草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用

王岭, 张敏娜, 徐曼, 王德利*

东北师范大学草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站, 长春 130024

* 联系人, E-mail: wangd@nenu.edu.cn

2021-01-29 收稿, 2021-05-09 修回, 2021-05-10 接受, 2021-05-11 网络版发表

国家自然科学基金(31772652, 31802113)、高等学校学科创新引智计划和教育部创新团队计划(2013-373)资助

摘要 草原是我国最大的陆地生态系统, 草原生态保护对于我国生态环境建设及社会可持续发展至关重要. 当前草地退化现象严重, 全球气候变化压力增加, 如何科学地管理草原、提升和维持草原正常的生产生态功能是亟待解决的重大科学问题. 本文首先创新性地提出多样化家畜放牧的概念, 以及草地多功能提升的多样化家畜放牧理论, 即多样化家畜放牧能够直接或间接通过提高草地资源异质性、增加草地的随机性干扰过程以及物种扩散过程, 维持和提高草地生物多样性和生态系统复杂性, 进而促进草地生态系统多功能的发挥. 其次, 详细阐述了多样化家畜放牧维持和提高草地生物多样性及生态系统复杂性的生态学机理, 以及多样化家畜放牧效应的野外试验验证. 最后, 对多样化家畜放牧的应用前景给予了分析讨论, 并建议在适度强度下的多样化家畜放牧可以作为维持天然草原健康、实现草原可持续生态服务功能的重要管理工具.

关键词 放牧管理, 生态系统多功能, 家畜多样性, 生态保护, 草原

草地是地球上分布最广的陆地生态系统. 全球草地总面积达 $3.48 \times 10^7 \text{ km}^2$, 约占陆地面积的24%, 我国草地总面积为 $3.31 \times 10^6 \text{ km}^2$, 约占国土总面积的41%^[1]. 近年草地的多功能性(multifunctionality)受到越来越多的关注, 这既是人们对草地本身属性认识的发展, 也是社会对草地多方面需求的必然反映. 草地由于具有稳定而巨大的土壤资源、可更新的植被及多种生物的协同适应进化, 因而形成其多功能性, 诸如草畜产品生产、固碳、生物多样性维持、涵养水分、防风固沙等生态服务, 以及作为草原牧民及草牧业的自然资本. 草地的最主要利用方式是放牧, 以往放牧被认为是草地产品输出的一种生产方式, 现今已经将放牧作为草地生产与生态管理的关键手段^[2]. 因为科学实验与生产实践都证明, 草食动物放牧不仅有益于维持生态系统的稳定性, 也能够实现其多功能性的提升^[3]. 然而, 这

种强有力而复杂的放牧方式如何作用或者调控草地多功能性之理论基础还相当缺乏. 自McNaughton^[4]基于适应于草地植被特征的最优放牧强度而提出草地优化放牧理论(optimizing grazing theory)以来, 尚缺乏对这一理论的深入拓展, 特别是基于草地多功能背景下的放牧理论内涵更需要深刻认识与发展. 本文提出草地多功能维持和提升的多样化家畜放牧的概念及理论, 期望为未来的草地放牧管理提供新的思路与科学基础.

1 多样化家畜放牧的概念

多样化家畜放牧(grazing by diversifying livestock)是指采用包含牛、羊等多种家畜或多种家畜品种(如东北细毛羊、小尾寒羊)的一种草地放牧管理方式. 常见的草原家畜种类包括牛、绵羊、山羊和马, 以及少量的驴或骡. 此外, 在一些具有极端生态环境的草原地

引用格式: 王岭, 张敏娜, 徐曼, 等. 草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用. 科学通报, 2021, 66: 3791–3798

Wang L, Zhang M N, Xu M, et al. A scientific basis for promoting grassland ecosystem multifunctionality by diversifying grazing livestock: A review (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 3791–3798, doi: 10.1360/TB-2021-0121

