

草原区沙地草地植物的避牧性

赵 钢¹, 赵秀芬²

(1 仲恺农业技术学院 生命科学学院, 广东 广州 510225; 2 青岛农业大学 生态环境学院, 山东 青岛 266109)

摘要:以浑善达克沙地草地为研究对象,研究了74种草地植物的避牧性。74种沙地草地植物的避牧强度变动于0.36~1.00。其中避牧强度为1的有21种,为0.90~0.99的34种,为0.80~0.89的11种,为0.70~0.79的4种,≤0.70的4种。根据沙地草地植物的避牧强度,将74种草地植物划分为4种类型,即强度避牧植物、中度避牧植物、弱避牧植物和不避牧植物。植物避牧的机制主要有化学避牧机制、低频度避牧机制、低矮型避牧机制、粗糙型避牧机制。植物的避牧性与其盖度、高度、密度、频度、产量、优势度具有一定的负相关性($P < 0.05$)。

关键词:避牧性; 避牧机制; 避牧植物

中图分类号:S812; Q149

文献标识码:A

文章编号:1001-411X(2008)04-0021-05

Grazing Avoidance of Sand Pasture Plants in Steppe Zone

ZHAO Gang¹, ZHAO Xiu-fen²

(1 College of Life Sciences, Zhongkai University of Agriculture and Technology, Guangzhou 510225, China;

2 College of Resources and Environmental Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: The grazing avoidance of 74 species of plants in sand pasture in steppe was studied. The results showed that grazing avoidance intensity of all studied plants ranged from 0.36 – 1.00. The plant species, that were with the grazing avoidance intensity 1.00, 0.90 – 0.99, 0.80 – 0.89, 0.70 – 0.79, and ≤ 0.70, were 21, 34, 11, 4 and 4, respectively. The plants with different grazing avoidance intensity were divided into 4 groups: plants with high, middle, low, and without grazing avoidance intensity. The mechanism of the grazing avoidance would be the mechanism with chemical materials, low appearance frequency, low height growth, or rough configuration characteristics. The grazing avoidance of plant was negatively related with its coverage, height, density, frequency, aboveground biomass, and dominance ($P < 0.05$).

Key words: grazing avoidance; mechanism of grazing avoidance; grazing avoiding plant

植物避牧性是指植物逃避放牧家畜采食的特性,主要由植物的防卫机制和躲避机制构成。为了达到避牧的目的,有些植物发育了芒、刺,有些植物表皮覆盖着表皮毛或包被着蜡质或硅质等。植物的这些特征,极大地降低了植物的适口性^[1],具有良好的避牧作用。有些植物则是通过减少长营养枝和生殖枝的数量,降低其高度、减少叶片数、缩小叶面积^[2,3]和叶片的垂直角度和长度、加大茎/叶比率等方式,减少植物被家畜采食的可能性^[4]。针茅 *Stipa capillata* 在结实期也常常由于颖果尖端的倒刺而引起绵羊口腔外伤,并因此而影响绵羊的采食。

在草原生态系统中,随着放牧强度的增加,高大植物常常被中型植物和矮小植物所取代^[5],植物的枝条由直立型转变为匍匐型或平卧型^[6],草群的高度也在逐步降低,层次减少,结构简单化^[7]。因此,具有长期放牧历史的植物,不仅改变了植物枝条在空间的位置配置,使矮小、平卧或匍匐的植物被家畜采食的数量和比例大大减少,提高了牧草植物的避牧能力^[8,9],而且表现出更高的遗传多样性^[10]。此外,许多植物体内含有不同种类的次生代谢物质(如生物碱、强心苷、有机酸、单宁、鞣质等),家畜通过放牧学会了躲避采食这些有毒植物^[11],使之也具有很

收稿日期:2008-02-28

作者简介:赵 钢(1958—),男,教授,博士,E-mail:zhaogangnmg@sina.com

基金项目:国家自然科学基金项目(39560059)

强的避牧作用^[12-14]。例如藨草 *Phalaris arundinacea* 含有的生物碱已被证明减少了绵羊和牛的采食^[15-16]。为深入了解草地植物的避牧性表现及其与植物抗拉强度之间的关系,本文通过蒙古牛和蒙古羊的放牧试验进行了研究,以便为更好地对沙地放牧草地进行利用提供理论依据。

