

畜尿排泄特征及其对草地植被和家畜选择采食的作用

于应文, 南志标*

(兰州大学草地农业科技学院 农业部草地农业生态系统学重点实验室 兰州 730020)

摘要:综述了畜尿特征及其对草地植被和家畜选择采食的作用。畜尿主要成分为尿素, 尿斑 N 浓度一般为 20~80 g N/m²。家畜排尿量和尿斑大小与家畜种类、饮水次数和放牧季节有关。畜尿空间分布表现为数量和浓度的不同, 常呈线形函数形式随机分布于家畜采食路线周围, 尿斑中心与边缘的尿 N 浓度差别很大。通常, 畜尿对草地植物的影响限于尿斑区域, 约为尿斑面积的 2 倍, 作用时间可持续 6~12 个月; 对草地植物生长具长期促进和短期灼烧作用, 其效应大小与尿 N 浓度和施尿时期有关。一般畜尿促进禾草生长, 抑制豆科草的生长和固氮作用。尿斑处植物的 N 成分比非施尿斑块高, 植物吸收的 N 量随家畜年排泄 N 不同而异, 尿排泄对植物生长的正效应发生于 $\leq 250 \text{ kg N}/(\text{hm}^2 \cdot \text{a})$ 情况下。畜尿排泄增加草地植物多度、丰富度和群落多样性, 并受放牧、培育措施的影响。不同植物对畜尿的响应不同, 放牧家畜对尿斑不同植物的选食性和补偿性生长差异, 是引起和维持草地异质性的重要因素之一。放牧家畜具优先选食和反复采食尿斑植物或高营养斑块的特点, 亦经常在远离高营养植被斑块的地方采食。具体草地管理与生产实践中, 可通过在草地采食不足的地方设置饮水点、补饲料及搭荫棚等措施, 提高家畜对整个草地的利用, 以降低家畜对尿排泄物密集区高 N 植被斑块的过度采食。

关键词:畜尿; 草地; 植被; 家畜; 选择采食

文章编号: 1000-0933(2008)02-0777-09 中图分类号: Q143, Q948, Q958, S812 文献标识码: A

Animal urine excretion characteristics and its effect on grassland vegetation and animal selective intake: a review

YU Ying-Wen, NAN Zhi-Biao*

Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China
Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0777~0785.

Abstract: Animal urine patch characteristics and urine patch effects on grassland vegetation and animal diet selection are reviewed. The main component of animal urine is urea and urine nitrogen concentration ranges from 20 to 80 g N/m². The volume of urine deposited and the physical size of individual urine patches varies according to animal type, the amount of drinking water consumed, and the grazing season. Individual urine patches differ in quantity deposited and in concentration, and tend to be distributed randomly in a more or less linear pattern along the grazing route of the animal. The concentration of urine nitrogen also differs greatly between the center and the border of urine patches. The effect of animal urine on grassland extends beyond the urine patch area, being about two times size of the urine patch, and typically lasts 6 months to

基金项目: 国家重点基础研究发展计划资助项目(G2000018602); 国家科技攻关计划课题资助项目(2004BA528B-1-3); 教育部博士点基金资助项目(20030730008)

收稿日期: 2006-11-16; 修订日期: 2007-04-29

作者简介: 于应文(1969~), 男, 甘肃永登人, 博士, 副教授, 主要从事草地生态学教学与科研工作. E-mail: yuyw@lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhibiao@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G2000018602), State Key Project of Science and Technology of China (No. 2004BA528B-1-3) and the Doctoral Foundation Item Programme of Education Ministry (No. 20030730008)

Received date: 2006-11-16; Accepted date: 2007-04-29

Biography: YU Ying-Wen, Ph. D., mainly engaged in grassland ecology. E-mail: yuyw@lzu.edu.cn

a year. Animal urine has long-term positive and short-term negative effects on grassland herbage accumulation, depending on urine nitrogen concentration and urine excretion stage. Animal urine generally increases grass growth at the expense of legume growth and nitrogen fixation. The herbage within urine patches has higher nitrogen content than that of surrounding vegetation. the herbage nitrogen content ranged with different animal urine excretion, and the positive effect occurred on the condition of the urine excretion of $\leq 250 \text{ kg N/(hm}^2\cdot\text{a)}$. Animal urine deposition has been reported to increase grassland species abundance, richness and diversity indices, which were affected by grazing and management measurements. Different plant species responded differently to animal urine deposition, and animal selective grazing, and these differing responses are instrumental in maintaining grassland heterogeneity. Grazing animals preferentially and repeatedly grazed urine patches or higher nutrient resources, and also defoliated these patches more intensively. In grassland management, attention to practical details such as location drinking water sites, or provision of feed supplement and shelter establishment, among others, may promote more uniform grazing and decrease preferential grazing of urine patch areas.

