

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2021-0440

冯斌, 董全民, 刘文亭, 孙彩彩, 刘玉祯, 李彩弟, 魏琳娜, 时光, 张小芳, 杨晓霞. 矮生嵩草对牦牛和藏羊放牧的响应机制. 草业科学, 2022, 39(6): 1129-1139.

FENG B, DONG Q M, LIU W T, SUN C C, LIU Y Z, LI C D, WEI L N, SHI G, ZHANG X F, YANG X X. Response mechanisms of *Kobresia humilis* to grazing of yaks and Tibetan sheep. Pratacultural Science, 2022, 39(6): 1129-1139.

矮生嵩草对牦牛和藏羊放牧的响应机制

冯 斌, 董全民, 刘文亭, 孙彩彩, 刘玉祯, 李彩弟,
魏琳娜, 时 光, 张小芳, 杨晓霞

(青海大学畜牧兽医科学院 / 青海省畜牧兽医科学院 / 青海大学青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海 西宁 810016)

摘要: 为探讨矮生嵩草 (*Kobresia humilis*) 性状在中度放牧利用下对不同家畜的响应机制, 开展了牦牛和藏羊单独放牧的控制试验, 这对研究中度放牧利用下高寒草地生产力和稳定性的维持具有重要的意义。本研究测定了牦牛和藏羊放牧利用下矮生嵩草形态学及生理生化方面的 10 个指标: 单株重、株高、比叶面积、比叶重、叶片厚度、叶绿素含量、叶干物质含量及叶片碳、氮、磷含量。结果显示: 1) 与禁牧相比矮生嵩草部分性状对放牧家畜有显著的响应, 株高、比叶重和叶片厚度显著降低 ($P < 0.05$), 单株重和比叶面积显著增加 ($P < 0.05$), 且在牦牛放牧和藏羊放牧之间矮生嵩草单株重亦有显著差异 ($P < 0.05$); 生理生化指标在不同的放牧处理下并无显著变化。2) 各性状间的相关性分析及不同性状对放牧的敏感程度表明, 矮生嵩草对放牧主要以非对称性响应为主。研究结果表明: 1) 中度放牧促进了矮生嵩草的生长和更新, 有利于该群落的稳定和生产力维持。2) 牦牛放牧和藏羊放牧对矮生嵩草的影响是趋同的, 但矮生嵩草对不同的家畜类型响应尺度存在差异, 依据变异系数和变异率可知放牧牦牛对矮生嵩草株高、单株重、比叶面积、比叶重和叶片厚度的影响高于放牧藏羊。综上所述: 中度放牧增强了矮生嵩草的耐牧性和适应性, 且基于牦牛、藏羊采食强度的不同矮生嵩草对二者的响应机制也存在一定差异。

关键词: 中度放牧; 高寒草地; 单株重; 比叶面积; 非对称响应; 家畜类型; 性状

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2022)06-1129-11

Response mechanisms of *Kobresia humilis* to grazing of yaks and Tibetan sheep

FENG Bin, DONG Quanmin, LIU Wenting, SUN Caicai, LIU Yuzhen, LI Caidi,

WEI Linna, SHI Guang, ZHANG Xiaofang, YANG Xiaoxia

(Qinghai University Academy of Animal Science and Veterinary Medicine / Qinghai Academy of Animal and Veterinary Science / Qinghai University, Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xi'ning 810016, Qinghai, China)

Abstract: The response mechanisms of *Kobresia humilis* to livestock grazing were studied in control experiments with Yak and Tibetan sheep to clarify the maintenance of productivity and stability of Alpine grassland under moderate grazing. Ten morphological, physiological, and biochemical indices of *K. humilis* were measured under different grazing conditions: Individual weight, plant height, specific leaf area, specific leaf weight, leaf thickness, leaf chlorophyll content, leaf dry matter content, leaf carbon content, leaf nitrogen content, and leaf phosphorus content. Compared with no grazing, some traits of *K. humilis* have significant response to grazing livestock, with significant decreases in plant height, specific leaf weight, and leaf

收稿日期: 2021-08-12 接受日期: 2022-01-13

基金项目: 青海省科技厅创新平台建设专项 (2020-ZJ-T07); 基于生态系统多功能性的高寒草地放牧管理研究 (2021-ZJ-901); 国家自然科学基金地区科学基金项目 (32160343); 国家自然科学基金联合基金项目 (U20A2007)

第一作者: 冯斌 (1993-), 男, 甘肃武威人, 在读博士生, 研究方向为草地生态与环境保护。E-mail: 18894310769@sina.cn

通信作者: 杨晓霞 (1983-), 女, 青海海东人, 副研究员, 博士, 研究方向为高寒草地生态系统管理。E-mail: xxyang@qhu.edu.cn

thickness ($P < 0.05$), significant increases in individual weight and specific leaf area ($P < 0.05$), and significant differences in individual weight of *K. humilis* between Yak and Tibetan sheep grazing ($P < 0.05$). Correlation analysis and sensitivity of different traits to grazing indicated an asymmetric response mechanism of *K. humilis* to grazing, which was the optimal growth strategy. The study conclusions are that moderate grazing can promote the growth and renewal of *K. humilis*, which is beneficial to the stability and productivity maintenance of the community, and that the effects of grazing on *K. humilis* by Yak and Tibetan sheep are similar, but the response scales of *K. humilis* to different livestock types differ. To sum up: Moderate grazing enhanced the grazing tolerance and adaptability of *K. humilis*, and based on the different feeding intensity of yaks and Tibetan sheep on *K. humilis*, the response mechanism of *K. humilis* to grazing of yaks and Tibetan sheep was also different.

Keywords: moderate grazing; alpine grassland; individual weight; specific leaf area; asymmetric response mechanism; livestock types; traits

Corresponding author: YANG Xiaoxia E-mail: xyyang@qhu.edu.cn

草地作为重要的自然景观,广泛分布于我国北部的蒙古高原和西部的青藏高原,是我国陆地生态系统重要的组成部分,同时也是我国重要的生态屏障^[1]。广袤的草地资源是牧民重要的生产资料,当前放牧作为牧区天然草地最主要的利用方式之一,深刻影响着高寒草地生态系统功能的稳定和生产力的维持。放牧对草地的影响,主要源于家畜的采食、践踏和粪尿排泄等过程。依据采食优化理论,家畜采食过程中对物种的选择是基于能量代谢的权衡,导致家畜具有明显的偏食性^[2-5],此外不同类型家畜取食机制、营养需求和消化器官等方面也存在明显的区别,表明放牧不同类型家畜对草地群落结构、植物形态特征和功能性状的影响可能存在差异^[6-7]。长期以来,植物功能性状和化学计量特征一直是生态学领域所研究的重要内容,对放牧利用下植物功能性状和化学计量特征的研究,有助于认识草畜之间的互作关系。植物性状对环境的响应既反映了植物对资源的获取和利用策略,同时也反映了植物的生存策略。草畜互作对于表征草地群落功能具有重要意义,同时也有助于明晰草种与草地生态系统之间的关系。研究表明,中度放牧有利于草地群落结构和生产力的稳定,促进草地植被的生长更新^[8-9];但放牧会降低草地植被的高度,改变植物的生长策略^[10-12]。有关性状和草地生产力的研究表明,一年生、低矮、匍匐植物相比多年生、高大、直立的物种对放牧的响应更为明显^[13];与禁牧相比,多年连续放牧易造成草地群落草种的整体矮化,叶片质量和株高对放牧响应显著^[14],重度放牧导

