

DOI: 10.5846/stxb202202140356

王树林, 侯扶江. 粪种子库的理论基础、影响因素和生态意义. 生态学报, 2023, 43(11): 4369-4389.

Wang S L, Hou F J. Theoretical basis, influencing factors and ecological significance of dung seed bank. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(11): 4369-4389.

# 粪种子库的理论基础、影响因素和生态意义

王树林, 侯扶江 \*

草地农业生态系统国家重点实验室, 农业部草牧业创新重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

**摘要:** 成熟种子被动物采食和排泄后, 沉积在粪便中的有活力的种子称为粪种子库。种子经动物消化道携带而实现传播的过程称为消化道传播, 粪种子库是种子消化道传播的必经阶段和关键节点。粪种子库和种子消化道传播一直以来都是生态学家关注的热点。介绍了粪种子库的形成原因和理论基础, 指出粪种子库是动-植物互作的结果; 讨论了影响粪种子库结构和组成的因素, 包括种子形态、动物种类和外界环境对粪种子库生态功能的调控作用; 阐述了粪种子库的生态意义, 主要表现为种子远距离传播、粪便物质返还以及促进植物群落更新和发展; 最后指出将来关于粪种子库的研究需要重点关注的几个方面问题, 以期合理、全面认识粪种子库提供理论参考, 并为深刻理解动-植物互作机制提供科学依据。

**关键词:** 粪种子库; 消化道传播; 动-植物互作; 粪便; 种子

## Theoretical basis, influencing factors and ecological significance of dung seed bank

WANG Shulin, HOU Fujiang \*

State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Agriculture and College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

**Abstract:** When mature plant seeds are consumed by animals, some of these seeds survive passage through the digestive tract and are ultimately deposited in dung. These viable seeds in animal feces constitute the dung seed bank. The process of seeds carried by the digestive tract of animals called endozoochory seed dispersal, and the dung seed bank is a necessary stage and a key node for the endozoochory. Dung seed bank as well as endozoochory seed dispersal have long been the hot spot for ecologists. This paper introduced the reasons and theoretical basis for the formation of dung seed bank, and pointed out that dung seed bank was the result of animal-plant interactions. Several factors affecting the composition and structure of dung seed bank were discussed, including the regulation mechanisms of seed morphology, animal species and external environment on the ecological function of the dung seed bank. The ecological significance of the dung seed bank was also expounded, which mainly manifested in the long-distance seed dispersal, return of fecal substrate, and the promotion of plant community renewal and development. Finally, several aspects that need to be focused in future research of dung seed bank were discussed. The purpose of this literature review was to provide a theoretical reference for a reasonable and comprehensive understanding of the dung seed bank as well as the mechanisms of animal-plant interactions.

**Key Words:** dung seed bank; endozoochory seed dispersal; animal-plant interaction; feces; seeds

动物粪便中包含的全部有活力的种子称为粪种子库<sup>[1-5]</sup>。在种子成熟时期, 动物在采食植物获取食物的

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32161143028, U21A2024231672472)

收稿日期: 2022-02-14; 网络出版日期: 2023-02-07

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

同时,或多或少的会将植物种子采食进体内。这些种子经动物消化后,并不全部失活,部分成功逃逸的有活力的种子伴随粪便被排出体外,从而形成粪种子库,实现种子的传播。从动物粪便的排泄和沉降过程来看,粪种子库也可称作粪种子雨。植物种子由动物消化道携带而进行传播的过程也称为种子消化道传播<sup>[6]</sup>。在世界范围内,有近一半数量的植物需要动物传播它们的种子<sup>[7]</sup>。动物通过采食植物获取营养,与此同时,植物种子可以通过动物消化道携带进行传播。因此,粪种子库的形成是动-植物互作的结果,也是二者协同进化的一种表现形式。

种子消化道传播过程包括种子的采食、动物消化、排泄、粪种子萌发和幼苗成功建植,而粪种子库只是种子消化道传播过程中的一个节点。一般情况下,粪种子库和消化道传播概念等价,因为消化道传播必然会形成粪种子库,粪种子库形成的目的也是植物希望通过动物进行传播后代。粪种子库包括粪物质(未经完全消化的食物,简称粪便)和粪便内种子(简称粪种子),在农业生产中,粪便是一种重要的有机肥料,因此,粪种子库也可称为有机肥种子库。粪种子库的生态功能主要体现在两个方面:粪便是生态系统物质循环的关键环节;粪种子是植物群落更新与发展的重要资源。

动物对植物种子的传播方式可分为体外附着携带传播<sup>[8-10]</sup>和体内消化道传播。对于体外传播,由于研究方法的限制,加之取样困难,国内外很少有相关的报道。而对于体内传播,在 Charles R. Darwin 的巨著 *The Origin of Species* (1859 年)一书中就有关于动物对植物种子消化道传播的记载。到 1902 年, Von Marilaun 首次证实了植物种子可以通过动物消化道进行传播<sup>[11]</sup>。而专著 *The Dispersal of Plant Throughout the World* (1931) 的问世则开创了动-植物互作生态研究的先河<sup>[12]</sup>。此后,关于动物对植物种子传播方面的研究一直是生态学家关注的热点问题<sup>[7, 13]</sup>。动物消化道传播是植物种子实现远距离传播的重要方式<sup>[14]</sup>,对于一些长途迁徙的陆地动物和鸟类传播者而言,传播尺度更为宽广。目前,关于粪种子库的研究也多是种子的消化道传播方面展开。本文主要介绍了粪种子库的形成原因和理论基础,讨论了影响粪种子库生态功能的几个因素,并阐述了粪种子库的生态意义。以期合理、全面认识粪种子库提供理论参考,并为深刻理解动-植物互作机制提供科学依据。

