

放牧对草地的作用

侯扶江^{1,2}, 杨中艺¹

(1. 中山大学生命科学学院, 广州 510275; 2. 兰州大学草地农业科技学院, 农业部草地农业生态系统学重点开放实验室, 干旱与草地农业生态教育部重点实验室, 兰州 730020)

摘要:从牧草生长、种群、群落、土壤和生态系统 5 个方面分析了放牧的作用、机理与途径。放牧改变牧草的物质与能量分配格局, 多途径地诱导牧草的补偿性生长, 取决于放牧制度等因素。放牧还改变种间竞争格局、调控种群更新, 以及群落结构和功能。介绍了草地健康管理的阈限双因子法, 讨论了稳定态-过渡态假说和草地灌丛化。家畜对土壤有直接和间接两种作用途径, 作用效果与放牧强度、季节、地形有密切关系, 重点分析了放牧对土壤 C 贮量的作用机制。阐述了提高放牧系统生产力的系统耦合机制, 以及放牧对生态系统物质循环的影响。根据放牧生态学的发展趋势和我国放牧管理现状, 提出 7 项值得深入研究的问题。

关键词:放牧; 草地; 牧草; 土壤; 放牧生态系统; 放牧生态学

文章编号: 1000-0933(2006)01-0244-21 中图分类号: Q143, S812 文献标识码: A

Effects of grazing of livestock on grassland

HOU Fu-Jiang^{1,2}, YANG Zhong-Yi¹ (1. School of Life Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China; 2. College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Key Laboratory of grassland and Agro-ecosystem, Ministry of Agriculture, Key Laboratory of Arid and Grassland Agroecology, Ministry of Education, Lanzhou 730020, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 244 ~ 264.

Abstract: The effects of grazing on herbage growth, population, community, soil and ecosystem were analyzed on the mechanisms and approaches in this paper.

Grazing changed the allocation of mass and energy in aboveground and underground parts of herbage. The effects of grazing on the herbage growth depended on the grazing system, grazing animal, grazing intensity, grazing season, grazing cycle and vegetation component. Grazing also resulted in the compensatory growth of herbage by changing external factors and internal factors including improvement of canopy microclimate and soil properties, increase in photosynthetic ability and a decrease in respiration rate.

Grazing livestock changes the interspecies competition through the direct action of ingestion and indirect action such as the change of soil properties. The regeneration of herbage was impacted by the ingestion, excrement and trampling of livestock. The factors affecting the structures and function of the herbage community consisted of biotic components, abiotic components and social components, of which active mechanism were discussed.

The state-and-transition hypothesis of community succession gave a satisfactory explanation for the change in grazing land, while shrub invasion could not account for the degradation resulting from only grazing.

Grazing intensity, grazing period and topography altered the response of soil to grazing, in which the direct actions included intake, trampling and excrement, and indirect action factors included the population structure, community structure, fertile island

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018602); 国家科技攻关计划课题资助项目(2004BA528B-1-3); 甘肃省中青年科技基金资助项目(YS021-A21-016)

收稿日期:2004-10-18; **修订日期:**2005-08-25

作者简介:侯扶江(1971~), 男, 河南扶沟人, 博士, 副教授, 主要从事草地-家畜生产系统的研究和教学. E-mail: cyhoufj@lzu.edu.cn

Foundation item: National Key Basic Research Program (No. G2000018602), National Key Technologies R&D Programme (No. 2004BA528B-1-3) and Science and Technology Foundation for middle-aged and Young Scientists of Gansu Province (No. YS021-A21-016)

Received date: 2004-10-18; **Accepted date:** 2005-08-25

Biography: HOU Fu-Jiang, Ph.D., Associate professor, mainly engaged grassland science. E-mail: cyhoufj@lzu.edu.cn

effect and topography. The response mechanisms of soil carbon to grazing were analyzed for soil respiration, litter C production and microbial biomass C.

The mechanisms of temporal coupling, spatial coupling and interspecific coupling between herbage and livestock were discussed in order to improve productivity and health level of the grazing ecosystem. The effects of grazing on cycle of carbon, nitrogen and other elements and their response to global change were analyzed.

According to development of international scientific research and requirement of pasture-livestock production in China, we suggest that animal selection in grazing management, release of the productive potential by compensatory growth, improvement of the scientific contents of feeding animals according to herbage and grazing intensity, fertilization management of grazing land, countermeasures of grazing management based on the global change and the health management of grazing ecosystem should be involved in the further study on grazing management.

Key words: grazing land; herbage; soil; grazing ecosystem; grazing ecology

保守估计,传统意义上放牧地占地球陆地面积的一半以上。美国一半以上的陆地是放牧地^[1],大洋洲则超过 2/3^[2]。陆地总面积中,天然草地占 25%~36%,疏林(草)地占 16%左右。在非洲南部,热带稀树(灌丛)草地(Savanna)占土地面积的 46%^①,这类植被常常归类为林地或灌丛,但主要通过放牧管理。另据 FAO^[3],全球 69%的农业用地为永久性放牧地,其中大洋洲、非洲撒哈拉、南美洲和东亚分别为 89%、83%、82%和 80%。放牧系统为人类提供一半以上的肉类、1/3 以上的奶类以及皮毛等畜产品,美国草地 70%的产出来自放牧,新西兰反刍家畜 90%的营养来自放牧^[4]。当前,环境污染日趋严重,畜禽饲养业屡遭恶性传染病袭击,舍饲畜产品的“健康”受到质疑,因此,放牧系统作为绿色畜产品的生产线需要从结构、功能和和放牧载体方面提高整体构建和管理水平。可以说,放牧是陆地生态系统最重要的管理方式之一,直接关系到全球自然生态系统和人类社会的健康。

根据 1992 年美国饲草与放牧术语委员会(The Forage and Grazing Terminology Committee)的定义,放牧管理是“为了实现预期目标而进行的动物放牧和采食”^[5]。放牧的目的,一是管理草地,二是开展动物生产,直接或间接地产生经济效益。放牧的动物,有家畜,有野生动物;有草食动物,也有肉食动物。这样,放牧生态系统就有狭义和广义两种理解:广义的放牧生态系统通过放牧动物获得生态服务价值,以景观生产、植物生产、动物生产和草畜产品加工直接或间接获益;狭义或传统的放牧生态系统,它的能量沿太阳→植物→家畜这一主干有序流动,并向家畜汇聚,以收获畜产品为主要目标。下面主要论述狭义的放牧。

人类是放牧生态系统的设计者、管理者和收益者,研究放牧生态系统的目的之一是为了实现人与草地的和谐发展。家畜是人—草关系的纽带,动物与草地之间的相互作用是放牧生态系统的核心生态过程,草—畜关系常常成为研究的核心。本文主要分析家畜对草地作用的研究进展,讨论一些重要命题,力求为我国放牧生态系统的健康管理提供有益借鉴。

1 放牧对牧草生长的影响

1.1 对物质与能量分配的影响

放牧改变牧草各器官之间固有的物质与能量分配模式。根系生长所需的碳水化合物多来自于地上部的光合作用,同时,根系是植物体受放牧活动机械干扰(如采食)较小的部位,所以根系生长能够比较好地反映牧草地下与地上部分之间物质与能量分配的总体特征。

放牧对牧草根系有 3 方面作用:①对牧草根系总量的影响,有增加^[6],有减少^[7],根量减少会对土壤生态过程产生消极作用,同时吸收矿质营养的面积减少,也会抑制地上部分生长。②对根系垂直分布格局的影响,放牧促使根系向土壤上层集中,尤其是细根^[8],矮草草地 99%根量集中在 20cm 土层,在混合(中草)草地和高

① Barrie Low A, Rebelo AG. Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. Pretoria: Department of Environmental Affairs & Tourism, 1998

草地分别为 86% 和 78%^[9]。③对根冠比的影响,适度放牧的草地,地上部分的生长速度高于根系,相对更多的同化产物分配给地上部分,根/冠比降低^[10]。牧草营养生长期,地上(S)与地下部分(R)之间的异速生长可表达为: $\ln S = a + b \ln R$,若 $b > 1$,放牧后分配给地上部分的同化产物增多,牧草地上部分生长快于根系^[11]。连续放牧(continuous stocking)草地的根/冠比增大,原因是地上部分不能获得充分生长的机会,生长损失常常高于地下部分,并非向地下部分的物质分配增多。牧草各器官相关生长的变化是放牧改变牧草体内物质与能量分配模式的直接结果。

放牧对牧草体内碳和氮的再分配具有相似的作用规律,分为两个阶段^[12,13]:①恢复早期,放牧结束数天内,根系吸收 N 的能力下降,光合作用合成的 C 也不足,牧草再生长所需的 N 和 C 主要由根系、留茬和未采食蘖株等部位的贮藏物质供给,其中根系约 40%~60% 的 N 转运到地上部分,牧草贮藏的非结构性碳水化合物 60%~90% 要重新分配。②快速恢复期,放牧结束 1 周至 1 月内,根逐渐恢复吸收 N 的能力,光合作用合成的碳水化合物也成为再生长的主要 C 源,现存量 C 和 N 逐渐恢复到采食前的水平;一般,根系吸收的 N 一半以上分配给叶龄最小的 2 个叶片,剩余的同化 C 也将运输到根系、叶鞘和茎基处贮存。牧草新生组织中的 N 在重牧和中牧下显著地高于轻牧,而老组织中的 N 则相反,但是放牧对牧草凋落物 N 量没有影响^[14]。

牧草投入化学和生理防御是物质与能量分配模式变化的另一种方式,有抑制家畜采食的作用。Aide 认为^[15],生长速度慢的牧草种投入更多的能量用于防御,他发现幼叶所含的次生代谢物质浓度高于成熟叶片,具有较强的自我保护能力。次生代谢增强可能导致牧草对生长和繁殖的物质和能量分配减少。此外,放牧后,牧草体内的保护酶活性变化^[13],也是其物质与能量分配格局变化的例证。

1.2 影响牧草生长发育的因素

(1)放牧制度,绵羊放牧强度相同,连续放牧的白三叶(*Trifolium repens*)草地 4 个品种的叶面积均比轮牧草地大幅度减少^[13];说明连续放牧不利于白三叶的生长。

(2)放牧家畜的种类,山羊放牧白三叶,叶/叶柄比例高于绵羊放牧^[16],因为家畜嗜食性存在种间差异。

(3)放牧强度,王德利等发现牧草株高的异质性在高放牧率下较低,在低放牧率下较高,在生长季中期最高,原因是家畜在高强度放牧中对牧草的选择性采食较弱,而在低放牧强度下有较高的择食性^[17];有时,放牧强度对地上现存量和基径盖度的作用效果比放牧制度更显著^[18,19]。

(4)放牧时期,晚秋放牧对来年春季菊苣(*Cichorium intybus*)的生长有不利影响^[20];这是由于不同生育期的牧草对放牧的敏感性有所差异,一般牧草在春季返青期和秋季结籽期较为脆弱,放牧抗性较低,有专门的放牧方法避开这两个时期。

(5)放牧周期,在 0、1、2、4 周间隔 4 个放牧周期中,菊苣的产量随放牧周期延长而升高^[20];适度的放牧间隔有利于牧草恢复生长。

(6)草地植被与土壤特征,如人工草地的混播牧草组合,绵羊在黑麦草(*Lolium perenne*)/白三叶混播草地放牧 1a,白三叶比例从 18.2% 下降到 8.5%,茎长从 120 m/m² 下降到 58 m/m²^[21];对于绒毛草(*Holcus lanatus*)/白三叶混播草地,白三叶的叶面积、叶柄长度、节间长度和节间重量显著增加,而且留茬高度与白三叶生长正相关^[22],牧草的放牧抗性因种而异。一个特定的放牧系统的上述因素总是确定的,牧草的生长表现是诸多因素的综合效应。

牧草可以改变生长方式提高自身的放牧抗性,有 3 种途径^[15]:①加速叶扩展,拥有更多的光合面积;②叶片生产与家畜采食同步;③在放牧强度低时生长叶片,即在采食较少的季节生长叶片。前两个途径,牧草启动再生长机制以补偿家畜采食造成的损失,即耐牧性;第 3 个途径,牧草通过调整生育期以减少采食,即避食性。

1.3 牧草的补偿性生长

牧草的补偿和超补偿生长(Compensatory growth, Over-compensatory growth)是草地管理的直接目标之一。Ellison 于 1960 年提出“采食有益于牧草”观点以来,直到 20 世纪 80 年代“放牧优化假说”形成,争论激烈:①牧草是否有补偿能力,有是、否和中立 3 种观点;②制约补偿生长的形态、生理和环境因素;③超补偿生长是否对

