	STP	0.010*	0.038*	0.360	0.142
	SAP	0.022*	0.550	0.260	0.679
SBD	0.010*	0.041*	0.472	0.017*	

a) 显示植被类型、环境因子的主效应以及环境因子与植被类型交互效应的显著性. VT, 植被类型; †, $P<0.1$; *, $P<0.05$; **, $P<0.01$

11%, $P<0.05$; 无氮浸出物: 解释 27%, $P<0.001$), 而环境因子尽管在统计上有显著的影响($P<0.1$), 自身的解释率则并不高(粗蛋白: 解释 3%; 粗纤维: 解释 12%; 粗脂肪: 解释 5%; 无氮浸出物: 解释 4%). 另外, 植被类型与部分环境因子的交互项对牧草品质存在显著影响, 即环境因子对牧草品质的影响随着植被类型变化而改变(表 4).

2.4 牧草品质与产草量之间的关系

将研究区总体牧草的营养成分与产草量进行相关分析的结果显示(表 5, 图 5), 草地的粗蛋白含量与产草量存在显著但弱的负相关关系($r=-0.271$, $P<0.001$); 粗脂肪含量同产草量也呈现出显著但弱的负相关关系($r=-0.267$, $P<0.001$); 反之, 粗纤维与产草量之间呈现显著但弱的正相关($r=0.129$, $P<0.01$); 而对无氮浸出物与产草量之间的相关分析结果则表明此二者之间没有显著的关系存在($r=0.088$, $P>0.05$). 在内蒙古温带草地和青藏高原高寒草地中, 粗蛋白、粗纤维和粗脂肪同产草量之间均表现出与研究区总体类似的趋势; 无氮浸出物与产草量之间的关系在

青藏高原草地中不显著, 但在内蒙古草地中表现出显著但弱的正相关. 对 5 种植被型进行分析显示, 在高寒草甸中粗蛋白和粗脂肪均同产草量表现出显著的负相关, 粗纤维同产草量表现出显著的正相关, 无氮浸出物同产草量之间没有显著的关系; 在荒漠草原中粗蛋白和粗脂肪均同产草量存在显著的负相关, 粗纤维和无氮浸出物同产草量之间都没有显著关系; 在典型草原和高寒草原中, 粗蛋白与产草量之间为显著的负相关, 粗纤维与产草量之间呈现显著的正相关, 粗脂肪和无氮浸出物同产草量间没有显著关系; 草甸草原中牧草的营养成分同产草量间均没有显著关系(表 5).

3 讨论

3.1 中国北方草地牧草品质与产草量的格局

草地的产草量和牧草品质对于畜牧业生产有着非常重要的意义^[30]. 草地的产草量是衡量草地资源的重要标志, 它决定了草地提供给牲畜食物的量, 对草地的载畜量有着很大的影响^[10,31,32]; 而牧草品质则

表4 研究区中植被类型与环境因子及其交互作用对粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物的影响^{a)}