区, 骆驼和牦牛也是常见的草原家畜, 诸如适应于非洲和亚洲干旱或极度干旱草原区的单峰驼(single-hump camel)、适应于亚洲较冷草原区的双峰驼(two-humped Bactrian camel)、适应于南美高山草原区的美洲驼和羊驼(llamas and alpacas), 以及适应于亚洲高海拔草原区的牦牛(yak)。此外, 草原还具有极其丰富的家畜品种。据《中国畜禽遗传资源志》统计, 在我国草原上, 马、牛、羊等各类家畜地方品种有164个, 其中马23个、黄牛53个、牦牛12个、绵羊42个、山羊58个、骆驼4个。这些家畜品种为进一步实施多样化家畜放牧提供了必要条件。

多样化家畜放牧除了具有动物种类与品种差异的含义, 还包含不同种类或品种的多度/数量差异, 即不同种类/品种间的数量比例特征(均匀度)。多样化家畜放牧方式能够以两种形式体现: 不同种类或品种的家畜在同一块草地的同一时间进行放牧(如混牧); 在同一草地的不同时间进行放牧(如交替放牧)。多样化家畜放牧的关键在于: 选择具有不同形态、生理或行为特征(如偏食性)的动物对草地植被、土壤进行多样化的放牧干扰。这种由多种家畜带来的干扰多样化, 可以发生在不同功能类群的动物物种间, 如以优势禾本科植物为主要食物的草食动物(grazers)(牛)与以杂类草以及植物

的幼嫩部位为主要食物的草食动物(browsers)(羊); 也可以发生在相同功能群(gazers或browsers)的不同物种间, 如绵羊与山羊。此外, 这种差异也可以发生在同一物种不同培育品种之间, 如具有不同习性的绵羊品种——东北细毛羊与小尾寒羊。家畜之间的形态、生理及行为习性差异越大, 产生的多样性作用强度越大。

2 多样化家畜放牧理论

多样化家畜放牧理论(grazing theory by diversifying livestock)的要点是, 在草地放牧管理过程中, 控制适度放牧强度的基础上, 进一步采用包含多种家畜种类/品种的放牧方式(即提高放牧动物多样性)能够直接或间接通过提高草地资源异质性(resources heterogeneity)、增加草地的随机性干扰(stochastic disturbance)以及物种扩散(species dispersal)过程, 维持和提高草地生态系统多样性及营养关系复杂性(trophic complexity), 进而促进草地多功能的发挥。简言之, 较高的放牧动物多样性(herbivore diversity)能够促进草地生态系统的生物多样性(multidiversity)和复杂性, 进而提高生态系统的多功能性(ecosystem multifunctionality, EMF)(图1)。多样化家畜放牧理论的提出主要是基于生态学中经典的生物多样性理论(biodiversity theory)和复杂性理论

图1 (网络版彩色)多样化家畜放牧提高草地生态系统功能的作用过程及机制

Figure 1 (Color online) A theoretical framework for grazing by diversifying livestock to improve grassland ecosystem functions

(complexity theory).

较高的生物多样性已经广泛被认为是维持和提高生态系统功能的重要机制^[5]。即生物多样性与生态系统稳定性、生态系统功能之间具有显著的正相关关系,生态系统内的生物多样性越高,生态系统的功能和稳定性也越高^[6,7]。日益增加的研究表明,维持生态系统多个功能比维持单个功能需要更多的物种^[8],生态系统多功能性的实现不仅需要较高的植物多样性,更需要较高的多营养级多样性来共同调控^[9-12],如地下土壤微生物多样性^[13]、地上草食动物多样性^[3]。因此,强调对草地多营养级生物多样性(即包含地上植物、昆虫以及地下土壤微生物和土壤动物的生态系统多样性)的保护具有更为重要的意义。