## 1 粪种子库形成原因和理论基础

### 1.1 粪种子库成因

植物进入生殖生长阶段以后,生殖分配规律决定了更多的营养物质从营养器官(根、茎和叶)转移到生殖器官(花、果实和种子)。尤其到了后期的种子(果实)成熟阶段,成熟果实的营养成分远高于植株其它部位<sup>[15]</sup>,这对动物来说是一种诱惑,因为动物会本能地优先采食营养物质丰富的食物。对于一些食果动物(如灵长目)<sup>[16]</sup>和食种子鸟类<sup>[17]</sup>而言,在此时期会表现出对植物果实和种子强烈的专性采食行为。这也是植物种子消化道传播和粪种子库形成的前提,即种子被动物采食。另一方面,种子阶段是植物整个生活史周期中抗逆性最强的时期。种子被动物采食后,虽然受到动物的咀嚼和体内消化道中消化液的侵蚀等破坏作用,但由于种子自身所拥有的对外界胁迫的抵抗力和耐受力,部分随粪便排出体外的种子仍具有活力。这些聚集在粪便中的有活力的种子就构成了粪种子库。即成熟的种子被动物采食是粪种子库形成的充分条件,种子本身拥有的抗性则是粪种子库形成的必要条件。从动物角度来说,动物虽然是植物的捕食者,但可以通过传播种子对植物进行补偿;从植物角度来说,植物以损失自身营养器官为代价,借助动物实现后代的传播;从进化角度来说,粪种子库的形成也是动物与植物二者协同进化的结果。因此,植物和动物的关系通过采食-传播而紧密联系在一起。

### 1.2 粪种子库形成的理论基础

植物果实类型大体上可以分为肉质果(浆果、梨果、核果、聚合果以及聚花果等肉果)和非肉质果(瘦果、颖果、荚果、坚果、角果以及蓇葖果等干果)。肉质果由外层丰厚的果肉包裹内部的种子构成,其中营养丰富的果肉对食果动物具有强烈的诱食作用,吸引动物采食果实,从而实现种子的消化道传播。即肉质果类的果

肉是植物为了传播种子而进化出的一种繁殖投资。对于非肉质果(如草地中的草本植物)而言,果实和种子概念的区分并不是很严格,这类果实没有发达且营养丰富的果肉,很难引起动物的采食欲望从而刺激动物对种子进行专性采食<sup>[13]</sup>。但是,通常情况下,非肉质果植物的果实(种子)和叶片以及茎秆等营养器官在空间上联系紧密,动物在采食营养器官时,顺带连同种子一起采食,即非肉质果植物的叶片与肉质果的果肉在吸引动物采食方面具有相同的特性,都是植物本身为了传播后代而进化出的一种繁殖策略。这就是著名的“双 F 假说”,从字面意思上可以理解为“叶片”就是“果肉”<sup>[18]</sup>。该假说阐明了种子被动物采食后通过粪便传播的物质条件,即叶片、茎秆等营养器官的诱食效应,这也就成为了非肉质果类植物种子消化道传播的理论基础<sup>[13]</sup>。尽管有部分研究结果不支持“双 F 假说”这一理论,如 Mouissie 等<sup>[19]</sup>研究发现种子经过中东黠鹿(*Dama dama*)消化道后的存活率与植物叶片的可食性无关,但是该假说所包含的植物种子的传播对草食动物的消化道存在明显依赖性的观点至少是可以被接受的。

## 2 粪种子库影响因素

影响粪种子库的因素主要包括三个层面:种子层面、动物层面和外界环境层面。种子层面包括种子大小、形状和种皮(子)结构,种子是形成粪种子库的核心基础,种子层面的因素主要影响种子自身过消化道后的命运。动物层面主要指动物种类,包括植食性非反刍动物、反刍动物、杂食性动物和食果动物等,不同种类的动物在生理结构和采食行为方面均有差异,进而影响粪种子库的结构和组成。外界环境层面主要包括降水、温度、土壤动物和放牧等,外界环境条件通过影响粪便分解速率、粪种子萌发和粪幼苗建植,进而影响粪种子库生态功能的发挥(图 1)。