模型	SS	SS%	df	F	P	
粗蛋白~VT+SOC+SBD+VT:(MAT+SOC+STP+SAP+SBD)	VT	173.74	24.19	4	11.40	0.000**
	SOC	12.04	1.68	1	3.16	0.081 [†]
	SBD	11.68	1.63	1	3.06	0.085 [†]
	VT: MAT	85.12	11.85	5	5.58	0.011*
	VT: SOC	59.46	8.28	4	3.12	0.001**
	VT: STP	45.72	6.37	5	2.40	0.015*
	VT: SAP	50.34	7.01	5	3.30	0.048*
	VT: SBD	62.78	8.74	4	3.29	0.017*
	Residuals	217.24	30.25	57		
粗纤维~VT+MAT+STN+STP+SAP+VT:(GSP+MAT+STP+SBD)	VT	1068.97	31.87	4	13.16	0.000**
	MAT	100.08	2.98	1	4.93	0.030*
	STN	4.00	0.12	1	0.20	0.659
	STP	240.84	7.18	1	11.86	0.001**
	SAP	63.82	1.90	1	3.14	0.081 [†]
	VT: GSP	47.67	1.42	5	0.47	0.797
	VT: MAT	254.24	7.58	4	3.13	0.021*
	VT: STP	64.96	1.94	4	0.80	0.530
	VT: SBD	290.87	8.67	5	2.86	0.022*
Residuals	1218.55	36.33	60			
粗脂肪~VT+GST+SAP+VT:(GSP+MAT)	VT	7.98	10.61	4	3.48	0.011*
	GST	0.86	1.14	1	1.50	0.223
	SAP	2.89	3.84	1	5.05	0.027*
	VT: GSP	8.16	10.85	5	3.11	0.013*
	VT: MAP	8.92	11.86	5	2.85	0.020*
	Residuals	46.38	61.68	81		
无氮浸出物~VT+STP+VT:(GSP+SBD)	VT	775.12	27.33	4	8.89	0.000**
	STP	115.04	4.06	1	5.28	0.025*
	VT: GSP	87.79	3.10	5	0.80	0.550
	VT: SBD	310.48	10.95	5	2.85	0.021*
	Residuals	1547.88	54.57	71		

a) SS, 平方和; SS%, 解释率; df, 自由度; F, F值; †, P<0.1; *, P<0.05; **, P<0.01. 模型: 粗蛋白~VT+SOC+SBD+VT:(MAT+SOC+STP+SAP+SBD), R²=0.70, P<0.001; 粗纤维~VT+MAT+STN+STP+SAP+VT:(GSP+MAT+STP+SBD), R²=0.64, P<0.001; 粗脂肪~VT+GST+SAP+VT:(GSP+MAT), R²=0.38, P<0.001; 无氮浸出物~VT+STP+VT:(GSP+SBD), R²=0.45, P<0.001

表5 5种植被型草地中粗蛋白、粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物与产草量之间的 Pearson 相关系数^{a)}

	粗蛋白	粗纤维	粗脂肪	无氮浸出物
草甸草原	-0.085	-0.257	-0.202	0.322
典型草原	-0.461**	0.273**	-0.001	-0.068
荒漠草原	-0.309**	0.112	-0.394**	0.164
高寒草原	-0.290*	0.261 [†]	-0.077	-0.094
高寒草甸	-0.273**	0.357**	-0.281**	-0.076

