

人工草地生产力和稳定性的调控机理研究: 问题、进展与展望

白永飞^{1,2*}, 玉柱³, 杨青川⁴, 万宏伟¹, 黄建辉¹, 纪宝明⁵, 李昂¹

1. 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049;

3. 中国农业大学动物科技学院, 北京 100193;

4. 中国农业科学院北京畜牧兽医研究所, 北京 100193;

5. 中国林业大学林学院, 北京 100083

* 联系人, E-mail: yfbai@ibcas.ac.cn

2017-12-19 收稿, 2018-01-04 修回, 2018-01-04 接受, 2018-02-01 网络版发表

摘要 我国拥有草地总面积60亿亩, 占国土面积的41.7%。长期以来, 我国在畜牧业生产中过度利用草地的生产功能, 忽视其生态功能, 造成草地大面积退化, 草-畜关系失衡。同天然草地相比, 建设优质高效人工草地可以使饲草产量提高10~20倍, 有望从根本上解决我国肉、奶生产中面临的优质饲草料严重短缺的瓶颈问题, 进而遏制过度放牧引起的草地退化, 恢复草地生态功能。目前, 我国在人工草地建设中仍面临种植规模小、产量低、利用年限短等问题, 草产业发展水平远落后于畜牧业发达国家。因此, 开展人工草地生产力和稳定性调控机理研究是实现以科技为先导, 转变畜牧业生产方式, 保障我国生态安全、食物安全、生态文明建设的国家重大战略需求。本文从人工草地生产力和稳定性调控的理论基础、国内外研究现状与进展等方面系统地介绍了近年来该领域取得的最新成果。在此基础上, 对人工草地生产力和稳定性调控机理研究中亟待解决的科学问题以及重要生物学和生态学机制进行了展望。

关键词 草地, 生态功能, 生产功能, 人工草地, 生物学和生态学机制, 生态安全, 饲草安全

我国是草地资源大国, 拥有草地总面积60亿亩(1亩=0.067 ha), 约占国土面积的41.7%, 是耕地面积的3.2倍、林地面积的2.5倍^[1,2]。长期以来, 我国在畜牧业生产中过度利用草地的生产功能, 忽视其生态功能, 造成了超载过牧、人-草-畜关系失衡和草地大面积退化, 并诱发了沙尘暴等生态灾难。据统计, 我国约90%的天然草地发生了不同程度的退化, 中度和重度退化草地面积达23亿亩, 其中内蒙古、西藏、新疆、青海、四川和甘肃等牧区的退化草地比例高达80%~97%^[3,4]。国务院在2011年发布的《关于促进牧区又好又快发展的若干意见》中明确指出, 我国草原

生态总体恶化趋势尚未根本遏制, 草原畜牧业粗放型增长方式难以为继。草地畜牧业发达国家的经验表明, 在我国广大的农区、农牧交错区和部分牧区因地制宜地发展高产优质人工草地和半人工草地, 可以大幅度提高草地的牧草产量和品质, 降低畜牧业对农业的依赖, 缓解畜牧业与粮食生产争耕地的严峻现实, 进而为国家粮食和食物安全做出实质性贡献(草地的概念和定义见表1)。因此, 开展人工草地功能调控研究是转变当前粗放型畜牧业生产方式, 实现以科技为先导, 提升草畜产业的整体生产水平, 保障我国粮食和食物安全的重大科技需求。

引用格式: 白永飞, 玉柱, 杨青川, 等. 人工草地生产力和稳定性的调控机理研究: 问题、进展与展望. 科学通报, 2018, 63: 511–520

Bai Y F, Yu Z, Yang Q C. Mechanisms regulating the productivity and stability of artificial grasslands in China: Issues, progress, and prospects (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 511–520, doi: 10.1360/N972017-00935

表1 草地的基本概念和定义

Table 1 Basic concepts and definitions of grasslands

概念	定义
草地	广义的草地是指可以用于放牧或割草的土地,包括天然放牧地、永久休闲地、5年以上生产草本饲料作物的耕地、疏林地、矮木林、疏灌丛、荒漠、冻原、沿海滩涂、草甸和沼泽湿地 ^[2,6]
天然草地	自然形成的未经人工改良的草地 ^[2,7,8]
人工草地	采用农业技术措施人工种植的草地 ^[2,7,8]
半人工草地	采用松耙、补播、施肥、灌溉等农业技术措施改良后的天然草地,也称为改良草地 ^[2,7,8]