大型草食动物(large herbivore)因其大的体形在生态系统中扮演功能独特的角色^[14,15]。它们的大体形可实现较高的植物采食量^[16],较大的地理范围移动,并且可通过排泄物进行养分的长距离运输^[17],以及通过土壤压实、破裂等对栖息地进行物理改造的独特能力^[18-20]。因此,大型草食动物通常被认为是调节草地生态系统结构和功能的关键因素^[21,22]。例如,它们通过改变植物群落及其所处环境会直接或间接地影响食物网中的其他生物^[23]。大型草食动物也可以通过采食改变植物组织的形态和化学性质对以植物为食的其他小型草食动物产生重要影响^[21,24];相应地,它们采食导致的枯落物质量变化也可能影响分解者的食物网^[25]。许多大型草食动物因不同采食习性而产生的植物斑块,为无脊椎动物和较小的脊椎动物创造了多样化的栖息地^[26];同时,大型草食动物的践踏作用也会为其他小型动物提供适合的栖息生境。例如,美洲野牛践踏过的沙丘为许多节肢动物产生了栖息地,以支持两栖动物和鸟类的生存^[27,28]。大型草食动物的存在还可直接为食血昆虫提供食物,并为食虫动物提供了丰富的寄生虫^[23]。

由此,家畜作为一种大型草食动物,被引入草地后不仅直接增加了草地生态系统中大型草食动物的多样性,同时,其多样性的增加也会通过以上多种途径和机制激发生态系统中其他生物多样性的提高,进而提高生态系统的生物多样性效应。此外,多样化家畜放牧通过提高草地大型草食动物的多样性,也将进一步增加草地生态系统的营养关系复杂性和食物网复杂性。除了家畜,草地生态系统中的其他生物成分,如昆虫、土壤微生物、土壤动物等,几乎很难通过人类直接控制

实现其多样性的提高,而家畜是草地自然生态系统中唯一能够容易直接被人类所调控的生物成分。因此,多样化家畜放牧可能作为一种最为简单易行且高效的管理方式实现对草地生物多样性的提升,同时增加生态系统营养关系复杂性,进而促进草地生态系统多功能性的发挥,提高自然生态系统为人类提供的潜在利益。

3 多样化家畜放牧提高草地生物多样性和生态系统复杂性的生态学机理

草原是自然生态系统的一种主要类型,生态学理论始终是理解和认识草地功能发挥、指导草地科学管理的重要理论基础。环境/资源异质性、随机性干扰、物种扩散以及营养级效应是影响群落动态变化和生物多样性维持的关键要素。多样化家畜放牧对这些过程都会产生直接或间接的影响。因此,这些过程所涉猎的资源异质性假说、干扰理论、生态位理论以及营养级理论均能够帮助我们深入理解和认识多样化家畜放牧对维持和提高草地生物多样性和生态系统功能的作用潜力。

资源异质性假说(resource heterogeneity hypothesis)认为,环境资源异质性越高,群落内的生物多样性越高,即异质性与生物多样性之间具有正相关关系。该假设的提出是基于经典的生态位理论(niche theory),即不同物种具有足够的生态位差异才能共存,环境资源的异质性将为更多物种提供更多可利用的生态位,进而促进物种共存,提高生物多样性。不同的放牧家畜种类由于其体尺大小、生理特征和形态特征的根本性差异,导致其在采食行为(包括物种偏食性、对植物个体的采食部位)、践踏行为(包括游走距离、单位践踏强度)以及排泄物特征(包括排泄物的数量、化学组成和分布特征)均存在明显差异。这些差异对植被特征、土壤环境和生物栖息地会带来明显不同的影响。因此,包含不同家畜种类的多样化家畜放牧势必对草地带来多样化的干扰,从而创造更高的资源/环境异质性,提高生态位的多样化(niche diversification),促进物种共存和多样性的维持。这种异质性特征不仅对植物多样性,同时对草地其他营养级生物,如土壤微生物、土壤线虫,以及地上昆虫等的多样性特征都会产生重要影响。