a) †, P<0.1; *, P<0.05; **, P<0.01

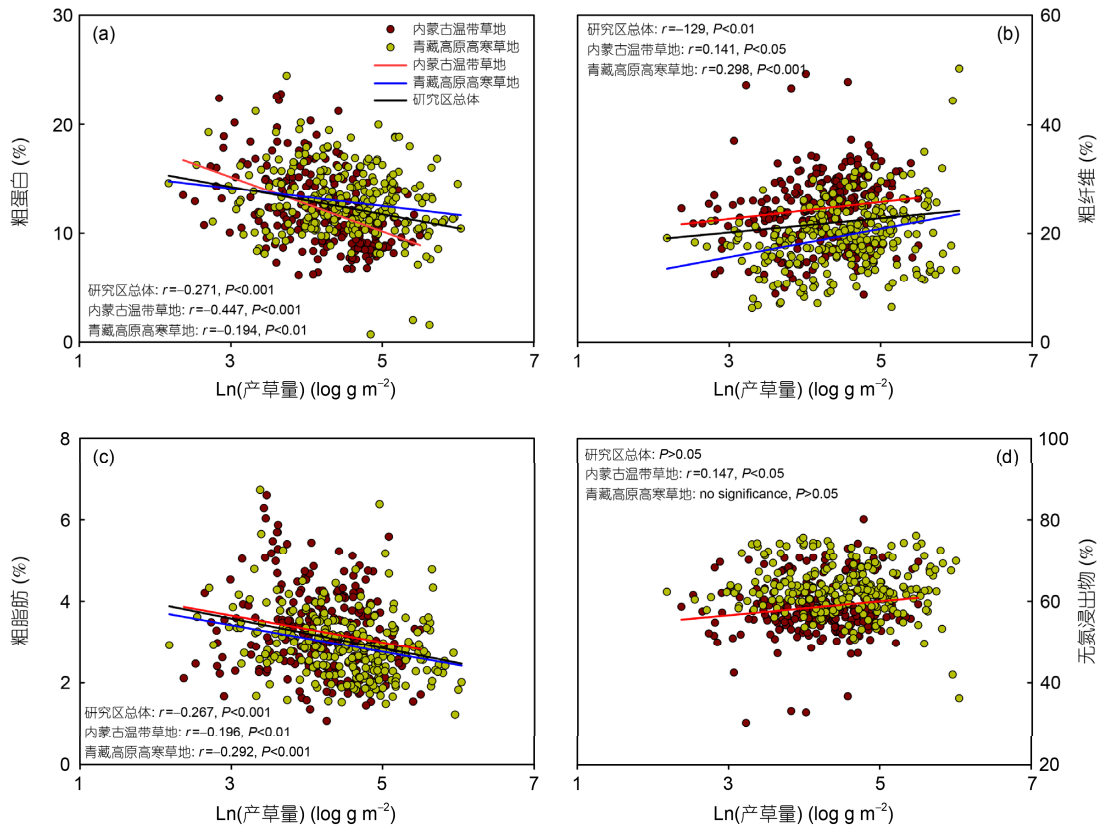


图5 研究区全区、内蒙古草地及青藏高原草地中粗蛋白(a)、粗纤维(b)、粗脂肪(c)、无氮浸出物(d)与产草量之间的相关关系

通过影响牲畜对牧草的消化率、能量摄入以及养分获取，对畜产品的产量和品质起到重要的作用^[8,9,32]。本研究通过大范围的野外调查采样并结合实验室分析，获得了大量的牧草品质与产草量数据，并同时分析了产草量和牧草品质的空间差异和植被差异，在此基础上进一步讨论了牧草品质和产草量及环境因子之间的关系。因此本研究可以为现阶段畜牧业的合理规划提供相当的参考价值。

总体上看，青藏高原高寒草地的产草量要显著高于内蒙古温带草地。从植被型上看，高寒草甸和草甸草原的产草量最高，而荒漠草原和高寒草原的产草量最低；在群系上西藏嵩草草甸的产量最高，芨芨草原次之，而小针茅草原最低。本研究结论与 Ma 等人^[20]的结论基本一致。过去一些学者指出由于青藏高原地区的热量较低，生长季较短，因而草地的产草量较低^[24,33,34]。本研究则显示，尽管高寒草原的产草量很低，但是高寒草甸的产草量并不低。这可能是由于高寒草甸水分条件较好所致。

对于牧草品质的分析显示，内蒙古温带草地的

粗脂肪和粗纤维含量较高，粗蛋白和无氮浸出物含量较低，青藏高原高寒草地则与内蒙古温带草地相反，表现为较高的粗蛋白和无氮浸出物含量以及较低的粗脂肪和粗纤维含量。过去通常认为青藏高原地区的草地具有“三高一低”的特征，即高粗蛋白、高粗脂肪、高无氮浸出物以及低粗纤维的特征^[24,35,36]，似乎与本研究有所不同。实际上，本研究的结论与过去的研究结论并不矛盾，因为过去的研究是将牧草品质指标与某一特定数值相比，而没有比较其区域间的差异；而从其他的研究的数据也可以推出，相比与内蒙古地区，青藏地区草地的粗脂肪含量并不高^[14]。因此从空间差异上比较而言，青藏地区草地呈现的是“两高两低”的特征。