长期以来,发达国家十分重视人工草地和草畜产业的基础研究,依托人工草地大力发展草畜产业,不断提升畜牧业占农业的比重.例如,美国畜牧业占农业的比重为60%左右,德国为70%,法国为57%,加拿大为65%.同时,在这些国家的畜牧业内部结构中,草产业对畜牧业产值的贡献率均超过60%^[1].目前,我国畜牧业占农业的比重为30%左右,而牧区和农牧交错区草原畜牧业仅占全国畜牧业总产值的4%左右^[5].草原畜牧业对农业贡献率低的根本原因在于草地生产力水平低,特别是人工草地基础研究和草产业发展水平均远落后于发达国家.研究表明,建设人工草地可以大大提高草地的生产力和牧草品质.例如,苜蓿(*Medicago sativa* L.)人工草地的产量可达22.5 t/ha,是天然草地的11倍左右,羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.)人工草地的产量可达20 t/ha,是天然草地的10倍,燕麦(*Avena sativa* L.)人工草地可达37.5 t/ha,是天然草地的19倍,青贮玉米(*Zea mays* L.)的干物质产量可达45 t/ha,是天然草地的23倍^[1].由此可见,建设优质高效人工草地可以使饲草产量提高10~20倍,有望从根本上解决我国肉、奶生产中面临的优质饲草料严重短缺的瓶颈问题,遏制过度放牧引起的草地大面积退化、生态功能严重衰退等生态安全问题.因此,开展人工草地生产力形成机理与稳定性维持机制研究,建设高产优质人工草地和半人工草地,是实现畜牧业产业方式转变和草地生产与生态功能科学配置的关键,也是保障国家生态安全,践行生态文明建设的重大科学基础.

1 人工草地生产力和稳定性调控的理论基础

1.1 生态化学计量学理论

生态化学计量学(ecological stoichiometry)概念

最早由Redfield^[9,10]提出,后来由Sterner和Elser^[11]建立了生态化学计量学的基本理论和方法体系.其基本原理是通过定量研究基因、个体、种群、群落和生态系统水平生命有机体的元素组成比例及变化,揭示植物、动物、微生物和土壤系统的养分限制与养分平衡,进而阐明不同营养级间的养分转移和循环规律^[11~15].生态化学计量学为定量研究牧草的养分限制和养分平衡,水肥耦合对草地生产力的调控,微生物对牧草和家畜营养元素吸收和利用的调控,牧草-家畜-土壤动物和微生物之间跨营养级的养分转移与循环,以及整个草-畜系统的可持续性提供了强大的理论和方法体系^[11,13,16,17].应用生态化学计量学的基本理论和方法,揭示关键营养元素(如N, P, K, Mo, B, Cu等)及其化学计量平衡对牧草光合速率和同化产物源-库分配的调控机理,水分及水肥耦合作用对牧草产量和品质的调控机制与途径,根瘤菌(*Rhizobium*)和菌根真菌(*Mycorrhizal fungi*)对牧草固氮、氮磷活化和吸收利用的调控机制,刈割对牧草再生性和利用年限的影响机制,以及草-畜复合系统初级生产力的互补增益与草-畜耦合机制,是当前人工草地功能调控和草-畜系统耦合机理研究的前沿^[18].

1.2 生态位分化、补偿和互惠理论

生态位分化(niche differentiation)、补偿(compensation)和互惠(mutualism)理论,为研究牧草功能性状(functional trait)的互补性(complementarity)对草地生产力的调控机制,以及功能性状多样性与草地生产力、稳定性和利用年限的关系,提供了重要的理论基础^[19,20],是当前人工草地生产力和稳定性维持机制的研究热点^[21~26].应用生态位分化、补偿和互惠共生理论,采用稳定性同位素(¹³C, ²H, ¹⁸O, ¹⁵N)技术^[27,28],以及野外原位观测与室内分析相结合方法,

研究混播人工草地牧草功能性状互补性对草地生产力的调控机制,多草种组合与功能多样性对混播人工草地稳定性的调控机制,半人工草地豆科和禾本科草种配置对草地生产力与牧草品质的调控机理与途径,人工、半人工草地生产功能与生态功能的协同效应和权衡关系,进而阐明牧草功能性状互补性与多样性、草种配置、植物与根际微生物互惠共生对生产力和稳定性调控的生物学和生态学机制,是近年来人工草地功能调控研究的重要领域^[29~34]。

1.3 放牧优化假说和中度干扰假说

草地资源的科学、合理利用是保护草地的基础,是防止草地退化、实现资源永续利用及草牧业可持续发展最有效的措施^[8,35]。人工草地按利用方式可将其分为割草利用、放牧利用、草田轮作和牧草种子生产等类型。目前,我国的人工草地大部分为割草和放牧利用型人工草地。对于割草利用型人工草地,由于连年割草使草地凋落物减少、植被盖度降低、地表裸露增加、表层土壤温度升高、土壤肥力下降,植物群落的种类组成发生变化,生产力降低,草地向旱生化演替^[7,8]。因此,根据不同区域气候、土壤、牧草种类组成及其生物学特性的差异,确定科学合理的牧草刈割时间、刈割次数、留茬高度以及草地轮刈方案是割草利用型人工草地合理利用的重要基础,也是牧草产业体系中亟待解决的重要科学和技术问题^[8,35,36]。对于放牧型人工草地,根据气候和土壤条件、牧草生物学特性、家畜采食习性,科学地确定放牧家畜种类、放牧时期、利用率、放牧强度和放牧制度(连续放牧、轮牧、延迟放牧、季节性休牧),是我国草牧业生产和生态文明建设中亟待解决的科学和技术问题。放牧优化假说(grazing optimization hypothesis)认为,经过优化的放牧强度和管理方式可以增加草地的初级生产力^[37,38]。中度干扰假说(intermediate disturbance hypothesis)认为,在中等干扰强度下群落的生物多样性达到最高^[39]。为此,美国把“用一半,留一半”(take half and leave half)作为草地管理的“圣经”^[35]。但许多研究表明,放牧与生物多样性和生态系统功能的关系,还受地形、降水、放牧时间、家畜分布、放牧制度等因素的影响^[35,40~42]。因此,如何科学地确定人工草地的放牧时期、利用率、放牧强度和放牧制度,仍然是当前和今后草业科学的重点研究领域。