牧草有利无害;④提高种群补偿生长能力的内在因素。目前比较认同:①适度放牧,牧草补偿或超补偿生长,主要原因是放牧加速营养循环、改善冠层辐射状况、提高牧草光合能力、促进资源再分配^[23];②不利用或过度放牧,牧草低补偿或等补偿生长。超补偿生长可以表现在营养器官、生殖器官或整株水平^[24],也表现在地下部分^[6]。

关于食草动物优化的机理有很多假说,如竞争与顶端优势、放牧促进营养再循环、动物唾液的诱导和生活史进化理论等^[25]。当牧草 N 含量高于临界点,才能补偿生长,即放牧与施 N 肥相耦合容易引发补偿生长^[26];牧草地上补偿性生长主要受 N 转化效率与根/冠分配模式控制^[25]。Tuomi 等认为^[27],牧草要有足够的分生组织和营养库才能维持补偿生长,休眠芽是潜在的分生组织,是补偿生长的物质基础,可以被采食激活;休眠芽少只能补偿低强度的采食,休眠芽多能补偿高强度采食。他提出的判断超补偿生长的模型为: $B_{DC} = b_0 N(1 - cD)[(1 - D)(1 - h) + h^2 D]$, $B_{DN} = b_0 N(1 - cD)(1 - D)$, B_{DC} 和 B_{DN} 分别是牧草在放牧条件下和无放牧条件下的种子产量, b_0 是每个分生组织开花产生的生存种子数量即生殖能力, N 是无放牧条件下分生组织和休眠芽数量, D 是无放牧条件下休眠芽的比例, c 是 D 对生殖功能的影响, h 是被采食的分生组织比例, h^2 是休眠芽被放牧激活的可能性。 $B_{DC} = B_{DN}$, 等补偿生长; $B_{DC} > B_{DN}$, 超补偿生长。这是一个基于生殖生长的超补偿生长的假说。

牧草超补偿生长的生理基础是补偿性光合作用 (compensatory photosynthesis), 放牧诱导机制有内因和外因^[12]。外因包括冠层微气候和土壤性状的改善, 内因包括光合能力提高和呼吸减少。其中, 放牧有可能诱导牧草的 C_4 光合碳途径: ①放牧后, 牧草再生长速度较快、补偿生长量较大, 有时非一般 C_3 途径的光合固 C 所能解释; ② C_3 植物可能具有表达 C_4 途径的潜力, 譬如大豆 (*Glycine max*) 可以表达 C_4 光合途径 (包括 PEP 羧化酶等 C_4 酶活性提高), 促进光系统 II 的光化学功能, 并且与净光合速率密切相关^[28], 这需要在其它草本植物上证实; ③环境胁迫可以诱导 C_3 植物在 C_3 途径和 C_4 途径之间转变, 包括形成维管束鞘的花环结构和 C_4 酶系统的表达^[29], 放牧及其导致的冠层微气候变化也可以理解为一种环境胁迫。这些假设还需要实验验证。

2 对种群动态的影响

2.1 对种间竞争的影响

家畜的选择性采食能够改变牧草的竞争力。一般来说, 采食削弱被采食牧草种的竞争力, 增强未采食或少采食牧草种的竞争力^[30], 这是一个随放牧持续变化的动态过程, 其中家畜因草地结构连续变化而不断改变其择食性是重要的驱动因素。在一定的放牧强度下, 牧草种间竞争最终稳定在一个相应的水平。牧草竞争强度与生境生产力 (Habitat productivity) 的关系有 3 种观点^[31]: ① R-C-S (Ruderal-Competition-Stress tolerator) 模型认为竞争强度随生境生产力增加而增强, ② RR (Resources Ratio) 模型认为竞争强度不受以地上/地下部分生长比率表达的生境生产力的影响, ③ HT (Habitat templet) 模型认为竞争强度与生境生产力无关, 受干扰强度控制。Bonser 等发现^[32], 初级生产力高时, 由于竞争, 放牧对加拿大早熟禾 (*Poa compressa*) 的地上现存量影响较大, 初级生产力低时则影响较小^[32]; 这支持了 Grime 的基于三角模型的最大生长率理论。

牧草获得竞争优势是多途径的, 当前的研究主要集中在两个方面。①采食的直接作用, 包括家畜和其它动物。绵羊连续放牧的黑麦草和白三叶混播草地, 白三叶贴近地表生长, 能够逃避采食, 黑麦草叶片未充分生长就被采食, 加上白三叶的凋落速率低于黑麦草, 它的生物量和相对生长速率高于黑麦草, 逐渐在草地中占据优势, 导致混播草地不稳定, 趋向于单种群草地^[33]。土壤动物对地下部分的采食也能帮助牧草获得竞争优势, 如沼泽大蚊 (*Tipula paludosa*) 采食黑麦草根系, 刺激其地上部分生长, 对钝叶酸模 (*Rumex obtusifolius*) 的竞争能力增强^[34]。②地境变化的间接作用。在内蒙古典型草原, 在退化草地上的放牧导致土壤贫瘠化, 糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*) 对 N、S 的利用效率较高, 从而在退化植物群落中处于竞争优势^[35]。但很少考虑践踏和排泄物的作用。

2.2 对种群更新的影响

从家畜利用的角度讲, 退化草地的恢复是优质牧草种群加速更新的过程, 草地退化则是劣质牧草种群的

更新相对较快直至所有牧草种群不可更新的过程。

2.2.1 一般作用 牧草无性繁殖和有性生殖是其更新的两个重要途径。过去认为,放牧促进牧草无性繁殖,不利于有性生殖。

分蘖是最普通的无性繁殖方式之一,耐牧性高的牧草,其分蘖会对放牧作出积极响应^[36],所以分蘖能力强的植物常常成为放牧地的优势种。羊草(*Leymus chinensis*)是一种营养繁殖能力较强的根茎禾草,放牧可促进分蘖节再生、存活并且产生较多的向上生长的芽,削弱根茎的延伸^[37]。在青海海北高寒草甸,矮嵩草(*Kobresia humilis*)分株种群的数量与放牧强度正相关^[38]。

放牧对有性生殖的影响有4个环节:①种子生产。西班牙东南部的 *Quercus ilex* 林放牧绵羊和山羊,虽然植物的果实生产与放牧强度不相关,但果实长度和重量等质量指标和放牧强度显著负相关,败育的果实和被采食的果实比例与放牧强度显著正相关^[39]。②土壤种子库。在 Patagonia 的羊茅(*Festuca pallescens*)草地,坡地上放牧显著降低多年生牧草的种子库,但是在春末缩短放牧时间能够丰富土壤种子库^[40]。在阿根廷,小苜蓿(*Medicago minima*)种子库在放牧区要比无放牧区丰富^[41]。③种子萌发。在南非的 Namaqualand,重牧显著抑制 *Ruschia robusta* 和 *Cheiridopsis denticulata* 的种子萌发^[42]。④实生苗生长。放牧通过降低冬季地表覆盖而减少 *Trifolium balansae* 和波斯三叶草(*Trifolium resupinatum*)的土壤种子库的种子数量和实生苗数量^[43]。

也有放牧不影响、甚至促进牧草有性生殖的报道。在英国的 Wittenham 自然保护区,绵羊放牧不影响欧洲蓟(*Cirsium vulgare*)的每花种子数量、种子扩散后的生存率以及种子年际间的生存率,并且冬季或春季放牧有助于提高欧洲蓟实生苗的成活率^[44]。中度放牧下,放牧也可以通过增加牧草果实数量而增加种子产量^[45]。

2.2.2 作用途径 以往研究较为关注家畜采食对牧草更新的作用机理,而对践踏和排泄物的作用认识不足。家畜喜欢采食鲜嫩和营养价值较高的部分,前者如牧草的生长点、叶片和幼苗,后者如叶片和生殖器官。因此,采食对有性繁殖甚至有较强的抑制作用。譬如在南非,当 *Pteronia empetrifolia* 花发育时放牧绵羊,采食导致开花和种子数量分别减少 80%~90% 和 40%^[46]。鹿采食春香豌豆(*Lathyrus vernus*)的分生组织,它的果实产量也降低^[47]。

家畜践踏的作用:①对有性生殖的直接作用,可以浅埋种子、破碎地表草絮层和土壤生物结皮有利于种子接触土壤而吸水萌发^[48~50];②对无性繁殖的作用,破碎牧草株丛,加速分株形成;③间接作用,通过改变土壤理化性状、草地动物和冠层结构等而影响牧草的种子活力^[51],以及营养繁殖能力,其中受降水等气候因素限制^[50]。可见,适宜的践踏对于牧草更新是必要的,在某些时期,如种子成熟后,甚至重度践踏也可以促进牧草更新。

家畜的排泄物的作用。粪影响种子扩散、萌发、实生苗的生长和营养繁殖。牧草种子通过家畜粪的扩散在草地上是不均匀分布的,这是草地地上现存量存在小尺度空间异质性的主要原因之一^[52]。虽然,牛粪中的牧草种子存在较大的季节差异,但放牧梯度之间的变化很小^[53]。家畜补饲和饮水很容易导致外来物种通过畜粪而入侵放牧地。近些年来,畜尿影响牧草更新的报道不多,它可能影响种子萌发、实生苗生长和营养繁殖,从而控制牧草更新,这需要实验证实。

放牧还通过影响授粉者而控制牧草种子生产^[54]。

家畜的践踏、排泄、采食等行为既密切相关,一定程度上又相互独立,可以分别调控,阐明三者对牧草更新的作用机理对于优化放牧管理技术具有生产意义。

3 放牧对草地群落的影响

3.1 影响群落结构的因素

群落结构的变化主要有二:①冠相变化,家畜采食削弱冠层,光合作用恢复引发冠层重建,两者此消彼长导致冠相变化,轮牧地的草丛高度、盖度等呈周期性变化,连续放牧地在生长季则相对稳定。②物种组成的变化,因为家畜选择性地去除牧草种或器官,改变牧草的种间竞争力与群落环境,引起物种侵入或迁出,导致群落物种地位变化,它是冠相变化的基础之一。

影响放牧草地群落结构的因素可以归为生物、非生物、社会经济 3 类。生物因子在牧场尺度的作用非常明显,非生物和社会因子的作用尺度要大得多,尤其是社会因子(如放牧技术),常常对全球放牧草地产生影响。

3.1.1 植物因子 主要是牧草的抗牧性存在种间差异,与植物的起源、生活型、更新途径的丰富程度等有关。Noy-Meir 根据牧草种的相对多度与放牧的关系,把牧草种对放牧反应概括为 3 类:①保护增加者,在围封和轻度放牧下相对多度增加的种,②中立者,对放牧强度变化不敏感的种,③放牧增加者,相对多度随放牧强度而增加的种。Mcintyre 等对澳大利亚东部 191 个样点的调查表明,放牧增加种和减少种的数量接近,但是增加种多为外来种,减少种多为乡土种^[55]。在南非 Savanna,重牧区域主要是适口性较差的短命牧草,轻牧区多为适口性好的多年生长牧草^[56]。北美混合普列里放牧近 80a,格兰马草(*Bouteloua gracilis*)的盖度在重牧下由 15%上升到 86%,中牧下变化不大^[57],这是一个放牧增加种。

3.1.2 动物因子 放牧强度直接影响群落结构。Connel 提出中度干扰假说(intermediate disturbance hypothesis),认为中等程度的干扰能够维持最高的生物多样性。在内蒙古典型草原,中度放牧削弱建群牧草层片的竞争排斥,又不抑制其它层片的发育,导致羊草草原和大针茅(*Stipa grandis*)草原的均匀度和多样性最高^[58]。在放牧强度分别为 0、1.5、3、4.5 只和 10 只绵羊/hm²的草地,紫羊茅(*Festuca rubra*)群落的物种多样性在 3 只羊/hm²时最高^[59]。在东非高地,中度放牧地的物种丰富度要高于重牧和不放牧的样地^[60]。在西欧盐沼地,绵羊中度放牧增加物种丰富度和多样性,不放牧和过牧导致多样性和丰富度下降^[61]。

放牧减少生物多样性也符合中度干扰假说。在墨西哥 Zacatecas 草地,封育 2a 后,牧草种的数目显著增加^[62],即放牧减少物种多样性,但这个试验时间太短。Gopson 等发现,随着放牧压力下降,2~3a 内,草地群落丰富度增加,8~10a 后,一些新的物种开始出现,同时另外一些种则消失^[63],说明放牧退化草地在恢复过程中,群落结构的调整的顺序是从物种关系的内部优化到群落内外的物种交换。

也有多样性在重度放牧地最高的报道。在得克萨斯 Edward 高原,矮草(short grasses)的多度在重牧下最大^[64]。澳大利亚昆士兰东南部的草地,物种丰富度在中度和重度放牧下最大^[65]。放牧的轻度、中度和重度是半定量指标,严格地说属于定性指标;多样性的测度指标也很多,对放牧的敏感性有较大差异;这就放大了中度干扰假说的适用性。