一般认为，牧草中的粗蛋白、粗脂肪和无氮浸出物是对牲畜重要的营养物质，粗脂肪、无氮浸出物特别是粗蛋白含量越高则牧草营养价值越好，而粗纤维越高则牧草营养价值越差^[1,34,36]。本研究结果显示，尽管青藏地区草地牧草的粗脂肪较内蒙地区略低(是内蒙的 90.0%)，但是粗蛋白和无氮浸出物含量显著

高于内蒙地区(分别高 5.4%和 8.5%),而粗纤维含量则显著低于内蒙地区(是内蒙的 78.2%),因此青藏地区草地的营养品质更为优良.根据相似的理由可以判断:高寒草原和高寒草甸牧草的营养价值较高,荒漠草原和典型草原的营养价值较低,而草甸草原的营养价值最低;高山嵩草草甸和矮生嵩草草甸的营养价值最高,西藏嵩草草甸次之,小针茅草原和芨芨草草原的营养价值则比较低.

需要提到的是,本研究中产草量和牧草品质的格局与《中国草地资源》^[6]中报道的略有不同.根据《中国草地资源》^[6]的报道,在产草量上,高寒草甸类草地单位面积的产草量仅有温性草甸草原的一半左右;而在牧草品质上,高寒草原有着较高的粗脂肪.这些差异可能主要是因为本研究中采用中国植被图编委会所用的植被分类方法,与草地资源调查所采取的草地分类方法不同所导致^[6,25].另外,《中国草地资源》^[6]的数据来源于 20 世纪 80 年代早、中期的草地资源普查,与本研究的调查相距 20 多年,可能也是造成结果差异的一个原因.

3.2 环境因子在牧草品质格局形成中的作用

植物的养分含量一方面受到生理特性等自身性质的作用,另一方面受到生长地点环境条件的制约,这是物种系统发育和环境因子共同作用的结果,进化和生态过程一起决定了植物体内物质与能量的转化^[37,38].因此,牧草品质的大尺度格局形成必然与环境因子的作用有着密切的关系.

环境因子的作用一方面体现在它对草地植被组成上的影响.尽管在相关分析时很多气候及土壤因子呈现出与牧草营养指标的相关关系,但是考虑到植被类型因素后一些因素变得不显著了,并且进行多元回归分析显示对于牧草品质的大尺度格局而言最重要的解释变量是植被类型(解释超过 10%的变异).这意味着大尺度上环境因子的作用首先是通过改变植被类型和群落的物种组成影响牧草品质的格局.环境因子的这种作用与长期的进化过程可能是相关的.例如在长期的低温环境下,高寒地区的植物进化出了一系列适应机制,包括降低结构性碳水化合物的含量并提高可溶性碳水化合物及蛋白质的含量,以尽可能减少低温对植物体的损伤,而在较温暖的地区则相反^[39,40].这也解释了青藏草地的营养品质为何呈现出高蛋白、高无氮浸出物和低纤维的特点.

不过多元回归分析的结果同时也显示,考虑到植被类型差异后,部分环境因子对于牧草的营养品质仍有着显著的影响,这意味着环境因子可能也通过一些生理方面的机制影响到牧草品质的格局^[1,40-42].从多元回归结果可以看出,在气候因子中仅有 MAT 对粗纤维存在显著的影响,这可能反映温度在植物体干物质积累过程中的作用.以往研究表明,温度的升高会降低植物体的叶/茎比,并促进结构碳水化合物的生产,引起粗纤维的增加而降低牧草的消化率^[42,43];同时,对于所有的营养指标,土壤因子都有显著的影响.这意味着土壤养分的状况对于牧草的品质有着更直接的作用.特别值得注意的是,粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物都显著受到了土壤中磷元素条件,如 STP 和 SAP 的影响(对粗纤维格局的总解释率为 9.1%,对粗脂肪格局的总解释率为 3.8%,对无氮浸出物的总解释率为 4.1%).磷是植物体生长发育的必需元素之一,是细胞中各种重要的化学成分如磷脂、核酸、ATP 及 NADP 等的组成部分,与植物体的各种代谢过程紧密相关^[44,45].对水稻进行的养分控制实验显示,减磷处理组中,与细胞壁合成有关的酶的表达显著上升,而与脂类分解有关的酶则表达降低^[46];对 *Cajanus cajan* 进行同位素标记的研究则显示,减磷处理能显著地抑制非结构性碳水化合物的积累^[47].目前的研究认为,中国土壤普遍存在着缺磷的问题^[48,49].因此土壤磷元素可能通过类似上述的生理过程显著地影响牧草的营养品质,造成随着土壤磷元素条件的上升,无氮浸出物含量上升而粗脂肪与粗纤维均下降的格局.当然,土壤磷元素条件影响牧草品质的具体的生理过程目前还不太清楚,尚需要进一步研究.不过环境因子自身影响的解释力很低,除粗纤维外,对其余营养指标大尺度格局的解释均不足 10%,说明其对植物具体生理过程的影响并非造成大尺度牧草格局的主要过程.