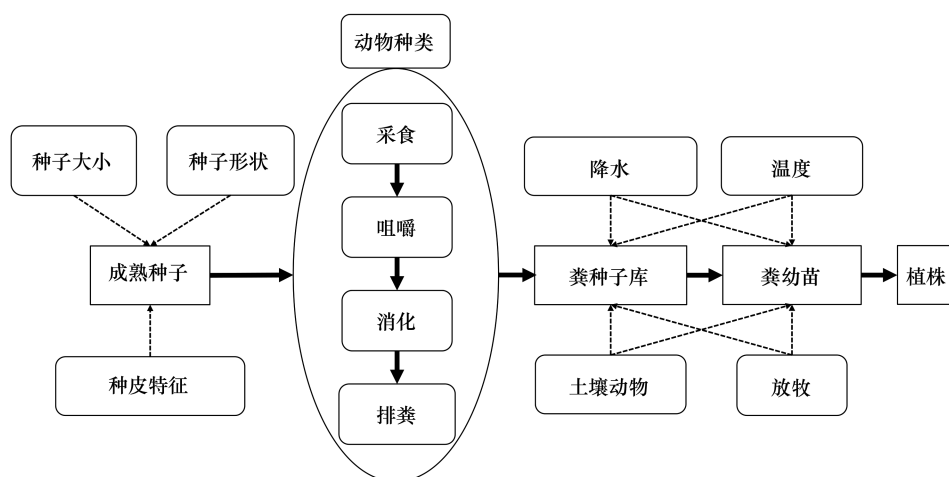


图 1 粪种子库形成过程和影响因素

Fig.1 Formation process and influence factors of dung seed bank

黑色宽箭头表示粪种子库形成过程;直角矩形表示粪种子库的不同阶段;圆角矩形表示影响粪种子库的因素;虚线箭头表示影响过程

### 2.1 种子性状

种子是种子植物(被子植物和裸子植物)特有的繁殖体。在种子生态学研究中,种子特性包括种子大小和形状。种子大小指某种植物种子的重量,一般用单粒重(g)表示,当种子质量过小时(单粒重<1 mg),也可用千粒重表示。值得注意的是,关于种子大小规格的划分并没有明确的界限和范围,一般地,单粒重在 0—1 mg 之间可以看作小种子,1—10 mg 为中小型种子,10—30 mg 为中等大小种子,30 mg 以上为大种子<sup>[20—21]</sup>。种子形状指的是某种种子的表观形状特征,种子形状一般呈现圆(球)形、椭圆形、肾形、卵形、圆锥形和多角形等。种子形状的衡量标准可以用形状指数( $I$ )表示, $I = \frac{[3(X_l^2 + X_w^2 + X_h^2) - (X_l + X_w + X_h)^2]}{3^2}$ ,其中  $X_l$ 、

$X_w$  和  $X_h$  分别为种子的长度、宽度和高(厚)度,即种子形状指数为种子长度、宽度和厚度的三维方差<sup>[22]</sup>。 $0 \leq I \leq 1$ ,  $I=0$  表示种子形状为球形,而  $I=1$  表示种子形状完全平坦(平面)或拉长(线形)。多数研究中,当  $0 \leq I \leq 0.1$  时,可以认为种子为球形<sup>[23-24]</sup>。

由于种子是植物的有性繁殖单位,种子功能性状对植物的拓殖、种群分布范围和群落的结构具有重要的作用<sup>[25]</sup>。种子性状存在变异,这是植物自身遗传特征的表现形式,也是植物对外界生存环境适应的结果。即使在同一物种内,种子性状也会以可能影响特定物种栖息环境范围的方式变化<sup>[26]</sup>。种子性状的变化通常与地理和环境的差异有关<sup>[27-28]</sup>,表明这些特征有助于物种适应局部环境<sup>[26]</sup>。例如在青藏高原东北部高寒草甸,长期(18 a)增温条件下,由于外源能量的输入,使得种子质量在群落水平上逐渐增加<sup>[29]</sup>。

### 2.1.1 种子大小

在物种共存和群落构建机制研究中,种子大小往往是唯一考虑的种子性状<sup>[30-32]</sup>。种子质量反映了母株资源对每个后代的投入情况,因此也能够体现植物生殖策略的基本特征<sup>[33-34]</sup>。例如,植物产生小而多的种子被认为是一种降低风险的繁殖策略( $r$ -策略),因为这种方式可以应对外界严酷的生存环境<sup>[35]</sup>。种子质量也与种子自身的传播能力<sup>[36-37]</sup>、种子寿命、土壤种子库活性<sup>[22, 38]</sup>、萌发策略<sup>[27-28]</sup>以及萌发后幼苗的存活率<sup>[39-40]</sup>等有关。因此,种子大小被认为是决定群落组成和物种跨环境梯度分布的主要功能性状<sup>[41-43]</sup>。

种子大小是影响自身过动物消化道后是否具有活力的主要因素<sup>[13]</sup>。种子大小对粪种子库的影响主要表现在不同尺寸和规格的种子经过动物消化道后的命运不同,即种子大小决定种子的回收率(图 2)。一般来说,大种子主要受咀嚼(或反刍)作用的影响,小种子则主要受消化过程的影响<sup>[44]</sup>。例如,在西班牙地中海地区,在种子成熟季节,绵羊粪便中经常能发现被嚼碎的雷塔马刺(*Retama sphaerocarpa*, 单粒重为 77 mg)灌木种子<sup>[45]</sup>。饲喂实验也表明,大种子经过牦牛和藏羊采食和排泄后回收率较低,小种子回收率较高<sup>[46-47]</sup>。

关于种子大小对动物消化作用的响应,历来都存在不同的观点。主流观点认为,小种子更适合消化道传播,原因在于小种子更有可能从动物咀嚼过程中逃逸<sup>[48]</sup>,并且在动物体内的保留时间也较短<sup>[49-50]</sup>。但也有学者认为,小种子虽然能够摆脱咀嚼过程带来的破坏作用,在忍受消化液侵蚀方面的能力却不如大种子,因为同消化道中严酷的酸性环境相比,咀嚼的破坏作用可以忽略不计<sup>[13]</sup>,并且种子大小和种皮厚度以及表面积-体积比高度相关,大种子所具备的坚韧种皮以及较小的比表面积使得其在抵抗消化液侵蚀方面更具优势<sup>[44]</sup>。事实上,种子大小与消化道传播适合度之间存在一种权衡,即中等大小的种子更适合消化道传播<sup>[51]</sup>。种子过小容易被消化,种子过大容易被嚼碎。在祁连山南坡的高寒草原以及北坡的荒漠中,通过对马、牛和羊的粪种子库进行分析,结果表明中等大小(10—30 mg)的种子更能被家畜有效传播<sup>[3]</sup>。在西班牙地中海地区,绵羊的种子饲喂实验表明,中等大小的种子损坏率为 10%—12%,比较大和较小的种子损坏率(16%—23%)低<sup>[45]</sup>。众多研究表明,种子大小和规格在适应消化道传播方面存在一个临界范围(10—30 mg),在该范围内的种子经过动物消化道后具有较高的存活率<sup>[2-3, 52]</sup>。现有研究所得出的种子过消化道后的存活率之所以存在如此大的差异与分歧,其原因主要在于种子质量到底处于该临界范围的哪一侧。

