

DOI:10.13292/j.1000-4890.2014.0214

# 草地放牧系统中土壤-植被系统各因子对放牧响应的研究进展\*

董全民<sup>1\*\*</sup> 赵新全<sup>2</sup> 李世雄<sup>1</sup> 王彦龙<sup>1</sup> 郑伟<sup>1</sup> 侯宪宽<sup>1</sup> 宋磊<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 青海省畜牧兽医科学院, 西宁 810016; <sup>2</sup> 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要** 基于草业系统界面理论,综述了草地放牧系统中草地土壤-植被因子对放牧的响应以及放牧条件下植物的补偿性生长,认为在大气候一致的区域,放牧强度对植物群落的影响大于其他环境因子,从而成为影响植物群落特征的主导因子;科学的放牧制度和合理的放牧强度可以改善土壤结构,增强土壤对外界环境变化的抵抗力,否则会导致土壤质量下降,加速土壤侵蚀与退化;放牧家畜采食对植物生产力的影响和植物的补偿性生长是一般的生态学过程,但超补偿性生长与植物被采食前后的状况和环境条件密切相关,也与草地的放牧史有较强关系。因此,建议在研究草地放牧系统时,应以草场本身的条件和动态特征加以评价,用动态规划和系统优化模型,对草地的持续利用和畜牧业的可持续发展进行动态模拟,建立草地放牧管理专家系统。

**关键词** 放牧; 土壤; 植被; 补偿生长

中图分类号 S812 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2014)8-2255-11

**A review on the responses of various factors within soil-vegetation system to grazing in grassland grazing systems.** DONG Quan-min<sup>1\*\*</sup>, ZHAO Xin-quan<sup>2</sup>, LI Shi-xiong<sup>1</sup>, WANG Yan-long<sup>1</sup>, ZHENG Wei<sup>1</sup>, HOU Xian-kuan<sup>1</sup>, SONG Lei<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Qinghai Academy of Animal and Veterinary Sciences, Xining 810016, China; <sup>2</sup>Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(8): 2255 - 2265.

**Abstract:** Based on the interface theory within pratacultural system, this paper summarized the responses of soil-vegetation factors to grazing in grassland grazing systems and the compensatory growth of plants under grazing. Grazing intensity has greater effects on plant community than other environmental factors within the same climatic region, therefore, it is the dominant factor influencing plant community characteristics. Besides, scientific grazing system and reasonable grazing intensity could ameliorate soil structure and improve soil resistibility against the change of external environment, otherwise it would accelerate soil erosion and degradation. The influence of grazing livestock feeding on plant productivity and the compensatory growth of plants is a general ecological process; however, over-compensatory plant growth is closely correlated with environmental conditions and states before and after plants are eaten, and also has a strong relationship with the grazing history of grassland. Consequently, we suggest that a grassland grazing system should be assessed by considering the grassland state and dynamic characteristics, and dynamic simulation of sustainable utilization of grassland, and the sustainable development of animal husbandry should be conducted through the model of dynamic programming and system optimization, and establishing grassland grazing management expert system.

**Key words:** grazing; soil; vegetation; compensatory growth.

草地放牧系统( grassland grazing system) 是近年

提出的概念。草地放牧系统显然与草地生态系统密切相关,而其涵义又有差异。草地放牧系统的概念,虽然也赋予系统的功能与结构协调平衡基础上的生产与生态功效的结合意义,但它无疑突出系统生产

\* 国家自然科学基金项目(30960074和31370469)和青海省自然科学基金项目(2012-Z-906)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: qmdong@qhmkjy.com; dqm850@sina.com

收稿日期: 2013-12-24 接受日期: 2014-04-18

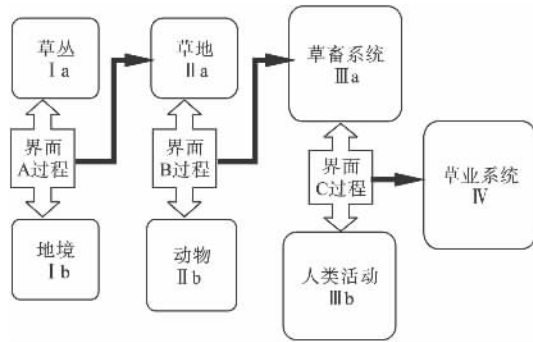


图1 草业系统中的界面(任继周等 2000)

Fig. 1 Interfaces within pratical system

的最高目的性(Barioni *et al.*, 1999; 汪诗平等 2003; 王德利和杨利民 2004)。草业系统由3个界面键合而成(图1)。草丛-地境界面(A)是草业系统中最基本的界面,由于其直接暴露于人类难以控制的气候(光、热、风、水)扰动之下,承受着人类活动的干扰,尤其是农业活动的干扰,它反映了草地发生学机理,如草地土壤结构、营养元素、水盐动态、土壤微生物等组成的结构、功能,因此通过系统的特征植物来了解界面A行为也许是较为简便的方法(任继周等 2000)。

放牧是一个复杂的生态系统,由许多因素组成,包括牧草、家畜、土壤和气候,它们之间相互作用,相互影响(董全民等 2007; 郑阳等 2009)。在这些因素中牧草和家畜是放牧生态系统中的主体,它们相互影响,相互制约,土壤和气候是牧草生存的条件,牧草是草地的初级生产者,家畜是牧草的消费者,也是畜产品生产者。草地为家畜提供饲草,家畜则通过采食、践踏、排泄等活动影响牧草生长,它们处于一个矛盾的统一体中(侯扶江等 2004; 王华静等 2008; 张成霞等 2010)。因此在放牧生态系统中,家畜的种类、数量、放牧时间和强度都会对草地产生影响,牧草的生产、种类以及牧草不同生长阶段也影响家畜的放牧利用。

## 1 植物对放牧的响应

### 1.1 植物群落生产力及其组成对放牧的响应

放牧干扰下,草地群落物种的生长发育受到影响,群落的组成、结构、多样性以及生物量均会产生相应的变化(郑阳等 2009)。由于植物光合产物的生产和累积能力,以及牲畜的采食方式和喜食程度的差异,不同放牧强度下植物群落地上生物量的差异较大(江小蕾等 2003)。在牧压梯度上,从轻牧

区到过牧区群落地上生物量下降迅速(杨殿林等, 2006; 董全民等 2012; 郑伟等 2012),这是牲畜过度践踏使贝加尔针茅株丛破碎化、小型化的结果(杨殿林等 2006)。汪诗平等(1998a)研究表明,内蒙古典型草原地上部分的最大现存量随着绵羊放牧率的增大而呈下降趋势,在一定条件下,最大放牧率的最大现存量仅是最小放牧率时的1/3~1/4。卫智军等(2000)研究也表明,随着载畜率的增加,短花针茅荒漠草原的植物群落现存量下降,但针对一定的放牧强度,放牧对禾草而言也是有益的,如增加再生植物的光合速率,增加分蘖,减少蒸腾面积等。有研究也证明了适宜的放牧强度可促进牧草的生长,提高地上净生产量,提高共存物种的数量(Bullock *et al.*, 1994; 王启基等, 1995; 董全民等, 2004a, 2005a, 2006)。放牧是草地利用的主要方式之一,对于任何一块放牧草地,要保持原有的生产能力,并使草地生态系统稳定和发展,就必须规定草地放牧利用的适当强度。因此,适度的放牧,有利于群落资源丰富度和复杂程度的增加,从而提高群落的生产力。