3.3 牧草品质与产草量之间的相互关系

通过研究区总体的牧草品质和产草量之间的相关分析可以看出,牧草品质和产草量之间存在着相关性.随着草地产草量的增高,牧草中的粗蛋白含量和粗脂肪含量呈现出下降的趋势,而粗纤维的含量则存在上升的趋势;换言之即随着草地产草量的增高,牧草的营养价值在逐渐下降.即显示牧草的营养价值与地上生产量之间可能存在一种负相关关系.

这种负相关关系看似同产草量和牧草品质的大尺度格局相矛盾。但进一步的分析的结果显示, 这种关系同时存在于不同区域的草地中。在不同植被型的草地中, 尽管牧草营养成分与产草量之间并非都存在着显著的关系, 但大多数都呈现出粗蛋白含量随产草量增高而下降的趋势, 同时有的植被型也表现出粗脂肪含量随产草量的增高而下降、粗纤维含量随产草量增高而上升的趋势。这意味着草地中确实可能存在着牧草的营养价值与产草量之间的负相关。牧草营养价值与产草量在研究区全区上的关系实质上是小尺度上的关系叠加而成, 与大尺度的格局并不相悖。

目前对于天然草地大尺度格局上牧草品质与产草量之间这种负相关尚未有任何研究。对人工草地的研究显示, 牧草的营养价值与产草量之间确实存在着一定程度的负相关。White 等人^[50]对禾草和豆科牧草的研究结果指出, 随着产草量每增加 1000 kg ha^{-1} , 牧草的粗蛋白含量则下降 $0.80\% \sim 1.25\%$, 可消化干物质含量也逐渐减少, 这一趋势也存在于冷季型牧草和暖季型牧草当中^[32]; 同时, 随着牧草产草量的上升, 牧草中酸性洗涤纤维和中性洗涤纤维都逐渐升高^[51,52]。

牧草品质与产草量之间的关系可能与植物生长中元素分配过程有关。从生态学化学计量学的角度来看, 植物群落中较高的生物量意味着对 N, P 等养分元素的“稀释”作用, 导致了养分元素随生物量的增加而下降的现象^[53~55]。具体来说, 是因为随着植物体中干物质积累的进行, 机械组织不断增长而生理上活跃的非机械组织比例则逐渐降低^[56,57]。由于在机械性组织中 N 含量较少, 但是纤维素、木质素等粗纤维成分含量则较多, 因此导致了随着产草量的增加, 粗蛋白下降而粗纤维上升的趋势。不过, 目前对于这一问题的研究及机制探讨多基于局域样地的研究, 与本研究在尺度上存在一定的差异, 因此尚需要进一步的研究。

3.4 本研究的局限性

牧草的营养成分存在着时间动态, 会随着生长季阶段的变化而改变^[1,14,41]。由于大尺度研究手段的限制, 本研究中测定产草量及牧草品质的样品均采集于7月末至8月初的生长季盛期, 无法获得不同生长季阶段的样品, 因此在其他的生长季阶段, 牧草品