1 试验区自然概况

试验区位于内蒙古锡林郭勒盟多伦县境内的浑善达克沙地东南缘。据多伦县气象站观测,该地区年平均气温为 1.6℃,年平均降水量为 386.2 mm。平均气温最高月为 6、7、8 月,平均气温分别为 15.9、18.7 和 16.8℃。降水量也主要集中于 6、7、8 月,其平均降水量分别为 61.7、108.5 和 88.1 mm。仅此 3 个月的降水量已达 258.3 mm,占全年降水量的 66.88%,表现为水热的良好配合,有利于植物的生长发育。气温最低月为 1 月,多年平均为 -18.1℃。

试验区由不同的地形构成,主要为固定沙丘和丘间低地。植被类型因地形的不同而有所不同。在阴坡一般除了有片状的山杨 *Populus davidiana*、白桦 *Betula platyphylla* 林地外,还有山荆子 *Malus baccata*、稠李 *Prunus padus*、虎榛子 *Ostrya davidiana*、小黄柳 *Salix flavida* 等多种灌木组成的灌丛。除了林地和灌丛外,阴坡半阴坡分布的主要是草甸和草甸草原,主要植物有线叶菊 *Filifolium sibiricum*、小黄花菜 *Hemerocallis minor*、黄囊苔草 *Carex korshinskyi*、地榆 *Sanguisorba officinalis*、菊叶委陵菜 *Potentilla tanacetifolia*、蓝盆花 *Scabiosa comosa* 等。阳坡为典型草原,主要优势植物有大针茅 *Stipa grandis*、羊草 *Leymus chinensis*、羊茅 *Festuca ovina*、糙隐子草 *Cleistogenes schuorrosa*、冷蒿 *Artemisia frigida*、褐沙蒿 *Artemisia intramongolica* 等。在丘间低地则以羊草草地为主,优势植物还有冰草 *Agropyron cristatum* 等。

2 材料与方法

2.1 采食口数的测定

绵羊和牛的采食口数测定采用跟群观测法。具体做法是:试验人员跟群放牧,观察记录牛、羊的采食行为,包括采食的牧草种类、留茬高度、单口采食量和采食速度,然后,每天分 4 次记录每一头家畜的采食“菜单”,即 10 min 内采食的植物种类以及每种植物采食的口数。最后计算出家畜采食的植物种类数及平均“菜单”,即每种植物在 10 min 内被采食的口数占总采食口数的百分比的平均数。

2.2 植物避牧性的计算方法

植物的避牧性用避牧强度表示,采用算法,用植物被采食数量占家畜总采食量的比例表示。由于

冬季的采食对植物的影响较小,所以,在计算植物避牧性时,只计算春、夏、秋 3 个季节,未考虑冬季采食的影响。植物的避牧强度的具体函数表达式如下:

$$A_i = 1 - 1/nk \sum G_{ijk}, \quad (1)$$

式中: A_i 为 i 植物的避牧强度, $i = 1, 2, \dots, m$; G_{ijk} 为 j 家畜种类在 h 季节采食 i 植物的相对采食口数, $j = 1, 2, \dots, n$; $h = 1, 2, \dots, k$ 。

2.3 植物避牧类型的划分方法

根据由式(1)计算得到的植物避牧强度的大小划分植物的避牧类型。避牧强度 0.95 ~ 1.00 为强度避牧植物,避牧强度 0.85 ~ 0.94 为中度避牧植物,避牧强度 0.70 ~ 0.84 为弱避牧植物,避牧强度 < 0.70 为不避牧植物。

2.4 植物数量特征的测定

植物数量特征采用样方法测定:高度、密度采用实测法,盖度采用目测估计法;频度采用 10 个随机设置的 0.5 m × 0.5 m 样方测定;产草量采用 0.5 m × 0.5 m 样方测定,10 次重复取平均值。优势度 = (相对高度 + 相对密度 + 相对频度 + 相对盖度 + 相对产草量)/5。

3 结果与分析

3.1 植物的避牧强度

进行避牧性观察和计算的 74 种沙地草地植物的避牧强度(表 1)变动于 0.36 ~ 1.00,但绝大多数植物(共有 55 种,占 74 种草地植物的 74.32%)的避牧强度位于 0.90 ~ 1.00。其中避牧强度等于 1 的有 21 种,占 28.38%;避牧强度 0.90 ~ 0.99 的有 34 种,占 45.95%;避牧强度 0.80 ~ 0.89 的有 11 种,占 14.86%;避牧强度 0.70 ~ 0.79 的 4 种,占 5.41%;避牧强度 0.6 ~ 0.69、0.5 ~ 0.59、0.40 ~ 0.49、0.30 ~ 0.39 的植物各 1 种,各占 1.35%。