致草地生产力下降,减少草种个体生物量^[15]。群落生产力研究表明,草种的比叶面积与生产力存在显著的正相关关系^[16];放牧强度增加短花针茅(*Stipa breviflora*)的可塑性和变异性^[17];基于不同坡向植物叶片功能性状研究表明,受光照影响阳坡可使植物叶片氮含量和比叶重增加^[18];研究表明适度放牧促进草地植被超补偿性生长,增加植物的氮含量^[19-20];草地对放牧的响应,最先体现在物种功能性状的变化上,如放牧导致物种矮小化^[21-22];这一系列研究表明,植物功能性状的变化,是草种为适应环境胁迫进行的一系列与环境相互权衡的生存策略。

青藏高原上,牦牛和藏羊是最重要的两种家畜,有关牦牛和藏羊口腔及消化道结构的研究表明,牦牛口宽、舌头具倒刺,采食时采用“舌扫荡齿切”式,藏羊口窄且拱形门齿高度弯曲,二者在采食行为上有很大的差异^[5, 23]。而物种是群落构建的基本单位,物种形态特征和功能性状对放牧的响应,是研究草地群落结构组成和演替变化的关键之一。矮生嵩草(*Kobresia humilis*)是高寒草地广泛分布的莎草科嵩草属植物,是高寒草地的重要牧草,饲用价值优,是牦牛喜食的牧草,其良好的生长繁殖对高寒草地种群结构的稳定性意义深远^[24],可以有效维持高寒草地的生产力。矮生嵩草种群结构的变化与其在干扰胁迫下生长发育和响应机制紧密相关,而群落优势种的更替更是群落演替的指征^[25]。本研究以高寒草甸化草原优势物种矮生嵩草为研究对象,以不同类型家畜适度放牧利用为基础,研究了不同类型家畜放牧对矮生嵩草性状的影响,通过分

析矮生嵩草性状对不同类型家畜放牧的敏感性及各性状之间的相关性,揭示矮生嵩草性状在不同类型家畜放牧下的差异化响应机制,为放牧制度的制定与评价提供基础数据和理论依据。

1 材料与方

1.1 试验地概况

试验样地位于青海省海北藏族自治州海晏县西海镇(36°55'13" N, 100°56'22" E, 海拔 3 000~3 100 m)(图 1),该地区天然草地以放牧牦牛、藏羊为主要的利用方式,放牧强度适中,过度放牧的现象并不常见。区域气候属高原大陆性气候,年平均降水量 400 mm 左右,年平均气温 1.5 ℃,年日照时数 2 580~2 750 h。区域土壤类型为高山草甸土。全年牧草生长季短,5 月底 6 月初牧草返青,7 月底 8 月初牧草进入生长旺季,9 月底 10 月初牧草进入枯黄期。矮生嵩草为研究样地优势物种,在禁牧处理下其重要值为 25%^[26-27]。

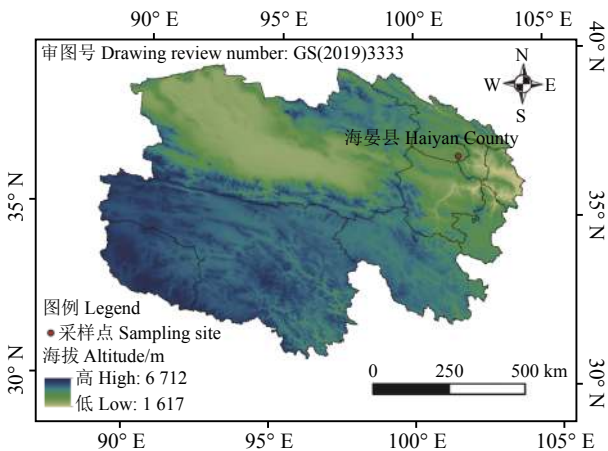


图 1 试验样地地理位置
Figure 1 Geographical location of the experimental plot

表 1 放牧试验设计
Table 1 Experimental design of grazing

处理 Treatment	牦牛数量 Number of yak/head	藏羊数量 Number of sheep/head	小区面积 Area of plot/hm ²
禁牧(NG) No grazing	0	0	0.05
牦牛放牧(YG) Yak grazing	1	0	0.26
藏羊放牧(SG) Tibetan sheep grazing	0	2	0.17

1.2 试验设计

放牧小区建立于 2014 年,2019 年取样。试验设有禁牧(NG)、牦牛放牧(YG)、藏羊放牧(SG) 3 个处理,每个处理设有 3 个重复,共有 9 个试验小区(表 1)。放牧强度为中等强度(11.6 羊单位·hm⁻²),即在植物生长季将家畜对牧草的利用率控制在 50% 左右。放牧在植物生长的暖季,即每年的 6 月到 10 月进行;为保证放牧利用率,在各小区放置 3 个扣笼,通过放牧前后扣笼内外植被高度和生物量的变化判定其利用率,每月在放牧小区中放牧 10 d 左右,当牧草利用率达到 50% 左右时,将放家畜赶至邻近草地放牧。放牧公牦牛年龄为 1.5 岁的亚成体,体重为(100±5) kg;放牧公藏羊年龄为 1 岁的亚成体,体重为(30±2) kg。每头牦牛干物质日摄入量为(3.7±0.7) kg^[28],每只藏羊干物质日摄入量(1.2±0.2) kg^[29],即 1 头牦牛干物质日摄入量约等于 3 只藏羊干物质日摄入量^[26]。

1.3 取样与测定

取样于 2019 年 7 月-8 月植物生长盛期进行,为确保试验结果只受放牧处理的影响,试验采样在一周内完成。以每个放牧小区对角为基准,设置两条 2 m 宽的条状取样带,每个试验小区内随机选取完整矮生嵩草 30 株进行性状测定。叶性状测定时选取成熟新鲜叶片,枯死叶片不作测量。本研究测定的 10 个指标如下:1) 整株性状:单株重(individual weight, IW)、株高(plant height, PH)。2) 叶性状:比叶面积(specific leaf area, SLA)、比叶重(specific leaf weight, SLW)、叶片厚度(leaf thickness, LT)、叶绿素含量(leaf chlorophyll content, LCHC)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)、叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)、叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)、叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC)。

单株重:随机在各处理中选取完整植株 30 株,齐地面剪下后冲洗干净基部泥土带回试验室,在 85 ℃ 下烘干至恒重后,每株使用分析天平单独称重,每个试验小区中单株重以 30 株平均值计;植株高度:使用钢卷尺测量植株自然高度,每个试验小区中的株高以 30 株平均高度计算;比叶面积、比叶重:随机选取 30 片完整叶片,用扫描仪(CanoScan, Vietnam, 2017)扫描叶片平铺照片,用软件 ImageJ