Key Words: animal urine; grassland; vegetation; grazing animal; diet selection

草地放牧系统中,家畜通过粪、尿排泄返还养分,进行养分再分配,形成草地土壤养分异质性^[1~4]。植物生长与土壤养分密切相关,家畜粪、尿排泄作为一种重要的土壤施肥措施,类似于无机N、K的添加,通过其与草地植物的互作,被草地植物吸收^[5,6],引起草地植被斑块分布^[1~3]。同时,放牧家畜具选择采食特性,通常优先选食景观上多叶、嫩绿、富含营养、最具适口性的草地植被斑块^[7~9],排泄物斑块因其高营养特性常被放牧家畜优先选食^[1~3]。而且,不同植物对家畜排泄物沉积的响应不同,如尿排泄物沉积时,一般禾草受益、豆科草受害,杂类草因种而异^①。由此导致草地植物种类的差异和群落结构的变化。全年放牧条件下,约1%~5%和4%~20%的草地面积分别被家畜粪斑和尿斑覆盖^[10],虽然排泄物仅覆盖草地采食面积的30%~50%,但放牧家畜约40%~80%的排泄N和40%~80%P以尿和粪形式返还给草地^[11];对于一个长期放牧草地而言,其系统生产力维持和发展主要决定于草地可利用养分的循环。因此,放牧家畜排泄物沉积和选择采食及其相互间的互作,可直接或间接地引起草地植被群落结构差异^[12~14],对草地放牧演替生态学机制的揭示具有重要理论和现实意义。

就家畜尿排泄对草地植物的影响而言,主要包括畜尿排泄特征,畜尿对草地植物生长、群落结构特性和草地异质性及家畜选择采食几方面的研究。

1 畜尿特征

1.1 畜尿成分、排泄量和尿斑大小

畜尿排泄物主要成分为含N有机物尿素和尿酸及K、P、Na、Ca、Mg等无机盐类,尿N主要以尿素形式存在^[15]。不同家畜尿排泄物成分含量有差异。Gutierrez等报道,奶牛尿中含较高的K和Na,其N和P含量很低^[16];孙羲等报道,羊比牛尿中的尿素含量多^[15];绵羊尿中含较高的N和K^②。通常,放牧家畜尿斑N浓度为20~80 g N/m²^[17]。

不同家畜日排尿量和尿斑大小不同。据报道,成年绵羊日排尿量1.0 L,日排尿20次,单次排尿量0.1~0.2 L,尿斑大小0.03 m²^[18,19];奶牛日排尿量20.0 L,日排尿10~12次,单次排尿量2.0~3.5 L,尿斑大小0.4~0.5 m²和0.5~0.7 m²^[2,3,20,21];肉牛或野牛日排尿量7.0~10.0 L,日排尿8~12次,单次排尿量2L,尿斑大小0.25~0.2~0.4 m²^[20,22]。同时,放牧家畜日排尿次数因饮水次数和放牧季节不同有所差异,若饮水次数多,则排尿次数相对较多,且雨季比旱季排尿次数多^[18]。因此,家畜日排尿量和排尿次数与家畜种类、饮水次数和放牧季节有关。

① 于应文.滩羊尿对陇东黄土高原草地植物生长和群落结构的影响.博士论文.兰州大学.2005

② 张英俊.《绵羊宿营法清除天然草地灌木无毛丑柳的效果和机理研究》.博士论文.甘肃农业大学.1999

畜尿年营养物质排泄量不同。据报道,放牧天然草地,每年草地面积的4~20%被尿斑覆盖,并获得400 kg N/hm²和700 kg K/hm²;放牧人工草地,每年输入尿N为350~1200 kg N/hm²^[23],尿K均为1000 kg/hm²^[24],远超出草地植物的暂时营养物质需求^[25,26]。同时,放牧家畜年排尿量与放牧强度有关。在3.0头奶牛/hm²载畜率下放牧120d,尿排泄物影响草地面积17%;在4~6头奶牛/hm²的非正常载畜强度管理系统中,家畜排泄物在生长季末期可影响草地面积的40%~50%^[27]。

1.2 畜尿时空分布特征

据报道,尿斑呈线形函数形式随机分布于采食路线周围^[28];家畜排尿具时间模式,春季和早夏的尿排泄物斑块数比晚夏和秋季多^[18]。Franzuebbers等发现,饮水点和荫棚附近,粪、尿排泄物斑块较多^[29];White等发现,水槽处放牧奶牛尿排泄物密度是其它地点的10倍^[30]。Rodriguez等研究轮牧系统中放牧奶牛24h尿排泄物空间分布发现,雨季,棚舍、小路和挤奶点等地尿斑的分布比例分别为草地面积的43.54%、43.56%和12.90%;旱季则分别为45.61%、43.85%和10.52%^[31]。

因尿斑中心尿的渗透作用大于尿斑边缘^[18],故尿斑中心与尿斑边缘的尿N浓度差别很大。可见,尿斑空间分布可表现为数量和浓度的不同。

2 畜尿对草地植物的作用

2.1 作用方式和持续时间

一般畜尿对草地植物的影响仅限于尿斑区域,约为排泄物斑块面积的2倍。Lantinga等发现,肉牛尿斑约0.3 m²,但其影响草地植物生长的面积则为0.68 m²^[32];Morton和Baird报道,绵羊尿斑对草地植物生长的作用面积约为尿斑(0.03 m²)的2倍(0.064 m²)^[19]。Stout发现,奶牛尿在尿斑中心50cm半径范围内均能影响草地植物生长^[33]。因此,畜尿对草地植物的作用面积,包括尿斑块与其渗透后的作用面积两部分。

畜尿对草地植物的作用时间可能因研究条件等的不同,存在一定差异。据报道,尿N、尿K对草地植物生长的效应可分别持续3~6个月、12个月^[19],对草地植物的促进效应可在施尿后1月表现出来^[1]。但Richards和Wolton发现,尿N对草地禾草生长的作用,一般在畜尿沉积3个月后见效^[34];而Rodriguez等发现,肉牛尿沉积60d后显著增加牧草产量^[35]。