草原是一种强烈依赖于干扰的自然生态系统,干扰在维持草原的基本属性和功能中具有十分重要的作用^[29]。干扰理论(disturbance theory)已被提出并不断发展,例如,中度干扰假说(intermediate disturbance hy-

pothesis)已成为维持生物群落多样性的重要机制之一^[30,31]。家畜放牧作为草地一种主要的干扰因素,其干扰本身也会通过调节不同植物物种在抗干扰能力和竞争能力之间进行权衡(trade-off),进而促进物种共存。不同种类家畜采食模式(foraging mode)的差异,例如,牛的扫荡式采食模式与羊的去叶摘芯式采食,将会进一步增加植物物种对不同动物采食干扰响应的差异,即物种间抗干扰能力的差异,从而提高由动物采食干扰产生的生态位分化,进一步增加物种共存发生的条件,维持和提高植物多样性。

家畜也是草地植物重要的种子扩散媒介(dispersal agents)。例如,在放牧过程中家畜能够通过皮肤携带将种子传播到不同环境,或通过采食种子后以粪便的形式排出而间接将种子携带到其他生境,由此促进了植物物种扩散^[32]。物种扩散在草地生物多样性维持中也具有重要的作用,它有利于降低植物种内竞争,保护种内遗传多样性,进而降低物种丧失风险,维持植物多样性。不同草食动物因游走行为的差异,以及食性选择和肠道消化生理的差异,对种子传播扩散的作用效应也不同^[33,34]。因此,多样化家畜放牧也会大大增加多种植物的种子在不同空间区域的扩散概率。

同时,家畜是维持草地生态系统营养级效应的一个重要生物成分。大型草食动物是形成草原生态系统结构和功能的主要驱动力^[21,22]。大量的研究证明,大型草食动物可以通过营养级联(trophic cascading)对草地其他营养级生物多样性的作用,如对昆虫多样性的作用^[35-38]。受人类活动的影响,生物多样性已经在全球范围内出现降低的趋向^[39],大型草食动物受到的影

响尤为严重^[40,41],它们的丧失会导致级联效应的中断,进而产生严重的生态后果^[42-45]。面临当前全球生物多样性丧失的加剧,在草地生态系统中引入多样化的家畜种类,可能作为一种重要的大型草食动物的替代者,它们在草地生态系统中发挥其重要的营养级联效应。

此外,多样化家畜的引入还会大大提高草地生态系统的营养关系复杂性(trophic complexity)以及食物网复杂性(food web complexity)。例如,Zhong等人^[24]研究表明,家畜的引入能够显著影响草地植物与植物、植物与蝗虫间的关系,且产生了由植物介导的家畜与蝗虫间的正相互作用关系,提高生态系统营养关系复杂性(图2)。Vandegehuchte等人^[46]发现,大型草食动物能够通过影响植被数量,间接改变无脊椎动物食物网(草食性昆虫、捕食性昆虫、杂食性昆虫和食碎屑昆虫)间的营养级联效应。Palmer等人^[47]研究表明,在非洲稀树草原,大型草食动物的缺失能够使蚂蚁和植物间的互惠关系消失。

4 多样化家畜放牧效应的野外试验检验

Wang等人^[3]在我国东北松嫩草地开展的长期受控放牧实验,从系统生态学角度,研究比较了在适度放牧强度下的牛羊单独放牧与混合放牧对草地生态系统地上地下生物多样性,以及包含地上地下生物量、土壤碳氮磷库、养分循环、水分调节等12项功能在内的生态系统多功能性的作用效应。研究结果显示,与无牧对照以及单物种放牧相比,多种家畜的混合放牧(牛、羊混牧)能够显著提高生态系统多样性,即包括地上植物和昆虫、地下细菌和线虫的整个生态系统生物多样性,

图2 草地引入家畜所诱导的营养关系复杂性的变化^[24]

Figure 2 Introduction of domestic herbivore-induced trophic complexity in grassland ecosystem^[24]

同时显著提高草地生态系统的多功能性。此外,该研究进一步分析表明,牛羊混合放牧主要通过提高生态系统多样性进而获得较高的生态系统多功能性,即多样化家畜放牧诱导的高生态系统多样性是引起生态系统多功能性提高的主要机制。