计算总叶面积,并将扫描后的叶片在 85 ℃ 下烘干至恒重后进行称重(比叶面积 = 叶面积/叶干重;比叶重 = 叶干重/叶面积);叶片厚度:选取 30 片完整叶片,用高精度电子螺旋测微仪测量其厚度,每个试验小区中的叶厚以 30 片完整叶片平均叶厚计算;叶绿素含量:选取新鲜叶片称量后,用乙醇(95%)提取叶绿素,用紫外分光光度计测定其在 665、649 nm 下的吸光度后,计算叶绿素 a、叶绿素 b 含量;叶干物质含量:在各处理中随机选取 30 株矮生嵩草,齐地面剪下后带回实验室进行茎叶分离后,使用分析天平称量叶鲜重,在 85 ℃ 下烘干至恒重后称量其干重;叶片碳含量:将测定叶干物质含量后的叶片用球磨仪(Retsch MM400, Germany, 2019)粉碎备用,使用 Elementar (Vario EL Cube, Germany, 2016)元素分析仪测定;叶片氮含量:将测定叶干物质含量后的叶片用球磨仪粉碎备用,使用 Elementar 元素分析仪测定;叶片磷含量:将测定叶干物质含量后的叶片用球磨仪粉碎备用,采用钼锑抗比色法测定^[30]。

1.4 数据分析与处理

利用 Excel 2019 整理数据,采用 R 4.0.1 对不同类型家畜放牧下矮生嵩草各指标数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA),结果以平均值 ± 标准误的形式表示。用 Sigmaplot 14.0 绘图。运用 Duncan 对各数据进行处理间的多重比较,采用皮尔森相关系数法(corrplot)对不同类型家畜放

牧下矮生嵩草各指标进行相关性分析。利用变异率和变异系数表示矮生嵩草性状的变异程度,并且由显著性差异及变异率评估其敏感度。公式如下:

$$CV = \frac{\sigma}{\bar{x}};$$
$$VR = \frac{|NG - YG(SG)|}{NG}.$$

式中:CV 为变异系数; $\bar{x}$ 为平均值; σ 为标准差; VR 为变异率; NG 为禁牧样地指标值; YG(SG) 为牦牛单牧(或藏羊单牧)样地指标值。

2 结果与分析

2.1 中度放牧下放牧家畜类型对矮生嵩草性状的影响

2.1.1 中度放牧下放牧家畜类型对矮生嵩草植株性状的影响

两种家畜放牧对矮生嵩草的株高和单株重均产生了显著的影响($P < 0.05$) (图 2)。与禁牧矮生嵩草平均株高 17.66 cm 相比,牦牛放牧矮生嵩草株高降低了 18.7%,藏羊放牧矮生嵩草株高降低了 12.6%,矮生嵩草株高在两个放牧处理之间差异并不显著($P > 0.05$)。与禁牧矮生嵩草平均单株重 0.101 g 相比,矮生嵩草单株重在牦牛放牧和藏羊放牧下均有显著增加,在牦牛放牧下其单株重增加了 75.5%,在藏羊放牧下其单株重增加了 60.7%,矮生嵩草单株重在牦牛放牧和藏羊放牧之间也有显著差异。

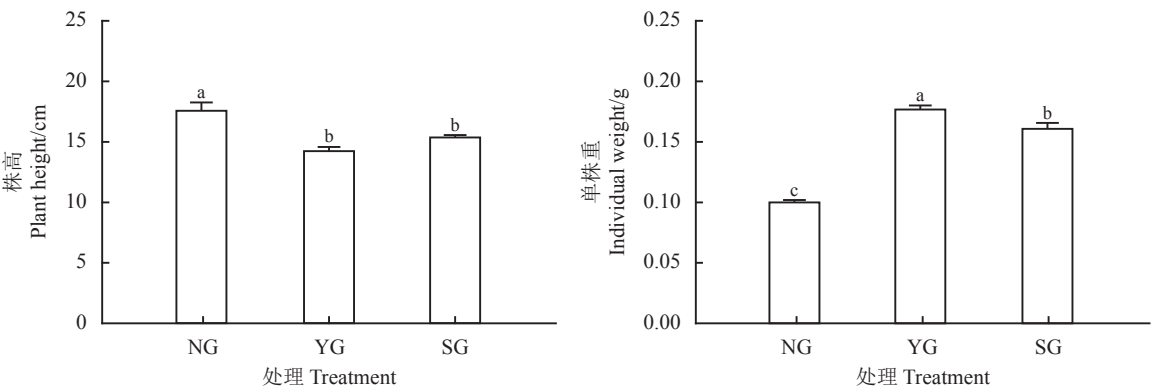


图 2 中度放牧下不同家畜放牧对矮生嵩草整株性状的影响

Figure 2 Effects of moderate grazing by different livestock on whole plant traits of *Kobresia humilis*

NG: 禁牧; YG: 牦牛放牧; SG: 藏羊放牧。不同小写字母代表不同处理之间差异显著 ($P < 0.05$); 下同。
NG: no grazing; YG: yak grazing; SG: Tibetan sheep grazing. Different lowercase letters indicate significant differences between the different treatments at the 0.05 level; this is applicable for the following figures and tables as well.