2.2 长期促进和短期灼烧作用

畜尿促进草地植物生长。一般情况下,畜尿促进禾草生长,表现于分蘖数和分蘖重、生殖枝数的增加,株高的增长,以及地上、地下生物量的提高^[1~3,36]。Day和Detling发现,尿斑处优势植物早熟禾(*Poa pratensis*)的产量比对照的高112 g/m²;且尿斑处早熟禾比非尿斑处返青早、衰老迟^[1]。Jaramillo和Detling发现,肉牛尿添加,分别提高偃麦草(*Agropyron smithii*)和格兰马草(*Bouteloua gracilis*)分蘖数56%和100%,增加偃麦草生殖枝数40%以上,显著增加二者株高和干物质产量;且延迟禾草衰老,增加禾草叶片数^[2,3]。Wilsey发现,畜尿沉积增加尿斑处草地植物生产力和凋落物量,可使尿斑处生产力提高78%^[37]。但Marriott等报道,放牧家畜尿排泄对混播草地黑麦草(*Lolium perenne*)和草地早熟禾分蘖数无影响^[38]。

畜尿排泄对草地植物具短期灼烧作用。据报道,放牧家畜尿斑处植物普遍存在灼烧现象^[39],归因于尿斑植物根部受高浓度NH₃毒害所致^[34,40];植物受尿灼烧的影响是局部、短期的,持续于畜尿排泄5周时间内;尿斑处植物具较多的根垫能缓冲畜尿对草地植物的灼烧作用,灼烧期间较多的降雨能降低尿的灼烧效应^[34]。

2.3 影响畜尿效应的因素

畜尿的效应首先与尿N浓度或尿中氨产生的量有关。据报道,灼烧与尿N浓度有关,尿中的尿N能产生高氨挥发,尿N浓度越高,氨挥发越多^[32];一般随施尿量的增加氨量增加,随尿排泄时间的推移,氨产生量呈指数函数降低;尿灼烧后,畜尿对草地植物生长的作用为正效应,随施尿时间的进一步推移,尿灼烧区植物盖度逐渐恢复^[41]。Deenen和Middelkoop发现,在10个月的试验期,肉牛年排泄尿N为400 kg/hm²时,因尿对植物的灼烧效应,而使草地植物吸收的尿N很低,且其对植物的效应持续2个月^[42]。

畜尿的效应亦与施尿时期有关。以往关于施尿时期对草地植物的作用,存在不同研究结果。Jaramillo和

Detling 发现, C₄丛生格兰马草营养生长期施尿时, 能刺激其开花、产生更多分蘖; 而 C₃根茎偃麦草生殖期后再生期施尿则不能刺激其产生更多分蘖^[2]。但 Langer 报道, 一些禾草生殖期后具重新分蘖的能力, 生殖期后施尿仍能刺激其分蘖^[43]。

此外, 不同植物对畜尿灼烧的响应不一样, 豆科草受畜尿的灼烧效应比禾草明显^[17]。

2.4 畜尿对植物种群的作用

2.4.1 C₃和 C₄禾草

有关畜尿对不同生活型禾草的作用, 以往研究主要有两种不同的结果。

有的研究认为, C₃禾草比 C₄禾草对畜尿反应更敏感。Day 和 Detling 发现, C₃草地早熟禾比 C₄裂稃草 (*Schizachyrium scoparium*) 对合成牛尿的反应更明显, 施尿 1 月后, 尿斑处 C₃早熟禾的 N 含量是对照的 3 倍, 而 C₄裂稃草仅为对照的 2 倍; 5 月份施尿仅对 C₄裂稃草 7 月份(旺盛期)的生长有影响, 对其其它时期的生长影响小, 但对 C₃早熟禾的生产力影响较大^[1]。Sage 和 Pearcy 报道, 在相近土壤 N 水平上, C₃禾草的 N 含量比 C₄禾草高^[44]。因此, 施肥或施尿草地 C₃禾草的生产力或多度常比 C₄禾草高。

亦有研究认为, C₄比 C₃禾草对畜尿反应更敏感。Jaramillo 和 Detling 报道, 6 月中、下旬施牛合成尿时, 施尿第 1 年, 不能刺激生殖期结束后根茎 C₃偃麦草产生更多分蘖, 仅使其叶片数量增加, 但能刺激营养生长期的丛生 C₄格兰马草开花、分蘖; 施尿第 2 年, 根茎 C₃偃麦草分蘖数增加^[2]。Steinauer 和 Collins 发现, 野牛尿排泄能增加草地群落中 C₄禾草的盖度, 但对 C₃禾草盖度无显著影响^[4]。

前人研究表明, C₄和 C₃禾草对畜尿的反应差异, 可能归因于不同生活型(C₃和 C₄)禾草光合通道和物候不同所致。据报道, 高 N 情况下, 当 C₃禾草吸收尿中的 N 产生更多分蘖数时, C₄禾草因具较高的光合 N 利用效率和单位 N 生长率^[45], 则 C₄禾草可能分配更多的尿 N 在根、叶生产上, 而少量 N 用于光合酶活性上^[44], 从而使畜尿排对 C₄禾草生长具正效应。Jaramillo 和 Detling 发现, 畜尿排泄于根茎 C₃偃麦草生殖期结束时, 对其分蘖的效应不明显; 畜尿排泄于 C₄格兰马草营养期时, 对其分蘖效应明显^[2]; 此暗示出植物不同物候期对畜尿的响应效应可能不一样。