3.2 沙地草地植物的避牧类型

按照沙地草地植物的避牧强度等级,可以将沙地草地植物划分为以下几种类型:

3.2.1 强度避牧植物 以狼毒、百里香、白头翁、小檗等为代表的 39 种植物构成了草地强避牧植物类,避牧强度 0.95 ~ 1.00。该类植物通常在群落中的作用较小,或者具有比较特殊的形态、解剖结构、化学成分等特点,在生长季中,被家畜采食的概率小于 5%。

3.2.2 中度避牧植物 该类植物由褐沙蒿、地榆、叉分蓼等 20 种植物构成,避牧强度 0.85 ~ 0.94。该类植物在群落中的作用大于前一类植物,在家畜日粮中占有一定的比例,但在家畜日粮中最高不超过 10%。

表1 沙地草地植物避牧性
Tab.1 The grazing avoidance of plants in sand pasture

植物种类 species	避牧强度 grazing avoidance	植物种类 species	避牧强度 grazing avoidance
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	1.00	小檗 <i>Berberis poirerii</i>	0.95
野韭 <i>Allium ramosum</i>	1.00	大车前 <i>Plantago major</i>	0.95
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	1.00	砂珍棘豆 <i>Oxytropis psammocharis</i>	0.94
少叶早熟禾 <i>Poa paucifolia</i>	1.00	火絨草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	0.94
全缘蠡吾 <i>Ligularia mongolica</i>	1.00	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurica</i>	0.94
米口袋 <i>Gueldenstaedtia verna</i>	1.00	细叶葱 <i>Allium tenuissimum</i>	0.93
毛茛 <i>Ranunculus japonicus</i>	1.00	万年蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	0.93
龙胆 <i>Gentiana scabra</i>	1.00	祁洲漏芦 <i>Stemmacantha uniflora</i>	0.93
柳穿鱼 <i>Linaria vulgaris</i>	1.00	麦瓶草 <i>Silene conoidea</i>	0.93
鳞叶龙胆 <i>Gentiana squarrosa</i>	1.00	褐沙蒿 <i>Artemisia intramongolica</i>	0.93
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	1.00	地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	0.93
花旗杆 <i>Dontostemon dentatus</i>	1.00	达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	0.93
防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>	1.00	直立黄芪 <i>Astragalus adsurgens</i>	0.92
遏蓝菜 <i>Thlaspi arvense</i>	1.00	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.92
多叶棘豆 <i>Oxytropis myriophylla</i>	1.00	蓝盆花 <i>Scabiosa comsa</i>	0.92
钝叶瓦松 <i>Orostachys malacophyllus</i>	1.00	叉分蓼 <i>Polygonum divaricatum</i>	0.92
大苞鸢尾 <i>Iris bungei</i>	1.00	问荆 <i>Equisetum arvense</i>	0.91
柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	1.00	抱茎苦买 <i>Ixeris sonchifolia</i>	0.90
草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	1.00	瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	0.89
糙叶黄芪 <i>Astragalus scaberrimus</i>	1.00	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	0.89
百里香 <i>Thymus mongolicus</i>	1.00	大油芒 <i>Miscanthus sinensis</i>	0.88
野胡麻 <i>Dodartia orientalis</i>	0.99	棉团铁线连 <i>Clematis hexapetala</i>	0.87
细叶婆婆纳 <i>Veronica linariifolia</i>	0.99	马蔺 <i>Iris lectea</i>	0.84
披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	0.99	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.82
山韭 <i>Allium senescens</i>	0.98	扁蓿豆 <i>Trigonella ruthennica</i>	0.82
荆芥 <i>Schizonepeta tenuifolia</i>	0.98	线叶菊 <i>Filifolium sibiricum</i>	0.81
细叶鸢尾 <i>Iris tenuifolia</i>	0.97	无芒雀麦 <i>Bromus inermis</i>	0.81
天冬 <i>Asparagus cochinchinensis</i>	0.97	柔毛蒿 <i>Artemisia commutata</i>	0.81
双齿葱 <i>Allium bidentatum</i>	0.97	菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	0.80
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	0.96	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.76
硬毛棘豆 <i>Oxytropis hirta</i>	0.96	苔草 <i>Carex korshinskyi</i>	0.76
小酸模 <i>Rumex acetosella</i>	0.96	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.74
山野豌豆 <i>Vicia amoena</i>	0.96	糙隐子草 <i>Cleistogenes schuorrosa</i>	0.70
麻花头 <i>Serratula centauroides</i>	0.96	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.68
蓝刺头 <i>Echinops latifolius</i>	0.96	落草 <i>Koeleria cristata</i>	0.58
红纹马先蒿 <i>Pedicularis striata</i>	0.96	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.40
白头翁 <i>Pulsitilla chinensis</i>	0.96	小黄花菜 <i>Hemerocallis minor</i>	0.36