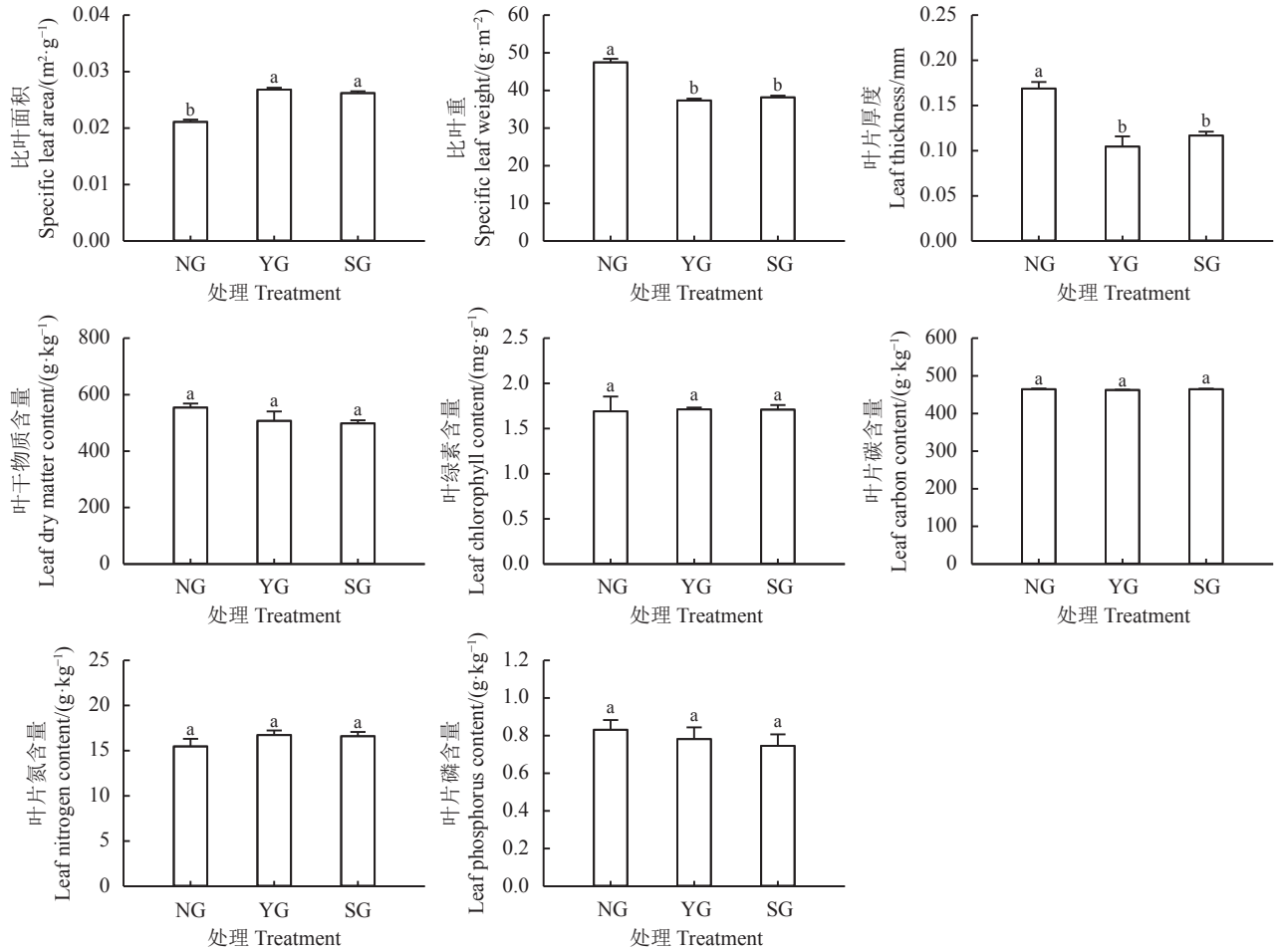


图 3 中度放牧下放牧家畜类型对矮生嵩草叶性状的影响

Figure 3 Effects of grazing livestock types on leaf traits of *Kobresia humilis* under moderate grazing

2.1.2 中度放牧下放牧家畜类型对矮生嵩草叶片性状的影响

两种家畜放牧对矮生嵩草的比叶面积、比叶重和叶片厚度影响显著 ($P < 0.05$) (图 3)。与禁牧矮生嵩草平均比叶面积 $0.021 \text{ m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 相比,放牧显著增加了矮生嵩草的比叶面积,牦牛放牧和藏羊放牧下其比叶面积分别增加了 27.0% 和 24.3%;与禁牧矮生嵩草平均比叶重 $47.47 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 相比,放牧显著降低了矮生嵩草的比叶重,牦牛放牧和藏羊放牧下其比叶重分别降低了 21.3% 和 16.9%;与禁牧矮生嵩草平均叶片厚度 0.168 mm 相比,放牧显著降低了矮生嵩草的叶片厚度,牦牛放牧和藏羊放牧下其叶片厚度分别降低了 38.1% 和 30.8%。以上 3 个指标在两个放牧处理之间均无显著差异。放牧对矮生嵩草的叶干物质含量、叶绿素含量、叶片碳含量、叶片氮含量和叶片磷含量并无显著的影响 ($P > 0.05$),且牦牛放牧和藏羊放牧之间差异不显著。

2.2 中度放牧下矮生嵩草性状对放牧家畜类型的敏感性

以禁牧处理为对照,对矮生嵩草 10 个性状在不同家畜放牧下的变异程度进行分析,以变异系数和变异率来反映各性状的变异程度^[12, 21-22]。牦牛和藏羊放牧对单株重的影响较为突出,而对叶性状影响较小。牦牛放牧和藏羊放牧与禁牧间有显著差异的性状其变异率最小的为 12.56%,故在判断其敏感指标时将 12.56% 作为一个参考值,将变异率大于 12.56% 性状称为敏感性状。据此可知矮生嵩草对放牧响应敏感的性状有:株高、单株重、比叶面积、比叶重和叶片厚度,其余对放牧不敏感的 5 个性状为惰性性状(图 4)。依据变异率和变异系数的不同,矮生嵩草株高、单株重、比叶面积、比叶重、叶片厚度变异性较大,其中单株重的变异性最大,其在牦牛放牧下变异率达到 75.5% (图 4),变异系数为 38.8%。叶干

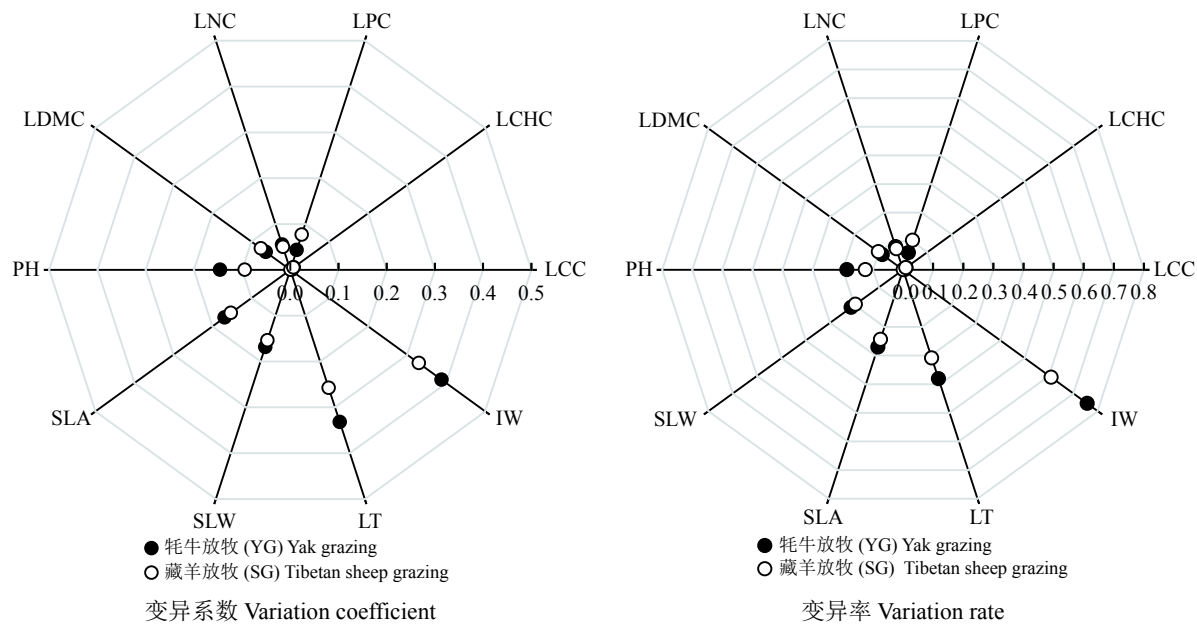


图 4 矮生嵩草不同性状变异系数和变异率比较

Figure 4 Comparison of variation coefficients and variation rates of *Kobresia humilis* traits
LCC: 叶片碳含量; LCHC: 叶绿素含量; LPC: 叶片磷含量; LNC: 叶片氮含量; LDMC: 叶干物质含量; PH: 株高; SLA: 比叶面积; SLW: 比叶重; LT: 叶片厚度; IW: 单株重; 下图同。
LCC: leaf carbon content; LCHC: leaf chlorophyll content; LPC: leaf phosphorus content; LNC: leaf nitrogen content; LDMC: leaf dry matter content; PH: plant height; SLA: specific leaf area; SLW: specific leaf weight; LT: Leaf thickness; IW: individual weight; this is applicable for the following figures as well.