2.4.2 豆科草和禾草

一般认为, 畜尿排泄通过降低草地中豆科草的生长和固氮作用而缩减尿斑处的豆科草成分, 从而加速豆科草优势草地向禾草优势草地的转化, 以增加草地植被异质性程度。Russelle 和 Buzicky 发现, 在 4 种多年生豆科牧草生长的灌溉沙壤土 Minnesota 草地上, 尿斑区植物生长所需 75% 的 N 由尿 N 提供, 而对照区(非排泄物处理)植物生长所需 87% 的 N 则由豆科植物固 N 提供^[46]。Vinther 报道, 在黑麦草/白三叶 (*Trifolium repens*) 混播草地上, 当三叶草干物质比例为 40% ~ 50% 时, 其固 N 量为其总 N 含量的 80% ~ 90%; 畜尿排泄 4 个月内, 尿斑处固氮作用降低 45%, 其固 N 量为其总 N 含量的 20% ~ 40%^[47]。Schwining 和 Parsons 认为, 畜尿排泄能加速豆科草优势草地向禾草优势草地转化, 抑制禾草优势草地向豆科草优势草地的转化, 并以此为基础, 建立了数学模式^[48,49]; 该模型表明, 虽然畜尿排泄打破了尿斑处的 N 平衡, 使系统远离平衡态, 但畜尿在空间上的随机分布, 仅使大尺度上的稳定植物种群出现波动。

但 Mamolos 等认为, 畜尿排泄能否增加禾草成分、降低豆科草生长, 主要依赖于尿 N 是否是禾草生长的限制性元素^[50]。一定土壤 P 含量条件下, 草地群落是以禾草占优势还是以豆科草占优势的周期性交替状态, 主要依赖于草地土壤是高 N 还是低 N; 若土壤 N 富有则豆科草占优势, 反之则禾草占优势或纯禾草。同时, 土壤 N 素的添加能增加草地禾草成分, 土壤 P 素的添加能增加草地豆科植物成分^[51]。因此, 草地豆科草和禾草组分的变化, 主要由土壤 N、P 成分含量决定。据此推测, 以尿 N 成分为主的畜尿排泄后, 草地中的禾草成分应呈增加变化, 豆科草成分应呈降低变化。

2.4.3 植物营养成分

尿斑处植物的营养成分一般比非施尿斑块的高。Day 和 Detling 报道, 尿斑处优势植物早熟禾 (*Poa pratensis*) N 产量分别比对照的高 2.53 g/m²^[1]; Williams 等报道, 合成绵羊尿 (59 g N/m²) 可提高草地群落牧草

P 产量 600 mg/m^2 ^[51]; 张英俊发现, 尿斑处草地植物 K 含量显著高于对照^①。

植物吸收的 N 随家畜年排泄 N 不同而异。Deenen 和 Middelkoop 报道, 10 个月试验期, 肉牛年排泄尿 N 为 250 kg/hm^2 时, 植物吸收的尿 N 为尿 N 总量的 16%; 当年排泄尿 N 为 400 kg/hm^2 时, 植物因灼烧吸收的尿 N 很低, 且其对植物的作用很小仅持续 2 个月^[42]。因此, 尿排泄对植物营养成分的正效应主要发生于年排泄尿 N 为 $\leq 250 \text{ kg/hm}^2$ 的情况下。

2.5 对草地群落特征的影响

2.5.1 多度、盖度、物种丰富度和多样性

一般而言, 畜尿沉积增加草地植物多度、丰富度和群落多样性, 并受放牧、培育措施的影响。Steinauer 和 Collins 发现, 在未放牧高普列里草地尿斑处, 4 种禾草和与其混生的其它植物, 以及灌木木紫菀 (*Aster ericoides*) 和与其混生的其它植物的多度、种的丰富度和 Shannon-Weiner 多样性均呈增加趋势, 其禾草多度几乎是非尿斑处的 2 倍; 但在未放牧尿斑处, 频芒草 (*Andropogon gerardii*) 的多度和与其混生的总禾草多度降低^[4]。在每年焚烧处理后禾草生产力增加, 以及每 4 年焚烧处理后灌木生产力增加的试验样地, 尿斑处物种丰富度降低; 但在 Niobrara 试验区, 尿斑处生产力和物种数增加^[4]。Steinauer 和 Collins 发现, 因禾草盖度增加, 导致尿斑处物种丰富度和多样性降低^[52]。Glenn 和 Collins^[53]报道, 尿处理在一定尺度下影响草地群落物种多样性, 通过增加当地稀有物种引起的初始差异来增加物种多样性。

关于畜尿导致草地群落物种丰富度和多样性的不同研究结果有 3 种解释。N 肥施用假说认为, 家畜尿 N 的添加增加了草地生产力和凋落物量, 而草地生产力的增加则可通过有效防止一些灌木和侵入种幼苗的定植而降低草地丰富度^[54]。竞争假说认为, 可能因尿斑非放牧区抵达地面的光照降低, 使 C₄ 禾草竞争力和单枝重增加, 从而导致物种丰富度和 Shannon-Weiner 多样性随畜尿排泄降低; 但家畜优先采食尿斑植物, 又降低了放牧尿斑区畜尿排泄对草地植物多样性的负效应, 使草地植物种群间的竞争降低, 从而增加了草地植物多样性^[55~57]。异质性假说认为, 家畜排泄物的沉积, 因改变了草地土壤的营养环境条件而使草地群落种间的共存性增强, 多样性增加^[5,6]。