2 畜牧业发达国家人工草地现状、研究进展和发展趋势

2.1 人工草地的建设规模和水平是衡量一个国家畜牧业发达程度的重要标志,畜牧业发达国家高度重视人工草地的建设与研究

畜牧业发达国家高产优质人工草地面积占天然草地面积的10%~70%,以人工草地为主的草产业对畜牧业产值的贡献率超过60%^[1]。目前,美国和加拿大的人工草地占天然草地面积的30%,澳大利亚、新西兰人工草地比例达58%~70%,荷兰、丹麦、英国、德国等欧洲国家人工草地的比例达到60%~100% (联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization, FAO), 2013)。同时,欧美等畜牧业发达国家十分重视对人工草地生产力和品质调控基础理论及应用研究。主要包括以下3个方面。(i) 大量元素(N, P, K)和微量元素(B, Mn, Mo, Zn, Se)肥料配比对牧草生长发育(植株分枝、萌蘖和根系发育)、干物质产量和品质(粗蛋白、中性洗涤纤维和酸性洗涤纤维含量)的影响^[43];(ii) 根瘤菌(Rhizobia)和丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)对增加牧草氮磷养分供给,提高养分利用效率,地下菌根菌丝体网络对植物间养分再分配的调节机制,以及根际微生物对草地生产力和稳定性的作用机制^[18,29,44,45];(iii) 刈割时间、频次、留茬高度对人工草地牧草非结构性碳水化合物的储藏与分配、再生性、产量、品质、牧草种间关系及草地利用年限的影响^[31]。近年来,国外在人工草地研究的最新发展趋势包括:人工草地水分和养分的管理计量化^[46];更加重视混播人工草地物种配置与草地多功能性^[32,34,47~49];更加重视人工草地的生产功能与生态功能(碳固持、减少温室气体排放、降低养分淋溶、生物多样性保育)的协同^[50~52]。

2.2 通过人工草地控制实验,揭示物种多样性与对草地生产力和稳定性的影响机制是近年来的国际研究前沿,并取得了世界瞩目的研究成果

大量研究表明,生物多样性对草地的生产力、稳定性、养分循环及其对干扰的抗性和可恢复性等均具有重要的影响^[23,25,53,54]。20世纪90年代以来,一些发达国家通过人工草地控制实验,对生物多样性与草

地生产力、稳定性和水土保持能力关系进行了系统的研究. 在此基础上, 提出了一些具有重要影响力的理论和假说. 其中, 国际上最具代表性和影响力的两个实验研究是: Tilman等人^[25,26,53]在美国开展的“草地生产力、生物多样性与生态系统功能关系”长期实验研究; Hector等人^[22,51]几十位科学家在欧洲7个国家(德国、英国、希腊、爱尔兰、葡萄牙、瑞典和瑞士)8个地点联合开展的“草地生物多样性与生态系统过程”(BIODEPTH)联网实验研究. 基于上述两个人工草地长期实验及相关研究取得的代表性研究成果包括: (i) 草地生物多样性对多个生态系统功能和过程(初级生产力、稳定性、养分保持能力、碳固持、抵御外来种入侵)均具有显著的正效应, 这种正效应会随着时间的进程而增强^[26,51,55]; (ii) 多样性导致草地初级生产力和养分与水土保持能力增加的主要机制是互补效应(包括生态位分化和互惠效应)和选择效应^[22,56]. 多样性导致草地稳定性增加的主要机制是均衡效应和超产效应^[26,57]; (iii) 沿着生态系统不同营养级水平, 菌根真菌与植物之间的互惠效应促进了植物对磷的吸收, 菌根真菌多样性进一步增强了植物多样性对草地生产力的正效应^[44]. 国际最新研究进展表明, 基于植物功能性状(functional traits)的功能多样性(functional diversity)对多个生态系统功能和过程均具有重要影响^[33,54,58]. 这些研究成果为开展混播人工草地和半人工草地中牧草功能性状和功能多样性对草地生产力和稳定性的调控机制研究奠定了重要的理论基础.

2.3 应用生物化学计量学的基本原理和方法, 定量研究牧草养分限制和养分平衡, 以及水肥耦合对人工草地牧草品质、生产力和稳定性的调控机理是当前的热点领域

许多研究表明, 植物叶片的N:P比可以作为判断植物养分限制的重要指标^[59,60]. 例如, Koerselman和Meuleman^[61]研究表明, 当植物叶片N:P比大于16时, 主要受P限制, 当N:P比小于14时, 主要受N限制, 当N:P比在14~16范围内, 受N, P共同限制. 我国研究者对中国753种陆地植物的研究表明, 叶片N:P的质量比为14.4:1^[62]. Elser等人^[63]进一步研究发现, 全球陆地和淡水生态系统均受N, P限制, N, P的协同作用对生态系统生产力具有极其重要的影响. 目前, 生物

化学计量学的基本理论和方法已经应用到群落组成与稳定性维持、牧草和草食家畜相互作用、植物-根际微生物互惠共生关系、食物网中的物质循环、营养动态等多个领域^[13~17].