3.2.3 弱避牧植物 以冷蒿、扁蓿豆等11种植物构成,避牧强度0.70~0.84。此类植物在群落中具有一定的作用,在家畜的日粮构成中占有重要地位,在某些季节里,成为家畜日粮的主要组成成分。

3.2.4 不避牧植物 由冰草、落草 *Koeleria cristata*、羊草和小黄花菜4种植物组成。该类植物在草地中作用一般,在家畜日粮中的比重一般在10%左右。在生长季中,该类植物至少在2个季节被家畜采食,甚至于在整个生长季均被家畜采食。

3.3 植物避牧性与植物数量特征的关系

相关分析表明,植物的避牧性与其盖度、高度、密度、频度和产草量(四度一量)以及与优势度都具有一定的负相关性(图1)。尽管这种相关关系比较小,但显著性分析表明,这种相关性已经达到0.05水平的显著性差异,说明这种负相关关系是真实存在的。这表明随着植物在群落中的作用增加,其遭受放牧家畜采食的可能性增加,植物的避牧性随之下降。这也再次证实,前述植物出现率低是植物避牧机制之一的推测是正确的。

应该注意的是,避牧强度与植物“四度一量”以及优势度的相关性中,来自盖度、生物量和优势度的影响仅有 $1/5 \sim 1/4$,而植物高度、频度和密度的影响更小. 这种现象的出现,意味着除了植物本身的“四度一量”及其优势度对其避牧性有影响外,还存在其他的影响因素. 例如,在避牧强度的计算中,既包括

了许多未被家畜采食的植物,又包括了家畜采食的植物. 这些植物以不同的避牧机制减少被采食的几率和比例. 这样,那些具有不同避牧机制但具有相同避牧强度的植物,因为其“四度一量”及优势度大小不同,导致其“四度一量”和优势度不能完全解释其避牧性的强弱.