通常禾草总盖度在放牧尿斑处最低, 非放牧尿斑处最高; 灌木盖度在非放牧尿斑处显著高于放牧尿斑和放牧非尿斑^[54]。但张英俊发现, 尿斑处活植物盖度降低、裸地盖度增加^①。造成畜尿对草地植物盖度差异的可能原因是测定时期的不同, 后者的测定结果仅为施尿后 2 个月。

2.5.2 草地植被异质性

畜尿排泄是引起和维持草地异质性的重要因素之一。草地放牧系统中, 家畜通过排泄物沉积返还养分, 进行养分再分配, 形成草地土壤养分异质性^[1~4]。植物生长与土壤养分密切相关, 家畜排泄物沉积作为一种重要土壤施肥措施, 类似于无机 N、K 的添加, 通过其与草地植物的互作, 被草地植物吸收^[5,6]; 且不同植物对家畜排泄物的响应不同, 由此导致草地植物种类的差异和群落结构的变化。据报道, 家畜尿排泄通过营养沉积创造小斑块(-0.25 m^2)^[58], 导致草地土壤养分异质性^[1~3]; 通过营养的重新分配, 提高牧草 N 含量^[2,3], 增加土壤—植物的营养循环速率^[59], 改变草地群落植物种类^[1], 从而在小尺度上影响草地斑块形成。Steinauer 和 Collins 发现, 在未放牧的高普列里草地上, 尿斑块对植被结构有一定的影响, 尿斑块大概以圆形面积增加草地植物多度和深绿色的颜色; 尿斑处灌木具较大的个体植株, 低的土壤湿度能抑制尿斑处灌木对畜尿的吸收; 禾草比灌木受尿与放牧的影响大, 非尿斑处放牧与未放牧的植被一定程度上类似^[4,52]。因此, 以放牧家畜尿斑形式进行的草地营养输入存在时、空尺度^[60], 畜尿分布具高的小斑块尺度的空间异质性, 而畜尿排泄引起的草地植物生产和叶片 N 含量的提高则反映了草地营养的斑块化^[1,2]。

此外, 以往研究中, 存在家畜对尿斑块植物的选食和尿斑块植物对尿 N 有效利用的争议观点。一方面, 草地植物对尿斑块高 N 营养的利用, 导致尿斑处未采食植物生长率的增加, 从而抑制尿斑处采食植物的补偿

① 张英俊. 绵羊宿营法清除天然草地灌木无毛丑柳的效果和机理研究. 博士论文. 甘肃农业大学. 1999

性生长^[61];另一方面,家畜选食后的幼嫩植物组织易于利用尿排泄营养时,才可能存在选食植物的补偿性生长^[62]。草地植物被采食后,若具补偿性生长能力,则其竞争能力增强,反之亦然。因此,放牧家畜对尿斑块不同植物的选食性差异和补偿性生长差异,均可导致草地群落结构变化;尿斑块不同类型植物对放牧家畜选择采食的响应不同,是导致草地群落结构变化的主要原因之一。

3 畜尿对家畜选择采食的影响

放牧家畜具优先选食尿斑块植物的特性^[1,3,52]。在牧草供应范围内(放牧家畜不行走,但放牧采食够得着的范围面积),放牧家畜通常优先选食景观单位上营养富有、最具适口性的草地植物资源斑块,然后选食景观范围内最具生产力的群落^[7~9]。尿斑植物富含N、数量大,品质高于非尿斑植物,被放牧家畜优先选食^[1~3]。Keogh发现,在放牧后24h内,放牧绵羊优先选食尿斑植物^[63];Day和Detling报道,野牛对尿斑植物的采食率高于毗邻植物^[1]。Jaramillo和Detling发现,在施尿后第15天的测定期,即显示肉牛优先选食尿斑植物;虽然连续放牧3.5个月后,尿斑与对照斑块植物的高度差仅为0.7cm,但尿斑处禾草分蘖枝的采食率是对照的6倍^[3]。Steinauer和Collins发现,野牛对尿斑植物分蘖枝的采食率(65%)是非尿斑处(18%)的3.5倍^[52]。类似施N肥试验亦表明,肉牛在施N肥样区(22~34kg N/hm²)的采食时间多于未施肥样区^[64]。Steinauer和Collins观测到昆虫对尿斑植物亦具优先采食特性^[52]。

畜尿排泄不但影响尿斑植物的优先选食,还影响尿斑毗邻植物的选食。据Steinauer和Collins报道,放牧家畜优先放牧的尿斑面积超过尿斑自身大小,放牧野牛不仅更多地采食尿斑植物,也更多地采食尿斑毗邻区域植物;尿斑仅提供给野牛一个放牧初始点,野牛实际采食的斑块远大于尿斑自身,从而畜尿沉积增加了植被模式上家畜的采集区域^[52]。