物质含量、叶绿素含量、叶片碳含量、叶片氮含量及叶片磷含量变异性较小，其叶片碳含量变异性最小，在藏羊放牧下变异率仅为 0.05%，变异系数为 0.03%。较敏感的性状具有较高的变异率和变异系数，其变异性很大^[12]。

2.3 不同家畜类型中度放牧下矮生嵩草各性状之间的相关性

相关分析发现 (图 5)，放牧牦牛时，矮生嵩草单株重与株高、叶片厚度呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)，单株重与比叶重呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$)，与比叶面积呈极显著正相关关系。株高与比叶面积呈极显著负相关关系，与比叶重呈极显著正相关关系，与叶片厚度呈显著正相关关系。比叶面积与叶片厚度呈显著负相关关系。比叶重与叶片厚度呈显著正相关关系，其余各指标间相关性并不显著。

放牧藏羊时 (图 5)，矮生嵩草单株重与株高、叶干物质含量呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)，与比叶重、叶片厚度呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$)，与比叶面积呈极显著正相关关系。株高与比叶面积呈极显著负相关关系，与比叶重呈极显著正相关关系，

与叶干物质呈显著正相关关系。比叶面积与叶片厚度、叶干物质含量呈显著负相关关系。比叶重与叶片厚度、叶干物质含量呈显著正相关关系。叶干物质含量与叶片磷含量呈显著正相关关系。其余各指标间相关性并不显著。

3 讨论

3.1 中度干扰下家畜类型对矮生嵩草性状的影响

本研究结果表明，中度放牧条件下，牦牛放牧和藏羊放牧均造成矮生嵩草矮化，这是由于放牧给植物的生长造成了资源分配压力，同时改变了植物的生长策略，高度降低进一步避免被采食^[10-12]。而牦牛放牧和藏羊放牧均使矮生嵩草的单株重有所增加，该结果与羊草 (*Leymus chinensis*) 和克氏针茅 (*Stipa krylovii*) 的研究相异^[21-22]，主要在于矮生嵩草与羊草和克氏针茅形态上存在明显的不同有关，矮生嵩草矮小、丛生。放牧干扰造成整个植物群落矮化，结果可能是低矮丛生型的物种生长得到促进，株丛增大，进而单株重增加^[30]。本研究中牦牛和藏羊放牧显著影响矮生嵩草单株重，可能与牦牛和藏

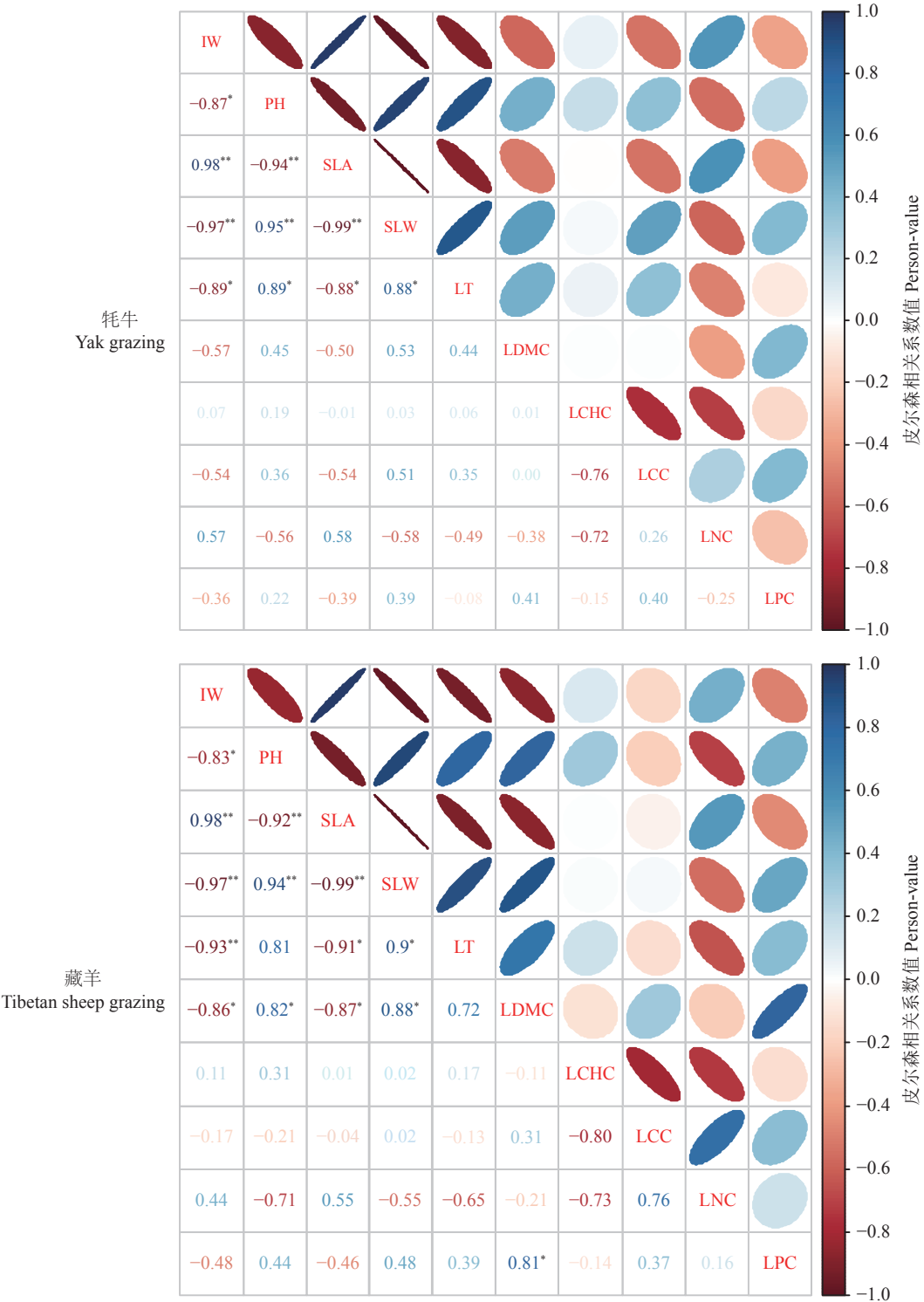


图 5 牦牛、藏羊放牧矮生嵩草各性状之间的相关分析

Figure 5 Correlation analysis between different traits of *Kobresia humilis* on yak grazing and Tibetan sheep grazing