水分是草原生态系统物种多样性、初级生产力和稳定性维持的最主要限制因子^[64~67]. Tilman和Elhaddi^[68]研究表明, 严重的干旱使草原植物群落的物种丰富度和生物量分别降低了37%和47%, 干旱后物种丰富度的恢复显著滞后于生物量的恢复. 高生物多样性群落同时具有较高的抗旱性和干旱后的恢复力^[69]. 同时, 养分包括N, P等大量元素和Zn, Mn, B, Mo等微量元素, 也是草原生态系统初级生产力和牧草品质的主要限制因子^[14,70,71]. 在干旱半干旱地区, 水分和养分对草地初级生产力的限制性是耦合在一起的, 在干旱年份以水分限制为主, 而在多雨年份则转化为养分限制为主^[66,72]. 研究表明, 土壤中微量元素Mo含量低可能是导致草原群落中豆科牧草比重低、蛋白产量低的主要原因^[73]. 在我国北方牧区和农牧交错区, 水分和土壤养分条件是影响草地生产和生态功能合理配置、人工草地规模化建植和草-畜产业带耦合的主要限制因子. 因此, 阐明水分、养分及其耦合作用对人工草地牧草品质、生产力和利用年限的调控机理与途径是发展优质高效人工草地的重要科学基础.

3 国内人工草地现状与相关研究进展

3.1 草产业发展水平低, 人工草地和半人工草地种植规模小、产量低、品质差、利用年限短, 远落后于畜牧业发达国家

我国作为世界草地大国, 草地资源远未达到科学合理的利用. 据统计, 我国可利用草原面积为49.7亿亩, 人工草地面积1.8亿亩, 仅为天然草地面积的3% (中华人民共和国农业部, 2013). 例如, 2008年, 我国禾本科牧草的种植面积仅为1286.2万亩, 其中多年生牧草为1012.3万亩, 一年生牧草为273.9万亩, 饲草总产量约为1325万 t, 远不能满足现代草产业发展的需求(中国草业统计, 2009). 作为“牧草之王”的苜蓿人工草地, 其种植规模和生产水平是衡量一个国家草地畜牧业现代化程度的重要标志. 据统计, 2000年以来, 全国苜蓿保留面积约为3000万亩, 干草平均亩产为401.4 kg. 同美国相比, 我国苜蓿人工草地种植面积仅为美国的10%左右, 总产量仅为美国的

1/100, 品质也远低于美国^[74,75]。近年来, 我国90%以上的苜蓿产品来源于美国^[74]。目前, 我国草畜产业发展仍处于较低水平, 牧区和农牧交错区提供的牛、羊肉, 仅占全国肉类总产量的10%, 相当于美国的1/20, 单位面积草原产肉量仅为世界平均水平的30%, 严重滞后于我国国民经济的发展需求^[1], 其根本原因在于人工、半人工草地基础研究和产业发展水平均远落后于发达国家。

3.2 我国人工草地的基础研究发展迅速, 但仍然较薄弱, 对草产业发展的支撑能力低, 不能满足现代草-畜产业发展的科技需求

3.2.1 单播人工草地生产力和品质调控

近年来, 我国单播人工草地生产力和品质方面的研究较多, 主要集中在以下5个方面: (i) 养分(大量和微量元素)对牧草产量和品质的影响; (ii) 水分对牧草产量的影响; (iii) 收获利用方式和强度对牧草产量、品质、越冬性能的影响; (iv) 苜蓿人工草地根瘤菌固氮; (v) 人工草地碳固持。取得的主要进展包括增施K和P肥, 使老芒麦人工草地的地上生物量增加11%~47%^[76], 灌溉处理则增加了老芒麦的根长密度、根重密度和地下生物量^[77]; 接种根瘤菌增加了苜蓿的根瘤数量, 提高了其固氮能力, 提高了苜蓿的有效分枝数、地上生物量和种子产量。Se, Co配合基肥能够显著提高苜蓿叶面积指数、净光合能力和产草量, 而过量施N则会抑制根瘤菌结瘤, 使苜蓿固氮能力下降^[78]; 苜蓿人工草地土壤有机碳和氮积累均随种植年限的延长而增加, 在6~12年左右达到饱和^[79,80]。目前, 我国人工草地的基础研究仍然比较零散, 有关养分限制与养分平衡、水分限制与水肥耦合、植物-根际微生物调控与反馈以及收获利用方式和强度对草地生产力和牧草品质调控机理研究亟待加强^[81~85]。

3.2.2 混播人工、半人工草地草种配置与生产力和稳定性关系

我国混播人工草地和补播半人工草地的研究起步较晚, 目前主要集中在以下4个方面: (i) 豆科-禾本科草种配置、混播比例与播种方式对人工草地产量和品质的影响; (ii) 刈割时间和强度对草地生产力和利用年限的影响; (iii) 施肥对草地生产力和品质的影响; (iv) 豆科牧草生物固氮及混播牧草种间关系对产量的影响。取得的主要进展包括: 合理的豆科-禾本科草种组合可以显著提高草地产量和稳定性,