种子大小除了影响自身过消化道的成功率以外,还会影响后期的粪种子萌发、粪幼苗生长以及植株的建植。幼苗时期是植物生活史进程中最脆弱的阶段,并决定着物种的分布范围和未来整个种群的动态特征。种子大小对后期植物幼苗生存适合度的调控作用主要体现在两个方面。首先,就同一物种而言,种子大小和种子数量之间具有负相关关系,种子质量越大,种子数量则越少<sup>[33]</sup>。研究表明,种子质量减少 10 倍,则植株每年每单位冠层的种子数量增加 10 倍<sup>[53-54]</sup>;与此同时,小种子在传播、散布和拓殖方面更具优势<sup>[55]</sup>。另一方面,种子大小和幼苗存活率之间具有正相关关系,即由大种子萌发产生的幼苗个体较大,较大的幼苗意味着较强的资源竞争能力以及对逆境的较强耐受力和抵抗力。因此,较大种子萌发的幼苗对于后期植被的更新具有更大的贡献潜力<sup>[56]</sup>。实际上,种子大小变异是植物为了生存和繁殖后代进化出的“两头下注”的策略,即植物通过产生不同大小的种子在传播优势和幼苗生存竞争力两个方面进行权衡。

### 2.1.2 种子形状

种子生态学研究用中用以检验种子与环境相互作用机制的形状和表面积-体积比在群落构建机制研究中则

经常被忽视<sup>[32, 57]</sup>。种子形状与传播能力密切相关<sup>[58]</sup>,并且影响土壤种子库特征<sup>[22, 59]</sup>、萌发策略<sup>[57, 60]</sup>和后期幼苗建植<sup>[61]</sup>。圆而轻的种子更具休眠特性,能抵抗极端温度和病原体,并且寿命更长,这种类型的种子多以持久种子库的形式保存在土壤中<sup>[22, 38, 62]</sup>。而表面积-体积比大的种子由于吸水速度快,且种皮表面空气交换速率高效,因此发芽时间较为提前<sup>[63]</sup>。

种子形状主要影响种子在动物体内的保留时间。种子在动物体内的保留时间越长,消化作用对种子的破坏程度也就越强,沉积在粪便中的种子其活力也就越低,相应的,粪种子库的结构和组成也就越单一。一般认为,快速排出体外对种子的消化道传播是有利的,这样可以避免动物消化道内消化液的侵蚀以及反刍(如反刍动物)所造成的重复伤害(图2)。关于种子形状对种子在动物体内的保留时间以及种子过消化道后存活率的影响的研究案例很多,但就目前现状来看,二者之间并不具备一种确定的相关关系<sup>[64]</sup>。主流观点认为,球形种子在动物体内的保留时间较短,且排出体外后的种子活力较高<sup>[51]</sup>。例如,哈萨克绵羊的种子饲喂实验表明,豆科植物球形种子( $I=0.02$ )的回收率(12.6%—17.6%)显著高于禾本科植物的非球形种子( $I=0.16$ )(0.8%—3.2%),并且非球形种子经过消化后萌发率降低,球形种子则增加<sup>[52]</sup>。在天祝高寒草甸,牦牛和藏绵羊的种子饲喂实验表明,球形种子经过这两种家畜消化后均具有较高的回收率<sup>[46]</sup>。消化道传播的有效性<sup>[65]</sup>实际上也是取决于种子能否被动物快速排出体外。因此,种子形状对粪种子库的影响主要是通过影响种子在动物体内的保留时间而间接起作用的。

种子在动物体内的保留时间除了受种子形状的影响外,动物自身的生理结构在一定程度上也起到很大作用。非反刍动物野猪(*Sus scrofa*)的保留时间(>36 h)比反刍动物孢子(*Capreolus capreolus*)(18—36 h)和马鹿(*Cervus elaphus*)(3—36 h)长<sup>[66]</sup>。不同体型大小的动物其种子保留时间也不相同,例如种子在马、牛和羊体内的保留时间分别为36—41 h<sup>[67]</sup>、74 h<sup>[67]</sup>和24—40 h<sup>[45, 52, 68]</sup>。