**, *表示分别在 0.01、0.05 水平上相关性显著。
**, * indicate significant correlation at the 0.01 and 0.05 levels, respectively.

羊取食时对物种的选择、偏爱程度不同有关；依据牦牛生长过程中能量代谢的研究结果，牦牛可能对矮生嵩草的选择性高于藏羊^[3, 5]。Wright 等^[31]基于全球范围内 2 548 个物种的叶片数据库，对关键的叶片功能性状指标进行选择建立叶经济型谱表明，比叶面积大、比叶重小、叶片氮含量高、光合速率和

呼吸速率高、叶寿命短是植物“快速投资-收益型”策略体现;比叶面积小、比叶重大、叶片氮含量低、光合速率和呼吸速率低、叶寿命长是植物“缓慢投资-收益型”策略体现。放牧导致矮生嵩草的比叶面积增加、比叶重降低、叶片厚度降低,这表明矮生嵩草在中度放牧干扰下通过“快速投资-收益型”策略增强自身的应变能力,以促进其自身的更新和繁殖。但矮生嵩草叶绿素含量和叶片碳、氮、磷含量在禁牧和不同放牧处理之间差异不显著,虽放牧条件下叶绿素含量和叶片氮含量高于禁牧,这一结果主要基于生理过程和生化反应在植物生长过程中在一个紧密的系统当中进行,而不是相互割裂和独立的,故研究还需进一步深化。依据叶经济型谱其变化佐证了放牧加速了矮生嵩草的生长,可能植物的外部形态特征相较于植物碳、氮、磷化学计量特征具有更高的可塑性和敏感性。大多数研究认为,植物的外部形态对放牧具有较明显的响应特征,这可从其较高的变异率和变异系数看出,其中外部形态特征敏感性状的变异率都大于 12.56%,变异系数都大于 9.48%。此外,植物性状对放牧的响应可能还与放牧年限的长短有关,惰性性状对放牧的响应机制,特别是化学计量特征对放牧的响应机制,其累加效果可能会随着放牧年限的延长而逐渐显现。草地生态系统稳定与生产力的维持,与个体的生长状况紧密相关,与外部形态特征、生理特征及化学计量特征都存在一定的内在联系^[32]。本研究相关分析结果显示,相比叶绿素含量及叶片碳、氮、磷含量等生理和生态化学计量特征性状,矮生嵩草株高、单株重、比叶面积、比叶重、叶片厚度等形态特征性状之间存在显著相关性,表明形态特征性状协同变化是矮生嵩草在中度放牧干扰下的首要响应方式和重要机制。

3.2 中度放牧干扰下矮生嵩草性状对不同家畜类型的非对称性响应

植物性状通常会因环境因子改变做出相应调整,以适应环境干扰对资源再分配造成的异质性,植物对环境变化的响应通常表现为表型可塑性,作为植物生态适应性对策之一。依据 Corner 法则^[33],在不同干扰下,植物自身不同的性状将在一定程度上发生协同性改变,以适应当前环境和资源条件,

如放牧干扰下不同物种单株重和株高协同变化或相异变化,表明株高和单株重之间存在明显的关联性^[27]。本研究结果表明,矮生嵩草不同性状在不同类型家畜放牧下表现出协同变化。在牦牛放牧下矮生嵩草单株重、比叶面积增加,株高、比叶重和叶片厚度减小;藏羊放牧下矮生嵩草单株重、比叶面积增加,株高、比叶重和叶干物质含量降低。部分性状也表现出在不同类型家畜放牧下相异变化,即非对称性响应,如在牦牛放牧下矮生嵩草单株重增加,株高、比叶重和叶片厚度降低;藏羊放牧下矮生嵩草单株重增加,株高、比叶重、叶片厚度和叶干物质含量降低。根据矮生嵩草各性状对放牧的敏感程度,将其株高、单株重、比叶面积、比叶重和叶片厚度划分为敏感指标,将其叶干物质含量、叶绿素含量和叶片碳、氮、磷含量划分为惰性指标,由此可知矮生嵩草对放牧具有非对称响应机制,此类非对称性响应机制普遍存在于生态系统的各个层面及不同类型生态系统当中^[34]。植物对放牧的响应机制通常分为两类,即耐牧性和避牧性。耐牧性形态上表现为新叶的产生和新枝的分蘖,生理上加快了光合过程;避牧性形态上表现为矮化、产生芒刺等,生理上则表现为次生代谢物的增加^[35]。研究矮生嵩草株高、单株重、比叶面积、比叶重在不同类型家畜放牧下的改变结果表明,矮生嵩草性状对放牧非对称性响应,是其对环境要素的权衡,是其最优生长的策略。

4 结论

矮生嵩草对放牧敏感的性状有株高、单株重、比叶面积、比叶重和叶片厚度等表型性状,生理生化指标叶绿素含量和叶片碳、氮、磷含量对放牧并不敏感,且表型性状之间存在显著的相关性。不同类型的家畜放牧对矮生嵩草单株重影响显著,对其余各性状的影响并不显著。而牦牛放牧矮生嵩草单株重变异率显著高于藏羊放牧,表明中度放牧下牦牛更有助于高寒草地矮生嵩草的更新和生长。牦牛放牧和藏羊放牧下矮生嵩草各指标的相关性分析表明,放牧干扰下矮生嵩草各性状具有非对称响应,特别是其株高和单株重的相异变化,是矮生嵩草避牧性和耐牧性交叉响应的突出表现,是维持其最优生长策略的体现。

参考文献 References:

- [1] 任继周. 放牧, 草原生态系统存在的基本方式: 兼论放牧的转型. *自然资源学报*, 2012, 27(8): 1259-1275.
REN J Z. Grazing, the basic form of grassland ecosystem and its transformation. *Journal of Natural Resources*, 2012, 27(8): 1259-1275.
- [2] 王德利, 王岭. 放牧生态学与草地管理的相关概念: I. 偏食性. *草地学报*, 2014, 22(3): 433-438.
WANG D L, WANG L. Notes on the concept of preference in grazing ecology and grassland management. *Acta Agrestia Sinica*, 2014, 22(3): 433-438.
- [3] 王岭, 王德利. 放牧家畜食性选择机制研究进展. *应用生态学报*, 2007, 18(1): 205-211.
WANG L, WANG D L. Research advances in diet selection mechanisms of grazing herbivores. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(1): 205-211.
- [4] 李婷婷, 周立山, 刘丙万. 草食动物与植物之间协同进化研究. *野生动物*, 2010, 31(3): 157-160.
LI T T, ZHOU L S, LIU B W. Review on researches of co-evolution between herbivores and plants. *Chinese Journal of Wildlife*, 2010, 31(3): 157-160.
- [5] 张艳芬, 杨晓霞, 董全民, 张春平, 俞旸, 杨增增, 冯斌, 褚晖, 魏琳娜, 张小芳. 牦牛和藏羊混合放牧对放牧家畜采食量和植物补偿性生长的影响. *草地学报*, 2019, 27(6): 1607-1614.
ZHANG Y F, YANG X X, DONG Q M, ZHANG C P, YU Y, YANG Z Z, FENG B, CHU H, WEI L N, ZHANG X F. Effects of mixed grazing of yak and Tibetan sheep on feed intake of grazing livestock and plant compensation growth. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1607-1614.
- [6] 杜子银, 蔡延江, 王小丹, 张斌. 放牧牦牛行为及其对高寒草地土壤特性的影响研究进展. *草业学报*, 2019, 28(7): 186-197.
DU Z Y, CAI Y J, WANG X D, ZHANG B. Research progress on yak grazing behavior and its influence on the soil properties of alpine grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(7): 186-197.
- [7] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1021-1035.
HE Y Y, GUO S L, WANG Z. Research progress of trade-off relationships of plant functional traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(12): 1021-1035.
- [8] BAI Y F, WU J G, PAN Q M, HUANG J H, WANG Q B, LI F S, BUYANTUYEV A, HAN X G. Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44(5): 1023-1034.
- [9] 蒯晓妍, 邢鹏飞, 张晓琳, 梁艳, 王常慧, 董宽虎. 短期放牧强度对半干旱草地植物群落多样性和生产力的影响. *草地学报*, 2018, 26(6): 1283-1289.
KUAI X Y, XING P F, ZHANG X L, LIANG Y, WANG C H, DONG K H. Effects of short-term grazing intensity on plant community diversity and productivity in semi-arid grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(6): 1283-1289.
- [10] 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 郝敦元. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 268-274.
WANG W, LIANG C Z, LIU Z L, HAO D Y. Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(3): 268-274.
- [11] AN H, LI G Q. Differential effects of grazing on plant functional traits in the desert grassland. *Polish Journal of Ecology*, 2014, 62(2): 239-251.
- [12] 李西良, 刘志英, 侯向阳, 吴新宏, 王珍, 胡静, 武自念. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控. *植物学报*, 2015, 50(2): 159-170.
LI X L, LIU Z Y, HOU X Y, WU X H, WANG Z, HU J, WU Z N. Plant functional traits and their trade-offs in response to grazing: A review. *Chinese Bulletin of Botany*, 2015, 50(2): 159-170.
- [13] DÍAZ S, LAVOREL S, BELLO F D, QUÉTIER F, GRIGULIS K, ROBSON T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, 2007, 104(52): 20684-20689.
- [14] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 2991-2996.
AN H. Effects of grazing disturbance on leaf traits and their interrelationships of plants in desert steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(11): 2991-2996.
- [15] 王玮, 邬建国, 韩兴国. 内蒙古典型草原土壤固碳潜力及其不确定性的估算. *应用生态学报*, 2012, 23(1): 29-37.
WANG W, WU J G, HAN X G. Estimation of soil carbon sequestration potential in typical steppe of Inner Mongolia and associated uncertainty. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(1): 29-37.

- [16] 李瑞新. 内蒙古草原群落多样性格局及其与生产力的关系: 基于物种与功能性状维度. 呼和浩特: 内蒙古大学博士学位论文, 2017.
LI R X. Plant diversity patterns and biodiversity-productivity relationships of steppe in Inner Mongolia: In view of species and functional trait. PhD Thesis. Huhhot: Inner Mongolia University, 2017.
- [17] 李江文, 韩国栋, 李治国, 王忠武, 康萨如拉, 任海燕, 于丰源. 无芒隐子草地上部分功能性状对长期放牧的变异性响应. 草业科学, 2018, 12(5): 1179-1187.
LI J W, HAN G D, LI Z G, WANG Z W, Kangsarula, REN H Y, YU F Y. Variation of response in *Cleistogenes songorica* above-ground part functional traits to long-term grazing in a desert steppe. Pratacultural Science, 2018, 12(5): 1179-1187.
- [18] 肖欣爽. 基于功能性状的亚高寒草甸坡向生境梯度群落构建过程研究. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2016.
XIAO X S. Community assembly on the habitat gradient of slope aspects in sub-alpine meadow based on functional traits. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2016.
- [19] 张婷, 翁月, 姚凤娇, 史印涛, 崔国文, 胡国富. 放牧强度对草甸植物小叶章及土壤化学计量比的影响. 草业学报, 2014, 23(2): 20-28.
ZHANG T, WENG Y, YAO F J, SHI Y T, CUI G W, HU G F. Effect of grazing intensity on ecological stoichiometry of *Deyeuxia angustifolia* and meadow soil. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(2): 20-28.
- [20] 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 39-47.
YIN X R, LIANG C Z, WANG L X, WANG W, LIU Z L, LIU X P. Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 39-47.
- [21] 张璐, 白天晓, 郝匕台, 邢小青, 郭之伟, 宝音陶格涛. 季节性放牧对羊草功能性状的影响. 中国草地学报, 2017, 39(5): 96-101.
ZHANG L, BAI T X, HAO B T, XING X Q, GUO Z W, Baoyintogetao. Effect of seasonal grazing on plant functional traits of *Leymus chinensis*. Chinese Journal of Grassland, 2017, 39(5): 96-101.
- [22] 邢小青, 郝匕台, 齐丽雪, 张璐, 宝音陶格涛. 放牧对克氏针茅功能性状的影响. 生态环境学报, 2019, 28(1): 57-64.
XING X Q, HAO B T, QI L X, ZHANG L, Baoyintogetao. Effect of grazing on functional traits of *Stipa krylovii*. Ecology and Environmental Sciences, 2019, 28(1): 57-64.
- [23] ROOK A J, DUMONT B, ISSELSTEIN J, OSORO K, WALLISDEVRIES M F, PARENTE G, MILLS J. Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures: A review. Biological Conservation, 2004, 119(2): 137-150.
- [24] 董全民, 丁路明, 杨晓霞, 尚占环, 施建军, 张春平, 俞旻, 景小平. 高山嵩草草甸: 牦牛放牧生态系统研究. 北京: 科学出版社, 2020.
DONG Q M, DING L M, YANG X X, SHANG Z H, SHI J J, ZHANG C P, YU Y, JING X P. Study on Grazing Ecosystem of Yak in Alpine *kobresia* meadow. Beijing: Science Press, 2020.
- [25] MARTÍNEZ M L, VÁZQUEZ G, COLÓN S S. Spatial and temporal variability during primary succession on tropical coastal sand dunes. Journal of Vegetation Science, 2001, 12(3): 361-372.
- [26] YANG X X, DONG Q M, CHU H, DING C X, YU Y, ZHANG C P, ZHANG Y F, YANG Z Z. Different responses of soil element contents and their stoichiometry (C : N : P) to yak grazing and Tibetan sheep grazing in an alpine grassland on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 285(8): 106628.
- [27] 冯斌, 杨晓霞, 董全民, 张春平, 刘文亨, 俞旻, 张小芳, 孙彩彩, 时光, 杨增增, 张艳芬. 高寒草地主要物种对放牧方式的响应. 草业科学, 2021, 38(3): 531-543.
FENG B, YANG X X, DONG Q M, ZHANG C P, LIU W T, YU Y, ZHANG X F, SUN C C, SHI G, YANG Z Z, ZHANG Y F. Response of major species to grazing mode in an alpine grassland. Pratacultural Science, 2021, 38(3): 531-543.
- [28] 崔占鸿, 刘书杰, 柴沙驼, 赵月萍, 张晓卫. 三江源区高寒草甸草场放牧牦牛采食量的测定. 中国草食动物, 2007(6): 20-22.
CUI Z H, LIU S J, CHAI S T, ZHAO Y P, ZHANG X W. The determination of feed intake for yak grazing on alpine meadow in the region of the source of Yangtze, Yellow and Lantsang Rivers. China Herbivore Science, 2007(6): 20-22.
- [29] 焦婷, 吴铁成, 吴建平, 赵生国, 雷赵民, 梁建勇, 冉福, 九麦扎西, 刘振恒. 不同类型藏羊消化率与采食量的比较研究. 草业学报, 2019, 28(5): 100-108.
JIAO T, WU T C, WU J P, ZHAO S G, LEI Z M, LIANG J Y, RAN F, Jiumaizhaxi, LIU Z H. A comparative study on digestibility and feed intake of Tibetan sheep of different types. Acta Prataculturae Sinic, 2019, 28(5): 100-108.
- [30] 王雪晴, 阮文渊, 易可可. 植物体内磷素状况测定方法的研究进展. 植物生理学报, 2016, 52(9): 1327-1332.
WANG X Q, RUAN W Y, YI K K. The advances of P status determination in plants. Plant Physiology Communications, 2016, 52(9): 1327-1332.