改善牧草品质^[86]; 同撒播、混合条播等方式相比, 禾本科和豆科牧草隔行条播能够更好地减少种间竞争, 有利于混播草地生产力的维持^[87]; 刈割时间和强度对不同草种的生理生态、干物质分配和生物量均有影响^[88,89]; 合理的肥料种类、比例、水平和时间可以显著提高混播草地牧草的品质和产草量^[90]; 豆科牧草根瘤菌的生物固氮可以增加草地氮输入, 提高草地生产力^[91]。上述研究结果为提升我国混播和补播人工草地的研究水平奠定了重要基础。然而, 现有的工作大多以苜蓿和少数几个禾本科牧草混播组合为对象, 偏重草地建植和收获管理的具体措施, 缺乏草种配置与草地生产力和稳定性维持方面的机理研究。

4 展望

4.1 人工草地生产力和稳定性调控研究亟待解决的重要科学问题

面向保障国家生态安全和食物安全的重大科技需求, 针对我国人工草地规模小、生产力水平低、稳定性差, 草原生产-生态功能缺乏科学配置等问题, 人工草地生产力和稳定性调控研究亟待解决的重要科学问题包括以下两个方面。

4.1.1 优质高效人工草地生产力形成与调控机理

禾本科和豆科牧草人工草地生产力形成与调控机理是优质高效人工草地建设的重要科学基础。基于生态化学计量学的养分限制和养分平衡理论, 研究重要养分元素(N, P, K和B, Mo, Zn, Cu, Fe, Mn等)及其计量平衡如何对牧草光合速率和同化产物的源-库分配进行调控? 水分及水肥耦合作用如何影响牧草生长发育和刈割后的再生, 进而最终影响牧草的产量和品质? 根际微生物(根瘤菌、菌根真菌)与牧草之间的互惠增益效应(生物固氮和氮、磷吸收利用效率)受哪些生物和非生物因子调控? 在此基础上, 阐明提高牧草养分和水分利用效率以及草地生产力与牧草品质的生物学与生态学机制。

4.1.2 人工和半人工草地物种配置与稳定性的维持机制

依据生态位分化、补偿和互惠理论, 植物功能性状的互补性和多样性是生态系统生产力与稳定性维持的基础。通过建立多物种配置的混播人工和半人工草地实验研究平台, 研究草种配置(禾本科与豆科、深根型与浅根型、耐旱与喜湿、长寿命与短寿命牧草)如何

影响草地N、P的固定与活化、不同土层水分和养分资源利用、气候波动抗性和群落稳定性? 牧草功能性状的互补性和多样性如何影响草地初级生产力及其稳定性? 多草种组合如何影响草地生产功能(牧草产量与品质)与生态功能(防风固沙、水土保持和碳固持)之间的协同关系? 阐明牧草功能性状互补性和功能多样性对草地生产力和稳定性的调控机理以及系统内草地生产功能和生态功能之间的协同与权衡机制。

4.2 人工草地生产力和稳定性调控的重要生物学和生态学机制

针对上述关键科学问题,以单播、混播和补播人

工草地为研究对象,通过建立水分、养分协同调控和多物种配置控制实验平台,以5个重要生物学和生态学机制为核心,包括:(i)基于生态化学计量学的养分限制与养分平衡机制;(ii)基于水分和养分限制的水肥耦合机制;(iii)基于生态位互补理论的资源高效利用机制;(iv)基于牧草功能性状多样性的稳定性维持机制;(v)基于植物-根际微生物互惠共生关系的植物-土壤调节与反馈机制。深入研究和阐明这些机制在优质高效人工草地生产力调控,混播人工、半人工草地稳定性维持中的作用方式、相对重要性与调控途径,不断完善和发展我国人工草地功能调控的理论体系。

参考文献

- Du Q L. Sustainable Development Strategy of Chinese Prataculture (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006 [杜青林. 中国草业可持续发展战略. 北京: 中国农业出版社, 2006]
- Department of Animal Husbandry and Veterinary and the General Station of Animal Husbandry and Veterinary Science, the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Rangeland Resources of China (in Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1996 [中华人民共和国农业部兽医司, 全国畜牧兽医总站. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996]
- Han J. Survey on Ecological Issues of China's Grasslands (in Chinese). Shanghai: Shanghai Yuandong Press, 2011 [韩俊. 中国草原生态问题调查. 北京: 上海远东出版社, 2011]
- Ministry of Environmental Protection of People's Republic of China. The 2005 Report on the State of the Environment of China (in Chinese). Beijing: Ministry of Environmental Protection of People's Republic of China, 2006 [中华人民共和国环境保护部. 中国环境状况公报 2005. 北京: 中华人民共和国环境保护部, 2006]
- Hou X Y. Chinese Grassland Science (in Chinese). Beijing: Science Press, 2013 [侯向阳. 中国草原科学. 北京: 科学出版社, 2013]
- International Institute for Environment and Development and World Resources Institute. World Resources 1987 (in Chinese). Beijing: Energy Publishing, 1989 [国际环境与发展研究所, 世界资源研究所. 中国科学院自然资源综合考察委员会, 译. 世界资源. 1987. 北京: 能源出版社, 1989]
- Inner Mongolia College of Agriculture and Animal Husbandry. Grassland Management (in Chinese). 2nd ed. Beijing: China Agriculture Press, 1986 [内蒙古农牧学院. 草原管理学(第二版). 北京: 中国农业出版社, 1986]
- Teaching and Research Section of Grassland Management, Inner Mongolia College of Agriculture and Animal Husbandry. Grassland Management (in Chinese). Huhhot: Inner Mongolia University Press, 1989 [内蒙古农牧学院草原管理教研室. 草地经营. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1989]
- Redfield A C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In: Daniel R J, ed. James Johnstone Memorial Volume. Liverpool: Liverpool University Press, 1934. 176–192
- Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. Am Sci, 1958, 46: 205–221
- Sterner R W, Elser J J. Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. Princeton: Princeton University Press, 2002
- Elser J J, Fagan W F, Denno R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. Nature, 2000, 408: 578–580
- Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. New Phytol, 2010, 186: 593–608
- Elser J J, Hamilton A. Stoichiometry and the new biology: The future is now. PLoS Biol, 2007, 5: 1403–1405
- Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. Ecol Lett, 2000, 3: 540–550
- Bai Y F, Wu J G, Clark C M, et al. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. J Appl Ecol, 2012, 49: 1204–1215
- Yu Q, Chen Q S, Elser J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. Ecol Lett, 2010, 13: 1390–1399