放牧家畜亦具反复采食尿斑植物或高营养斑块的特点。其原因为放牧家畜在优先选食尿斑植物后,可降低尿斑处植物的数量,从而进一步增加牧草质量(N和粗蛋白成分提高),以提高植物根系对土壤N的利用率^[7,65]。Jaramillo和Detling发现,尿斑植物采食后约1个月被放牧肉牛再次采食的概率是非尿斑的2倍^[3];Illius等报道,放牧肉牛再次放牧已重度采食斑块的概率明显高于周围斑块^[66]。其可能的解释是,一方面放牧动物通过采食特殊食源斑块后,具高效发现高营养食源斑块的能力^[67];另一方面,放牧动物利用空间记忆,将牧草营养价值与其空间位置联系起来,能增加其优先选食高营养价值斑块的机会,以充分利用空间异质性的食物资源^[68,69]。此外,虽然放牧家畜优先选食高营养斑块,但并不排除其采食低营养斑块^[66]。主要原因因为放牧家畜具有在食源值与食源报酬之间的空间判断与权衡能力,为充分利用空间异质性的食物资源,降低采食成本,提高采食效率,亦经常在远离高营养植被斑块的地方采食^[69]。

因此,放牧家畜具优先选食和反复采食尿斑植物或高营养斑块的特点。具体草地管理与生产实践中,为降低放牧家畜对尿排泄物密集区高N植被斑块的过度采食,可通过在草地采食不足的地方设置饮水点、补饲料、喂盐以及搭荫棚等管理措施,以提高放牧家畜对整个草地的利用^[70]。

4 展望

虽然国内外学者进行了畜尿对草地植被和家畜牧食行为的作用系统研究,但以往畜尿对草地植被影响的研究主要集中于人工草地^[26,51,71]、自然保护区纯禾草草地和普列里天然禾草草地上^[1~4,37,52];研究内容主要限于(1)人工草地、改良和半改良草地牧草及温室栽培牧草和土壤理化特性^[72,73];(2)合成畜尿对黑麦草/白三叶草地上白三叶固N作用的影响研究^[47];(3)合成畜尿对自然保护区纯禾草和天然禾草草地中C₃和C₄禾草生长和草地群落结构特性的影响^[1~4,52];(4)家畜对天然禾草草地中尿斑块禾草植物的优先选食^[3,4,52]。此外,虽然Schwining和Parsons为揭示畜尿对混播草地中豆科草和禾草共存关系的影响而建立了数学模型^[48,49],但缺乏试验证实。

因此,畜尿对草地植被和家畜牧食行为的作用,仍有许多领域的研究亟待加强和完善。主要有:(1)畜尿对天然草地不同类型草地植物(如杂类草、豆科草和杂类草)的作用特性研究;(2)畜尿对天然豆科植物固N植物的作用特性;(3)畜尿排泄引起的小尺度植被斑块与放牧采食引起的的大尺度草地异质性间的相互转化

机制研究;(4)畜尿对草地植被异质性的作用机制研究;(5)如何提高草地牧草N素利用率,以降低放牧家畜排泄N的环境污染问题。

References:

- [1] Day T A, Detling J K. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*, 1990, 71(1):180—188.
- [2] Jaramillo V J, Detling J K. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland I. Tillering, N uptake and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29:1—8.
- [3] Jaramillo V J, Detling J K. Small-scale heterogeneity in a semi-arid North American grassland II. Cattle grazing of simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 29: 9—13.
- [4] Steinauer E M, Collins S L. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology*, 1995, 76:1195—1205.
- [5] Van den Pol-van Dasselaar A, Beusichem M L V, Oenema O. Effects of nitrogen input and grazing on methane fluxes of extensively and intensively managed grasslands in the Netherlands. *Biology and Fertility of Soils*, 1999, 29:24—30.
- [6] Kebreab E, France J, Beerer D E, Castillo A R. Nitrogen pollution by dairy cows and its mitigation by dietary manipulation. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2001, 60: 275—285.
- [7] McNaughton S J. Grazing lawns: animals in herbs, plant form and coevolution. *American Naturalist*, 1984, 128:765—770.
- [8] Senft R L, Coughenour M B, Baily D W, et al. Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*, 1987, 37:789—799.
- [9] Wilmshurst J F, Fryxell J M, Bergman C M. The allometry of patch selection in ruminants. *Proceedings of the Royal Society, London*, 2000, 267: 345—349.
- [10] Betteridge K, Andrewes W G K, Sedcole J R. Intake and excretion of nitrogen, potassium and phosphorus by grazing steers. *Journal of Agricultural Science*, 1986, 106:393—404.
- [11] Williams P H, Haynes R J. Comparison of initial wetting pattern, nutrient concentrations in soil solution and the fate of N-labelled urine in sheep and cattle urine patch areas of pasture soil. *Plant and Soil*, 1994, 162:49—59.
- [12] Coley P D, Bryant J P, Chapin F S. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 1985, 230:895—899.
- [13] Herms D A, Mattson W J. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 1992, 67:283—335.
- [14] Augnus M, Tuomi J, Rousi M. Effects of defoliation on competitive interactions in European white birch. *Ecology*, 1997, 78(8):2369—2377.
- [15] Sun X, Guo P C, Tao Q N, et al eds. *Plant nutrient and fertilizer*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1999. 189—199.
- [16] Gutierrez O, Oramas A, Cairo J. A note on the chemical composition of faeces and urine of grazing cows. *Cuba Journal of Agricultural Science*, 1998, 32(1):71—73.
- [17] Petersen S O, Sommer S G, Aaes O, et al. Ammonia losses from urine and dung of grazing cattle: Effect of N intake. *Atmospheric Environment*, 1998, 32: 295—300.
- [18] Doak B W. Some chemical changes in the nitrogenous constituents of urine when voided on pasture. *Journal of Agricultural Science, Cambridge*, 1952, 42:162—171.
- [19] Morton J D, Baird D B. Spatial distribution of dung patches under sheep grazing. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1990, 33:285—294.
- [20] Animal husbandry Department of Gansu Agricultural University eds. *Animal productive technological handbook*. Lanzhou: Gansu Scientific and Technological Press, 1988. 654.
- [21] Haynes R J, Williams P H. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Advances in Agronomy*, 1993, 49:119—256.
- [22] Jarvis S C, Scholefield D, Pain B. Nitrogen cycling in grazing systems. In: Bacon P E ed. *Nitrogen Fertilization in the Environment*. New York: Marcel Dekker, 1995. 381—419.
- [23] Whitehead D C. Nitrogen leaching from soils. In: Whitehead D C ed. *Grassland Nitrogen*. CAB International, Wallingford, UK, 1995. 59—81.
- [24] Clough T J, Sherlock R R, Cameron K C, et al. Fate of urine nitrogen on mineral and peat soils in New Zealand. *Plant and Soil*, 1996, 178:141—152.
- [25] Saunders W M H. Mineral composition of soil and pasture from areas of grazed paddocks, affected and unaffected by dung and urine. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1984, 27:389—397.
- [26] Williams P H, Hedley M J, Gregg P E H. Uptake of potassium and nitrogen by pasture from urine — affected soil. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 1989, 32: 415—421.
- [27] Afzal M, Adams W A. Heterogeneity of soil mineral nitrogen in pasture grazed by cattle. *Soil Science Society of America Journal*, 1992, 56:1160—1166.