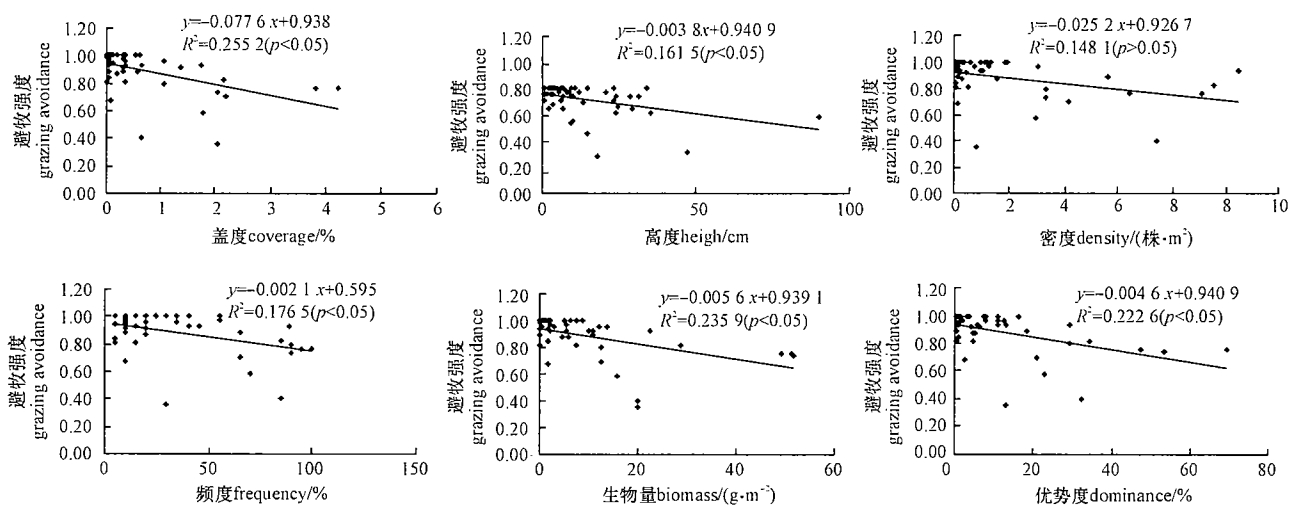


图1 避牧性与植物盖度、高度、密度、频度、生物量及优势度的关系

Fig. 1 The relationship between grazing avoidance of plant and it's coverage, height, density, frequency, aboveground biomass and dominance

4 讨论

本试验所观察的 74 种植物中,虽然有些植物的避牧强度相同,但避牧的机制可能大不相同. 根据初步分析,大致可以分为以下几类:

4.1 化学避牧机制

采用此类机制的植物,体内通常含有一种或若干种特殊化学物质,能够导致家畜采食后产生不适反应、或者是散发出某种气味,引起家畜的拒食反应. 在试验区内,具有此类避牧机制的植物有星毛委陵菜、全缘蠡吾、毛茛、龙胆、柳穿鱼、狼毒、花旗杆、防风、遏蓝菜、细叶婆婆纳、荆芥、猪毛蒿、白头翁、万年蒿、问荆、瓣蕊唐松草等.

在测产与采食观察记录中未记载,但在预备试验中观察到的此类植物还有藜芦 *Veratrum nigrum*. 该植物是依赖体内化学物质的生产和积累防御家畜采食的典型. 藜芦在春季萌发期内,其嫩绿色的叶尖刚刚露出地面时,与其他植物具有非常鲜明的对比. 因此,偶尔会被没有经验的幼龄蒙古羊所采食,但极少量的采食即可引起蒙古羊流涎、呕吐等症状. 据当地牧工介绍,试验区内每年春季都会出现蒙古羊藜芦中毒的现象,但家畜死亡现象还未见到,也未发现蒙古牛的中毒现象. 蒙古羊经历了 1 次中毒之后,终身不再采食该种植物. 而藜芦被采食的部分仅是叶

片尖端极小的一小部分,对其后续的生长和发育不会造成不良影响. 因此,藜芦叶尖早春刚出土时,其显著区别于其他植物的醒目的嫩绿色,应该是一种向家畜宣布自己有毒的警示色. 而蒙古羊则通过学习,获得了躲避藜芦的采食行为.

狼毒是本类植物中另一种具有鲜明特点的植物. 在草地植物群落中,狼毒从春季萌发到秋季枯黄,蒙古牛和蒙古羊均不采食. 该植物顶端的红色花蕾,几乎从萌发之日起,在群落中就非常醒目. 同时,该植物具有强烈的恶臭味,无论是蒙古牛还是蒙古羊都避而远之. 可以认为,狼毒鲜明的红色花蕾,也是一种具有避牧作用的警示标志.

4.2 低频度避牧机制

具有该类机制的植物在群落中以低频度出现,减少了家畜采食的可能性. 强度避牧植物和中度避牧植物中的很多植物就属于此类,如中华隐子草、野韭、少叶早熟禾、米口袋、大苞鸢尾、草木樨状黄芪、野胡麻、山韭、硬毛棘豆、小酸模、山野豌豆、麻花头、火绒草、二裂委陵菜、细叶葱、祁洲漏芦、麦瓶草、达乌里胡枝子、直立黄芪、草地早熟禾、叉分蓼、问荆、抱茎苦买等. 因此可以认为,伴生植物在植物群落中以随机分布形式存在,是植物躲避家畜采食的一种适应机制.

4.3 低矮型避牧机制

具有该类避牧机制的植物以低矮、匍匐或平卧生长的形态特征减少家畜采食的几率和采食的比例,如鳞叶龙胆、多叶棘豆、钝叶瓦松、糙叶黄芪、百里香、大车前、砂珍棘豆、达乌里胡枝子、蓝盆花等,其植物体非常低矮,垂直高度一般不超过 10 cm,在生长季的大部分时间里,其垂直高度甚至低于 5~6 cm,最高不超过 20 cm. 因此,当这些植物在草地中与其他比较高大的植物(如羊草、冰草)或丛生植物(如羊茅、糙隐子草等)生长在一起时,减少了被家畜采食的数量和次数. 在试验中,虽然在草地中见到过钝叶瓦松被采食的残留植株,但总体来看,低矮的植物,特别是当其生长于其他植株较高的植物下层时,常常被放牧家畜所忽视.