- 18 Johnson N C. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytol*, 2010, 185: 631–647
- 19 Chesson P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 343–366
- 20 Schoener T W. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 1974, 185: 27–39
- 21 Tilman D. *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton: Princeton University Press, 1988
- 22 Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, et al. Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. *Science*, 1999, 286: 1123–1127
- 23 Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al. Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804–808
- 24 Hooper D U, Adair E C, Cardinale B J, et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 2012, 486: 105–108
- 25 Tilman D, Reich P B, Isbell F. Biodiversity impacts ecosystem productivity as much as resources, disturbance, or herbivory. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109: 10394–10397
- 26 Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441: 629–632
- 27 Dawson T E, Mambelli S, Plamboeck A H, et al. Stable isotopes in plant ecology. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 507–559
- 28 Dawson T E, Siegwolf R T W. *Stable Isotopes as Indicators of Ecological Change*. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2007
- 29 Read D J, Perez-Moreno J. Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—A journey towards relevance? *New Phytol*, 2003, 157: 475–492
- 30 Reynolds H L, Packer A, Bever J D, et al. Grassroots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics. *Ecology*, 2003, 84: 2281–2291
- 31 Tracy B F, Sanderson M A. Productivity and stability relationships in mowed pasture communities of varying species composition. *Crop Sci*, 2004, 44: 2180–2186
- 32 Malézieux E, Crozat Y, Dupraz C, et al. Mixing plant species in cropping systems: Concepts, tools and models. A review. *Agron Sustain Dev*, 2009, 29: 43–62
- 33 Loreau M. Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Philos Trans R Soc B-Biol Sci*, 2010, 365: 49–60
- 34 Goslee S C, Veith T L, Skinner R H, et al. Optimizing ecosystem function by manipulating pasture community composition. *Basic Appl Ecol*, 2013, 14: 630–641
- 35 Holechek J L, Pieper R D, Herbel C H. *Range Management: Principles and Practices*. 5th ed. Upper Saddle River: Prentice-Hall, 2004
- 36 Barnes R F, Nelson C J, Collins M, et al. *Forages, Volume 1: An Introduction to Grassland Agriculture*. 6th ed. Iowa: Iowa State Press, 2003
- 37 McNaughton S J. Grazing as an optimization process: Grass ungulate relationships in the Serengeti. *Am Nat*, 1979, 113: 691–703
- 38 McNaughton S J, Banyikwa F F, McNaughton M M. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by african grazers. *Science*, 1997, 278: 1798–1800
- 39 Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs: High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science*, 1978, 199: 1302–1310
- 40 Schönbach P, Wan H, Gierus M, et al. Effects of grazing and precipitation on herbage production, herbage nutritive value and performance of sheep in continental steppe. *Grass Forage Sci*, 2012, 67: 535–545
- 41 Schönbach P, Wan H W, Gierus M, et al. Grassland responses to grazing: Effects of grazing intensity and management system in an inner Mongolian Steppe ecosystem. *Plant Soil*, 2011, 340: 103–115
- 42 Li W H, Xu F W, Zheng S X, et al. Patterns and thresholds of grazing-induced changes in community structure and ecosystem functioning: Species-level responses and the critical role of species traits. *J Appl Ecol*, 2017, 54: 963–975
- 43 Berg W K, Cunningham S M, Brouder S M, et al. Influence of phosphorus and potassium on alfalfa yield and yield components. *Crop Sci*, 2005, 45: 297–304
- 44 van der Heijden M G A, Klironomos J N, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396: 69–72
- 45 Spehn E, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, et al. The role of legumes as a component of biodiversity in a cross-european study of grassland biomass nitrogen. *Oikos*, 2002, 98: 205–218
- 46 Bell C, Carrillo Y, Boot C M, et al. Rhizosphere stoichiometry: Are C:N:P ratios of plants, soils, and enzymes conserved at the plant species-level? *New Phytol*, 2014, 201: 505–517
- 47 Picasso V D, Brummer E C, Liebman M, et al. Crop species diversity affects productivity and weed suppression in perennial polycultures under two management strategies. *Crop Sci*, 2008, 48: 331–342