### 2.1.3 种皮(子)结构

种皮是植物种子外层的保护性结构组织,同时也是种子与外界进行营养物质交换的界面,兼具吸水和透气功能。种皮质地与结构特征在很大程度上决定着种子对外界环境胁迫抵抗能力的强弱。因此,种皮特征对种子消化道传播有效性的影响十分显著。一般认为,坚硬的种皮在抵抗动物咀嚼和消化液侵蚀方面可以为种子带来更有效的保护,这类种子在动物消化道传播方面也更具优势。例如豆科植物种子普遍具有硬实特征,其坚硬的种皮所造成的机械束缚是种子休眠的主要原因<sup>[69]</sup>。动物咀嚼和消化液侵蚀有利于打破这类种子的休眠,提高萌发率<sup>[70]</sup>。在埃及,牧豆树(*Prosopis juliflora*, 豆科乔木)种子被单峰驼(*Camelus dromedarius*)采食后,粪种子萌发率(48%—75%)显著高于原始种子(15%)<sup>[71]</sup>。在北疆地区绢蒿(*Seriphidium transiliense*)荒漠中,80%的豆科植物种子经绵羊采食后萌发率显著提高<sup>[23]</sup>。在南非德兰士瓦以及比勒陀利亚的稀树草原,优势物种豆科乔木金合欢(*Acacia tortilis*)和阿拉伯金合欢(*A. nilotica*)种子被大型草食动物采食和排泄后萌发率提高,并且大型有蹄类动物传播是该属植物种群扩散和拓殖的主要方式<sup>[72]</sup>。但也有研究指出,没有证据表明拥有相对坚硬种皮的种子在通过动物消化道时,种皮的软化是促进种子萌发的直接原因<sup>[73]</sup>。同具有坚硬种皮保护的种子相比,柔软种皮在抵抗消化作用方面的效果便显得不是特别突出。种子饲喂实验表明,红花球葵(*Sphaeralcea coccinea*)经美洲野牛(*Bison bison*)采食后回收率(34.9%)低,主要是因为该物种种子种皮柔软,不能有效抵抗野牛咀嚼所造成的破坏作用<sup>[74]</sup>。某些类群种子(十字花科 Brassicaceae, 车前科

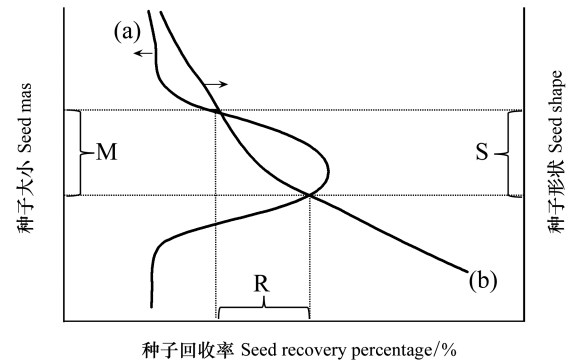


图2 种子大小和形状与种子过动物消化道后的回收率的关系

Fig.2 Relationship between seed mass, shape, and seed recovery percentage after passage through animals gut

(a) 种子大小; (b) 种子形状; M: 种子最适大小区间; S: 种子最适形状指数区间; R: 种子最大回收率范围

Plantaginaceae, 唇形科 Labiatae 和菊科 Compositae) 遇湿时可以分泌粘液, 在抵抗动物咀嚼和消化液侵蚀方面起到润滑和保护作用, 因此这类种子也适合消化道传播<sup>[75]</sup>。藜科 (Chenopodiaceae) 植物具有出色的耐盐碱和抗旱能力, 是荒漠中的常见物种, 部分藜科植物种子具有异型性现象<sup>[76]</sup>, 如紫翅猪毛菜 (*Salsola affinis*) 和散枝猪毛菜 (*S. brachiata*), 这类种子由膜质种皮包裹着螺旋形态的胚芽; 在天山北坡绢蒿荒漠草地中, 这两种种子被牛和马采食并排泄后, 在新鲜粪便中便可以发现已经萌发的植物幼苗, 表明这类植物种子在动物体内时就已经萌发<sup>[77]</sup>。禾本科植物种子 (颖果 Caryopsis) 结构特殊, 如早熟禾属 (*Poa*)、披碱草属 (*Elymus*)、雀麦属 (*Bromus*)、鹅观草属 (*Roegneria*) 以及冰草属 (*Agropyron*) 等, 这些种子的胚几乎是外露的, 经动物采食后很容易被动物体内的消化液侵蚀, 从而失去活性。瘤胃消化实验表明, 禾本科种子经过绵羊消化后萌发率显著降低, 其中柯孟披碱草 (*Elymus kamoji*) 种子消化 6 h 萌发率便降为 0<sup>[78]</sup>。

## 2.2 动物种类

动物种类按照食性特点可以分为植食性动物 (食草动物、食果动物)、肉食性动物 (食肉目动物) 和杂食性动物。在自然界中, 由于环境条件决定的食物资源可获得性的限制以及动物自身的营养需要, 动物很少表现出对某一类型食物的专性采食行为, 而是在综合各因素后所做出的对食物的最佳采食策略。即使是食肉目动物 (如熊科 Ursidae) 在某些情况下也会采食植物营养丰富的果实; 同样的, 植食性动物偶尔也会表现出食肉行为。其实关于肉食性动物和草食性动物, 它们食谱界限的划分并不是很严格, 肉食性动物不大量吃草主要是因为没有强大的消化能力, 植食性动物不经常吃肉主要是因为没有强大的捕食能力。因此, 在动物界中, 由于不同类群动物的食谱组成极其复杂, 均是潜在的种子消化道传播者 (表 1)。并且不同动物类群在种子传播方面还具有功能性互补效应, 例如在波兰和斯洛伐克交界处的喀尔巴阡山脉高山森林中, 至少有 13 种鸟类 (欧歌鸫 *Turdus philomelos* 和田鸫 *T. pilaris* 等) 和 3 种哺乳动物 (棕熊 *Ursus arctos*、赤狐 *Vulpes vulpes* 和貂 *Martes spp.*) 是欧洲越橘 (*Vaccinium myrtillus*) 浆果 (Berry) 的有效传播者, 这些动物类群共同维护着当地高山生态系统的稳定与健康<sup>[79]</sup>。在中国西北地区沙棘 (*Hippophae rhamnoides sinensis*) 灌丛中, 至少有 18 种鸟类是沙棘果实的有效传播者<sup>[80]</sup>。