质与产草量格局及其影响因素可能与本研究中所揭示的有所不同, 这一格局的动态如何、其影响因素是什么, 尚需要进一步的研究。其次, 由于时间、人力、物力等客观原因所限, 无法对每一样地进行分种采样并测量其具体的营养组成, 只能对草群的概略养分进行研究。尽管在分析时根据植被类型的不同以尽量消除物种差异带来的影响, 但是从多元回归模型中误差项的 $SS\%$ 来看, 由物种组成所带来的差异依然可能存在; 同时草群的概略养分相对比较粗糙, 难以用于建成成本的计算, 使得从机理上讨论牧草品质的格局存在一定的困难。另外, 由于草甸草原的面积较小, 因此相比其他植被类型, 草甸草原样地数目略显偏少, 尽管在分析时选用样方水平数据以提高统计检验的可信度, 但仍然无法完全排除因取样强度略有不足而导致的误差, 进而影响统计结果的可靠性。

这些局限性尚需要进一步的研究来探讨。从植物地上器官建成成本的角度考虑不同物种牧草品质的差异及环境因素在其中的作用可能会有助于理解大尺度牧草品质格局的成因。另外, 通过对沿着环境梯度多个样点的长时间监测, 对探讨不同生长季阶段的牧草品质格局及其影响因素会有所帮助, 并且可以试图通过野外控制实验的手段进一步探讨环境因子对牧草品质影响的相关机制。

4 结论

通过对中国草地 177 个样地产草量的调查, 结合实验室对牧草品质的分析, 本研究从大尺度上探讨了中国草地产草量和牧草品质的格局及其与环境因子的关系。结果表明, 总体上青藏高原草地的产草量较内蒙古草地要高, 主要是由于高寒草甸有较高的产草量所致。相比于内蒙古地区的草地, 青藏高原草地的牧草具有“二高二低”的特点, 即高粗蛋白、高无氮浸出物、低粗纤维、低粗脂肪。从植被型上来看, 高寒草甸的产草量和营养价值都最高; 从植被群系上来看, 产草量最高的是西藏嵩草草甸和芨芨草原, 牧草品质最好的则是高山嵩草草甸和矮生嵩草草甸。环境因子主要是通过影响植被类型影响到牧草品质的格局, 而对植物具体生理过程的影响并非造成大尺度牧草格局的主要原因; 消除植被类型差异后, 气候因子中仅 MAT 对粗纤维有显著作用, 而土壤因子对所有营养指标均有显著影响, 特别是土壤磷元素状况对草群的粗纤维、粗脂肪和无氮浸出物含量有显

著的作用,这可能是因为中国土壤普遍缺磷所导致的。研究发现,在大尺度上中国草地牧草的营养价值和产草量之间存在着负的相关关系,即随着产草量的升高,牧草表现出粗蛋白和粗脂肪含量下降、粗纤维含量增加的趋势,这反映产草量较大时对营养元素“稀释”的现象。

致谢 本研究在野外取样过程中得到北京大学青藏高原考察队、北京大学内蒙古考察队的协助。野外取样过程中,内蒙古大学刘仲龄教授协助野外选点和取样。牧草品质的分析得到了中国农业大学任丽萍教授的帮助,特此致谢。