放牧对草地植物群落组成、结构、特征、生产力及其动态规律的影响一直是放牧生态学研究热点,而影响草地植物群落的主要放牧因素除了放牧强度外,还有放牧制度、放牧频率和放牧季节家畜对植物的选择性采食(夏景新, 1993; 王德利等, 1996; 李永宏等, 1999; 卫智军等 2000; 彭祺等 2004; 董全民等 2012)。在适度放牧下,放牧可促进草地植物生长的作用,能够维持草地生产力,或可以起到改良草地的作用(李永宏等, 1999; 董世魁等 2002; 彭祺等 2004),但随着放牧强度的增加,家畜对牧草采食的强度和对草地的践踏作用增大,对群落的组成、结构产生较大影响(Kenneth *et al.*, 1993; Matthew *et al.*, 1995)。Reategui等(1999)认为,随着放牧强度的增加,使丛生禾草群落向矮生禾草群落演替;李永宏等(1999)发现,随着放牧压的增大,大针茅、羊草、冰草的高度和生物量下降,而冷蒿、糙隐子草和星毛茛菜生物量随放牧强度增加而增高。另外,家畜的选择性采食特性往往造成草地的不均匀利用及草地劣变,最终导致草地群落结构破坏,适口性差和质量低劣的植物在群落中占优势,同时放牧影响下植物群落会发生分异与趋同,只要存在对群落有强烈制约作用的因子,即使只有一个,也可以起主导作用,使生境具有相似的生物学效应(Sharrow & Krueger, 1979; 刘伟等, 1999; 董全民等, 2011)。王

晋峰等(1995)在川西高原亚高山草甸上进行了牦牛不同放牧强度对草地植被组成与产量效应的研究,在高放牧强度下,地上现存量显著下降,优良牧草的百分比组成下降,劣质牧草(毒杂草)增加;在低载畜率下牧草利用率较低,植物经济类群组成变化比较稳定;在适度载畜量下,有利于牧草更新和改善草群质量。随放牧强度的增加,矮嵩草草甸植物群落的盖度、高度和生物量逐渐降低,优良牧草减少,杂类草增多(王启基等,1995;刘伟等,1999;董全民等,2004a,2004b,2012;周华坤等,2004)。不同放牧处理下,地上生物量与放牧强度呈显著的负相关(刘伟等,1999;董全民等,2004a),且禾草、莎草和灌木的生物量比例随放牧强度的增加而不断下降,其中禾草最明显,莎草类次之,灌木居末,立枯凋落物也随放牧干扰强度的增高而减少,而杂类草的生物量比例则随放牧强度的增加而显著增高(韩发等,1991;董全民等,2004a;彭祺等,2004;周华坤等,2004),这一切使高寒草场地上生物量以牧压不同而发生规律性的消长。

### 1.2 植物群落特征对放牧的响应

在牧压梯度上,植物群落及其主要植物种群的数量特征发生明显的变化(王仁忠,1992,1995),主要表现为植物群落密度从轻牧区>中牧区>重牧区>过牧区最低,且随放牧强度的增加,群落逐步被耐牧的小丛生禾草、旱生小苔草、小灌木和灌木所替代,草地群落的稳定性随着放牧强度增加逐渐降低(杨殿林等,2006)。在综合优势比中,建群种紫花针茅的综合优势比在中度放牧区达到最高值,这与重要值的变化规律略有不同(段敏杰等,2010)。在不同放牧方式的作用下,群落物种数量多度发生着明显的变化,放牧初期的5和6月份,不同放牧方式差异不显著,7—9月份对照区显著高于轮牧区( $P < 0.05$ ),极显著高于连续放牧区和季节放牧区( $P < 0.01$ ),轮牧区显著高于连续放牧区( $P < 0.05$ ),10月份对照区和轮牧区极显著高于连续放牧区和季节放牧区,对照和轮牧、连续和季节间差异不显著(武新等,2006)。

放牧对植物物种组成有重要的影响,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,导致群落物种地位发生变化(郑阳等,2009)。随着放牧强度由轻到重,草场植物种发生替代,其中优良牧草逐渐减少,直至消失殆尽,而劣质牧草如鹅绒委陵菜(*Potentilla*

*anserina*)、摩荇草(*Morina chinensis*)和白苞筋骨草(*Ajugal upulina*)等毒杂草逐渐占据优势地位;而且随放牧干扰强度的增加,金露梅灌丛草场植物种的多样性指数呈上升趋势,而放牧干扰压力大,则植物的相似程度就小,反之亦然(刘伟等,1999)。放牧干扰对高寒草场植物群落的种类组成影响不显著,但对种群的分布格局和特征值影响较大,这与各物种的生物生态学特性及其耐牧、耐践踏特性不无关系(周华坤等,2002,2011)。不同放牧强度条件下,由于微生境条件逐渐改变,导致高寒草场种群的生态位和适应特征发生改变,同化器官(枝、叶等)和吸收器官(根系)向不同的空间发展,对群落的结构特征产生明显影响(周华坤等,2002),这是由于植物种群自身的生物生态学特性、耐牧性和种间竞争能力以及对放牧干扰的适应性等,不同放牧强度下群落水平结构发生变化,植物种群的分布格局和个体水平配置也有所不同(周华坤等,2002)。

### 1.3 植物种多样性对放牧的响应

草地生态系统持续管理和生产力的维持在很大程度上依赖于草地植物群落的生物多样性(Tilman *et al.*, 1996; 杨利民等,2002)。群落的物种丰富度及多样性是群落的重要特征,放牧及其他干扰对群落结构影响的研究都离不开物种多样性问题(汪诗平等,2001; Klein *et al.*, 2004, 2005)。关于草原群落植物多样性及其与放牧间的关系,国外很早已有大量的研究(Grimes, 1973; Huston, 1979; Hickman *et al.*, 2004; Klein *et al.*, 2004),然而我国在这方面的系统研究还不多(汪诗平等,1998a, 2001; 董全民等, 2004a, 2004b, 2005b, 2006, 2007)。放牧可使草地植物群落多样性发生变化,但不同放牧率对植物多样性的影响程度不同(汪诗平等,2001)。研究表明,适度放牧对草地群落物种多样性的影响符合“中度干扰理论”(Connell, 1978; Sousa, 1984; 李永宏, 1993; Foster & Gross, 1998),即中度放牧能维持高的物种多样性(段敏杰等,2010),但刘伟等(1999)的研究表明,植物种的多样性随放牧强度的增加而升高。随着放牧强度的加重,草原植被的多样性指数基本呈下降趋势,而物种的多样性和丰富度指数也呈下降趋势(朱绍宏等,2006)。汪诗平等(2001, 2003)报道,不同放牧率对物种丰富度的影响不大,但植物多样性和均匀度随放牧率的增大而下降,群落优势度却随放牧率增大而增大。王启基等(1995)在矮嵩草草甸冬春草场上的研究表明,当放