需要注意的是, 有些种类动物对种子的传播方式为搬运储存, 未被取食的种子在储藏地点微生境中可能萌发, 从而实现种子的传播。如松鼠科 (Sciuridae) 动物对松属 (*Pinus*) 植物球果 (Cone) 的分散储藏传播<sup>[81]</sup>。这种传播方式不涉及种子的消化道传播, 并且与体外粘附传播也不相同, 是一种特殊的传播方式。由于该传播方式不形成粪种子库, 因此不在讨论范围内。

### 2.2.1 选择性采食的影响

种子只有被动物采食后才具备消化道传播的可能。但是, 动物具有选择性采食行为, 不同种类动物食性千差万别, 即使同一物种, 由于个体差异也会表现出对同种食物的不同偏好。在自然环境中, 动物生存所面临的食物资源具有高度的时空异质性。动物自身为了平衡不断变化的营养需要以及适应外界环境条件, 在综合考虑自身的偏食性 (Preference)、食物的适口性 (Palatability) 以及食物资源的可获得性 (Availability) 等多种因素的情况下, 必须采取有效的采食策略才能应对食物资源的变化<sup>[110]</sup>, 进而满足自身的各种生理需要<sup>[111]</sup>。选择性采食便是动物应对食物资源变化时所采取的最佳采食策略。

在森林生态系统中生活着大量的食果动物类群 (灵长目、鸟类和啮齿动物), 在果实成熟季节大量采食营养丰富的果实, 表现出强烈的专食性特点, 采食后的种子经动物消化道传播后, 对森林植物更新起着重要的促进作用<sup>[112]</sup>。在马来西亚羯布罗香 (*Dipterocarpus turbinatus*) 森林中, 食果动物是森林植物种子的主要传播者<sup>[113]</sup>; 在马达加斯加热带棕榈 (*Trachycarpus fortunei*) 林中, 食果动物是森林分布和扩散的重要驱动力<sup>[114]</sup>。

在草地放牧生态系统中, 例如中国东北地区松嫩草原, 绵羊偏食蛋白含量较高的五脉山黧豆 (*Lathyrus quinquenervius*)<sup>[115]</sup>, 山羊偏食黄酮类物质含量较高的罗布麻 (*Apocynum venetum*)<sup>[116]</sup>; 当草地群落中有丰富的羊草 (*Leymus chinensis*) 和全叶马兰 (*Aster pekinensis*) 时, 绵羊喜食全叶马兰; 当群落中有丰富的五脉山黧豆和全叶马兰时, 绵羊不喜食全叶马兰<sup>[115]</sup>。在意大利阿尔卑斯山区, 绵羊在低放牧率时喜食禾本科植物<sup>[117]</sup>。在

青藏高原,自由放牧时牦牛选择性采食行为表现得特别强烈,主要采食高寒草甸群落中的莎草科(Cyperaceae)植物<sup>[2]</sup>。要注意的是,目前关于草食家畜的选择性采食的研究多集中在草地植物群落水平上,考虑家畜对整个群落的采食状况。但是,关于家畜对牧草某一特定部位(如茎秆、叶片、花朵、生殖枝以及种子)采食的研究相对匮乏。只有有性繁殖部位(种子或果实)被家畜采食对消化道传播来说才是有效的。因此,未来关于草食家畜选择性采食对牧草种子消化道传播和粪种子库的影响的研究应该重点考虑家畜对植物有性繁殖部位的专性采食情况。