放牧对物种多样性的影响还有以下机理。①放牧史说。放牧草地的群落物种多样性不仅取决于放牧强度,而且取决于放牧史,长期放牧提高草地群落结构的稳定性,长放牧史的草地对放牧有较高的适应能力,因此其物种多样性随放牧强度的变化比短放牧史草地缓慢^[66,67]。②排泄物有利说。在家畜的尿斑上,牧草物种多度普遍增加^[68];而且家畜排泄物常常携带植物种子,并在草地上形成营养斑块,促进植物分布与生长。③放牧时间说。绵羊春季放牧有利于外来种和一年生植物;秋季放牧对多年生禾草乡土种有利,而不利于一生双子叶类;常年禁牧对多年生双子叶类乡土种有利,而对外来种极为不利^[69]。英国低地草地在 12a 中,群落物种丰富度因绵羊春季放牧而增加,随夏季重牧而减少,不受冬季放牧的影响^[70]。体现了家畜的营养需求与牧草抵抗力的时间关系。④土壤动物促进说。土壤无脊椎动物是放牧生态的重要生物组分,它的生物量在热带占次级生物量的 90%左右,在温带也高于大脊椎动物^[71],它们通过采食、分解和其它活动影响天然植被组成,加速系统物质循环,促进草地的次生演替,提高植物的物种多样^[72]。但是,目前对土壤动物的采食等行为特征及其与草地植被的关系尚缺乏必要的了解。

3.1.3 微生物因子 放牧系统中,微生物通过对植物、动物及其残体的作用影响群落结构,虽然是间接的,但却是重要的。

放牧生态系统中的微生物分为 3 类,腐生微生物是放牧生态系统的分解者,共生微生物与牧草和家畜互相依存、互换生命活动的产物、创造相互有利的营养和生活条件,寄生微生物依赖于动物和植物获取营养和能量。共生微生物主要有:与植物固 N 有关的根瘤菌^[73],与植物利用 P 有关的菌根菌^[74],与禾草抗性有关的内生真菌^[75],与家畜 N 代谢有关的瘤胃微生物。菌根菌通过提高寄主植物的 P 和水分利用效率、增强抗病性、

改善土壤营养状况,影响牧草的生殖模式、种群结构、抗牧性,最终改变草地群落的结构^[76]。牧草体内的丛枝菌根菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)的多样性还能够维持草地植物多样性和生态系统功能^[77]。

3.1.4 非生物因素 放牧对群落结构的影响与土壤、地形、气候等关系密切,甚至有观点认为土壤类型对放牧草地物种丰富度的影响甚于放牧^[78]。在阳生环境中,夏季践踏降低土壤水势,种的丰富度和多样性也下降,而在阴生环境中,践踏对土壤有效水分的影响很小,物种多样性变化不大^[79]。砂壤和粘土的理化性质不同,着生其上的植被对放牧和降水波动的反应也不同^[80];植被生长若是水分限制,砂壤中的植被对放牧和降水表现出较高的弹性,粘土则不同,依赖于植被对土壤持水能力的改善;如果植被是营养限制,当营养输出大于输入,生长在砂壤中的植被对放牧和降水波动的弹性消失,依赖于牧草群落贮存营养的能力。地中海地区的牛放牧草地,草群的年际变化与牧压或降水没有明显关系,而与有效 N 和根际有效土壤湿度的季节变化显著相关^[81]。牧草对气候、土壤等非生物因素的适应历史一般长于牧草-家畜的互作历史,这对于牧草恢复具有决定性作用,所以天然草地常常在放牧后表现出较强的恢复能力,而人工草地则对放牧管理有更高要求,需要更多的投入(如施肥、灌溉、灭虫等)才能恢复。

3.1.5 社会因子的作用 社会因子包括科技水平、生产水平和生活水平^[82]。科技发达国家的退化草地较少,天然放牧地和人工放牧地的群落结构稳定性相当高,越来越多的土地开始放牧管理,甚至有放牧上百年的人工草地,体现了社会因子的重要性。Sankhayan 等在村落水平的研究表明^[83],人口压力加速放牧地的退化,先进的农业技术、较高的棉花价格和较低的木炭价格能够延缓退化过程,并强调了经济政策的重要性。“公地悲剧”现象,目前争议较大,但是生产关系严重滞后于生产力的发展需求可能是草地放牧退化的主要社会诱因。社会因子能够通过提高放牧技术、改进农户决策方法、改善农村经济结构、改变落后的自然观都影响放牧草地的群落结构^[84]。对社会因子的作用机理缺乏深入研究是草地退化的主要科技因素之一,是需要大力改进的方面。

3.2 对群落功能的影响

生产力是群落功能最重要的体现,生理生长活动是形成生产力的基础。

划区轮牧(rotational stocking)是我国天然草地放牧管理的发展方向。根据牧草生长动态,一个轮牧周期可以分为放牧期(Grazing stage, G 期)和再生长期(Regrowth stage, R 期)两个阶段。在放牧期,牧草的地上现存量、凋落物量、草丛高度、地上现存量 N 和 C、LAI(叶面积指数)急剧降低,残留器官以老叶居多,光合产物的分配模式急变^[12]。适度放牧下,草地放牧产生一个植物生理生长的低限(Plant Low Limit, PLL)(图 1),即 G 期草地维持可持续功能和健康所能承受的最低生理生长阈值,对应着草地最低高度、盖度或现存量。再生长期,草地生理生长活动又可以分为两个时期。调整期(Revision stage, R1 期),牧草主要修复受损生理机构,重新分配贮藏物质,为冠层重建和再生长作必要的生理生长准备^[12]。恢复期(R2 期, Recovery stage),牧草的生理生长功能逐渐恢复到放牧前的健康水平,并产生一个生理生长的上限(Plant ultimate limit, PUL)(图 1),即 R 期牧草生理生长活动能够恢复的最高阈值,对应着草地最大现存量或贮草量。

G 期,牧草的生理生长指标接近于正常的 PLL,继续放牧,则草地难以恢复,PLL 可作放牧结束的指标。R 期,牧草生长达到 PUL,草地仍不利用,牧草过成熟(overmaturity),草群变坏,资源浪费,PUL 可作为放牧开始的指标。所以,通过试验确定适宜的 PLL 和 PUL,可以指导草地的健康管理,这就是草地健康管理的双因子阈限法(Method of double-factor threshold, MDFT)。牧草在器官、个体、种群和群落等各个组织层次都存在 PLL 和

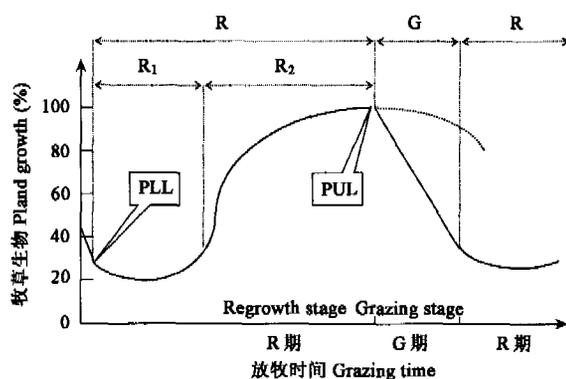


图 1 轮牧草地牧草生理生长模式图^[12]

Fig. 1 Pattern of herbage growth in grazing land^[12]

PUL。在天然草地,由于家畜的择食性和牧草抗牧性的种间差异,牧草种之间的生理生长变化不同步,各项指标变异率很高,因此确定双因子的群体阈值更具实践价值,如群落盖度、地上现存量、凋落物现存量等。

3.3 对群落演替的影响

3.3.1 稳定态-过渡态(the state-and-transition)假说 依据群落演替的单元顶级论,放牧对群落演替的影响有3种情况^[85]:①放牧可能产生一个亚气候,②放牧可能使演替逆转,③放牧可能导致偏途演替,直到一个偏气候顶级群落(Plagioclimax)。放牧偏途顶级群落的稳定性取决于放牧的持续性,它是否健康则依赖于放牧管理水平,这是当前生态学研究热点之一。威尔士北部传统的绵羊放牧草地,封育24a后,植被演替明显依赖于土壤和初始的植被状况^[86];这符合多元顶级论和顶级-格局假说。

1989年,Mark Westoby基于Climents的气候顶级学说,提出了放牧草地演替的稳定态-过渡态假说^[87]:无牧草地向气候顶级演替的趋势是稳定的,放牧压力能够维持或改变草地的演替方向,一定的放牧强度对应一个群落稳定态,群落的稳定态之间存在一系列过渡态,环境对过渡态有选择作用,草地管理寻求在放牧压力与演替趋势之间长期平衡的载畜量,以获得持续的畜产品产量。实质上,这个假说的理论基础已经超出气候顶级学说,而是3个演替顶级理论的综合。该学说正在得到广泛的试验验证,如我国典型草原的冷蒿群落就是过度放牧下的群落稳定态^[26]。一些退化甚至严重退化的放牧稳定群落,其优势种具有较高的经济价值,如结缕草(*Zoysia japonica*)人工繁育较为困难,是演替早期的优势种,也是优良的草坪草^[88],大草食家畜重牧维持其在群落中的优势地位要比其它方法经济、有效。放牧能够把群落控制在人类需要的稳定态。

3.3.2 草地的灌丛化 温带、热带草地和萨旺纳的灌丛化是另一个倍受关注的问题。在干旱地区和半干旱地区,草本对放牧的敏感性高于灌木和乔木,重牧能够维持灌木在群落中的优势地位,灌丛化甚至被作为草地退化的标志^[89]。博茨瓦纳的Savanna,牛放牧5a,灌木的密度、盖度、总生物量、叶生物量和叶面积,在重牧区明显高于轻牧区或无放牧区^[90]。我国典型草原也有因过牧而灌丛化的报道^[91]。但是,在美国亚利桑那州的Chaparral草地,山羊重牧降低灌木盖度,多年生牧草不受影响^[92];在肃南高山草地,甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)的卧息反刍地,金露梅(*Potentilla fruticosa*)与箭叶锦鸡儿(*Caragana jubata*)灌丛逐渐演替为以线叶蒿草(*Koresia capillifolia*)或粘毛香青(*Anaphalis bulleyana*)为优势种的草甸^①。在苏格兰高地,草地封育25a后,植被高度增加,以矮小灌木为优势种的群落斑块扩大,牧草斑块减少,绵羊放牧是维持草本植被、矮灌木和林地之间平衡的关键因素^[53]。在Patagonia南部,4个强度放牧10a,灌木盖度不变,群落PCA分析也未检测出高强度放牧导致草地灌丛化的迹象^[93]。显然,放牧并不一定导致草地灌丛化,它是一个复杂过程,还取决于当地的气候、土壤等非生物因素。

保持草地的非成熟状态是放牧系统农业生产的需要。家畜放牧可以维持草地群落的亚顶级状态,它有顶级植被的基本结构和发展趋向,有较高的植物生产力,还有动物生产能力,显然,这是草地健康的生产形式。

4 放牧对土壤的影响

在放牧生态系统中,土壤是地境-牧草-家畜相互作用的产物,展示了放牧生态系统的历史。它又是植物和家畜营养的重要供给源,一定程度上又预示着放牧生态系统的未来。

放牧能够多途径地增加土壤微生物的生产力、提高硝化酶和反硝化酶活性以及硝化酶活性/反硝化酶活性比例、促进N素矿化、提高N的有效性,同时抑制N流失^[94,95]。也有研究显示,放牧降低土壤C、N含量^[57]。一般认为,土壤对放牧的响应迟滞于植被,但有时土壤对放牧的敏感性要高于植被^[96]。除了所选指标的敏感性外,因为放牧对土壤的作用较为复杂,影响土、草、畜的各种因素都有可能对放牧的土壤效应产生一定的影响。

4.1 影响土壤反应的放牧因素

放牧的直接作用。放牧压力越高,羊茅草地土壤中的 NH_4^+ -N和 NO_3^- -N含量越高,轻牧导致土壤pH值从

① 侯扶江. 草地-马鹿系统的草地表现. 甘肃农业大学博士论文. 2000

5.7 升至 6.2、有机质和总 P 降低、土壤温度增加;重度放牧下,土壤湿度下降、颜色变浅、总 N 和 P 含量降低、侵蚀加重^[97]。在绵羊放牧系统中,土壤微生物生物量在轻牧与中牧之间最大,微生物群落的多样性随放牧增强而下降^[98]。宿营地是放牧草地牧压最强的地段之一,营养和有机质通过排泄物向宿营区转移,局部有机 C、P、S 和可溶性盐积累,土壤生物活性增强^[99],草地土壤肥力随绵羊夜间宿营强度的增加而提高。也有试验结果表明,放牧草地 0~30cm 土层 C、N 含量明显高于未放牧草地,放牧制度和放牧强度(不到 50% 的采食率)均未对土壤有机 C 和 N 产生决定性影响^[100]。可见,土壤贫瘠化不是放牧的必然结果,重牧区域(如饮水点附近、放牧地出入口等)具有较高的土壤养分贮备,可能构成重牧草地垂而不死和迅速恢复的物质基础。