牧强度由  $5.24$  只标准羊  $\cdot \text{hm}^{-2}$  减少为  $2.14$  只标准羊  $\cdot \text{hm}^{-2}$  时, 群落种数仅由  $35$  种变为  $33$  种。周华坤等(2004)通过对放牧第18年高寒灌丛植被的研究, 长期重度放牧使高寒灌丛群落结构简化, 且随放牧率的增加, 植物种多样性指数的变化是一个典型的单峰曲线模式。草原植被的多样性指数随着放牧强度的变化而变化, 草原在达到适牧状态时, 物种的多样性指数逐渐增高, 草原中植被种类增多, 物种的分布程度也趋于均匀, 丰富度指数达最大(王仁忠, 1996; 赵晓霞等, 2000)。丰富度和优势度在一定程度上可反映放牧强度对植被多样性变化的影响。但随放牧强度的继续增大, 多样性指数开始下降, 丰富度随放牧强度的增大而减小, 即牧草种类减少(朱绍宏等, 2006)。因此, 天然草地在不同强度的放牧干扰下, 植物生态适应对策是多样的。这种多样性是由植物自身生物生态学特性决定的(Hart, 2000; Humphrey & Patterson, 2000)。天然草地群落正是由于多样的植物生态适应对策, 对放牧干扰产生明显的缓冲作用, 表现为一定范围内的草地群落抗干扰能力和系统稳定性(杨殿林等, 2006)。

适宜的放牧强度可促进草地的健康发展, 丰富草地的生物多样性(锡林图雅等, 2008)。武新等(2006)的研究表明, 六区轮牧对草地土壤践踏相对较轻, 具有良好的保水性能, 使群落物种多样性增加, 促进牧草根系生长发育, 刺激牧草生长, 提高草地生产力。汪诗平等(2001)认为, 植物多样性和均匀度随放牧率的增大而下降, 内蒙古细毛羊的选择性采食和较高放牧率的互作导致植物多样性和均匀度下降。因此, 适度的放牧可以降低群落中优势种在竞争中的作用, 为其他物种的发展创造潜在的生态位, 从而增加草地植物群落的生物多样性。草地多样性与草地生产力的关系研究一直是草地生物多样性研究的热点问题(韩国栋等, 2007)。草地生物多样性的研究常常与草地生产力相联系, 一般认为较高的生物多样性可以维持较高的草地生产力和增加群落稳定性。自然群落的物种多样性与生产力的相关性格局主要表现为2种形式, 即线性关系和非线性单峰关系。对多样性与生产力关系的单峰关系主要的解释集中在由生产力变化而导致的种间竞争等问题上(Huston, 1979)。不同放牧强度的草地植物种类相似性变差、草地地上净初级生产力与 Alatalo 均匀度指数具有显著的线性相关性(王明君等, 2010)。

## 2 土壤对放牧的响应

### 2.1 土壤理化性质对放牧的响应

放牧主要影响表层土壤的理化性质(Greene *et al.*, 1994; 张蕴薇等, 2002), 包括土壤的容重和渗透阻力增加(张蕴薇等, 2002; 石永红等, 2007), 风蚀和水蚀增大, 土壤孔隙的空间分布发生变化, 土壤团聚体稳定性和渗透率降低等(Greenwood *et al.*, 1997)。如家畜践踏的直接作用和刈牧的间接影响等(侯扶江等, 2004)。随放牧强度的增大, 动物践踏作用的增强, 土壤孔隙分布的空间格局发生变化, 土壤的总孔隙减少, 土壤的容重和渗透阻力增加(姚爱兴和李平, 1996; 李香真等, 1998; Melinda *et al.*, 2002; 高英志等, 2004), 同时, 土壤孔隙的空间分布发生变化, 土壤团聚体稳定性和渗透率降低(Greenwood *et al.*, 1997)。但在有机质含量很低的沙质土壤中, 放牧强度增加造成有机质含量降低, 土壤的团粒结构减少, 稳定性团聚体减少, 土壤结构遭到破坏, 而使得土壤容重反而降低(贾树海等, 1999; Franzluebbers *et al.*, 2000)。贾树海等(1997)、María等(2001)研究认为, 放牧压力对土壤容重的影响仅限于  $0 \sim 10$  cm 的土壤, 且土壤容重随放牧强度的增加而增加。戎郁萍等(2001)、Greenwood等(1997)的研究表明, 不放牧与各放牧处理之间土壤容重差异显著, 不同放牧处理对土壤容重的影响差异不显著, 主要是由于土壤容重的增加具有累积效应。另外, 研究表明, 合理的利用方式可以改善土壤结构, 增强土壤对外界环境变化的抵抗力, 而不合理的利用方式会导致土壤质量下降, 加速土壤侵蚀与退化(董世平和赵兰坡, 2010)。但从较长时间看, 由于食草动物对植物的选择性采食使植物群落结构发生变化, 从而也影响了草地群落养分循环动态(杨红善等, 2009; 张成霞和南志标, 2010)。

### 2.2 土壤有机质对放牧的响应

土壤有机质的总量取决于生物量的生产与分解的平衡状态, 以及土壤储存有机质的能力, 它的动态转化过程十分复杂, 受很多因素的影响, 如温度、降水、植被、土壤和管理措施(Burke *et al.*, 1989)。一些研究认为, 放牧对土壤有机质没有影响(Milchunas & Laurenroth, 1993; 王艳芬等, 1998; Keller *et al.*, 1998), 因为草原生态系统对放牧有相当的弹性(Coffin *et al.*, 1998; Milchunas *et al.*, 1998)。也有报道认为, 放牧增加了土壤有机质(Moraes *et al.*,

1996; Derner *et al.*, 1997; Schuman *et al.*, 1999; Wienhold *et al.*, 2001; Reeder & Schuman, 2002); 但也有部分的研究认为, 放牧降低了土壤有机质 (Desjardins *et al.*, 1994; Koutika *et al.*, 1999; Cao *et al.*, 2003; 高英志等, 2004; Su *et al.*, 2005)。然而, Milchunas 和 Laurenroth (1993) 对比了世界 236 个点的放牧和禁牧资料, 结果发现地下生物量、有机碳、氮的变化与放牧之间没有统一的变化规律, 有时呈正相关, 有时呈负相关。以上不一致的结果表明, 放牧和土壤有机质之间存在复杂的相互关系, 土壤有机质对放牧的响应受多种因素的影响。

### 2.3 土壤氮对放牧的响应

在草原生态系统中, 有效性氮素是初级生产力首要的限制资源, 也是决定系统物种组成的主要因子 (Tilman, 1988; Vitousek *et al.*, 1991; 吴田乡和黄建辉, 2010)。对于土壤 N 素的影响, 随着放牧强度的增大含量增大, 降低或变化不大的结论不一致 (张成霞和南志标, 2010)。在中度放牧的情形下, 0~10 cm 土层的有机含 N 量最高 (李香真和陈佐忠, 1998); 裴海昆 (2004) 的研究指出, 全 N 和速效 N 的含量随着放牧强度的增加而增加; 王玉辉等 (2002) 的研究结论则相反, N 等营养元素含量随着放牧强度的增加而逐渐降低; Abbasi 和 Adams (2000) 也认为, 长期的强度放牧, 会降低土壤 N 的利用率, 从而导致 N 从草原生态系统中流失, 但 Conant 等 (2001) 等却认为, 高强度放牧对土壤中总 N 没有大的影响。