多样化家畜放牧带来的正向生态效应也在其他研究中得到部分证实。相关研究表明,牛和绵羊的混合放牧能够产生更均质的采食模式,即降低牛羊对高偏食植物的采食,而增加对低偏食植物物种的采食选择,从而提高草地资源利用效率^[48]。多种家畜的共同放牧能够提高草地植物的营养价值,特别是植物粗蛋白含量和牧草消化率^[49,50]。例如,牛和马或牛和山羊的混合放牧能够更加均匀地利用草地植物资源,促进植物再生,从而提高植物的营养价值^[51]。牛和羊的混合放牧比单独放牧产生更丰富的植物物种和更异质的草地结构^[52]。与绵羊单独放牧相比,牛和绵羊的共同放牧能够为蝴蝶创造更适宜的生境,因此可能影响草地昆虫多样性。此外,多样化家畜放牧系统中的单位温室气体排放量(单位面积、单位家畜增重的甲烷排放量)将会降低^[53]。小体尺家畜——绵羊放牧,由于其对高质量物种的强选择性采食,将会降低草地土壤固碳功能;大体尺家畜——牛放牧,由于其相对较低的偏食性,对草地土壤碳库没有显著影响,但牛和绵羊的混合放牧能够显著提高土壤的固碳功能^[54]。可见,草地上多样化家畜放牧的正向生态效应具有一定的普遍性。

5 草地多样化家畜放牧的现状及应用前景

在草原放牧利用史上,传统牧民通常养殖多种家畜来满足他们对不同功能的需求。如用于载重和交通需要所饲养的骆驼、马、驴或骡,用于奶产品需求的奶牛,用于肉产品需求的肉牛,用于羊毛制品需求的绵羊和山羊等。然而,随着集约化畜牧业的发展,现代具有极强商业化经营目的牧民出于单一的目的通常仅养殖一种家畜,如绵羊、肉牛,由此带来了对草地的单一化干扰,大大降低了草地生态系统中草食动物的多样性,以及由此引发的草地其他营养级生物多样性和生态系统复杂性的降低。

草原不仅是我国生态安全的重要屏障和草地畜牧业发展的重要基地,也是各族人民赖以生存的家园。草原文化是草原民族在漫长的历史进步中创造和积累下来的宝贵财富。放牧是草原文化的核心,为草原文化的

发生和发展提供了驱动力,是草原文化遗传基因的载体^[55]。放牧家畜品种不仅是一种具有生产价值的财富,保护品种对于生活在一个地区的人们来说,也具有文化上的重要意义,多种放牧家畜品种也是人类宝贵财富之一。因此,多样性家畜放牧不仅具有极大潜力维持和提高草地最基本的生产生态功能,也有利于草原文化的传承。此外,草原上多样化的放牧家畜种类以及丰富多样的家畜品种也将促进草原旅游服务功能的发展,提高牧民收入,促进草原牧区的社会经济发展。

6 展望

随着天然草原生态功能严重降低以及人们对草原功能多样化需求的增加,未来以生态服务功能为主、突出强调生态系统多功能性的天然草地管理方式将成为未来草地科学研究的主要挑战。基于生态学理论,多样化家畜放牧具有极大潜力实现草地生态系统多功能的维持和提升。然而,对于多样化家畜放牧的生态效应,当前仍需要广泛的野外试验证据,应该在世界范围的不同草地进行更充分的检验。此外,多样化家畜放牧实施的具体模式也需进一步的研究探索,诸如不同家畜种类的最优组成比例、多样化家畜放牧的最优实施模式(混牧或交替放牧)等。特别是针对我国不同草地类型,多样化家畜放牧的科学管理方式可能也具有一定的草地类型的差异化。例如,荒漠草原是否应该采取以小体尺家畜——绵羊为主的混牧方式为最优?而草甸草原采取以大体尺家畜——牛为主的混牧方式将获得最大的生态效益?因此,基于不同草地类型的家畜种类和品种的选择,以及管理操作的可行性等都需要展开深入的研究与实践。特别需要强调的是,科学地调控多样化家畜放牧对草地的利用强度,避免对草地的过度利用,仍然是实现草地可持续生态功能的重中之重。因此,在未来研究中,仍需要进一步探索多样化家畜放牧条件下的草地适度放牧利用强度。最后,多样化家畜放牧作为一种重要的管理方式,虽然从理论上能够极大提高自然生态系统为人类提供的潜在利益,但其是否能够完全作为大型野生草食动物的生态替代者?长期多样化家畜放牧对野生动物种群数量的潜在影响?如何科学地调控多样化家畜放牧的管理方式(如,围栏放牧或自由放牧),降低管理方式对大型野生草食动物恢复的潜在影响等,均需要进一步展开长期的科学试验研究。