放牧的土壤效应随季节而变化。研究表明,冬季土壤微生物活性和有效微生物的生物量不受放牧影响,微生物有效生物量与双子叶牧草生物量正相关,夏季土壤微生物活动受放牧影响,与单子叶牧草关系密切^[101]。

地形因素也影响土壤的理化性质。在新西兰南岛,绵羊放牧(1.6 只/hm²)14a,阳坡土壤中的 Ca、K、Mg 等可交换阳离子增加,而阴坡没有变化^[102]。

4.2 家畜对土壤的作用途径

家畜通过采食、践踏、排泄物直接影响土壤,或者通过三者对植被和微生物的作用间接影响土壤。但是,土壤的表现是三者综合作用的结果。

4.2.1 采食 采食土壤也是土壤元素直接进入家畜体内的途径之一,即土→畜途径。在威尔士中部的绵羊放牧系统,流经矿区的洪水带来大量的金属元素,家畜在冬春季摄取的土壤最多,3 月份绵羊摄取的土壤超过干物质采食量的 30%,是 Pb 进入家畜体内的主要途径,3 月份和 5 月份分别有 80% 和 82.9% 的 Pb 通过土→畜途径进入家畜,有时土→草转移率较高的 Cu 和 Zn 也有 60% 以上通过土→畜途径进入家畜^[103]。然而,Andersson 在瑞典北部分析了畜体及其排泄物中¹³⁷Cs,认为羔羊摄取土壤作为元素转移的途径可以被忽略,而摄取高¹³⁷Cs 含量的真菌却不容忽视,因为羔羊的粪样中有大量的真菌孢子^[104]。Roberts 等也认为绵羊采食土壤对其体内 Cd 的贡献率只有 3%~6%^[105]。

另一个土→畜途径是牧草上粘连的尘土通过家畜采食进入家畜体内。某些情况下,牧草上的土壤干重甚至占植被样品的 46%^[106]。这个途径一般可看作是家畜被动采食,但是,家畜如果因为牧草粘连尘土而嗜食性增加,则又可视为主动过程,需要试验验证。

土→畜途径对于家畜吸收土壤元素的有效性少有研究,家畜采食土壤的动因并不清楚,这也增加了家畜消化代谢试验和以此为基础的采食量测定的不准确性。就家畜的营养元素需求和畜产品的金属污染而言,土→畜途径都有重要研究价值。

4.2.2 践踏 一般情况下,家畜践踏增加表土紧实度,减少土壤孔隙度和水稳性团聚体,引起土壤透水性、透气性和水导率下降,导致土壤结皮破碎^[107]。家畜的践踏效应与土壤水分密切相关。土壤含水量高时,践踏有压实效应^[60],上层土壤紧实,容易产生地表径流,根系缺氧。土壤水分匮乏时,践踏对表土有“蹄耕”效应,引起土表疏松,容易风蚀^[107],由于切断了土壤毛细管,蒸发也会下降。因此,家畜践踏有调节土壤水分的作用,土壤元素多随水分运动,水分变化必然全面影响土壤的其它属性。在有些情况下,“蹄耕”和压实效应不仅损害土壤,也伤害植物,最终损伤整个生态系统。所以,仅仅关注土壤水分的植物效应远不足以管理放牧系统,还需要结合家畜的践踏作用,但研究报道很少。

4.2.3 排泄物 在放牧生态系统中,家畜排泄物对土壤的一般作用是调节元素平衡。尿的植物效应是即时的,可以持续数月;粪的植物效应约半年后才能表现出来。从分布面积上讲,一年中草地最多只有 20% 和 5% 的面积分别被家畜的尿和粪覆盖,并且排泄物不均匀分布^[71],排泄物中大量的营养物质常常形成局部活跃的营养循环,产生营养富集斑块,是草地植被空间异质性分布的促因之一。在牧压梯度上,轻牧草地的植被异质性较高,重牧草地植被均匀度较高,除了家畜的选择性采食的因素^[17],排泄物分布所导致的土壤营养异质性是不容忽视的原因。

4.2.4 间接作用 放牧家畜也可以通过植被、地形等间接影响土壤理化性质。

(1)种群结构 放牧可以通过调整牧草的放牧抗性、竞争力和种群结构影响植冠下土壤的营养积累。在北美大草原,Dermer 等发现植冠下土壤有机 C 和全 N 的积累速度不一样,而且不同牧草之间也存在差异,放牧通过调整种群的个体大小等级间接调控植冠下土壤营养积累,一般大个体植株多的种群有更多的生物量返还土壤,并且更有效地捕获植物间的再分配有机质^[108]。

(2)群落结构 在混合普列里,重牧通过改变植被组成、减少凋落物积累、增加裸地,降低土壤营养与有机质积累^[109]。在南非的 Namaqualand,重牧引起灌丛密度下降和灌丛组成变化,导致土壤贫瘠化^[110]。

(3)肥岛效应 加利福尼亚的 *Quercus douglasii* 植冠下富集植物残体,通过营养循环产生肥岛^[111]。

(4)地形 在北美 Chihuahuan 荒漠草地,放牧改变土壤微地形,小土墩数量和起伏程度随放牧增强而上升,与多年生牧草的盖度极显著相关^[112]。

但是,Le Roux 等认为^[95],长期高强度放牧的生态系统,植物种的变化不是半天然草地硝化作用和反硝化作用发生变化的驱动因子,即间接作用不重要,而家畜践踏、排泄物 N 返还、频繁采食对 N 吸收的调节等直接作用提高土壤微生物活性。

4.3 对土壤 C 贮量的影响

放牧生态系统 90% 的碳贮藏在土壤中,对全球 C 平衡有不可估量的作用。

土壤呼吸(含土壤生物呼吸)是碳输出的主要方式,主要受土壤温度和水分限制^[108]。在海拔高寒草甸,放牧主要通过改变土壤温度影响土壤呼吸,当放牧增强 1 倍,生长季的土壤呼吸速率也上升 1 倍左右^[113]。在肃南高山草原,土壤白天的呼吸强度随放牧增强而减弱,与土壤温度和群落盖度的关系较为密切^①。

凋落物是土壤碳的主要输入源之一。全球过度放牧草地只有 20% ~ 50% 的地上生物量以凋落物和家畜粪便的形式返还土壤^[114]。而且随着放牧增强,凋落物 C 库逐渐减少^[115]。

土壤微生物 C 是土壤碳库中最活跃的部分。一些研究认为放牧减少微生物 C。在内蒙古羊草草原,放牧显著降低 0 ~ 10cm 土壤 C 贮量,土壤微生物 C 量最低值也出现在放牧最强的样地^[116]。在昆士兰北部的热带草地,重牧减少对土壤有机质和 C 投入,限制土壤微生物生长^[117]。在澳大利亚东北部,林地重牧 6a 和 8a 后,土壤微生物 C 分别降低 24% 和 51%,但是土壤有机 C 变化甚微,Holt 认为微生物 C 比土壤总 C 更适宜作为土壤有机质变化的预警指标^[118]。Stark 等发现微生物的 C 底物减少导致微生物对有机质的分解速率下降,土壤 C 矿化速率和微生物活性降低^[119]。但是在印度 Savanna,放牧导致土壤微生物的 C 贮量上升 15% ~ 18%^[120]。

放牧生态系统存在增加土壤 C 的机制。北美大草原的混合普列里放牧近 80a,重牧草地 0 ~ 107cm 土层有机 C 相对于无牧草地没有显著变化, Frank 等认为物种组成变化补偿了天然草地放牧所引发的潜在的土壤 C 损失^[57]。Reeder 等也发现^[121],放牧 12a 和 56a 的草地的土壤 C 显著高于未放牧地,而且重牧 56a 的草地土壤 C 最高,主要因为封育草地地上凋落物过多而 C 流不畅,封育导致群落中 1 年生牧草增加,而其根系太少不利于土壤有机质的形成和积累。可见,放牧地有 C 库的作用,但机理尚不清楚。

5 对生态系统的影响

5.1 对系统生产力的影响

放牧系统的植物生产和动物生产可以通过人为的优化调控实现多途径耦合,多途径地释放放牧系统的生产潜力^[71,82]。通俗地讲,草-畜耦合就是在适当的时间、适当的地点、放牧适当的家畜,即时间、空间和种间与种内耦合。

5.1.1 时间耦合 实践中常常根据牧草的生育期和生长状况,调整家畜的放牧强度和放牧时期,传统意义上的“以草定畜”更多地属于时间耦合的范畴。放牧方法如延迟放牧(deferred grazing)、中止放牧、辅助放牧等^[122],季节畜牧业可以部分地看作是草-畜时间耦合的成功范例^[123]。生长季早期在淡白色羊茅(*Festuca*

① 侯扶江. 草地-马鹿系统的草地表现. 甘肃农业大学博士论文, 2000

pallescens)放牧,可以提高草地产草量,生长季晚期(生殖期)放牧则相反^[124]。冬季放牧马鹿(*Cervus elaphus*),第1年和第2年草原上分别有1/4和1/3样地的地上生物量减少^[125],这是时间相悖的结果,它与系统耦合是同一事物相反的两个发展方向。据估测,仅仅因为草地营养亏供所造成的家畜损失约为牧业总产值的30%左右^[126]。时间相悖的另一种形式是某一时期草地“赢供”,它所造成的牧草损失尚未计算在内。反映出时间耦合蕴藏巨大的生产潜力。

5.1.2 空间耦合 主要根据牧草生长的空间分布特征、草地地形和家畜的行为、代谢等特性,优化家畜的空间配置。划区轮牧有着草-畜空间耦合的合理内涵,还有顺序放牧(sequence grazing)、条带放牧(strip grazing)、趋前放牧(frontal grazing)、系留放牧、就地宿营放牧、宿营法等^[127]。在地势起伏较大的草地放牧山羊和绵羊可以取得较好的生产效果,而放牧牛、马等则不太适合。在肃南鹿场的高山草地,灌丛多分布于坡顶和陡坡,草甸多分布于坡谷和较缓的坡下部,甘肃马鹿一般在灌丛中采食,绵羊主要在莎草草甸上采食,草-畜的空间耦合使地形与植被复杂的高山草地得到充分利用^①。在落矶山,牛、马鹿(*C. elaphus*)和黑尾鹿(*Odocoileus hemionus*)混合放牧(mixed grazing),牛逐渐选择高海拔和陡坡草地,马鹿选择休闲牧场以避免与牛争夺生境,黑尾鹿在冬季则选择牛放牧过的草地^[128]。混合放牧中,家畜自觉形成的空间耦合既充分利用草地资源,又避免了畜种之间过分的资源竞争,也是家畜种间耦合的表现。

5.1.3 种间与种内耦合 主要根据牧草的适口性和家畜的嗜食性和营养需求,利用植物种生态位的分异与耐牧性,根据牧草数量和品质的变化调整家畜的数量和种类,科学组织畜群,充分利用草地,经济地生产畜产品,如增减放牧(put-and-take stocking)、限制放牧(limit grazing)等。牧草之间的耦合,人工草地的混播组合是利用牧草生物学特性和营养价值的互补性,与家畜一起组成稳定的草-畜系统。天然草地牧草的种间耦合更为精妙,健康的放牧系统,牧草茂盛、牛羊肥壮;即使退化的放牧草地也常常“垂而不死”,但遇良机,迅速恢复,牧草的种间耦合提供了放牧生态系统的可持续性基础。

家畜的种间耦合,如跟进放牧(first-last grazing),两类畜群逐次利用同一草地,前一畜群不喜食或不能采食的剩余牧草,为下一畜群利用,提高载牧量5%~40%^[71]。混合放牧,不同畜种有机组合,各取所需。在苏格兰东北部帚石楠(*Calluna vulgaris*)草地,马鹿和绵羊的生态位重叠幅度很小,混合放牧,彼此几无影响^[122]。在法国西部的草地,牛和马混合放牧已有几个世纪,与单一畜种放牧相比,混合放牧地物种和草群结构最为丰富^[129]。羔羊和小母牛混合放牧地的物种多样性也高于羔羊单独放牧地^[130],混合放牧的母羊羔日增重比单独放牧增加37.5%,提前10d断奶^[131]。说明混合放牧不仅提高动物生产,也改善草地植被。牛和猪混合放牧和更替放牧中,两种家畜的增重分别高于两种家畜单独放牧(与牛单独放牧的差异显著),放牧地的牧草质量也优于两种家畜的单独放牧地(与牛的单独放牧地差异不显著),单位草地面积的畜产品产量显著高于两种家畜单独放牧^[132]。同种家畜还可以根据体况、年龄、生产目标和营养需求等的差异进行种内耦合(intraspecific coupling),如隔栏放牧(creep grazing)满足幼畜对高品质牧草的需求。