放牧能影响草原生态系统的土壤养分动态循环, 而食草动物能加速有排泄物斑块的养分循环 (Jaramillo & Detling, 1992; Hobbs, 1996; Frank & Evans, 1997), 也能通过降低植物根茎的 C/N 比率来增加植物残体的分解速率 (Holland *et al.*, 1992; Shariff *et al.*, 1994; 王启兰和杨涛, 1995; 鲁彩艳等, 2003; 董全民等, 2004b; Dong *et al.*, 2012), 而且植物经常通过减少根生产量对刈牧 (defoliation) 做出响应, 从而降低了土壤 C 和 C/N (Holland *et al.*, 1992; 丁小慧等, 2012)。也有研究认为, 放牧减缓了养分循环 (Wilson & Agnew, 1992)。放牧是加速还是减缓氮素养分循环, 主要受土壤碳的有效性控制 (高英志等, 2004), 因为碳的有效性是控制微生物矿化-固定动态循环的重要因子, 这是系统的主要优势种对动物采食的一种补偿机制 (Ritchie *et al.*, 1998), 使植物的富氮组织和器官增加 (Jefferies *et*

*al.*, 1994), 凋落物分解加速, 加上动物的排泄物, 系统的周转加快, 加速了氮的净矿化速率 (王启兰和杨涛, 1995)。而当放牧引起植物群落发生变化时, 又能抑制氮素的矿化和有效性。这种过程主要是食草动物对优质牧草的择食而增加了劣质植物 (较低的 N 含量或化学防御的有机化合物) 的多度 (McInnes, 1992), 凋落物品质降低, 分解速度变慢。

### 2.4 土壤其他营养元素及土壤微生物对放牧的响应

不同基质草原的其他营养元素 (磷、钾、钙和镁) 对放牧也有一定的响应 (李香真等, 1998), 土壤中养分元素 (磷、钾、钙和镁) 含量降低, 特别是土壤中含量较低的钙、镁等元素损失更为严重 (王玉辉等, 2002)。放牧对土壤磷的作用有降低、无变化等结论 (张成霞和南志标, 2010)。对于速效钾, 裴海昆 (2004) 认为, 随着放牧强度增加土壤速效钾含量逐渐减少; 但有些文献报道则认为, 随着放牧强度的增加土壤速效钾含量尤其是表土速效钾含量有所增加, 主要是因为放牧家畜排泄的粪尿中含有大量的钾, 高强度放牧处理单位面积家畜头数多, 所以每天通过粪便排泄到草地上的钾量也相应较大 (郑云玲等, 2008); Baurer 等 (1987) 认为, 土壤全钾 0~20 cm 土层差异不显著, 速效钾的含量重牧区显著高于中轻牧区, 而 20~40 cm 土层则重牧区最低。土壤微生物是土壤的重要组成部分, 是土壤物质转化的重要参与者和土壤物质循环的调节者, 同时又是生态系统是活的土壤有机质部分 (Murata *et al.*, 1999), 是维持平衡不可缺少的、重要的组成部分 (张成霞和南志标, 2010)。土壤生态系统的功能主要由土壤微生物的转化机制所控制, 土壤微生物是目前可用的最敏感的土壤健康生物指标/生物标记之一 (Jones, 2002)。土壤微生物对环境变化反应十分迅速 (Nielsen *et al.*, 2002), 其指标已被公认为土壤生态系统变化的预警及敏感指标 (Somova & Pechurkin, 2001)。有试验证明, 放牧使高原草原土壤微生物量 C、N 显著增加 (Bardgett & Leemans, 1995), 也有研究表明, 长期的草地管理措施 (排水、施用化学肥料) 对土壤微生物量的影响不显著 (Bristow & Jarvis, 1991; Lovell *et al.*, 1995)。

### 3 放牧条件下植物的补偿性生长

关于植物补偿与超补偿反应的机理, 国外在 20 世纪 70 年代就有学者提出了补偿性生长机制, 生态

学家们从不同的角度提出了各种不同的观点或假说。Holechek(1994)认为,植物补偿性生长的机制主要概括为3个方面:①减少了地面覆盖物积累,提高了土地水分保存率和疏枝冠层的光透射以及植物的光合再循环;②清除了消耗资源的低效组织;③降低了叶片的衰老速度,以及生长刺激物的引入(唾液)。国内关于草地植物补偿与超补偿效应机制的研究则起步较晚,主要以从优化采食机制说明适度的采食强度可增加植物补偿性生长的作用(李向林,1997;原保忠等,1998;董全民等,2012)、从冗余与补偿的关系方面对产生补偿性生长的本质进行了探讨(张荣和杜国祯,1998)。但这些研究集中于理论和模型,比较全面系统的试验研究较少,而且多数学者偏重于地上植物量(McNaughton,1983;邢旗等,2004),很少涉及地下植物量(韩国栋等,1999),因此缺乏对植物整体的认识。对于植物补偿与超补偿作用的机制和影响因素,绝大多数学者从理论上对此问题进行了探讨,还需要深入进行系统的试验研究,以进一步证明补偿性生长的存在机制及其影响因素。

目前,对于植物补偿生长的认识有3种观点(Trlica *et al.*,1993):(1)一定水平的失叶或动物采食有利于被采食的植物,植物表现为超补偿性生长(over-compensatory growth);(2)植物常常受害于失叶,表现为欠补偿性生长(under-compensatory growth);(3)动物采食对植物影响较小,表现为等补偿性生长(equal-compensatory growth)。许多研究支持了补偿性生长这一观点(Dyer & Bokhari,1976;Owen & Wieger,1981;王刚和蒋文兰,1998;马红彬和余治家,2006),并证明植物有超补偿现象,并认为不同植物种类、在不同的环境中、从不同的水平(个体、群体)、不同生长阶段都表现出不同的补偿性生长反应,即:伤害补偿、不足补偿、等量补偿和超补偿。然而,并非所有观点都支持草地植物具有超补偿生长。王刚和蒋文兰(1998)依据人工草地植物种内竞争的关系将补偿分为不足补偿、精确补偿和超补偿3类,这与上面的3种观点相对应。放牧既有促进植物生长的机制,又有抑制植物生长的机制(李永宏等,1998)。因此,植物补偿性生长决定于促进与抑制之间的净效应(韩国栋等,1999;马红彬和余治家,2006),而这种净效应又与草原植物群落类型、载畜率水平、环境条件及放牧史有关(Belsky,1987;Maschinski & Whitham,1989;Painter