参考文献

- 1 Li J D, Fang J Y. A Preface to the Research on the Strategy of Grassland Ecology and Food Safety in China (Vol. 3) (in Chinese). Beijing: Science Press, 2017 [李建东, 方精云. 中国草地生态保障与食物安全战略研究(第三卷). 北京: 科学出版社, 2017]
- 2 Wang D L, Wang L. A new perspective on the concept of grassland management (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2019, 64: 1106–1113 [王德利, 王岭. 草地管理概念的新释义. 科学通报, 2019, 64: 1106–1113]
- 3 Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, et al. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 6187–6192
- 4 McNaughton S J. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am Nat*, 1979, 113: 691–703
- 5 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
- 6 MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36: 533–536
- 7 Elton C S. The Ecology of Invasions of Animals and Plants. London: Methuen & Co. Ltd., 1958
- 8 Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, et al. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335: 214–218
- 9 Lefcheck J S, Byrnes J E K, Isbell F, et al. Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nat Commun*, 2015, 6: 6936
- 10 Gamfeldt L, Roger F. Revisiting the biodiversity-ecosystem multifunctionality relationship. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1: 0168
- 11 Pennekamp F, Pontarp M, Tabi A, et al. Biodiversity increases and decreases ecosystem stability. *Nature*, 2018, 563: 109–112
- 12 Soliveres S, van der Plas F, Manning P, et al. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. *Nature*, 2016, 536: 456–459
- 13 Jing X, Sanders N J, Shi Y, et al. The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat Commun*, 2015, 6: 8159
- 14 Gill J L. Learning from Africa's herbivores. *Science*, 2015, 350: 1036–1037
- 15 Howland B, Stojanovic D, Gordon I J, et al. Eaten out of house and home: Impacts of grazing on ground-dwelling reptiles in Australian grasslands and grassy woodlands. *PLoS One*, 2014, 9: e105966
- 16 Clauss M, Steuer P, Müller D W H, et al. Herbivory and body size: Allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism. *PLoS One*, 2013, 8: e68714
- 17 Wolf A, Doughty C E, Malhi Y. Lateral diffusion of nutrients by mammalian herbivores in terrestrial ecosystems. *PLoS One*, 2013, 8: e71352
- 18 Long R A, Wambua A, Goheen J R, et al. Climatic variation modulates the indirect effects of large herbivores on small-mammal habitat use. *J Anim Ecol*, 2017, 86: 739–748
- 19 Pringle R M. Elephants as agents of habitat creation for small vertebrates at the patch scale. *Ecology*, 2008, 89: 26–33
- 20 van Klink R, van der Plas F, van Noordwijk C G E T, et al. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biol Rev*, 2015, 90: 347–366
- 21 Danell K, Bergström R, Duncan P, et al. Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Vol. 11. Cambridge: Cambridge University Press, 2006
- 22 Blair J, Nippert J, Briggs J. Grassland ecology. In: Monson R K, ed. Ecology and the Environment. New York: Springer, 2014. 389–423
- 23 Ripple W J, Newsome T M, Wolf C, et al. Collapse of the world's largest herbivores. *Sci Adv*, 2015, 1: e1400103
- 24 Zhong Z, Wang D, Zhu H, et al. Positive interactions between large herbivores and grasshoppers, and their consequences for grassland plant diversity. *Ecology*, 2014, 95: 1055–1064
- 25 Bardgett R D, Wardle D A, Yeates G W. Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biol Biochem*, 1998, 30: 1867–1878
- 26 Svenning J C, Pedersen P B M, Donlan C J, et al. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 898–906
- 27 Fox T A, Hugenholtz C H, Bender D, et al. Can bison play a role in conserving habitat for endangered sandhills species in Canada? *Biodivers Conserv*, 2012, 21: 1441–1455
- 28 Hess A N, Hess R J, Hess J L M, et al. American bison influences on lepidopteran and wild blue lupine distribution in an oak savanna landscape. *J Insect Conserv*, 2014, 18: 327–338
- 29 Wilsey B. The Biology of Grasslands. Oxford: Oxford University Press, 2018
- 30 Hutchinson G E. Copepodology for the Onithologist. Oxford: Oxford University Press, 1951
- 31 Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199: 1302–1310