放牧系统中,种间和种内耦合常常表现出空间耦合和时间耦合,3种耦合,相互促进、相互融合,不能严格区别,只是各有侧重^[126]。譬如,在加利福尼亚以栎(*Quercus* spp.)和沙滨松(*Pinus sabiniana*)为优势种、禾草和双子叶植物类为伴生种的草地,牛与黑尾鹿混合放牧,秋季和早冬,牧草有限,黑尾鹿的采食随着牛放牧率的增加而减少,但是,春夏季牧草充足,牛放牧率增加不再影响鹿的采食时间^[133]。

草畜耦合不是简单的家畜采食与牧草被采食,而是草畜双方主动的相互适应过程,它生产高品质的畜产品,又维护着高质量的草地。

5.2 对系统物质循环的影响

物质循环是放牧生态系统可持续的基础。家畜和牧草是系统营养循环链的两个节点,草畜关系的协调性对物质循环有举足轻重的影响,物流失调导致草地元素衰竭,是草地退化的主要原因。Ritchie等认为牧草对

① 侯扶江. 草地-马鹿系统的草地表现. 甘肃农业大学博士论文. 2000

营养循环的正反馈是家畜调节牧草的重要途径^[134]。

5.2.1 C 循环 放牧生态系统的 C 循环模式与放牧强度有密切关系。轻牧(24 只/hm²)和重牧(47 只/hm²)的多年生黑麦草(*Lolium perenne*)-绵羊放牧系统中,植物日固碳速率分别为 300kg/hm² 和 209kg/hm²,其中 12.7% 和 25.4% 分别进入家畜子系统,植物子系统自我维持分别消耗 45.3% 和 48.8%,其中有 42.0% 和 25.8% 分别进入分解者亚系统^[135],重牧系统通过畜产品输出的 C 比轻牧高 39.4%,通过分解者返回系统的 C 则减少 67.1%,入不敷出将导致系统不可持续。与此相反的是,在放牧和无放牧条件下,丹麦的盐沼生态系统的 C 年净生产分别为 17~38mol m⁻² 和 5~38mol m⁻²,冠层呼吸分别为 21mol m⁻² 和 28mol m⁻²,分别占冠层总光合作用的 22%~29% 和 28%~41%,土壤呼吸差异不显著,均为 36mol m⁻²,冠层呼吸的下降补偿了因采食而损失的冠层部分^[136]。

5.2.2 N 循环 放牧加速 N 循环,主要有以下几方面^[95,137]:①家畜践踏翻转凋落物层,②促进牧草和微生物对 N 的利用,③降低落叶层和土壤 C/N 比率,加速微生物过程,④排泄物返还直接加速 N 循环。Whitehead 等将¹⁵N 标记的牛尿施入 30cm 深的黑麦草草地(相当于 74g/m² 的施肥量),16d 内,37% 的 N 因灌溉而流失,18% 的 N 挥发,留存的 N 多数转化为土壤 N 肥,21% 的 N 被牧草吸收;随后的几个月中,又有 6.7% 的 N 参与反硝化作用^[138]。绵羊重牧和轻牧系统对 N₂ 固定速率分别为 153kg/hm² 和 131kg/hm²,其中地三叶(*Trifolium subterraneum*)固 N 比例分别为 78% 和 84%,牧草吸收的土壤 N 分别为 96kg/hm² 和 147kg/hm²,地三叶吸收的土壤 N 分别为 40kg/hm² 和 18kg/hm²^[139]。

5.2.3 其它元素循环 在肉牛-高羊茅(*F. arundinacea*)放牧系统中,家畜体内 P、K、S、Ca、Mg 的含量分别为 3.28kg/hm²、1.11 kg/hm²、0.76kg/hm²、5.59kg/hm² 和 0.22kg/hm²,牧草中分别为 38.1kg/hm²、318.4kg/hm²、28.0kg/hm²、33.6kg/hm² 和 22.4kg/hm²,如果收获牧草,5 种元素的流失速度分别是收获畜产品的 11.6、236.8、36.8、6.01 和 101.8 倍。从系统元素平衡的角度,适度放牧是最经济和持续的方式。

风尘对于全球陆地与海洋生态系统的元素平衡具有举足轻重的作用^[140]。降尘是天然放牧地较为固定的元素补给途径,它与放牧系统土、草、畜之间的耦合机制形成于漫长的地质年代和历史时期,它对放牧生态系统的精致调控远非施肥等元素补给的农业措施所能比拟。这方面的研究与草原多风尘现象联系起来可能更有利于揭示降尘或风的生态功能。

5.2.4 全球变化对放牧系统元素循环的影响 CO₂ 倍增一般能促进草地 C 吸收,增加凋落物积累,提高地下部分的 C 分配和呼吸排放^[141]。但是 Hu 等认为^[142],CO₂ 倍增能够减缓微生物的分解,导致生态系统 C 积累。显然,仅仅研究少数组份难以阐明全球变化对放牧生态系统作用的整体格局,甚至会得到相互矛盾的结论,要在研究内容的系统性和整体性上下工夫。

在绵羊放牧系统中,CO₂ 浓度升高(475μl/L)改变草地物种组成、植株的化学成分和同化产物在地上/地下部分的分配,植物残体分解加速,无放牧草地物质损失上升 15%,N 损失增加 18%。如果放牧,由于羊粪的物质再循环,物质损失仅上升 11%,N 损失却下降 9%^[143]。由于家畜食物组成及其营养成分的变化,羊粪的分解速率在夏季显著下降,但冬季不变。说明,放牧加速生态系统物质循环,增强系统对全球变化的正面响应。放牧把植物生产延伸到动物生产,大幅消除前者随气候的波动^[126],家畜在这个生产流程中起到“减震器”的作用,这方面除了获取更多的试验数据外,还要有针对性地研究优化调控技术。

5.3 对系统能量流动的影响

放牧生态系统通过生物、非生物(土地、气候、位点)和社会三类因子相互作用,在太阳能的驱动下不断运动和发展着。植物生产的光能量转化效率约为 0.5%,其中 1/5 固定在地上部分;动物生产的能量转化效率约 2.0%,畜产品所含的太阳能约为 0.002%。集约化放牧管理(intensive grazing management)的生产系统主要依靠资源、资金、劳动力的投入,提高载畜量,获得较高产出。一个施肥和种植白三叶的集约化放牧系统比粗放放牧管理(extensive grazing management)的放牧系统,太阳能的转化效率提高 1.9 倍^[144],因此,农业系统的集约化管理被认为是解决人类食物需求的重要技术途径。但是,它的能量产出/投入表征的生态效率比粗放管理系

统下降 71.5%，所以，也有集约化的农业系统不可持续的观点。

能量平衡分析(energy balance analysis)是判断系统可持续性的重要工具，也是放牧生态研究最为薄弱之处。

6 研究展望

放牧生态学研究放牧生态系统诸要素的相互关系，揭示物质与能量沿土、草、畜这一主干的流动规律，以调控诸因子、优化管理措施，在维持系统健康的原则下，提高草地利用率和畜产品的转化率，以及整个系统的生态服务价值。根据放牧生态研究的发展趋势和我国放牧管理的需要，建议在以下方面加强研究。

6.1 拓展放牧管理的对象

放牧可以生产动物产品、丰富土地利用模式，适宜放牧提高草地产草量，防治草原病虫害，有利于物种保护与繁育，维持草地群落的稳定，加速系统物质循环与能量流动。在自然保护区，家畜可以替代灭绝野生草食动物管理植被^[145]。当前，放牧动物超越家畜和家禽，扩展到狩猎观赏的野生动物(game)，特别是珍稀野生动物，这就将放牧与草地资源保护结合起来。水域是草地之外的另一个肉品生产基地，需要发展水域—水生动物的划区轮牧体系。无脊椎动物(如蝗虫)具有家畜不可比拟的生物转化效率，还有啮齿类、鸟类等，有些甚至“危害”草原，人类竭尽所能却不能根除，它们可以从别的途径为人类所用。通过放牧肉食动物或家禽，发展特定的放牧技术和收获技术，把水域和草原动物(包括“有害”动物)纳入草-动物-(家畜，家禽，食肉动物)-人类的草业生产体系。在家畜放牧管理的深厚知识积累的基础上，发展水域放牧和草原动物放牧是可行的。

6.2 发挥补偿性生长的生产潜力

补偿性生长是草畜之间相互适应以及草-畜系统适应环境的结果，这是植物—动物在漫长的地质时期进化的一种能力。补偿性生长发生于器官、个体、种群和群落等组织层次^[19,24]，在其中一个层次采食有益于牧草，并不说明在另一个组织层次也是这样。以往的研究多集中于器官、个体和种群水平，实验结果因尺度差异难以相互推绎。实际上，群落的超补偿生长更具放牧价值，尤其天然草地，是需要加强的研究方向。在草地-家畜生产(态)系统中，一定的营养匮乏之后，家畜也能象牧草一样补偿性生长^[71]。这意味着在一定的生产时段，草地“过度”采食、家畜体况下降可以刺激系统的植物生产和动物生产。据估测，仅仅利用草畜的补偿性生长就可以提高放牧系统生产力 35% 左右。

6.3 完善和丰富“以草定畜”的科学内涵

草畜互作是放牧生态系统的关键生态过程，系统管理应该草畜兼重。“以草定畜”以草为主，把家畜置于随从的地位，难以管理一个包含土、草、畜的复杂系统。从草地的角度分析，牧草的营养价值、对放牧的抗性随生育期而变化，牧草与土壤的表现在多数情况下并不同步，有时甚至出现相反的趋势^[106]。分析家畜的作用，采食、践踏和排泄物是家畜作用于草地的三个途径，其中践踏可能在草地退化和健康维护中起主导作用^[107,146]。Betteridge 等发现在同一草地上放牧的牛和羊的体重相同时，前者的践踏对土壤的影响是后者的 2 倍^[122]；这意味着相同的牧草采食量或出产同量的畜产品，不同畜种对土壤的践踏效应相去甚远。排泄物在草地施肥、控制牧草生长、种子传播等方面也有不容忽视的作用^[54]。更何况还存在土→畜的元素转移途径和系统耦合的效益放大。因此，仅仅根据草-畜的供求关系管理放牧系统远远不够，科学管理放牧系统还需要以土定畜、兼顾排泄物的作用，还要从草畜耦合方面极大地丰富“以草定畜”的内涵。

“以草定畜”是确定适宜载畜量和放牧强度的基础，但是仅仅靠采食、反刍、排泄并不能生产(健康的)畜产品。家畜还要适度运动，践踏草地，它是家畜最为独立和持续的放牧行为。放牧家畜的行走时间越长、行走步数越多，对草地的践踏越严重。据测算^[106]，在内蒙古荒漠草原和典型草原，畜群践踏强度随放牧强度的增幅约为采食量的 3 倍，并且，家畜个体的践踏和采食量分别与放牧强度正相关和负相关。说明践踏作用对放牧强度的敏感性高于采食，两者时空变化不同步，存在非线性关系；牧压超过某一阈值，两者负相关，即畜群践踏增强，而采食减少，甚至可以忽略(如雪地放牧和极度过牧)。可见，以家畜采食作用为基础的适宜载畜量和放牧强度既不能准确定性、也不可能定量家畜的践踏作用。所以，研究家畜践踏对于改进这两个放牧系统基础测度指标具有重要理论价值。

6.4 放牧草地的施肥管理

放牧管理也可以理解为对营养的管理,即草和畜的营养以及人类对草畜产品的营养要求。放牧生态系统主要依赖于物质和能量输出获得经济效益,对于集约化管理的放牧系统、尤其是人工草地,施肥是维护系统物质平衡的主要管理措施,可以弥补草畜产品输出引发的物质亏缺和土壤贫瘠化,诱发补偿性生长,提高系统生产力^[147];也可以修正家畜择食性和牧草抗牧性差异所改变的牧草种间竞争关系,减缓或遏止群落结构恶化,提高放牧草地的稳定性^[147, 148];还可以改善草畜产品的品质^[149]。当前,放牧地施肥的主要目的是提高草地生产力,较少涉及畜产品品质,基本没有考虑市场的特殊需要。放牧系统的畜产品既要满足社会的一般需求,也应该满足特殊需求,选择适宜的放牧畜种、结合施肥管理可能是生产特殊畜产品的便捷途径。