*et al.*,1989;Noy-Meir,1993)。

Ellison(1960)在研究采食对草地的影响时就提出“采食有益于牧草和草地”的观点,但当时并没有引起人们的重视。Vickery(1972)在澳大利亚的一个绵羊牧场上进行长期研究后于1972年首次用“优化”这一词来描述植物对采食的响应,McNaughton(1979)使用该术语解释东非草地和哺乳采食者之间的自然联系:食植者的采食增加了草地生产力。Hilbert等(1981)、Dyer等(1986)和Edelstein-Keshet(1986)也以理论或室内、野外试验的方法,验证了优化响应的思想:采食优化植物的生产。这样,“放牧优化假说”的观点就逐渐形成了。在大多数的草地放牧系统中,食草动物是一个不可缺少的组成部分(韩国栋等,1999)。甚至有人认为,在放牧伴随下协同进化而成的草地系统,放牧的缺乏是系统的一个干扰因子(Milchunas *et al.*,1988)。草地生态学家从不同的角度出发,探讨了放牧对草地生产力的影响,始终不乏疑虑和争论,特别是对“放牧优化假说(grazing optimization hypothesis)”的讨论(Ellison,1960;Vickery,1972;Mcnaughton,1979,1983;Hilbert *et al.*,1981;Dyer *et al.*,1986;Edelstein-Keshet,1986)。因此可以说,放牧优化假设起源于牧草-动物间互作的补偿性观点(McNaughton,1979),该假设认为,在放牧率增加到最佳值以前,初级生产力随放牧率的增大而增加,以后则随放牧率的增大而降低。从支持放牧优化假说的数据来源看,大部分来自于食植者密度和运动不受人调节的草地系统(Mcnaughton,1979;Owen & Wiegert,1981),这些放牧系统的初级生产和食植者密度常常随年气候波动而上下摆动,所以Belsky(1987)和Verkaar(1988)认为对方的数据几乎没有什么有效性,不能说明存在证据和生物学理由来支持该假说。Paige和Whitham(1987)的研究发现,鹿对一种短命双子叶植物(*Ipomopsis aggregata*)开花茎的采食可减少植物的顶端优势,刺激其他开花茎的生产,增加210%的总植物生物量和240%的种子产量。可是,这种增加并没能在该物种的其他种群中重复过(Bergelson & Crawley,1992)。Dyer等(1991)做了一个刈割试验,想间接证实假说的成立性,研究发现重复刈割单一种植的引种欧亚牧草(*Bromus inermis*)可以引起植物的超补偿,比没刈割增加29%的地上生物量;如果有施肥处理,超补偿会更加大。但是,刈割对牧草的影响并不能与放牧的等同(Trlica *et al.*,

1993)。然而, Turner 等(1993)在天然草原上进行的放牧实验表明, 生长季节内的短期结果和季节间的长期结果都支持放牧优化假说: 在适度水平的放牧下, 植物出现超补偿性生长; 在重牧下, 植物的再生速率不能补偿移走的速度, 并且总生产力是降低了。总之, 双方的观点是对立的, 但二者都有一定的片面性。其中, 支持假说成立的一方过分强调采食对植物生产力的影响, 并忽略或不重视其他因素的作用; 而反方强调其他因素的作用, 但同时也承认假说是可能成立的, 只不过是罕有事件, 没有生态学意义。伴随着双方的争论, 还出现了第3种观点, 即“中立”观点。与上面的观点相比, 它也强调其他因素的影响作用, 但几乎不承认采食对草地的影响(李文建, 1999)。近些年来, 人们从研究食植者对植物生长速度和生产影响机制的角度出发, 探讨了植物的补偿性生长(Lacey & Van Poollen, 1981; Delt-ing, 1988), 使得有机会从另一个角度系统地认识食植者对植物生产力的影响。但是, 补偿是许多生态学过程的基本思想(DeAngelis & Huston, 1993)。植物的补偿生长在个体和群落中都有报道(Paige & Whitham, 1987; Hik & Jefferies, 1990; 王刚等, 1998; 汪诗平等, 1998b)。补偿生长水平的高低依赖于采食对植物生长速率和生产影响机制的综合平衡(Noy-Meir, 1993)。实际上, 采食对植物生长速率和生产有正负两个方向直接影响的机制, 正向机制有存留叶光强度的增加、存留叶水分养分供给的提高、新再生叶的光合速率增加而减缓衰老、以非光合根茎或花序为代价增加了光合物质在新叶上的分配及休眠分生组织的激活增加了营养和再生源的数目等; 负向机制有生理叶面积的减少、作为光合源并生产新枝条组织的顶端分生组织的采摘和储存在枝条中养分的损失等(Mcnaughton, 1979)。然而, 就被采食的个体而言(小型食植者通过采食单个植物个体), 优化假说是否成立的关键在于上述2种正负机制的平衡。如果正机制的影响大于负机制的话, 则个体就会出现超补偿性生长, 其生产力大于未采食的个体, 优化假说成立; 否则, 采食过的个体生产少于未采食过的, 优化假说不成立(李文建, 1999)。在经常强牧下, 类似的“危机”也会发生在植物分生组织和养分的平衡, 并引起消耗和可能死亡。但随着前后放牧时间间隔的加大, 植物补偿性生长也是增加的(Oesterheld & McNaughton, 1991)。除对被采食个体有直接影响外, 家畜的采食还影响着群落

中其他未采食同种个体或其他种群的生长和生产力, 诸如增加光强度、减少对土壤资源需求竞争、改变种内和种间的相互作用等(李文建, 1999)。间接影响通常较大, 大于直接影响, 一般是在正的补偿方向上。这时采食对草地的第一性生产力生产是否有刺激作用, 即假说是否成立就取决于直接和间接影响的综合作用(Noy-Meir, 1993)。

#### 4 建议与展望

在研究草地放牧生态系统时应以草场本身的条件和动态特征加以评价, 应尽可能选择较多的气候和草场类型, 采用单一草地类型静态的描述难以满足生产实践的需要, 而应该应用动态规划和系统优化模型, 特别是放牧家畜精准化管理模型, 在考虑经济收益的同时, 也应重视生态效益, 对草地的持续生产和畜牧业的可持续发展进行动态模拟, 建立草地放牧生态系统管理专家系统。另外, 在放牧生态系统中, 系统开展植物-土壤-植被-家畜各界面过程及其机理研究, 探讨不同放牧制度及强度下土壤动物、微生物的时空变化、土壤种子库特征等以及过度放牧是如何引起土壤-植被草地退化等问题, 可为退化草地生态系统恢复提供技术支撑; 同时, 尽管国外学者提出的“放牧优化假设”和国内学者提出的“生长冗余理论”都说明了植物补偿性生长的存在, 但仍存在很大的争议, 需要进一步研究和探讨。

#### 参考文献

- 丁小慧, 宫立, 王东波, 等. 2012. 放牧对呼伦贝尔草地植物和土壤生态化学计量学特征的影响. 生态学报, 32(15): 4722-4730.
- 董全民, 马玉寿, 李青云, 等. 2004a. 牦牛放牧率对小嵩草高寒草甸植物群落的影响. 中国草地, 26(3): 24-32.
- 董全民, 恰加, 赵新全, 等. 2007. 高寒草甸放牧生态系统研究现状. 草业科学, 24(11): 60-65.
- 董全民, 赵新全, 李青云, 等. 2004b. 高寒小嵩草草甸土壤营养因子及水分含量对牦牛放牧率的影响. I. 夏季草场土壤营养因子及水分含量的变化. 西北植物学报, 24(12): 2228-2236.
- 董全民, 赵新全, 李青云, 等. 2005a. 牦牛放牧率对小嵩草(*K. parva*)高寒草甸暖季草场植物群落组成和植物多样性的影响. 西北植物学报, 25(1): 94-102.
- 董全民, 赵新全, 李青云, 等. 2005b. 高寒小嵩草草甸的土壤养分因子及水分含量对牦牛放牧率的响应. II. 冬季草场土壤营养因子及水分含量的变化. 土壤通报, 36(4): 493-500.
- 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 2006. 高寒小嵩草草甸暖季草场主要植物种群的生态位. 生态学杂志, 25(11):