- 48 Sanderson M A, Brink G, Ruth L, et al. Grass-legume mixtures suppress weeds during establishment better than monocultures. *Agron J*, 2012, 104: 36–42
- 49 Sanderson M A, Brink G, Stout R, et al. Grass-legume proportions in forage seed mixtures and effects on herbage yield and weed abundance. *Agron J*, 2013, 105: 1289–1297
- 50 Spehn E M, Hector A, Joshi J, et al. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in european grasslands. *Ecol Monogr*, 2005, 75: 37–63
- 51 Hector A, Bagchi R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2007, 448: 188–190
- 52 Kardol P, Van der Wal A, Bezemer T M, et al. Restoration of species-rich grasslands on ex-arable land: Seed addition outweighs soil fertility reduction. *Biol Conserv*, 2008, 141: 2208–2217
- 53 Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718–720
- 54 Hooper D U, Chapin F S III, Ewel J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr*, 2005, 75: 3–35
- 55 Cardinale B J, Wright J P, Cadotte M W, et al. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 18123–18128
- 56 Loreau M, Hector A. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 2001, 412: 72–76
- 57 Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300–1302
- 58 Reiss J, Bridle J R, Montoya J M, et al. Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol Evol*, 2009, 24: 505–514
- 59 Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 1–67
- 60 Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytol*, 2004, 164: 243–266
- 61 Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J Appl Ecol*, 1996, 33: 1441–1450
- 62 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
- 63 Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol Lett*, 2007, 10: 1135–1142
- 64 Gibson D J. *Grasses and Grassland Ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2009
- 65 Bai Y F, Wu J G, Pan Q M, et al. Positive linear relationship between productivity and diversity: Evidence from the Eurasian Steppe. *J Appl Ecol*, 2007, 44: 1023–1034
- 66 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: 2140–2153
- 67 Bai Y G, Broersma K, Thompson D, et al. Landscape-level dynamics of grassland-forest transitions in British columbia. *J Range Manage*, 2004, 57: 66–75
- 68 Tilman D, Elhaddi A. Drought and biodiversity in grasslands. *Oecologia*, 1992, 89: 257–264
- 69 Tilman D, Downing J A. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 1994, 367: 363–365
- 70 Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13: 87–115
- 71 Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, et al. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecol Appl*, 2010, 20: 5–15
- 72 Bai Y F, Wu J G, Clark C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from inner Mongolia grasslands. *Glob Change Biol*, 2010, 16: 358–372
- 73 Sun J H, Tong Y P, Liu Q Y, et al. The important significance of applying molybdenum fertilizer in increasing yield of leguminous crops in agricultural-pastoral economy area (in Chinese). *Chin J Ecol Agr*, 2001, 9: 77–79 [孙建华, 童依平, 刘全友, 等. 钼肥对农牧交错带豆科作物增产的重要意义. *中国生态农业学报*, 2001, 9: 77–79]
- 74 Yang C, Wang M L, Liu Y Z. Alfafa trade of China, historical changes, future trends and suggestions (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2011, 28: 1711–1717 [杨春, 王明利, 刘亚钊. 中国的苜蓿草贸易——历史变迁、未来趋势与对策建议. *草业科学*, 2011, 28: 1711–1717]
- 75 Yang Q C, Sun Y. The history, current situation and development of alfafa breeding in China (in Chinese). *Chin J Grassland*, 2011, 33: 95–101 [杨青川, 孙彦. 中国苜蓿育种的历史、现状与发展趋势. *中国草地学报*, 2011, 33: 95–101]
- 76 Han D L, Xu Z M, Ai L, et al. Effect of fertilization on the froage biomass and quality of aged leafy *Elymus sibiricus* (in Chinese). *Plant Nutr Fertil Sci*, 2009, 15: 1486–1490 [韩德梁, 徐智明, 艾琳, 等. 磷肥和钾肥对老龄多叶老芒麦牧草生物量和品质的影响. *植物营*