6.5 全球变化背景下的放牧生态系统管理

需要注意放牧系统生产力的响应和放牧地面积的变化,尤其要研究家畜对全球变化的响应机理。

多数研究认为 CO₂ 浓度升高提升草地生产力。CO₂ 浓度升高(≤550 μmol/mol)增加 C₃ 和 C₄ 牧草的光合速率以及根系、叶片和根颈中的 C/N 比,不影响土壤 C 贮量,但降低 N 矿质化速率^[150]。CO₂ 浓度升高 52% 同时施 N 肥,草地增产幅度显著高于单一的 CO₂ 浓度升高或施 N 肥^[151]。尽管 CO₂ 浓度提高微生物生物量 C,通过改善植物-微生物的相互作用增加植物 N 吸收,但是降低土壤速效 N、限制微生物的 N 资源、降低微生物呼吸^[142]。草地生产力提高的潜在威胁是系统的元素流失加速,除了 C、N 等少数元素外,其它元素缺少固定补给源,这需要特别关注。目前,CO₂ 浓度升高对放牧系统作用机理的试验持续时间短,很少有家畜参与,关于草-畜关系的变化(如牧草消化率)也缺少研究,为数不多的几项试验结果还需要在更大的时空尺度上进一步验证。

模型研究表明,气温升高 2℃ 或 4℃、降水增加 10% 或 20%,草原面积将缩小,荒漠化面积增加,但是降水下降时,草原面积将增加^[152]。无论草地扩大还是缩小,全球变化都将增加放牧管理系统的不确定性。全球变化主要通过放牧生态系统诸要素而对系统结构与功能产生影响,在一定时间尺度上是一个渐变过程,但引发的气象灾难却呈愈加频繁趋势而难以预测。因此,研究重点要探明放牧系统关键生态过程,研发和改进放牧管理技术,以应对全球变化背景下系统行为的不确定性。

6.6 放牧生态系统的健康管理

生态系统健康是在人类的适当管理下(包括封育、放牧、补播、灌溉、刈割等),生态系统与当地环境尤其是气候条件保持协调和平衡所达到的稳定状态,生态系统健康主要取决于管理水平^[153]。放牧生态系统健康是植物生产和动物生产的质量和数量长期稳定或有所提高的状态^[12],它取决于系统的自然属性、经济属性和社会属性。自然属性是基础,经济属性是系统存在的依据,社会属性决定着系统的发展方向,然而以往对社会属性的作用认识不充分,如放牧系统的产品质量和数量满足市场需求的程度。脱离家畜的草原与离开草原的家畜一样,都会在生长、繁殖等一系列环节出现这样或那样的问题,那样生产出来的畜产品很难保证人体的健康。放牧生态系统的畜产品质量远非其它动物生产系统所能匹及,它的可持续性在于寻求产品质量与数量的平衡,这需要加强放牧系统内诸要素的耦合,还需要与农耕系统等其它生产系统全方位耦合^[126]。

稳定态-过渡态假说的另一层面含义是,放牧是维持草地健康的途径,也有加速退化草地恢复的作用。人类对草原上万年的管理历史说明了这一点。当前,亟需建立较为全面的放牧生态系统健康的评价体系,指导生产实践。

7 结束语

草地农业发达的国家,放牧管理的土地类型和面积以及动植物种类要丰富得多,包括林地、草地、耕地、湿地、水域等生长植物,能够放牧动物,或具有潜在放牧价值的土地,这是广义的放牧地^[5]。放牧的目的日益扩展,既为了获得经济收益,也恢复与维护生态系统健康。在一些国家,放牧对森林和农田的管理精度不亚于种植业,既生产畜产品,又不影响谷物产量,还能防治病虫害鼠害、防除杂草、培肥地力、提高籽实产量、加速系统营养物质循环、维护森林生态健康^[110, 154-156]。放牧技术多种多样,处于持续的发展与革新中。放牧家畜有一半

时间在夜间度过的,目前对土-草-畜关系的认识绝大多数在白天获得,夜牧(night grazing)有利于家畜保持好的体况、加快生长、提高产奶量、防止病害、减少家畜活动等作用^[157],是需要深入研究、改进的放牧技术,我国早有学者注意^[122],但未作进一步发展。

总之,放牧通过动物与生态系统其它组分的耦合,尤其是动物-植物耦合,获得生态系统的产品与服务,实现生态系统健康,可以看作生态系统的一种利用方式和管理过程。放牧生态学(grazing ecology)研究这个系统及其组分的特征、动态与相互作用机制,探索系统健康管理的途径。放牧不当,生态系统退化,这是世界性的问题。我国尤其严重,说明已掌握的放牧生态学理论和管理技术与我国草地农业系统健康管理要求相去甚远,人工草地尤其如此,这些都需要继续努力。

References:

- [1] Mitchell R, Allen V, Waller J, *et al.* A mobile classroom approach to graduate education in forage and range science. *Journal of Natural Resource and Life Science Education*, 2004, 33: 117 ~ 119.
- [2] Malcolm B, Sale P, Egan A. *Agriculture in Australia: an introduction*. Melbourne: Oxford University Press, 1998.
- [3] Fan W X. Review of the agroecosystem of world. *World Agriculture*, 2004, (6): 11 ~ 14.
- [4] Hodgson J. *Grazing Management: Science into Practice*. New York: Longman Scientific & Technical, 1990. 1 ~ 2.
- [5] The Forage and Grazing Terminology Committee. *Terminology for Grazing Lands and Grazing Animals*. Blacksburg: Pocahontas Press, Inc., 1992. 8.
- [6] Pucheta E, Bonamici I, Cabido M, *et al.* Below-ground biomass and productivity of grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*, 2004, 29(2): 201 ~ 208.
- [7] Ford M A, Grace J B. Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 974 ~ 982.
- [8] Greenwood K L, Hutchinson K J. Root characteristics of temperate pasture in New South Wales after grazing at three stocking rates for 30 years. *Grass and Forage Science*, 1999, 53(2): 120 ~ 128.
- [9] McNaughton S J, Banyikwa F F, McNaughton M M. Root biomass and productivity in a grazing ecosystem; the Serengeti. *Ecology*, 1998, 79(2): 587 ~ 592.
- [10] Jatimlansky J R, Gimenez D O, Bujan A. Herbage yield, tiller number and root system activity after defoliation of prairie grass (*Bromus cathartics* Vahl). *Grass and Forage Science*, 1997, 52: 52 ~ 62.
- [11] Blaikie S J, Mason W K. Correlation of growth of the root and shoot systems of white clover after a period of water shortage and or/defoliation. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1990, 41: 891 ~ 900.
- [12] Hou F J, Li G, Chang S H. Physiological indices of grazed grassland under health management. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 2002, 13(8): 1049 ~ 1053.
- [13] Champman D F, Lemaire G. Morphogenetic and structural determinants of plant regrowth after defoliation, MJ Baker eds. *Grasslands for our world*. New Zealand: Sir Publishing, 1993. 55 ~ 64.
- [14] Olofsson J, Stark S, Oksanen L. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos*, 2004, 105(2): 386 ~ 396.
- [15] Aide T M. Patterns of development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology*, 1993, 74(2): 455 ~ 466.
- [16] Del Pozo M, Wright I A, Whyte T K. Diet selection by sheep and goats and sward composition changes in a ryegrass/white clover sward previously grazed by cattle, sheep or goats. *Grass and Forage Science*, 1997, 52:278 ~ 290.
- [17] Wang D L, Teng X, Wang Y X, *et al.* Variations in the plant heights on the artificial grassland with cow grazing. *Journal of Northeast Normal University*. 2003, 35(1): 102 ~ 109.
- [18] Ortega I M, Soltero-Gardea S, Bryant F C, *et al.* Evaluating grazing strategies for cattle: deer forage dynamics. *Journal of Range Management*, 1997, 50: 615 ~ 621.
- [19] Guevara J C, Stasi C R, Estevez O R. Effect of cattle grazing on range perennial grasses in the Mendoza plain, Argentina. *Journal of Arid Environments*, 1996, 34(2): 205 ~ 213.
- [20] Li G D, Kemp P D, Hodgson J. Regrowth, morphology and persistence of Grassland Puna Chicory (*Cichorium intybus* L.) in response to grazing frequency and intensity. *Grass and Forage Science*, 1997, 52(1): 33 ~ 41.
- [21] Vipond J E, Swift G, Cleland A T, *et al.* A comparison of diploid and tetraploid perennial ryegrass and tetraploid ryegrass/white clover swards under continuous sheep stocking at controlled swards heights. 3. Sward characteristics and animal output, year 4-8. *Grass and Forage Science*, 1997, 52: 99 ~ 109.

- [22] Barthaam G T. Shoot characteristics of *Trifolium repens* grown in association with *Lolium perenne* or *Holcus lanatus* in pastures grazed by sheep. *Grass and Forage Science*, 1997, 52: 336 ~ 339.
- [23] Oosterheld M, McNaughton S J. Effects of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, 1991, 85: 305 ~ 313.
- [24] McIntire E J B, Hik D S. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *Journal of Ecology*, 2002, 90(2): 348 ~ 359.
- [25] Leriche H, LeRoux X, Gignoux J, et al. Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands. *Oecologia*, 2001, 129(1): 114 ~ 124.
- [26] Hamilton III E W, Giovannini M S, Moses S A, et al. Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation: compensation requires a critical. *Oecologia*, 1998, 116(3): 407 ~ 418.
- [27] Tuomi J, Nilson P, Astrom M. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology*, 1994, 75(5): 1429 ~ 1436.
- [28] Li W H, Lu Q T, Hao N B, et al. The relation between C4 pathway enzymes and PS II photochemical function in soybean. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(7): 689 ~ 692.
- [29] Zheng W J, Wang S, Zhang C L. A study on the leaf structure of four reed ecotypes. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(6): 580 ~ 584.
- [30] Muller-Scharer H. The impact of root herbivory as a function of plant density and competition: survival, growth and fecundity of *Centaurea maculosa* in field plots. *Journal of Applied ecology*. 1991. 28: 759 ~ 776.
- [31] Grace J B. On the measurement of plant competition intensity. *Ecology*, 1995, 76(1): 305 ~ 308.
- [32] Bonser S P, Reader R J. Plant competition and herbivory in relation to vegetation biomass. *Ecology*, 1995, 76(7): 2176 ~ 2183.
- [33] Louault F, Garrere P, Soussana J F. Efficiencies of ryegrass and white clover herbage utilization in mixtures continuously grazed by sheep. *Grass and Forage Science*, 1997, 52: 288 ~ 400.
- [34] Ramsell J, Malloch A J C, Whittaker J B. When grazed by *Tipula paludosa*, *Lolium perenne* is a stronger competitor of *Rumex obtusifolius*. *Journal of Ecology*, 1993, 81: 777 ~ 786.
- [35] Wang S P, Wang Y F, Chen Z Z. Effect of climate change and grazing on populations of *cleistogenes squarrosa* in Inner Mongolia steppe. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(3): 337 ~ 343.
- [36] Frank A B, Hofmann L. Light quality and stem number in cool-season forage grasses. *Crop Science*, 1994, 34: 468 ~ 473.
- [37] Yang Y F, Zheng H Y, Li J D. Comparison of age structures of the tillers in the *Leymus chinensis* population, a clonal grass species under different ecological conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(3): 302 ~ 308.
- [38] Zhu Z H, Wang G, Zhao S L. Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14(1): 40 ~ 45.
- [39] Gierjacks A, Hensen I. Variation of stand structure and regeneration of *Mediterranean holm oak* along a grazing intensity. *Plant Ecology*. 2004, 173(2): 215 ~ 223.
- [40] Bertiller M B. Grazing effects on sustainable semiarid rangelands in Patagonia: the state and dynamics of the soil seed bank. *Environmental Management*, 1996, 20(1): 123 ~ 132.
- [41] Mayor M D, B6o R M, Pel6ez D V, et al. Seasonal variation of the seed bank of *Medicago minima* and *Erodium cicutarium* as related to grazing history and presence of shrubs in central Argentina. *Journal of Arid Environments*, 1999, 43(3): 205 ~ 212.
- [42] Riginos C, Hoffman M T. Changes in population biology of two succulent shrubs along a grazing gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(4): 615 ~ 625.
- [43] Jansen P I, Ison R L. Factors contributing to the loss of seed from the seed-bank of *Trifolium balansa*e and *Trifolium resupinatum* over summer. *Australian Journal of Ecology*, 1995, 20(2): 248 ~ 256.
- [44] Bullock J M, Hill C B, Silvertown J. Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment. *Journal of Ecology*, 1994, 82: 101 ~ 111.
- [45] Paige K N. Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, 1992, 73(6): 2076 ~ 2085.
- [46] Milton S J. Effects of rain, sheep and tephritid flies on seed production of two karoo shrubs in South Africa. *Journal of Applied ecology*, 1995, 32: 137 ~ 144.
- [47] Ehrlén J. Demography of the perennial herb *Lathyrus vernus*. 2. Herbivory and Population dynamics. *Journal of Ecology*, 1995, 83: 297 ~ 308.
- [48] Winkei V K, Roundry B A. Effects of cattle trampling and mechanical seedbed preparation on grass seedling emergence. *Journal of Range Management*, 1991, 44(2): 176 ~ 180.
- [49] Eldridge D J, Koen T B. Cover and floristics of microphytic soil crusts in relation to indices of landscape health. *Plant Ecology*, 1998, 137(1): 101 ~ 114.
- [50] Weigel J R, Britton C M, Mepherson G R. Trampling effects from short-duration grazing on tobo sagsrange. *Journal of Range management*, 1990, 43(2): 92 ~ 95.