参考文献

- 1 Barnes R F, Nelson C J, Collins M, et al. Forages: An Introduction to Grassland Agriculture. Ames: Iowa State University Press, 2003
- 2 Hopkins A. Grass: Its Production and Utilization. London: Blackwell Science, 2000
- 3 马文红, 方精云, 杨元合, 等. 中国北方草地生物量动态及其与气候因子的关系. 中国科学: 生命科学, 2010, 40: 632-641
- 4 Conant R T, Paustian K. Potential soil carbon sequestration in overgrazed grassland ecosystems. Glob Biogeochem Cy, 2002, 16: 1143-1152
- 5 陈佐忠, 汪诗平. 中国典型草原生态系统. 北京: 科学出版社, 2000
- 6 中华人民共和国农业部畜牧兽医司. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996
- 7 国家环境保护总局. 2005年中国环境状况公报. 北京: 国家环境保护总局, 2006
- 8 任继周. 草业科学研究方法. 北京: 中国农业出版社, 1998
- 9 Bokdam J, Devries M F W. Forage quality as a limiting factor for cattle grazing in isolated Dutch nature-reserves. Conserv Biol, 1992, 6: 399-408
- 10 Kawamura K, Watanabe N, Sakanoue S, et al. Estimating forage biomass and quality in a mixed sown pasture based on partial least squares regression with waveband selection. Grassl Sci, 2008, 54: 131-145
- 11 Yu L, Zhou L, Liu W, et al. Using remote sensing and GIS technologies to estimate grass yield and livestock carrying capacity of alpine grasslands in Golog Prefecture, China. Pedosphere, 2010, 20: 342-351
- 12 章祖同. 草场资源评价方法的探讨. 自然资源, 1981, (3): 13-18
- 13 Zhao D, Starks P J, Brown M A, et al. Assessment of forage biomass and quality parameters of bermudagrass using proximal sensing of pasture canopy reflectance. Grassl Sci, 2007, 53: 39-49
- 14 卫智军, 杨静, 苏吉安, 等. 荒漠草原不同放牧制度群落现存量与营养物质动态研究. 干旱地区农业研究, 2003, 21: 53-57
- 15 Ni J. Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. Plant Ecol, 2004, 174: 217-234
- 16 Bai Y F, Han X G, Wu J G, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. Nature, 2004, 431: 181-184
- 17 Luo T X, Li W H, Zhu H Z. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. Ecol Appl, 2002, 12: 980-997
- 18 Ma W H, Liu Z L, Wang Z H, et al. Climate change alters interannual variation of grassland aboveground productivity: Evidence from a 22-year measurement series in the Inner Mongolian grassland. J Plant Res, 2010, 123: 509-517
- 19 Jiang X L, Zhang W G, Wang G. Biodiversity effects on biomass production and invasion resistance in annual versus perennial plant communities. Biodivers Conserv, 2007, 16: 1983-1994
- 20 Ma W H, He J-S, Yang Y H, et al. Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. Glob Ecol Biogeogr, 2010, 19: 233-243
- 21 Ni J. Forage yield-based carbon storage in grasslands of China. Clim Change, 2004, 67: 237-246
- 22 Dong S K, Long R J, Hu Z Z, et al. Productivity and nutritive value of some cultivated perennial grasses and mixtures in the alpine region of the Tibetan Plateau. Grass Forage Sci, 2003, 58: 302-308
- 23 Long R J, Apori S O, Castro F B, et al. Feed value of native forages of the Tibetan Plateau of China. Anim Feed Sci Tech, 1999, 80: 101-113
- 24 苏大学. 西藏草地资源的结构与质量评价. 草地学报, 1995, 3: 144-151
- 25 中国科学院中国植被图编辑委员会. 1:100万中国植被图集. 北京: 科学出版社, 2001
- 26 张丽英. 饲料分析及饲料质量检测技术. 第3版. 北京: 中国农业大学出版社, 2007