- 32 Hogan J P, Phillips C J C. Transmission of weed seed by livestock: A review. *Anim Prod Sci*, 2011, 51: 391–398
- 33 Bartuszevige A M, Endress B A. Do ungulates facilitate native and exotic plant spread? *J Arid Environ*, 2008, 72: 904–913
- 34 Auffret A G, Schmucki R, Reimark J, et al. Cousins grazing networks provide useful functional connectivity for plants in fragmented systems. *J Veg Sci*, 2012, 23: 970–977
- 35 Joern A. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology*, 2005, 86: 861–873
- 36 Cease A J, Elser J J, Fenichel E P, et al. Living with locusts: Connecting soil nitrogen, locust outbreaks, livelihoods, and livestock markets. *BioScience*, 2015, 65: 551–558
- 37 Potts S G, Biesmeijer J C, Kremen C, et al. Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol*, 2010, 25: 345–353
- 38 Weiss N, Zucchi H, Hochkirch A. The effects of grassland management and aspect on Orthoptera diversity and abundance: Site conditions are as important as management. *Biodivers Conserv*, 2013, 22: 2167–2178
- 39 Johnson C N, Balmford A, Brook B W, et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science*, 2017, 356: 270–275
- 40 Dirzo R, Young H S, Galetti M, et al. Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 2014, 345: 401–406
- 41 Hempson G P, Archibald S, Bond W J. The consequences of replacing wildlife with livestock in Africa. *Sci Rep*, 2017, 7: 17196
- 42 Forbes E S, Cushman J H, Burkepile D E, et al. Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. *Funct Ecol*, 2019, 33: 1597–1610
- 43 Keesing F, Young T P. Cascading consequences of the loss of large mammals in an *African savanna*. *BioScience*, 2014, 64: 487–495
- 44 Malhi Y, Doughty C E, Galetti M, et al. Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113: 838–846
- 45 Pringle R M, Young T P, Rubenstein D I, et al. Herbivore-initiated interaction cascades and their modulation by productivity in an *African savanna*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 193–197
- 46 Vandegehuchte M L, Schütz M, de Schaetzen F, et al. Mammal-induced trophic cascades in invertebrate food webs are modulated by grazing intensity in subalpine grassland. *J Anim Ecol*, 2017, 86: 1434–1446
- 47 Palmer T M, Stanton M L, Young T P, et al. Breakdown of an ant-plant mutualism follows the loss of large herbivores from an *African savanna*. *Science*, 2008, 319: 192–195
- 48 Cuchillo-Hilario M, Wrage-Mönnig N, Isselstein J. Forage selectivity by cattle and sheep co-grazing swards differing in plant species diversity. *Grass Forage Sci*, 2018, 73: 320–329
- 49 Sehested J, Sørengaard K, Danielsen V, et al. Grazing with heifers and sows alone or mixed: Herbage quality, sward structure and animal weight gain. *Livest Prod Sci*, 2004, 88: 223–238
- 50 Walker J W. Multispecies grazing: The ecological advantage. In: *Proceedings-American Society of Animal Science Western Section*. Las Cruces: New Mexico State University, 1997, 48: 7–10
- 51 Menard C, Duncan P, Fleurance G, et al. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *J Appl Ecol*, 2002, 39: 120–133
- 52 Loucougaray G, Bonis A, Bouzillé J B. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biol Conserv*, 2004, 116: 59–71
- 53 Fraser M D, Fleming H R, Moorby J M. Traditional vs modern: Role of breed type in determining enteric methane emissions from cattle grazing as part of contrasting grassland-based systems. *PLoS One*, 2014, 9: e107861
- 54 Chang Q, Wang L, Ding S, et al. Grazer effects on soil carbon storage vary by herbivore assemblage in a semi-arid grassland. *J Appl Ecol*, 2018, 55: 2517–2526
- 55 Ren J Z, Hou F J, Xu G. Discusses on inheritance of grassland culture genetic gene (in Chinese). *Agric Hist China*, 2011, 4: 15–19 [任继周, 侯扶江, 胥刚. 草原文化基因传承浅论. *中国农史*, 2011, 4: 15–19]