- [28] Hutchings M R, Service K M, Harris S. Defecation and urination patterns of badgers *Meles* at low density in south west England. *Acta Theriologica*, 2001, 46:87—96.
- [29] Franzluebers A J, Stuedemann J A, Stuedemann J A, et al. Spatial distribution of soil biochemical properties under grazed tall fescue. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64:635—639.
- [30] White S L, Sheffield R E, Washburn S P, et al. Spatial and time distribution of dairy cattle excreta in an intensive pasture system. *Journal of Environmental Quality*, 2001, 30:2180—2187.
- [31] Rodriguez I, Crespo G, Fraga S. Spatial distribution of cattle excretions in dairy unit under rotational grazing system. *Cuba Journal of Agricultural Science*, 2002, 36: 277—282.
- [32] Lantinga E A, Keuning J A, Groenwold J, et al. Distribution of excreted nitrogen by grazing cattle and its effects on sward quality, herbage production and utilization. In: van der Meer H G, Unwin R J, van Dijk T A, et al. eds. *Animal Manure on Grassland and Fodder Crops. Fertilizer or Waste?* Martinus Nijhoff, Dordrecht, 1987, 103—107.
- [33] Stout W L. Effect of urine volume on nitrate leaching in the northeast USA. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2003, 67:197—203.
- [34] Richards I R, Wolton K M. The spatial distribution of excreta under intensive cattle grazing. *Journal of the British Grassland Society*, 1976, 31:89—92.
- [35] Rodriguez I, Crespo G, Torres V, et al. The rate of decay of cattle dung patches in a *Cynodon nemfuensis* grassland. Rainy season. *Cuba Journal of Agricultural Science*, 1997, 31:177—181.
- [36] Curll M L, Wilkins R J. The comparative effects of defoliation, treading and excreta return on a *Lolium perenne-Trientalis repens* pasture grazed by sheep. *Journal of Agricultural Science*, Cambridge, 1983, 100:451—460.
- [37] Wilsey B. Clonal plants in a spatially heterogeneous environment: effects of integration on Serengeti grassland response to defoliation and urine-hits from grazing mammals. *Plant Ecology*, 2002, 159:15—22.
- [38] Marriott C A, Smith M A, Baird M A. The effects of sheep urine on clover performance in a grazed upland sward. *Journal of Agricultural Science*, 1987, 109: 177—185.
- [39] Floate M J S. Effects of grazing by large herbivores on nitrogen cycling in agricultural ecosystems. In: Clark F E, Rosswall T, eds. *Terrestrial nitrogen cycles: processes, ecosystem strategies and management impacts*. Ecological Bulletins-NFR, 1981. 33: 585—601.
- [40] Shand C A, Williams B L, Dawson L A, et al. Sheep urine affects soil solution nutrient composition and roots: differences between field and sward box soils and effects of synthetic and natural sheep urine. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34: 163—171.
- [41] Ritchey K D, Boyer D G, Turner K E, et al. Surface limestone application increase ammonia volatilization from goat urine in abandoned pastures. *Journal of Sustainable Agriculture*, 2003, 23:115—125.
- [42] Deenen P J A J, Middelkoop N. Effects of cattle dung and urine on nitrogen uptake and yield of perennial ryegrass. *Netherlands Journal Agricultural Science*, 1992, 40:469—482.
- [43] Langer R H M. *How Grasses Grow*, London, Edward Arnold, 1979.
- [44] Sage R F, Pearcey R W. The nitrogen use efficiency of C₃ and C₄ plants I. Leaf nitrogen, growth, and biomass partitioning in *Chenopodium album* (L) and *Amaranthus retroflexus* (L). *Plant Physiology*, 1987, 84,954—958.
- [45] Li M R. Leaf photosynthetic nitrogen-use efficiency of C₃ and C₄ Cyperus species. *Photosynthetica*, 1993, 29(1): 117—130.
- [46] Russelle M P, Buzicky G C. Legume response to fresh dairy cow excreta. In: Forage and Grassland Conference, Baton Rouge, Louisiana. April, American Forage and Grassland Council, 1988, 11—14.
- [47] Vinther F P. Biological nitrogen fixation in grass-clover affected by animal excreta. *Plant and Soil*, 1998, 203:207—215.
- [48] Schwining S, Parsons A J. Analysis of the coexistence mechanisms for grasses and legumes in grazing systems. *Journal of Ecology*, 1996, 84:799—813.
- [49] Schwining S, Parsons A J. A spatially explicit population model of stoloniferous N-fixing legumes in mixed pasture with grass. *Journal of Ecology*, 1996, 84: 815—826.
- [50] Mamolos A P, Elisseeou G K, Veresoglou D S. Depth of root activity of coexisting grassland species in relation to N and P additions, measured using nonradioactive tracers. *Journal of Ecology*, 1995, 83:643—652.
- [51] Williams B L, Shand C A, Sellers S, et al. Impact of synthetic sheep urine on N and P in two pastures in the Scottish uplands. *Plant and Soil*, 1999, 214:93—103.
- [52] Steinauer E M, Collins S L. Feedback loops in ecological hierarchies following urine deposition in tallgrass prairie. *Ecology*, 2001, 82:1319—1329.
- [53] Glenn S M, Collins S L. Effect of scale and disturbance on rates of immigration and extinction of species in prairie. *Oikos*, 1992, 63:273—280.
- [54] Foster B L, Gross K L. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 1998, 79(8):2593