- 1323-1327.
- 董全民,赵新全,马玉寿,等. 2011. 牦牛放牧强度对小嵩草草甸两季轮牧草场植物群落数量特征的影响. 生态学杂志, **30**(10): 2233-2239.
- 董全民,赵新全,马玉寿,等. 2012. 放牧对小嵩草(*Kobresia parva*)草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响. 生态学报, **32**(9): 2640-2650.
- 董世魁,江源,黄晓霞. 2002. 草地放牧适宜度理论及牧场管理策略. 资源科学, **24**(6): 35-41.
- 董世平,赵兰坡. 2010. 围栏草原与放牧草原对苏打盐碱土壤理化性状的影响. 安徽农业科学, **38**(26): 14403-14405.
- 段敏杰,高清竹,万运帆,等. 2010. 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响. 生态学报, **30**(14): 3892-3900.
- 高英志,韩兴国,汪诗平. 2004. 放牧对草原土壤的影响. 生态学报, **24**(4): 797-797.
- 韩发,贲桂英,师生波,等. 1991. 放牧强度对高寒草甸植物生长和生产力的作用//刘季科,王祖望. 高寒草甸生态系统(3). 北京: 科学出版社.
- 韩国栋,焦树英,毕力格图,等. 2007. 短花针茅草原不同载畜率对植物多样性和草地生产力的影响. 生态学报, **27**(1): 182-188.
- 韩国栋,李博,卫智军,等. 1999. 短花针茅草原放牧系统植物补偿生长研究. 草地学报, (1): 1-7.
- 侯扶江,常生华,于应文,等. 2004. 放牧家畜的践踏作用研究评述. 生态学报, **24**(4): 785-789.
- 贾树海,王春枝,孙振涛,等. 1999. 牧强度和放牧时期对内蒙古草原上土壤压实效应的研究. 草地学报, **7**(3): 217-221.
- 贾树海,崔学明,李绍良,等. 1997. 牧压梯度上土壤物理性质的变化//中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站. 草原生态系统研究(5). 北京: 科学出版社.
- 江小蕾,张卫国,杨振宇,等. 2003. 不同干扰类型对高寒草甸群落结构和植物多样性的影响. 西北植物学报, **23**(9): 1479-1485.
- 李文建. 1999. 放牧优化假说研究述评. 中国草地, (4): 61-65.
- 李香真,陈佐忠. 1998. 不同放牧率对草原植物与土壤C、N、P含量的影响. 草地学报, **6**(2): 90-98.
- 李向林. 1997. 植物对食草动物采食的超补偿反应. 国外畜牧学: 草原与牧草, (3): 913.
- 李永宏,汪诗平. 1999. 放牧对草原植物的影响. 中国草地, (3): 11-19.
- 李永宏. 1993. 放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性的变化. 植物学报, **35**(11): 877-884.
- 刘伟,周立,王溪. 1999. 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究. 生态学报, (3): 378-382.
- 鲁彩艳,陈欣. 2003. 不同施肥处理土壤及不同C/N比有机物料中有机N的矿化进程. 土壤通报, **34**(4): 267-270.
- 马红彬,余治家. 2006. 放牧草地植物补偿效应的研究进展. 农业科学研究, **27**(1): 63-67.
- 裴海昆. 2004. 不同放牧强度对土壤养分及质地的影响. 青海大学学报: 自然科学版, **22**(4): 29-31.
- 彭祺,王宁,张锦俊. 2004. 放牧与草地植物之间的相互关系. 宁夏农学院学报, **25**(4): 76-79, 96.
- 任继周,南志标,郝敦元. 2000. 业系统中的界面论. 草业学报, **9**(1): 1-8.
- 戎郁萍,韩建国,王培,等. 2001. 放牧强度对草地土壤理化性质的影响. 中国草地, **23**(4): 41-47.
- 石永红,韩建国,邵新庆,等. 2007. 奶牛放牧对人工草地土壤理化特性的影响. 中国草地学报, **29**(1): 24-30.
- 汪诗平,李永宏,王艳芬,等. 1998b. 不同放牧率下冷蒿小禾草草原放牧演替规律与数量分析. 草地学报, **6**(4): 299-305.
- 汪诗平,李永宏,王艳芬,等. 2001. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响. 植物学报, **43**(1): 89-96.
- 汪诗平,王艳芬,陈佐忠. 2003. 放牧生态系统管理. 北京: 科学出版社.
- 汪诗平,王艳芬,李永宏,等. 1998a. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响. 草地学报, **6**(4): 276-281.
- 王刚,蒋文兰. 1998. 人工草地种群生态学研究. 兰州: 甘肃科学技术出版社.
- 王德利,杨利民. 2004. 草地生态与管理利用. 北京: 化学工业出版社.
- 王德利,吕新龙,罗卫东. 1996. 不同放牧密度对草原植被特征的影响分析. 草业学报, **5**(3): 28-33.
- 王华静,徐留兴,葛成冉,等. 2008. 放牧强度对草地土壤性状影响的研究进展. 安徽农业科学, **36**(34): 15074-15075.
- 王晋峰,赵益新,陈友慷,等. 1995. 牦牛不同放牧强度对草地植被组成与产量效应的研究. 西南民族学院学报: 自然科学版, **21**(3): 283-289.
- 王明君,韩国栋,崔国文,等. 2010. 放牧强度对草甸草原生产力和多样性的影响. 生态学杂志, **29**(5): 862-868.
- 王启基,周立,王发刚,等. 1995. 放牧率对冬春草场植物群落结构及功能的效应分析//高寒草甸生态系统(4). 北京: 科学出版社: 353-364.
- 王启兰,杨涛. 1995. 高寒草甸土壤氮素代谢作用强度的研究//高寒草甸生态系统(4). 北京: 科学出版社: 179-182.
- 王仁忠. 1996. 干扰对草原生态系统生物多样性的影响. 东北师范大学学报: 自然科学版, (3): 112-116.
- 王艳芬,陈佐忠, Tieszen LT. 1998. 人类活动对锡林郭勒地区主要草原土壤有机碳分布的影响. 植物生态学报, **22**(6): 545-551.
- 王玉辉,何兴元,周广胜. 2002. 放牧强度对羊草草原的影响. 草地学报, **10**(1): 45-49.
- 卫智军,韩国栋,杨静,等. 2000. 短花针茅荒漠草原植物群落特征对不同载畜率水平的响应. 中国草地, **23**(6): 1-5.
- 吴田乡,黄建辉. 2010. 放牧对内蒙古典型草原生态系统植物及土壤 $\delta^{15}\text{N}$ 的影响. 植物生态学报, **34**(2): 160-169.