- 养与肥料学报, 2009, 15: 1486–1490]
- 77 Li Z Z, Huang D, Wang Z Y. Effects of irrigation regime on growth of *Elymus sibiricus* swards (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2005, 38: 1621–1628 [李子忠, 黄顶, 王忠彦. 灌溉制度对老芒麦(*Elymus sibiricus*)生长的影响. 中国农业科学, 2005, 38: 1621–1628]
 - 78 Ma X, Wang L L, Li W J, et al. Effects of different nitrogen levels on nitrogen fixation and seed production of alfalfa inoculated with rhizobia. *Acta Pratacult Sin*, 2013, 22: 95–102 [马霞, 王丽丽, 李卫军, 等. 不同施氮水平下接种根瘤菌对苜蓿固氮效能及种子生产的影响. 草业学报, 2013, 22: 95–102]
 - 79 Jiang H M, Jiang J P, Jia Y, et al. Soil carbon pool and effects of soil fertility in seeded alfalfa fields on the semi-arid Loess Plateau in China. *Soil Biol Biochem*, 2006, 38: 2350–2358
 - 80 Chang S, Liu N, Wang X, et al. Alfalfa carbon and nitrogen sequestration patterns and effects of temperature and precipitation in three agro-pastoral ecotones of northern China. *PLoS One*, 2012, 7: e50544
 - 81 Hong F Z. National Planting Zone of Perennial Forage Cultivars (in Chinese). Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 1990 [洪绂曾. 全国主要多年生栽培草种区划. 北京: 中国农业科技出版社, 1990]
 - 82 Hong F Z. Alfalfa Science (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2009 [洪绂曾. 苜蓿科学. 北京: 中国农业出版社, 2009]
 - 83 Hong F Z, Hu Z Z, Han J G, et al. Prataculture History of China (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2011 [洪绂曾, 胡自治, 韩建国, 等. 中国草业史. 北京: 中国农业出版社, 2011]
 - 84 Lu X S. Grassland, Ranch & Pasture in China (in Chinese). Beijing: Kaiming Press, 2002 [卢欣石. 中国草情. 北京: 开明出版社, 2002]
 - 85 Yang Q C. Guide for Alfalfa Planting Zone and Cultivar (in Chinese). Beijing: China Agricultural University Press, 2012 [杨青川. 苜蓿种植区划及品种指南. 北京: 中国农业大学出版社, 2012]
 - 86 Liu M L, Baoyin T. An experiment on mix-sowing of *Elymus sibiricus* and *Medicago varia* (in Chinese). *Chin J Grassland*, 2004, 26: 22–27 [刘美玲, 宝音陶格涛. 老芒麦与草原 2 号苜蓿混播试验. 中国草地, 2004, 26: 22–27]
 - 87 Zheng W, Zhu J Z, Jianaerguli, et al. Effects of different sowing pattens on productive performance of legume-grass mixtures (in Chinese). *Chin J Grassland*, 2011, 33: 45–52 [郑伟, 朱进忠, 加娜尔古丽, 等. 不同混播方式对豆禾混播草地生产性能的影响. 中国草地学报, 2011, 33: 45–52]
 - 88 Wang W, Miao J X, Chang S H, et al. Effects of cutting on the relationship between community growth and yield, and interspecific competition characteristics in mixed pasture (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2003, 20: 20–23 [王文, 苗建勋, 常生华, 等. 刈割对混播草地种群生长与产量关系及种间竞争特性的影响. 草业科学, 2003, 20: 20–23]
 - 89 Zhang J X, Ma Y S, Shi J J, et al. Effects of clipping on forage yield and quality of mixed-sown artificial grassland in Yantze and Yellow River headwater region (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2010, 27: 92–96 [张金旭, 马玉寿, 施建军, 等. 刈割对江河源区混播草地牧草产量及品质的影响. 草业科学, 2010, 27: 92–96]
 - 90 Zhang Y L, Hu Z Z, Zhao H X, et al. Effect of the seeding-year clipping on the biomass and regrowth rate grass-legume mixed grassland (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2004, 12: 308–312 [张永亮, 胡自治, 赵海新, 等. 刈割对混播当年生物量及再生速率的影响. 草地学报, 2004, 12: 308–312]
 - 91 Fan J W, Gao Y G. The role of nitrogen fixation of legume herbage in mixture pasture (in Chinese). *Chin J Grassland*, 1994, 16: 64–69 [樊江文, 高永革. 混播草地中豆科牧草的固氮作用. 中国草地, 1994, 16: 64–69]

Summary for “人工草地生产力和稳定性的调控机理研究: 问题、进展与展望”

Mechanisms regulating the productivity and stability of artificial grasslands in China: Issues, progress, and prospects

Yongfei Bai^{1,2*}, Zhu Yu³, Qingchuan Yang⁴, Hongwei Wan¹, Jianhui Huang¹, Baoming Ji⁵ & Ang Li¹

¹ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

² College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

³ College of Animal Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China;

⁴ Institute of Animal Science of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China;

⁵ College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

* Corresponding author, E-mail: yfbai@ibcas.ac.cn

China has 400 million hectares of grasslands, occupying 41.7% of the country's total land area. Due to the overexploitation of grassland's production functions and the neglect of its ecological functions, intensive livestock grazing in recent decades has resulted in widespread grassland degradation, reduction in ecosystem services, and imbalance between forage production and livestock demands in China. Compared to natural grasslands, artificial grasslands can increase forage yield up to 10–20 times. The development of high-quality artificial grasslands could fundamentally ease the severe shortage of forage supply, break the bottleneck in meat and milk production, curb grassland degradation caused by overgrazing, and thereby restore grassland ecological functions. Therefore, understanding the mechanisms that regulate the productivity and stability of artificial grasslands is a major national strategic need in order to transform the practices of sustainable livestock production based on the scientific and technological advancements, and to promote national ecological security, food security, and the development of ecological civilization. In this study, we examined theoretical basis underlying the regulations of artificial grassland productivity and stability, including theories of ecological stoichiometry, niche differentiation, compensation, mutualism, grazing optimization, and intermediate disturbance. Then, we reviewed current research status and the latest progress that has made in this field. Finally, we proposed fundamental research questions that need to be fully addressed in future studies, regarding the effects of stoichiometry of key nutrient elements, coupled water and nutrient availability, mutualism between forage species and soil microbes, and complementarity of functional traits and multiple forage species on plant carbon assimilation, growth, reproduction, forage quality, biomass allocation, primary productivity, and ecosystem stability. We also highlighted several key biological and ecological mechanisms regulating the productivity and stability of artificial grasslands.

grassland, ecological functions, production functions, artificial grassland, biological and ecological mechanisms, ecological security, forage security

doi: 10.1360/N972017-00935