- [31] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, ACKERLY D D, BARUCH Z, BONGERS F, CAVENDER-BARES J, CHAPIN T, CORNELISSEN J H C, DIEMER M, FLEXAS J, GARNIER E, GROOM P K, GULIAS J, HIKOSAKA K, LAMONT B, LEE T, LEE W, LUSK C, MIDGLEY J J, NAVAS M L, NIINEMETS U, OLEKSYN J, OSADA N, POORTER H, POOT P, PRIOR L, PYANKOV V I, ROUMET C, THOMAS S C, TJOELKER M G, VENEKLAAS E J, VILLAR R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [32] 刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草地退化与恢复演替机理的探讨. *干旱区资源与环境*, 2002, 16(1): 84-91.
LIU Z L, WANG W, HAO D Y, LIANG C Z. Probes on the degeneration and recovery succession mechanisms of Inner Mongolia steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2002, 16(1): 84-91.
- [33] CORNER E J H. The durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany*, 1949, 13(52): 367-414.
- [34] KNAPP A K, SMITH M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291: 481-484.
- [35] 韩建国, 毛培胜, 董宽虎, 谢应忠, 安沙舟, 干友民, 崔国文, 李希来, 韩国栋, 张英俊, 李志强, 何长芳. 草地学. 北京: 中国农业出版社, 2008.
HAN J G, MAO P S, DONG K H, XIE Y Z, AN S Z, GAN Y M, CUI G W, LI X L, HAN G D, ZHANG Y J, LI Z Q, HE C F. Grassland Science. Beijing: China Agriculture Press, 2008.

(责任编辑 魏晓燕)

2022 年 5 月国际市场主要畜产品与饲料价格分析

5 月份, 国际饲料价格除高粱、菜籽和苜蓿粉外, 其他饲料价格均下降; 畜产品市场价格除牛奶和羊肉外, 其他畜产品价格均上涨。

一、国际饲料价格除高粱、菜籽和苜蓿粉外, 其他饲料价格均下降

5 月份, 高粱、菜籽和苜蓿粉的平均价格分别为 324.82、898.96 和 343.03 USD·t⁻¹, 环比分别上涨 12.33%、0.09% 和 14.86%; 玉米、大豆、豆粕、豆粉和棉籽饼的平均价格分别为 309.92、616.23、463.63、431.66 和 434.95 USD·t⁻¹, 环比分别下降 0.43%、0.12%、8.26%、7.69% 和 9.14%。

二、畜产品市场价格除牛奶和羊肉外, 其他畜产品价格均上涨

5 月份, 牛奶和新西兰羊肉的市场价格分别为 0.49 和 5.51 USD·kg⁻¹, 环比下降 1.33% 和 4.32%。瘦肉猪、育肥牛、欧盟鸡肉、牛肉、新西兰羊羔肉和欧盟猪肉市场价格分别为 2.31、3.50、3.45、5.74、7.84 和 2.43 USD·kg⁻¹, 环比分别上涨 1.07%、0.86%、1.24%、1.71%、5.52% 和 7.41%。

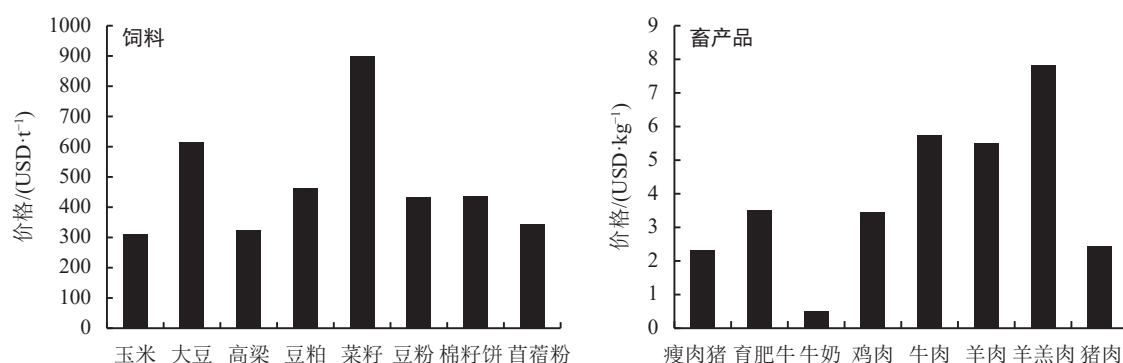


图 1 2022 年 5 月国际市场主要饲料与畜产品价格

数据来源: 国际市场商品价格网 <http://price.mofcom.gov.cn/>; 中国农业信息 <http://www.agri.gov.cn/>; 鸡肉 <http://www.indexmundi.com/>; 羊肉 <http://interest.co.nz/rural>; 牛肉 <http://www.thebeefsite.com/>; 猪肉 <http://www.thepigsite.com/>; 货币汇率 <http://qq.ip138.com/hl.asp>。

(兰州大学草地农业科技学院 谢凯丽 整理)