- 武新, 陈卫民, 罗有仓, 等. 2006. 宁夏干草原不同放牧方式对植被特征影响的研究. *草业与畜牧*, (12): 5-7.
- 锡林图雅, 徐柱, 郑阳. 2008. 放牧对草地植物群落的影响. *草业与畜牧*, (5): 1-5, 22.
- 夏景新. 1993. 放牧生态学与牧场管理. *中国草地*, 14(4): 61-65.
- 邢旗, 双全, 金玉, 等. 2004. 草甸草原不同放牧制度群落物质动态及植物补偿性生长研究. *中国草地*, 26(5): 26-31.
- 杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 等. 2006. 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响. *生态学杂志*, 25(12): 1470-1475.
- 杨红善, 那·巴特尔, 周学辉, 等. 2009. 不同放牧强度对肃北高寒草原土壤肥力的影响. *水土保持学报*, 23(1): 150-153.
- 杨利民, 周广胜, 李建东. 2002. 松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究. *植物生态学报*, 26(5): 589-593.
- 姚爱兴, 李平. 1996. 不同放牧制度下奶牛对多年生黑麦草/白三叶草地土壤特性的影响. *草地学报*, 4(2): 95-102.
- 原保忠, 王静, 赵松岭, 等. 1998. 植物补偿作用机制探讨. *生态学杂志*, 17(5): 45-49.
- 张荣, 杜国祯. 1998. 放牧草地群落的冗余与补偿. *草业学报*, 7(4): 13-19.
- 张成霞, 南志标. 2010. 放牧对草地土壤理化特性影响的研究进展. *草业学报*, 19(4): 204-211.
- 张蕴薇, 韩建国, 李志强. 2001. 放牧强度对土壤物理性质的影响. *草地学报*, 10(1): 74-78.
- 赵晓霞, 孙静平, 张自学. 2000. 典型草原放牧后植物种的多样性分析. *中国草地*, (2): 21-23.
- 郑伟, 董全民, 李世雄, 等. 2012. 放牧强度对环青海湖高寒草原群落物种多样性和生产力的影响. *草地学报*, 20(6): 1033-1038.
- 郑阳, 徐柱, 锡林图雅, 等. 2009. 放牧强度对土-草-畜系统的影响研究进展. *草原与草坪*, (5): 72-76.
- 郑云玲, 李雪松, 张瑞, 等. 2008. 放牧强度对草原土壤与植被的影响. *内蒙古农业大学学报*, 29(1): 262-266.
- 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 2002. 放牧干扰对高寒草场的影响. *中国草地*, 24(5): 53-61.
- 朱绍宏, 徐长林, 方强恩, 等. 2006. 白牦牛放牧强度对高寒草原植物群落物种多样性的影响. *甘肃农业大学学报*, 41(4): 71-75.
- Abbasi MK, Adams WA. 2000. Estimation of simultaneous nitrification and denitrification in grassland soil associated with urea-N using  $^{15}\text{N}$  and nitrification inhibitor. *Biology and Fertility of Soils*, 31: 38-44.
- Barioni LG, Dake CKG, Parker WJ. 1999. Optimizing rotational grazing in sheep management systems. *Environment International*, 25: 819-825.
- Baurer A, Cole CV, Black AL. 1987. Soil property comparisons in virgin grasslands between grazed and nongrazed management systems. *Soil Science Society of America Journal*, 51: 176-182.
- Belsky AJ. 1987. The effects of grazing: Confounding of ecosystem, community, and organism scales. *American Naturalist*, 129: 777-783.
- Bergelson S, Crawley MJ. 1992. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: The disadvantages of being eaten. *American Naturalist*, 130: 870-882.
- Bristow AW, Jarvis SC. 1991. Effects of grazing and nitrogen fertilizer on the soil microbial biomass under permanent pasture. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 54: 9-21.
- Bullock JM, Hill B, Dale MP, et al. 1994. An experimental study of vegetation change due to grazing in a species-poor grassland and the role of the seed bank. *Journal of Applied Ecology*, 31: 493-507.
- Cao GM, Tang YH, Mo WH, et al. 2004. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 35: 237-243.
- Coffin DP, Laycock WA, Lauenroth WK. 1998. Disturbance intensity and above- and below-ground herbivory effects on long-term (14 years) recovery of a semiarid grassland. *Plant Ecology*, 139: 221-233.
- Conant RT, Paustian K, Elliott ET. 2001. Grassland management and conversion into grassland: Effects on soil carbon. *Ecological Applications*, 11: 343-355.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- DeAngelis DL, Huston MA. 1993. Further considerations on the debate over herbivore optimization theory. *Ecological Applications*, 3: 30-31.
- Delting JK. 1988. Grassland and savannas: Regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores // Pomeroy LR, Alberts JJ, eds. *Concepts of Ecosystem Ecology: A Comparative View*. New York: Springer-Verlag: 131-148.
- Demer JD, Beriske DD, Boutton TW. 1997. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C4, perennial grasses along an environmental gradient? *Plant and Soil*, 191: 147-156.
- Desjardins T, Andreux F, Volkoff B, et al. Organic carbon and  $^{13}\text{C}$  contents in soils and soil size-fractions, and their changes due to deforestation and pasture installation in eastern Amazonia. *Geoderma*, 61: 103-118.
- Dong QM, Zhao XQ, Wu GL, et al. 2013. A review of formation mechanism and restoration measures of "black-soil-type" degraded grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Environment Earth Science*, 70: 2359-2370.
- Dong QM, Zhao XQ, Wu GL, et al. 2012. Response of soil properties to yak grazing intensity in a *Kobresia parva*-meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*, 12: 535-546.
- Dyer MI, Bokhari UG. 1976. Plant-animal interactions: Studies of the effects of grasshopper grazing in blue gramgrass. *Ecology*, 57: 762-772.