Summary for “草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用”

A scientific basis for promoting grassland ecosystem multifunctionality by diversifying grazing livestock: A review

Ling Wang, Minna Zhang, Man Xu & Deli Wang*

Jilin Songnen Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

* Corresponding author, E-mail: wangd@nenu.edu.cn

The grassland is the largest terrestrial ecosystem in the world. How to manage and maintain grassland ecosystem functionality is becoming a critical issue as grasslands face serious degradation under the increasing pressures of global change. Livestock grazing is one such pressure, and it is the most widespread land use on Earth. Here, we explore theories and empirical evidence regarding how diversifying grazing livestock species and breeds could potentially improve grassland ecosystem multifunctionality.

First, livestock grazing has been known to affect grassland multitrophic biodiversity, and thereby ecosystem multifunctionality. Different livestock species, such as cattle and sheep, vary in their foraging mode, diet, trampling effect and movement as well as in the quantity, distribution, and chemical composition of their excreta deposited in grasslands. As a result, diversity in livestock grazers leads to a variety of disturbances, higher landscape heterogeneity and more varied niches for plants, insects and soil organisms to inhabit. Therefore, diversity in grazers promotes higher overall ecosystem biodiversity. Second, livestock is an important dispersal agent for plants because they reduce intraspecific competition, minimize loss of genetic diversity and mitigate inbreeding. This leads to a more viable and diverse plant population. Third, diverse livestock species in natural grassland ecosystems may ecologically replace large-bodied and extinct native herbivores, and they certainly directly increase herbivore diversity, in grassland ecosystems. Finally, when a variety of livestock species or breeds grazes in the same grassland, it can lead to complex multi-species interactions. These interactions can be attributed to different nutritional demands and selections, and they thus greatly enhance trophic complexity and ecosystem functioning.

At its core, the theory of diversifying livestock grazing aims to choose herbivores with different morphological, physiological or behavioral characteristics to thereby exert diverse disturbance on grasslands, rather than a single stressor. These diversified groups of livestock could comprise animal species of different functional groups, such as grazers and browsers, different species of the same functional group, or even different breeds of the same species. The greater the morphological, physiological and behavioral differences among livestock, the more sustainable is the grazing. Further, this diversity can also be created by adjusting the relative abundance of each species or variety, or by adopting one of two grazing modes; where all livestock graze in the same grassland at the same time (i.e., mixed grazing), or at different times (i.e., alternate grazing).

In conclusion, altering livestock species composition and grazing intensity may improve grassland ecosystem functioning. We suggest that the ecological effects of grazing by diversifying livestock species and breeds should be empirically tested across different grassland types worldwide, and each specific mode of diversifying livestock grazing should be explored in turn. Future studies should test the following key questions: (1) Can altering the proportion or grazing sequence of different livestock species help achieve optimal grazing by multiple livestock species? (2) How do introduced diverse livestock interact with native herbivores? (3) Can diverse livestock be used as a long-term ecological substitute for large wild herbivores to maintain grassland ecosystem functioning?

grazing management, ecosystem multifunctionality, livestock diversity, ecological protection, rangeland

doi: [10.1360/TB-2021-0121](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0121)