-2602.

- [55] Collins S L, Knapp A K, Blair J M, et al. Modulation of discovery by Grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, 1998, 280:745—747.
- [56] Stevens M H H , Carson W P. Plant density determines species richness along an experiment fertility gradient. *Ecology*, 1999, 80:455—465.
- [57] Gross K L, Willig M R, Gough I, et al. Patterns of species diversity and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, 2000,89: 417—427.
- [58] Stillwell M A, Woodmansee R G. Chemical transformation of urea-nitrogen and movement of nitrogen in shortgrass prairie soil. *Soil Science of America Journal*, 1981, 45: 893—898.
- [59] Woodmansee R G. Additions and losses of nitrogen in grassland ecosystem. *Bioscience*,1978 , 28:448—453.
- [60] Milchunas D G, Sala O E, Lauenroth W K, et al. Livestock grazing: animal and plant biodiversity of shortgrass steppe and the relationship to ecosystem function. *Oikos*,1998 , 83:65—74.
- [61] Hilbert D W, Swift D M, Delting J K, et al. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*,1981,51:14—18.
- [62] Maschinski J, Whitham T G. The continuum of plant responses to herbivory, the influence of plant association, nutrient availability and timing. *American Naturalist*,1989 , 134: 1—9.
- [63] Keogh R G. *Pithomyces chartarum* spore distribution and sheep grazing patterns in relation to urine-patches and inter-excreta sites within ryegrass-dominant pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*,1973 , 16:353 — 355.
- [64] Samuel M J, Rauzi F, HartR H. Nitrogen fertilization of range: yield, protein content, and cattle behavior. *Journal of Range Management*, 1980, 33:119 — 121.
- [65] Jefferies R L, Klein D R, Shaver G R. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos*, 1994 , 71:193 — 206.
- [66] Illius A W, Woodo-Gush D G M, Eddison J C. A study of the foraging behaviour of cattle grazing patchy swards. *Biology Behaviour*, 1987,12,33 — 44.
- [67] Gillingham M P, Bunnell F L. Effects of learning on food selection and searching behavior of deer. *Canadian Journal of Zoology*,1989 , 67:24 — 32.
- [68] Edwards G R, Newman J A, Parsons A J, et al. The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: an example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 1996,50 : 147 — 160.
- [69] Dumont B, Petit M. Spatial memory of sheep at pasture. *Applied Animal Behaviour Science*,1998 , 60: 43 — 53.
- [70] Bailey D W, Welling G R. Modification of cattle grazing distribution with dehydrated molasses supplement. *Journal of Range Management*,1999 , 52,575 — 582.
- [71] Orr R J, Penning P D, Parsons A J. Herbage intake and N excretion by sheep grazing monocultures or a mixture of grass and white clover. *Grass and Forage Science*,1995 , 50:31 — 40.
- [72] Hiernaux P, Bielders C L, Valentin C, et al. Effects of livestock grazing on physical and chemical properties of sandy soil in Sahelian rangelands. *Journal of Arid Environment*, 1999,41(3) :231 — 245.
- [73] Liu Z K, Wang S P, Han J G, et al. Changes of soil chemical properties in sheep urine patches in Inner Mongolia steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004,15 (12):2255 — 2259.

参考文献:

- [15] 孙羲,郭鹏程,陶勤南,等. 植物营养与肥料. 北京:中国农业出版社,1999. 189 ~ 199.
- [20] 甘肃农业大学畜牧系编. 畜牧生产技术手册. 兰州:甘肃科学技术出版社,1988. 654.
- [73] 刘忠宽,汪诗平,韩建国,等. 内蒙古温带典型草原羊尿斑块土壤化学特性变化. *应用生态学报*,2004,15 (12):2255 ~ 2259.