表 1 不同动物对植物种子的消化道传播

Table 1 Endozoochory seed dispersal by different animals

| 科 Family           | 动物种类 Animal species                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
|--------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 牛科 Bovidae         | 牛 <i>Bos taurus</i> <sup>[3, 44, 48, 82–83]</sup> ; 牦牛 <i>Bos grunniens</i> <sup>[2, 5, 46–47, 84]</sup> ; 欧洲野牛 <i>Bison bonasus</i> <sup>[85]</sup> ; 美洲野牛 <i>Bison bison</i> <sup>[74]</sup> ; 绵羊 <i>Ovis aries</i> <sup>[1, 4, 20, 47, 52, 86]</sup> ; 山羊 <i>Capra hircus</i> <sup>[68, 72, 86]</sup> ; 跳羚 <i>Antidorcas marsupialis</i> <sup>[72]</sup> ; 黑斑羚 <i>Aepyceros melampus</i> <sup>[72]</sup> ; 安氏林羚 <i>Tragelaphus angasi</i> <sup>[72]</sup> ; 扭角林羚 <i>Tragelaphus strepsiceros</i> <sup>[72]</sup> ; 大林羚 <i>Taurotragus oryx</i> <sup>[72]</sup> ; 小岩羚 <i>Raphicerus campestris</i> <sup>[72]</sup> ; 普通小羚羊 <i>Sylvicapra grimmia</i> <sup>[72]</sup> |
| 鹿科 Cervidae        | 中东黇鹿 <i>Dama dama</i> <sup>[19]</sup> ; 狍子 <i>Capreolus capreolus</i> <sup>[66]</sup> ; 长颈鹿 <i>Giraffe camelopardalis</i> <sup>[72]</sup> ; 骡鹿 <i>Odocoileus hemionus</i> <sup>[83]</sup> ; 马鹿 <i>Cervus elaphus</i> <sup>[66, 83]</sup> ; 白尾鹿 <i>Odocoileus virginianus</i> <sup>[83, 87]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| 马科 Equidae         | 马 <i>Equus caballus</i> <sup>[3, 44, 88–90]</sup> ; 驴 <i>Equus asinus</i> <sup>[44]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| 犀科 Rhinocerotidae  | 白犀 <i>Ceratotherium simum</i> <sup>[72]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| 象科 Elephantidae    | 非洲草原象 <i>Loxodonta africana africana</i> <sup>[72, 91]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |
| 骆驼科 Camelidae      | 单峰驼 <i>Camelus dromedarius</i> <sup>[71]</sup> ; 骆马秘鲁亚种 <i>Vicugna vicugna mensalis</i> <sup>[92–93]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| 兔科 Leporidae       | 欧洲兔 <i>Oryctolagus cuniculus</i> <sup>[44]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| 犬科 Canidae         | 南非狐 <i>Vulpes chama</i> <sup>[94]</sup> ; 大耳狐 <i>Otocyon megalotis</i> <sup>[94]</sup> ; 黑背豺 <i>Canis mesomelas</i> <sup>[94]</sup> ; 赤狐 <i>Vulpes vulpes</i> <sup>[79, 95–97]</sup> ; 貉 <i>Nyctereutes procyonoides</i> <sup>[95]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| 熊科 Ursidae         | 棕熊 <i>Ursus arctos</i> <sup>[79]</sup> ; 亚洲黑熊 <i>Ursus thibetanus</i> <sup>[95]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| 鼬科 Mustelidae      | 日本貂 <i>Martes melampus</i> <sup>[95]</sup> ; 石貂 <i>Martes foina</i> <sup>[96]</sup> ; 狗獾 <i>Meles meles</i> <sup>[95]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| 猪科 Suidae          | 野猪 <i>Sus scrofa</i> <sup>[66, 96]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |
| 长臂猿科 Hylobatidae   | 黑长臂猿 <i>Nomascus concolor</i> <sup>[16]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| 猴科 Cercopithecidae | 川金丝猴 <i>Rhinopithecus roxellana</i> <sup>[98]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                    |
| 袋鼠科 Macropodidae   | 东部灰大袋鼠 <i>Macropus giganteus</i> <sup>[99]</sup> ; 红腿丛林袋鼠 <i>Thylogale stigmatica</i> <sup>[99]</sup> ; 麝袋鼠 <i>Hypsiprymnodon moschatus</i> <sup>[99]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
| 狐蝠科 Pteropodidae   | 琉球狐蝠 <i>Pteropus dasymallus</i> <sup>[100]</sup> ; 大狐蝠 <i>Pteropus giganteus</i> <sup>[101]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| 壁虎科 Gekkonidae     | 蛙眼守宫 <i>Teratoscincus roborowskii</i> <sup>[102]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 鲤科 Cyprinidae      | 鲤鱼 <i>Cyprinus carpio</i> <sup>[103]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| 正蚓科 Lumbricidae    | 陆正蚓 <i>Lumbricus terrestris</i> <sup>[104]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| 蛞蝓科 Slugidae       | 蛞蝓 <i>Agriolimax agrestis</i> <sup>[105]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| 鸭科 Pycnonotidae    | 红耳鹎 <i>Pycnonotus jocosus</i> <sup>[106]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| 鸫科 Turdidae        | 欧歌鸫 <i>Turdus philomelos</i> <sup>[79]</sup> ; 田鸫 <i>Turdus pilaris</i> <sup>[79]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| 鸭科 Anatidae        | 绿头鸭 <i>Anas platyrhynchos</i> <sup>[107]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| 鸛科 Ciconiidae      | 白鸛 <i>Ciconia ciconia</i> <sup>[108]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| 鸥科 Laridae         | 小黑背鸥 <i>Larus fuscus</i> <sup>[108]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |
| 陆龟科 Testudinidae   | 象龟属各种 <i>Geochelone</i> <sup>[109]</sup>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |

### 2.2.2 动物生理结构的影响

不同种类动物由于自身生理结构存在差异,即使同一种种子被不同种类动物消化排泄后,粪种子的活力也不尽相同。以绵羊和山羊为例,虽然二者同属牛科羊亚科(Caprinae)家族成员,关系密切,但它们在解剖学、生理学和采食行为等方面均存在差异。在自然环境中,绵羊是放牧动物,主要在平原草地采食牧草;山羊则是啃牧动物,喜欢在多石山区啃食高处的草木。二者在胃部(瘤胃、网胃、瓣胃和皱胃)、后肠、唾液腺、口腔、牙齿、肝脏、体重以及形态上均存在可测量的差异,这也导致了它们对植物的采食和消化能力的不同。研究表明,食物在山羊瘤胃中的发酵率和吸收率更高<sup>[118]</sup>。绵羊的肠道长度比山羊更长<sup>[119]</sup>,种子在绵羊体内的

保留时间更长(48—96 h),相比之下,种子通过山羊消化道的速度更快(24—72 h),种子饲喂实验也表明,更高比例的种子没有成功通过绵羊消化道,却可以从山羊粪便中回收得到<sup>[86]</sup>。在青藏高原东北部高寒草甸,牦牛和藏羊经常在一起混合放牧,然而种子饲喂实验表明,牦牛粪的种子回收率(0.4%—58.4%)比藏羊粪(0—28.1%)高,这是由于二者体型的巨大差异导致的[牦牛:(243±10.0) kg,藏羊:(55±2.7) kg]<sup>[47]</sup>。在反刍时牦牛每个逆呕食团的大小比藏羊大,较大的食团可以保护种子免受咀嚼的伤害,并且牦牛齿缝距离比藏羊宽,这些特征都有利于种子从反刍过程中成功逃逸<sup>[47]</sup>。在南非稀树草原,随着大型草食动物体重增加,金合欢种子在动物粪便中的回收率也增加<sup>[72]</sup>。中东黠鹿的种子回收率为0.5%—42.0%<sup>[19]</sup>;美洲野牛为0.2%—85.5%<sup>[74]</sup>,这些差异主要也是由于动物种类的不同引起的。