4.4 粗糙型避牧机制

具有该类避牧机制的植物是通过一定的解剖结构或表皮结构特征,降低其适口性或增加家畜采食的难度,从而达到避牧目的. 例如:细叶鸢尾、大苞鸢尾等植物的柔韧性很高,使其抗拉强度增加;小檗、蓝刺头等植物体表有刺,增加了家畜采食的难度;多叶棘豆、糙叶黄芪、硬毛棘豆、砂珍棘豆、火绒草和星毛委陵菜等植物体表覆被着各种不同的毛,降低了植物的适口性;红纹马先蒿、少叶早熟禾、草木樨状黄芪、天冬等植物体老化迅速,叶片比例小而茎秆比例大,同样降低了植物的适口性. 因此,具有此类特征的植物,常常具有比较高的避牧强度.

当然,有些植物避牧性仅依赖于一种避牧机制,但也有些植物的避牧性是几种避牧机制同时起作用的结果. 例如鳞叶龙胆就同时具有低矮、低频度 2 种避牧机制.

参考文献:

- [1] COOPER S M, OWEN-SMITH N. Effects of plant spines-cense on large mammalian herbivores [J]. *Oecologia*, 1986, 68: 446-455.
- [2] ALEXANDER K I, THOMPSON K. The effect of clipping frequency on the competitive interaction between two perennial grass species[J]. *Oecologia*, 1982, 53: 251-254.
- [3] DETLING J K, PAINTER E L. Defoliation responses of western wheatgrass populations with diverse histories of prairie dog grazing[J]. *Oecologia*, 1983, 57: 65-71.
- [4] BRISKE D D. Plant response to defoliation: Morphological considerations and allocation priorities [C] // JOSS P J, LYNCH P W, WILLIAMS O B. *Rangelands: A resource under siege*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 425-427.
- [5] BELSKY A J. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3: 187-200.
- [6] 李永宏,汪诗平. 草原植物对家畜放牧的营养繁殖对策初探[C] //中国科学院草原生态定位站. 草原生态系统研究:第5集. 北京:科学出版社,1997: 23-31.
- [7] 李德新. 放牧对克氏针茅草原影响的初步研究[J]. *中国草原*, 1980, (2): 1-8(12).
- [8] STOBBS T H. The effect of plant structure on the intake of tropical pastures: I. Variation in the bite size of grazing cattle[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1973, 24: 809-819.
- [9] HOFMANN R R. Anatomy of the gastro-intestinal tract [C] // CHURCH D C. *The ruminant animal: Digestive physiology and nutrition*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall Publications, 1988: 14-43.
- [10] FU Yong-bi, THOMPSON D, WILLMS W, et al. Long-term grazing effects on genetic variability in mountain rough fescue[J]. *Rangeland Ecology and Management*, 2005, 58(6): 637-642.
- [11] PROVENZA F D, VILLALBA J J, HASKELL J, et al. The value to herbivores of plant physical and chemical diversity in time and space[J]. *Crop Science*, 2007, 47: 382-398.
- [12] RALPHS M H, PANTER K E, GAY C, et al. Cattle consumption of velvet lupine (*Lupinus leucophyllus* Dougl.) in the channel scablands of eastern Washington [J]. *Rangeland Ecology and Management*, 2006, 59(2): 204-207.
- [13] LEVIN D A. The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1976, 27: 121-159.
- [14] LEVIN D A. Alkaloid-bearing plants: An ecogeographic perspective[J]. *American Naturalist*, 1976, 110: 261-284.
- [15] SIMONS A B, MARTEN G C. Relationship of indole alkaloides to palatability of *Phalaris arundinacea* L[J]. *Agronomy Journal*, 1971, 63: 915-919.
- [16] MARTEN G C, JORDAN R M, HOVIN A W. Biological significance of reed canarygrass alkaloids and associated palatability variation to grazing sheep and cattle[J]. *Agronomy Journal*, 1976, 68: 909-914.

【责任编辑 李晓卉】