- 27 Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 2005, 25: 1965–1978
- 28 He J-S, Wang X, Flynn D F B, et al. Taxonomic, phylogenetic, and environmental trade-offs between leaf productivity and persistence. *Ecology*, 2009, 90: 2779–2791
- 29 Geng Y, Wang Z, Liang C, et al. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Global Ecol Biogeogr*, 2012, 21: 416–427
- 30 周道玮, 孙海霞, 刘春龙, 等. 中国北方草地畜牧业的理论基础问题. *草业科学*, 2009, 26: 1–11
- 31 Heitschmidt R K, Dowhower S L, Walker J W. Some effects of a rotational grazing treatment on quantity and quality of available forage and amount of ground litter. *J Range Manage*, 1987, 40: 318–321
- 32 White L M. Forage yield and quality of warm-season and cool-season grasses. *J Range Manage*, 1986, 39: 264–268
- 33 苏大学. 中国草地资源的区域分布与生产力结构. *草地学报*, 1994, 2: 71–77
- 34 任继周. 草地农业生态系统通论. 合肥: 安徽教育出版社, 2004
- 35 杨福囤, 何海菊. 高寒草甸地区常见植物热值的初步研究. *植物生态学与地植物学丛刊*, 1983, 7: 280–288
- 36 王宏辉, 李瑜鑫, 王建洲, 等. 藏东南地区草地资源与营养评价. *草业科学*, 2010, 27: 56–59
- 37 Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 1–67
- 38 Kerkhoff A J, Fagan W F, Elser J J, et al. Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *Am Nat*, 2006, 168: E103–E122
- 39 Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag, 2003
- 40 Xu S X, Zhao X Q, Sun P, et al. A simulative study on effects of climate warming on nutrient contents and *in vitro* digestibility of herbage grown in Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Bot Sin*, 2002, 44: 1357–1364
- 41 Laycock W A, Price D A. Factors influencing forage quality. In: Paulsen H A, Reid E H, Parker KW, eds. *Rangeland and Wildlife Habitat Evaluation-A Research Symposium*. US Department of Agriculture, Forest Service Miscellaneous Publication, 1970. 37–47
- 42 Buxton D R. Quality-related characteristics of forages as influenced by plant environment and agronomic factors. *Anim Feed Sci Tech*, 1996, 59: 37–49
- 43 Vazquez-de-Aldana B R, Garcia-Ciudad A, Garcia-Criado B. Interannual variations of above-ground biomass and nutritional quality of Mediterranean grasslands in Western Spain over a 20-year period. *Aust J Agric Res*, 2008, 59: 769–779
- 44 Hammond J P, Broadley M R, White P J. Genetic responses to phosphorus deficiency. *Ann Bot-London*, 2004, 94: 323–332
- 45 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002
- 46 Wasaki J, Yonetani R, Kuroda S, et al. Transcriptomic analysis of metabolic changes by phosphorus stress in rice plant roots. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 1515–1523
- 47 Fujita K, Kai Y, Takayanagi M, et al. Genotypic variability of pigeonpea in distribution of photosynthetic carbon at low phosphorus level. *Plant Sci*, 2004, 166: 641–649
- 48 Han W X, Fang J Y, Guo D L, et al. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytol*, 2005, 168: 377–385
- 49 熊毅, 李庆逵. 中国土壤. 北京: 科学出版社, 1987
- 50 White L M, Wight J R. Forage yield and quality of dryland grasses and legumes. *J Range Manage*, 1984, 37: 233–237
- 51 Surprenant J, Barnes D K, Busch R H, et al. Bidirectional selection for neutral detergent fiber and yield in reed canarygrass. *Can J Plant Sci*, 1988, 68: 705–712
- 52 Cusicanqui J A, Lauer J G. Plant density and hybrid influence on corn forage yield and quality. *Agron J*, 1999, 91: 911–915
- 53 Owensby C E, Coyne P I, Auen L M. Nitrogen and phosphorus dynamics of a tallgrass prairie ecosystem exposed to elevated carbon-dioxide. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 843–850
- 54 Reich P B, Hungate B A, Luo Y Q. Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annu Rev Ecol Evol S*, 2006, 37: 611–636
- 55 He J-S, Fang J Y, Wang Z H, et al. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 2006, 149: 115–122
- 56 Niklas K J. Plant allometry, leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry, and interspecific trends in annual growth rates. *Ann Bot-London*, 2006, 97: 155–163
- 57 Niklas K J, Owens T, Reich P B, et al. Nitrogen/phosphorus leaf stoichiometry and the scaling of plant growth. *Ecol Lett*, 2005, 8: 636–642