- Dyer MI, DeAngelis DL, Post WM. 1986. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical Biosciences*, **79**: 171–184.
- Dyer MI, Turner CL, Seastedt TR. 1991. Moving and fertilizing effects on productivity and spectral reflectance in *Bromus inermis* plots. *Ecological Applications*, **1**: 443–452.
- Edelstein-Keshet L. 1986. Mathematical theory for plant-herbivore systems. *Journal of Mathematical Biology*, **24**: 25–58.
- Ellison L. 1960. The influence of grazing on plant succession. *Botanical Review*, **26**: 1–78.
- Foster BL, Gross KL. 1998. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, **71**: 2593–2602.
- Frank DA, Evans RD. 1997. Effects of native grazers on grassland N cycling in Yellow Stone National Park. *Ecology*, **78**: 2238–2248.
- Franzluebbers AJ, Stuedemann JA, Schomberg HH, et al. 2000. Soil organic C and N pools under long-term pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Biology and Biochemistry*, **32**: 469–478.
- Greene RSB, Kinnell PIA, Wood JT. 1994. Role of plant cover and stock trampling on run off and soil erosion from semi-arid wooded rangelands. *Australian Journal of Soil Research*, **32**: 953–973.
- Greenwood KL, MacLeod DA, Hutchinson KJ. 1997. Long-term stocking rate effects on soil physical properties. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, **37**: 413–419.
- Grimes JP. 1973. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, **1**: 151–167.
- Hart RH. 2000. Plant biodiversity on short grass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecology*, **155**: 111–118.
- Hickman KR, Hartnett DC, Cochran RC, et al. 2004. Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *Journal of Range Management*, **57**: 58–65.
- Hik DS, Jefferies RL. 1990. Increases in the net aboveground primary production of salt-marsh forage grass: A test of predictions of the herbivore optimization model. *Journal of Ecology*, **78**: 180–195.
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, et al. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, **51**: 14–18.
- Hobbs NT. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Range Management*, **60**: 695–713.
- Holechek JL. 1994. Livestock grazing impacts on public lands: A viewpoint. *Wildlife Management*, **58**: 28–30.
- Holland EA, Parton WJ, Detling J, et al. 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *American Naturalist*, **140**: 685–706.
- Humphrey JW, Patterson GS. 2000. Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology*, **37**: 986–996.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, **113**: 81–101.
- Jaramillo VJ, Detling JK. 1992. Small-scale heterogeneity in semi-arid North American grassland. I. Tillering, uptake and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 1–8.
- Jefferies RL, Klein DR, Shaver GR. 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: Reciprocal influences and responses. *Oikos*, **71**: 193–206.
- Jone WD. 2002. Soil health as an indicator of sustainable management. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **88**: 107–110.
- Keller AA, Goldstein RA. 1998. Impact of carbon storage through restoration of dry-lands on the global carbon cycle. *Environmental Management*, **22**: 757–766.
- Kenneth CO, Brethour JR, Launchbaugh JL. 1993. Shortgrass range vegetation and steer growth response to intensive-early stocking. *Journal of Range Management*, **6**: 127–131.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, **7**: 1170–1179.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2005. Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. *Global Change Biology*, **11**: 1440–1451.
- Koutika LS, Andreux F, Hassink J, et al. 1999. Characterization of organic matter in the top soils under rain forest and pastures in the eastern Brazilian Amazon basin. *Biology and Fertility of Soils*, **29**: 309–313.
- Lacey JR, Van Poollen HW. 1981. Comparison of herbage production on moderately grazed and ungrazed western ranges. *Journal of Range Management*, **34**: 210–212.
- Lovell RD, Jarvis SC, Bardgett RD. 1995. Soil microbial biomass and activity in long-term grassland: Effects of management changes. *Soil Biology and Biochemistry*, **27**: 969–975.
- María BV, Nilda MA, Norman P. 2001. Soil degradation related to overgrazing in the semi-arid southern Caldenal area of Argentina. *Soil Science*, **166**: 441–452.
- Maschinski J, Whitham TG. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, **134**: 1–19.
- Matthew CG, Lemaire NR, Sackville H, et al. 1995. A modified self-thinning equation to describe size/density relationships for defoliated swards. *Annals of Botany*, **76**: 597–605.
- McInnes PF. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest. *Ecology*, **73**: 2059–2075.
- McNaughton SJ. 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, **113**: 691–703.

- McNaughton SJ. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, **40**: 329 – 336.
- Melinda AW, Trlica MJ, Frasier GW, et al. 2002. Seasonal grazing affects soil physical properties of a montane riparian community. *Journal of Range Management*, **55**: 49 – 56.
- Milchunas DG, Laurenroth WK, Burke LC. 1998. Livestock grazing: Animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem functioning. *Oikos*, **83**: 65 – 74.
- Milchunas DG, Laurenroth WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, **63**: 327 – 366.
- Moraes JFL, Volkoff B, Cerri CC, et al. 1996. Soil properties under the Amazon forest and changes due to pasture installation in Rondônia, Brazil. *Geoderma*, **70**: 63 – 81.
- Murata T, Tanaka H, Yasue S, et al. 1999. Seasonal variations in soil microbial biomass content and soil neutral sugar composition in grassland in the Japanese Temperate Zone. *Applied Soil Ecology*, **11**: 253 – 259.
- Nielsen NM, Winding A, Binnerup S, et al. 2002. Microorganisms as indicators of soil health// Ministry of the Environment. Aarhus: National Environmental Research Institute, **388**: 15 – 16.
- Noy-Meir I. 1993. Compensating growth of grazed plant and its relevance on the use of rangelands. *Ecological Applications*, **3**: 32 – 34.
- Oosterheld M, McNaughton SJ. 1991. Effect of stress and time of recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia*, **85**: 305 – 313.
- Owen DF, Wiegert RG. 1981. Mutualism between grasses and grazers: An evolutionary hypothesis. *Oikos*, **36**: 376 – 378.
- Paige KN, Whitham TG. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: The advantage of being eaten. *American Naturalist*, **129**: 407 – 416.
- Painter EL, Detling JK, Steingraeber DA. 1989. Grazing history, defoliation, and frequency-dependent competition: Effects on two North American grasses. *American Journal of Botany*, **76**: 1368 – 1379.
- Reategui K. 1999. Persistence of mixed pastures with different pasture management system on clay. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **72**: 16 – 24.
- Reeder JD, Schuman GE. 2002. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, **116**: 457 – 463.
- Ritchie ME, Tilman D, Johannes MHK. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, **79**: 165 – 177.
- Schuman GE, Reeder JD, Manley JT, et al. 1999. Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of a mixed-grass rangeland. *Ecological Applications*, **9**: 65 – 71.
- Shariff AR, Biondini ME, Grygiel CE. 1994. Grazing intensity effects on litter decomposition and soil nitrogen mineralization. *Journal of Range Management*, **47**: 444 – 449.
- Sharrow SH, Krueger WC. 1979. Performance of sheep under rotational and continuous grazing on hill pastures. *Animal Science*, **49**: 893 – 899.
- Somova LA, Pechurkin NS. 2001. Functional, regulatory and indicator features of microorganisms in man-made ecosystems. *Advanced Space Research*, **27**: 1563 – 1570.
- Sousa WP. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**: 353 – 392.
- Su YZ, Li YL, Cui JY, et al. 2005. Influences of continuous grazing and livestock exclusion on soil properties in a degraded sandy grassland, Inner Mongolia, northern China. *Catena*, **59**: 267 – 278.
- Tilman D, Wedin D, Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**: 718 – 720.
- Tilman D. 1988. Plant Strategies and Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton: Princeton University Press, New Jersey, USA. 26 – 28.
- Trlica MJ, Rittenhouse LR. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, **3**: 21 – 23.
- Turner CL, Seastedt TR, Dyer MI. 1993. Maximization of aboveground production in grasslands: The role of defoliation frequency, intensity and history. *Ecological Applications*, **3**: 175 – 186.
- Verkaar HJ. 1988. Are defoliations beneficial for their host plants in terrestrial ecosystems? —A review. *Acta Botanica Neerlandica*, **37**: 137 – 152.
- Vickery PJ. 1972. Grazing and net primary production of temperate grassland. *Journal of Applied Ecology*, **9**: 307 – 314.
- Vitousek PM, Howarth RW. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, **13**: 87 – 115.
- Wienhold BJ, Hendrickson JR, Karn JF. 2001. Pasture management influences on soil properties in the Northern Great Plains. *Journal of Soil and Water Conservation*, **56**: 27 – 31.
- Wilson JB, Agnew ADQ. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research*, **23**: 263 – 336.
- 
- 作者简介 董全民,男,1972年生,博士,研究员,主要从事高寒草地放牧管理和黑土滩退化草地的恢复与重建等方面的研究工作。发表论文130余篇,其中SCI收录10篇,专著4部。E-mail: qmdong@qhmky.com; dqm850@sina.com  
责任编辑 王伟
-