- [51] Hunt L P. Low seed availability may limit recruitment in grazed *Atriplex vesicaria* and contribute to its local extinction. *Plant Ecology*, 2001, 157(1): 53 ~ 67.
- [52] Shiyomi M, Okada M, Takahashi S, *et al.* Spatial pattern changes in aboveground plant biomass in a grazing pasture. *Ecological Research*, 1998, 13(3): 313 ~ 322.
- [53] Jones R M, Bunch G A. Levels of seed in faeces of cattle grazing speargrass (*Heteropogon contortus*) pastures oversown with legumes in southern subcoastal Queensland. *Tropical Grasslands*, 1999, 33(1): 11 ~ 17.
- [54] Devoto M, Medan D. Effects of grazing disturbance on the reproduction of a perennial herb, *Cypella herbertii* (Lindl.) Herb. (Iridaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2004, 243(3-4): 163 ~ 173.
- [55] McIntyre S, Heard K M, Martin T G. The relative importance of cattle grazing in subtropical grasslands: does it reduce or enhance plant biodiversity? *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 445 ~ 457.
- [56] O' Connor C W D, Pickett G A. The influence of grazing on seed production and seed banks of some African savanna grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 247 ~ 260.
- [57] Frank A B, Tanaka D L, Hofmann L, *et al.* Soil carbon and nitrogen of Northern Great Plains grasslands as influenced by long-term grazing. *Journal of Range Management*, 1995, 48: 470 ~ 474.
- [58] Li Y H. Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium chinensis* steppe and *stipa grandis* steppe. *Acta Botanica Sinica*, 1993, 35(11): 877 ~ 884.
- [59] Berg G, Esselink P, Groeneweg M, *et al.* Micropattern in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology*, 1997, 132(1): 1 ~ 14.
- [60] Taddese G, Saleem M A M, Abyie A, *et al.* Impact of grazing on plant species richness, plant biomass, plant attribute and soil physical and hydrological properties of Vertisol in East African Highlands. *Environmental Management*, 2002, 29(2): 279 ~ 289.
- [61] Bouchard V, Tessier M, Digaire F, *et al.* Sheep grazing as management tool in Western European saltmarsh, 2003, 326(Supplement 1): 148 ~ 157.
- [62] Luno C M, Geia M E, Vazquez H B. Changes in the botanical composition of two rangelands in Zacatecas, Mexico, under exclusion and grazing. *Agrociencia*, 1997, 31(3): 313 ~ 321.
- [63] Gopson G, Whinam J. Response of vegetation on subantarctic Macquarie Island to reduced rabbit grazing. *Australian Journal of Botany*, 1998, 46(1): 15 ~ 24.
- [64] Fuhlendorf S D, Smeins F E. Long-stem vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in *Juniperus-Quercus* savanna. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(6): 819 ~ 828.
- [65] Fensham R J. The grassy vegetation of the Darling Downs, south-eastern Queensland, Australia, Floristics and grazing effects. *Biological Conservation*, 1998, 84(3): 301 ~ 310.
- [66] West N E. Biodiversity of rangeland. *Journal of Range Management*, 1993, 48(1): 2 ~ 13.
- [67] Adler P B, Milchunas D G, Lauenroth W K, *et al.* Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41(4): 653 ~ 663.
- [68] Steinauer E M, Collins S L. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology*, 1995, 76(4): 1195 ~ 1205.
- [69] Seefeldt S S, McCoy S D. Measuring plant diversity in the Tall Threep Sagebrush Steppe: influence of previous grazing management practices. *Environmental Management*, 2003, 32(2): 234 ~ 245.
- [70] Bullock J M, Franklin J, Stevenson M J, *et al.* A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38(2): 253 ~ 267.
- [71] Ren J Z. *Pastoral Agriculture Ecology*. Beijing: China Agriculture Press, 1995, 51 ~ 84.
- [72] De Deyn G B, Raaijmakers C E, Zoomer H R, *et al.* Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. *Nature*, 2003, 422: 711 ~ 713.
- [73] Liu M H, Ruan W B, Ning Z, *et al.* Analysis of diversities among strains of rhizobia in middle and eastern Inner Mongolia and effect of soil water gradient on their distribution. *Chin J Appl Environ Biol*, 2003, 9(4): 391 ~ 394.
- [74] Duan T Y, Nan Z B, Li C J. Roles of the *Mycorrhizal fungi* in pastoral agriculture systems. In: Nan Z B, Li C J, ed. *Study on pathology of grass in China*. Beijing: Ocean Press, 2003. 223 ~ 230.
- [75] Nan Z B, Li C J. Roles of the grass-Neotyphodium association in pastoral agriculture system. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(3): 605 ~ 616.
- [76] Hartnett D C, Wilson W T. The role of mycorrhizas in plant community structure and dynamics: lessons from grasslands. *Plant and Soil*, 2002, 244: 319 ~ 331.
- [77] Marcel G A, van der Heijden, Klironomos J N, *et al.* Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396(5): 69 ~ 72.
- [78] Welch D, Scott d. Studies in the grazing of heather moorland in mortheast scotland. 6. 20 year trends in botanical composition. *Journal of Applied ecology*,

- 1995, 32: 596 ~ 611.
- [79] Kobayashi T, Hori Y, Nomoto N. Effects of trampling and vegetation removal on species diversity and microenvironment under different shade conditions. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(6): 873 ~ 880.
- [80] Rietkery M, Bosch F Van Den, Koppel J Van De. Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos*, 1997, 80(2): 241 ~ 252.
- [81] Gutman M, Seligman N G, Noy-Meir I. Herbage production of Mediterranean grassland under seasonal and yearlong grazing systems. *Journal of Range Management*, 1990, 43(1): 64 ~ 68.
- [82] Ren J Z, Hou F J. Discussion on the framework of pratacultural science. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(4): 1 ~ 6.
- [83] Sankhayan P L, Hofstad O. A village-level economic model of land clearing, grazing and wood harvesting for sub-Saharan Africa: with a case study in southern Senegal. *Ecological Economics*, 2001, 38(3): 423 ~ 440.
- [84] Conner J R. Social and economic influences on grazing management. In: Heitschmidt R K, Stuth J W eds. *Grazing management: An ecological perspective*. Portland, Timber Press, 1991, 191 ~ 199.
- [85] Gibson C W D, Brown V K. Grazing and vegetation changes: deflected or modified succession? *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 120 ~ 131.
- [86] Hill M O, Evans D F, Bell S A. Long-term effects of excluding sheep from hill pastures in North Wales. *Journal of Ecology*, 1992, 80: 1 ~ 13.
- [87] Westoby M, Walker B, Noy-meir I. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 1989, 42(4): 266 ~ 274.
- [88] Dong H D, Gong L J. Ecology of *Zoysia* spp. in China and the exploitation and application of its source. Beijing: China Forest Press, 1994. 71 ~ 102.
- [89] Zhang H, Shi P J, Zheng Q H. Research progress in relationship between shrub invasion and soil heterogeneity in a natural semi-arid grassland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 366 ~ 370.
- [90] Skarpe C. Shrub layer dynamics under different herbivore densities on an arid savanna, Bostswana. *Journal of Applied Ecology*, 1990, 27: 873 ~ 885.
- [91] Xiong X G, Han X G, Bai Y F, *et al.* Increased distribution of *Caragana microgphylla* in rangelands and its cause and consequences in Xilin River Basin. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(3): 57 ~ 62.
- [92] Severson K E, Debanio L F. Influence of Spanish goats on vegetation and soils in *Arizona chaparral*. *Journal of Range Management*, 1991, 44(2): 111 ~ 117.
- [93] Oliva G, Cibils A, Borrelli P, Humano G. Stable states in relation to grazing in Patagonia: a 10-year experimental trial. *Journal of Arid Environments*, 1998, 40(1): 113 ~ 131.
- [94] Frank D A, Groffman P M, Evans R D, *et al.* Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, 2000, 123(1): 116 ~ 121.
- [95] Le Roux X, Bardy M, Loiseau P, *et al.* Stimulation of soil nitrification and denitrification by grazing in grasslands: do changes in plant species composition matter? *Oecologia*, 2003, 137(3): 417 ~ 425.
- [96] Dormaar J E, Adams B W, Willms W D. Impacts of rotational grazing on mixed prairie soils and vegetation. *Journal of Range Management*, 1997, 50(6): 647 ~ 651.
- [97] Dormaar J F, Smoliak S, Willms W D. Distribution of nitrogen fractions in grazed and ungrazed fescue grassland Ah horizons. *Journal of Range Management*, 1990, 43(1): 6 ~ 9.
- [98] Bardgett R D, Jones A C, Jones D L, *et al.* Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(12-13): 1653 ~ 1664.
- [99] Haynes R J, Williams P H. Influence of stock camping behaviour on the soil microbiological and biochemical properties of grazed pastoral soils. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 28(3): 253 ~ 258.
- [100] Manley J T, Schuman G E, Reeder J D, *et al.* Rangeland soil carbon and nitrogen responses to grazing. *Journal of Soil and Water Conservation*, 1995, 50(3): 294 ~ 298.
- [101] Wardle D A, Barker G M. Competition and herbivory in establishing grassland communities: implications for plant biomass, species and soil microbial activity. *Oikos*, 1997, 80(3): 470 ~ 480.
- [102] McIntosh P D, Ogle G I, Patterson R G, *et al.* Changes of surface soil nutrients and sustainability of pastoralism on grazed hilly and steep land, South Island. *New Zealand Journal of Range Management*, 1996, 49: 361 ~ 367.
- [103] Abrahams P W, Steigmajer J. Soil ingestion by sheep grazing the metal enriched floodplain soils of Mid- Wales. *Environmental Geochemistry and Health*, 2003, 25(1): 17 ~ 24.
- [104] Andersson I, Lönsjö H, Rosén K. Long-term studies on transfer of ¹³⁷Cs from soil to vegetation and to grazing lambs in a mountain area in Northern Sweden. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2001, 52(1): 45 ~ 66.
- [105] Roberts A H C, Longhurst R D. Cadmium cycling in sheep-grazed hill-country pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2002, 45: 103 ~ 112.

- [106] Beresford N A, Howard B J. The importance of soil adhered to vegetation as a source of radionuclides ingested by grazing animals. *The Science of the Total Environment*, 1991, 107: 237 ~ 254.
- [107] Hou F J, Chang S H, Yu Y W, *et al.* A review on trampling by grazed livestock. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(4): 133 ~ 139.
- [108] Derner J D, Briske D D, Boutton T W. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C4 perennial grasses along an environmental gradient? *Plant and Soil*, 1997, 191(2): 147 ~ 156.
- [109] Fuhlendorf S D, Zhang H L, Tunnell T R, *et al.* Effects of grazing on restoration of southern mixed prairie soils. *Restoration Ecology*, 2002, 10(2): 401 ~ 407.
- [110] Allsopp N. Effects of grazing and cultivation on soil patterns and processes in the Paulshoek area of Namaqualand. *Plant Ecology*, 1999, 179 ~ 187.
- [111] Dahlgren R A, Singer M J, Huang X. Oak tree and grazing impacts on soil properties and nutrients in a *California oak* woodland. *Biogeochemistry*, 1997, 39(1): 45 ~ 64.
- [112] Nash M S, Jackson E, Whitford W C. Soil microtopography on grazing gradients in Chihuahuan desert grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(1): 181 ~ 192.
- [113] Cao G M, Tang Y H, Mo W H, *et al.* Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(2): 237 ~ 243.
- [114] Li L H. Effects of land-use change on soil carbon storage in grassland ecosystems. *Acat Phytoecologica Sinica*, 1998, 22(4): 300 ~ 302.
- [115] Mapfumo E, Naeth M A, Baron V S, *et al.* Grazing impacts on litter and roots: perennial versus annual grasses. *Journal of Range Management*, 2002, 55: 16 ~ 22.
- [116] Li X Z, Chen Z Z. Influences of stocking rates on C, N, P contents in plant-soil system. *Acta Agrestia Sinica*, 1998, 6(2): 90 ~ 98.
- [117] Northup B K, Brown J R, Holt J A. Grazing impacts on the spatial distribution of soil microbial biomass around tussock grasses in a tropical grassland. *Applied Soil Ecology*, 1999, 13(3): 259 ~ 270.
- [118] Holt J A. Grazing pressure and soil carbon, microbial biomass and enzyme activities in semi-arid northeastern Australia. *Applied Soil Ecology*, 1997, 5(2): 143 ~ 149.
- [119] Stark S, Tuomi J, Strommer R, *et al.* Non-parallel changes in soil microbial carbon and nitrogen dynamic due to reindeer grazing in northern boreal forests. *Ecography*, 2003, 26(1): 51 ~ 59.
- [120] Singh R S, Srivastava S C, Raghubanshi A S, *et al.* N and P in dry tropical savanna effects of burning and grazing. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28: 869 ~ 878.
- [121] Reeder J D, Schuman G E. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, 2002, 116(3): 457 ~ 463.
- [122] Gansu Agriculture University. *Grassland Science*. Beijing: Agricultural Press, 1961. 161 ~ 179.
- [123] Ren J Z, Wang Q, Mu X D, *et al.* Grassland production progress and grassland seasonal livestock farming. *China Agricultural Science*, 1978, (2): 87 ~ 92.
- [124] Bertiller M B, Defosse G E. Grazing and plant growth interactions in a semiarid *Festuca pallelescens* grassland (Patagonia). *Journal of Range Management*, 1990, 43(4): 300 ~ 303.
- [125] Coughenour M B. Biomass and nitrogen responses to grazing of upland steeps on Yellowstone's northern wintering range. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28: 71 ~ 82.
- [126] Ren J Z, Zhu X Y, eds. *Salinized land biological amelioration and optimal production pattern in Hexi corridor*. Beijing: Science Press, 1998. 147 ~ 183.
- [127] Gansu Agriculture University. *Grassland Ecological Chemistry*. Beijing: Agricultural Press, 1985.
- [128] Yeo J J, Peek J M, Wittinger W T, *et al.* Influence of rest-rotation cattle grazing on mule deer and elk habitat use in east-central Idaho. *Journal of Range Management*, 1993, 46(3): 245 ~ 250.
- [129] Loucougaray G, Bonis A, Bouzille J B. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, 2004, 116(1): 59 ~ 71.
- [130] Giudici C, Aumont G, Mahieu M, *et al.* Changes in gastro-intestinal helminth species diversity in lambs under mixed grazing on irrigated pastures in the tropics (French West Indies). *Vegetation Research*, 1999, 30(6): 573 ~ 581.
- [131] Allen V G. Managing replacement stock within the environment of the south plant, soil and animal interactions: a review. *Journal of Animal Science*, 1993, 71: 3164 ~ 3171.
- [132] Sehested J, Soegaard K, Danielsen V, *et al.* Grazing with heifers and sows alone or mixed: herbage quality, sward structure and animal weight gain. *Livestock Production Science*, 2004, 88(3): 223 ~ 238.
- [133] Kim J G. The effects of cattle grazing on optimal foraging in mule deer (*Odocoileus hemionus*). *Forest Ecology and Management*, 1996, 88(1/2): 131 ~ 138.

- [134] Ritchie M E, Tilman D, Knops J M H. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in *Oak savanna*. *Ecology*, 1998, 79(1): 165 ~ 177.
- [135] Parsons A J, Leafe E L, Collett B, *et al.* The physiology of grass production under grazing II. Photosynthesis, crop growth and animal intake of continuously-grazed swards. *Journal of Applied Ecology*, 1983, 20: 127 ~ 139.
- [136] Morris J T, Jensen A. The carbon balance of grazed and non-grazed *Spartina anglica* saltmarshes at Skallingen, Denmark. *Journal of Ecology*, 1998, 86(2): 229 ~ 242.
- [137] Frank D A, Evans R D. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellowstone National Park. *Ecology*, 1997, 78(7): 2238 ~ 2248.
- [138] Whitehead D C, Bristow A W. Transformations of nitrogen following the application of ¹⁵N-labelled cattle urine to an established grass sward. *Journal of Applied Ecology*, 1990, 27: 667 ~ 678.
- [139] Unkovich M, Sanford P, Pate J, *et al.* Effects of grazing on plant and soil nitrogen relations of pasture-crop rotations. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1998, 49(3): 475 ~ 485.
- [140] Griffin D W, Kellogg C A, Shinn E A. Dust in wind; long range transport of dust in the atmosphere and its implications for global public and ecosystem health. *Global Change & Human Health*, 2001, 2(1): 20 ~ 33.
- [141] Hungate B A, Hollard E A, Jackson R B, *et al.* The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 1997, 288: 576 ~ 579.
- [142] Hu S, Chapin III F S, Firestone M K, *et al.* Nitrogen limitation of microbial decomposition in a grassland under elevated CO₂. *Nature*, 2001, 409: 188 ~ 191.
- [143] Allard V, Newton P C D, Lieffering M, *et al.* Elevated CO₂ effects on decomposition processes in a grazed grassland. *Global Change Biology*, 2004, 10: 1553 ~ 1564.
- [144] Heitschmidt R K. The ecology of grazing management. In Baker MJ(ed): *Grasslands for our world*. New Zealand, Sir Publishing, 1993, 477 ~ 480.
- [145] Sahu S N, Jana B B. Manipulation of stocking ratios between surface- and bottom-grazing fishes as a strategy to increase the fertilizer value of rockphosphate in a carp polyculture system. *Aquaculture Research*, 1996, 27(12): 931 ~ 936.
- [146] Betteridge K, Mackay A D, Shepherd T G, *et al.* Effect of cattle and sheep treading on surface configuration of a sedimentary hill soil. *Australian Journal of Soil Research*, 1999, 37(4): 743 ~ 760.
- [147] Hutha A P, Hellstrom K, Rautio P, *et al.* A test of the compensatory continuum fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology*, 2000, 14(4-6): 353 ~ 372.
- [148] Wan L Q, Li X L, Bai J R. Effects of grazing and fertilization on the quality of artificial grassland in mountain area (briefing). *Acta Agrestia Sinica*, 2000, 8(2): 150 ~ 154.
- [149] Arthington J D, Rechcigl J E, Yost G P, *et al.* Effects of ammonium sulfate fertilization on bahiagrass quality and copper metabolism in grazing beef cattle. *Journal of Animal Science*, 2002, 80(10): 2507 ~ 2512.
- [150] Gill R A, Polley H W, Johnson H B, *et al.* Nonlinear grassland responses to past and future atmospheric CO₂. *Nature*, 2002, 417: 279 ~ 282.
- [151] Reich P B, Knops J, Tilman D, *et al.* Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO₂ and nitrogen deposition. *Nature*, 2001, 410: 809 ~ 812.
- [152] Zhou G S, Zhang X S. Study on Chinese climate-vegetation relationship. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 38(1): 8 ~ 17.
- [153] Hou F J, Yu Y W, Fu H, *et al.* CVOR index for health evaluation of Alashan grazing land. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(4): 117 ~ 126.
- [154] Redmon L A, Horn G W, Krenzer E G, *et al.* A review of livestock grazing and wheat grain yield: boom or bust? *Agronomy-Journal*, 1995, 87(2): 137 ~ 147.
- [155] Torbit S C, Gill R B, Alldredge A W, *et al.* Impacts of pronghorn grazing on winter wheat in Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 1993, 57(1): 173 ~ 181.
- [156] Binkley D, Singer F, Kaye M, *et al.* Influence of elk grazing on soil properties in Rocky Mountain National Park. *Forest Ecology and Management*, 2003, 185(3): 239 ~ 247.
- [157] Ayantunde A A, Williams T O, Udo H M J, *et al.* Herders' perceptions, practice and problems of night grazing in the Sahel: case studies from Niger. *Human Ecology*, 2000, 28(1): 109 ~ 129.

参考文献:

- [3] 樊万选. 世界农业生态系统评述. *世界农业*, 2004, (6): 11 ~ 14.
- [12] 侯扶江, 李广, 常生华. 放牧草地健康管理的生理指标. *应用生态学报*, 2002, 13(8): 1049 ~ 1053.
- [17] 王德利, 滕星, 王涌鑫, 程志茹. 放牧条件下人工草地植物高度的异质性变化. *东北师范大学学报(自然科学版)*, 2003, 35(1): 102 ~ 109.
- [28] 李卫华, 卢庆陶, 郝乃斌, 戈巧英, 张其德, 蒋高明, 杜维广, 匡廷云. 大豆 C4 途径与光系统 II 光化学功能的相互关系. *植物学报*,

- 2000, 42(7): 689 ~ 692.
- [29] 郑文菊, 王双, 张承烈. 四种生态型芦苇叶片结构的研究. 植物学报, 1999, 41(6): 580 ~ 584.
- [35] 汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠. 气候变化和放牧活动对糙隐子草种群的影响. 植物生态学报, 2003, 27(3): 337 ~ 343.
- [37] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草无性系种群分蘖植株的年龄结构的比较研究. 生态学报, 1998, 18(3): 302 ~ 308.
- [38] 朱志红, 王刚, 赵松龄. 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草无性系分株种群的动态与调节. 生态学报, 1994, 14(1): 40 ~ 45.
- [58] 李永宏. 放牧影响下羊草草原的大针茅草原牧草多样性的变化. 植物学报, 1993, 35(11): 877 ~ 884.
- [71] 任继周. 草地农业生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995. 51 ~ 84.
- [73] 刘默涵, 阮维斌, 宁忠, 高玉葆. 内蒙古中东部地区几种豆科牧草根瘤菌的表型多样性及水分梯度对其分布的影响. 应用与环境生物学报, 2003, 9(4): 391 ~ 394.
- [74] 段廷玉, 南志标, 李春杰. 丛枝菌根菌在草地农业生态系统中的作用. 见: 南志标, 李春杰主编, 中国草类作物病理学研究. 北京: 海洋出版社, 2003. 223 ~ 230.
- [75] 南志标, 李春杰. 禾草-内生真菌共生体在草地农业系统中的作用. 生态学报, 2004, 24(3): 605 ~ 616.
- [82] 任继周, 侯扶江. 草业科学框架纲要. 草业学报, 2004, 13(4): 1 ~ 6.
- [88] 董厚德, 宫莉君. 中国结缕草生态学及其资源开发与应用. 北京: 中国林业出版社, 2001. 73 ~ 102.
- [89] 张宏, 史培军, 郑秋红. 半干旱地区天然草地灌丛化与土壤异质性关系研究进展. 植物生态学报, 2001, 25(3): 366 ~ 370.
- [91] 熊小刚, 韩兴国, 白水飞, 潘庆民. 锡林河流域草原小叶锦鸡儿分布增加的趋势、原因和结局. 草业学报, 2003, 12(3): 57 ~ 62.
- [107] 侯扶江, 常生华, 于应文, 林慧龙. 放牧家畜的践踏作用研究评述. 生态学报, 2004, 24(4): 133 ~ 139.
- [114] 李凌浩. 土地利用变化对草原生态系统土壤碳贮量的影响. 植物生态学报, 1998, 22(4): 300 ~ 302.
- [116] 李香真, 陈佐忠. 不同放牧率对草原牧草与土壤 C、N、P 含量的影响. 草地学报, 1998, 6(2): 90 ~ 98.
- [122] 甘肃农业大学. 草原学. 北京: 农业出版社, 1961. 161 ~ 179.
- [123] 任继周, 王钦, 牟新待, 胡自治, 符义坤, 孙吉雄. 草原生产流程及草原季节畜牧业. 中国农业科学, 1978, (2): 87 ~ 92.
- [126] 任继周, 朱兴运 主编. 河西走廊盐渍地的生物改良与优化生产模式. 北京: 科学出版社, 1998. 147 ~ 183.
- [127] 甘肃农业大学. 草原生态化学. 北京: 农业出版社, 1985.
- [148] 万里强, 李尚林, 白静仁. 放牧和施肥对亚热带山区人工草地质量的影响. 草地学报, 2000, 8(2): 150 ~ 154.
- [152] 周广胜, 张新时. 全球变化的中国气候-植被分类研究. 植物学报, 1996, 38(1): 8 ~ 17.
- [153] 侯扶江, 于应文, 傅华, 朱宗元, 刘钟龄. 阿拉善草地健康评价的 CVOR 指数. 草业学报, 2004, 13(4): 117 ~ 126.