2.3 外界环境

不同区域的外界环境条件差异较大,因此粪便被动物排出体外后,环境条件对粪种子的过滤机制各不相同,即不同生境中粪种子库对地上植被的贡献率各异。目前在世界范围内开展的关于粪种子库的研究,几乎涵盖了各种生态系统类型(表2)。

外界环境对粪种子库的影响主要体现在粪便分解、粪种子萌发和粪幼苗建植等方面。其中粪便分解和粪种子萌发以及粪幼苗生长和建植是同步进行的生态过程,粪便为种子萌发提供养分,养分从粪便到幼苗的转移促进了粪便分解,这两个过程相互促进,共同完成粪种子库的生态功能。

表2 消化道传播研究区域  
Table 2 Study areas of endozoochory seed dispersal

| 研究区域 Study sites    | 参考文献 References               | 研究区域 Study sites       | 参考文献 References |
|---------------------|-------------------------------|------------------------|-----------------|
| 荒漠 Semi desert      | [3, 20, 52]                   | 岛屿 Island              | [100]           |
| 高寒草原 Alpine steppe  | [3]                           | 农田 Farmland            | [108]           |
| 稀树草原 Savanna        | [72]                          | 典型草原 Typical grassland | [1, 4]          |
| 森林 Forest           | [16, 85, 87, 90, 98, 113—114] | 灌丛 Shrubs              | [80]            |
| 高山 Alpine mountains | [79]                          | 冰川 Glacier             | [92—93]         |
| 高寒草甸 Alpine meadow  | [2, 5, 46—47, 84]             | 沙漠 Desert              | [102]           |
| 沼泽 Fens             | [89]                          | 河流 River               | [103]           |

2.3.1 降水和温度的影响

降水促进粪便破碎化以及粪便中矿质元素的淋溶。此外,粪便分解过程有大量微生物参与,水分条件是微生物活动的前提,因此降水对粪便的分解有显著的促进作用。在川西北高寒草甸生态系统中,降水量的减少显著降低牦牛粪的分解速率<sup>[120]</sup>。在英格兰北部的泰恩河地区,降水显著促进奶牛粪便分解和粪便中氮(N)、磷(P)、钾(K)和镁(Mg)淋溶<sup>[121]</sup>。在非洲纳米比亚沙漠,降水是物质分解的启动因素<sup>[122]</sup>,只有降雨发生时粪便才会逐渐分解。在黄土高原典型草原,降水稀少,年降水量<350 mm,多集中在6月—9月,暖季放牧时(6月—9月)滩羊粪分解50%需要约25个月,冷季放牧(11月—12月)则需要30个月<sup>[123]</sup>。此外,水分也是种子萌发和幼苗生长的必要条件。在阿根廷中部半干旱地区,土壤有效水分降低则会导致牧豆树属植物*P. caldenia* Burk.(一种多刺落叶木本植物)幼苗大量死亡<sup>[124]</sup>。

温度对粪种子库的影响主要包括温度影响粪便分解、粪种子萌发和粪幼苗生长。粪便分解过程有大量微生物参与,温度通过影响粪便微生物活性进而影响粪便分解和粪种子释放速率。在青海省海北高寒草甸,温度每升高1℃,牦牛粪质量损失增加18%<sup>[125]</sup>。

温度至少从三个独立的生理过程方面影响粪种子萌发<sup>[126]</sup>:1)种子不断地变质,除非在此期间发芽,否则最终会死亡,且变质速率主要取决于含水率和温度;2)大多数种子最初处于休眠状态,相对干燥的种子与温度有关的速度持续失去休眠;3)一旦种子打破休眠,它们的发芽率(发芽时间的倒数)显示出与基础温度(在该温度和低于该温度时发芽率为零)和最适温度(在该温度时发芽率最大)之间的正线性关系以及最佳温

度和上限温度(在此温度及以上时发芽率为零)之间的负线性关系,其中发芽率最佳温度通常高于在部分休眠或部分变质的种子种群中达到最大发芽百分比所需的温度。

温度对植物幼苗的存活率也有显著的影响,在阿根廷中部半干旱地区,土壤温度升高是导致牧豆树属植物幼苗死亡的主要原因<sup>[124]</sup>。在美国西部大盆地寒冷沙漠,土壤温度升高限制了禾草类幼苗对地上植被的补充<sup>[127]</sup>。

### 2.3.2 土壤动物的影响

土壤动物是指在土壤中和地表枯落物层中生存的各种动物的总和,主要包括节肢动物(昆虫纲下的各种粪甲虫、蛛形纲下的各种土壤蜘蛛以及唇足纲下的地蜈蚣类)、环节动物(蚯蚓类)和一些小型脊椎动物(鼯鼠和鼯鼠)等。土壤无脊椎动物是生态系统中的重要分解者(有些类群为消费者),对物质循环起到巨大的促进作用。土壤动物的扰动能显著促进粪便破碎化,提高粪分解速率<sup>[128]</sup>,进而提高粪种子的释放速率。在草地生态系统中,家畜粪便中的养分主要以有机物形式存在,必须经过矿化并转移到土壤中才能被植物同化吸收<sup>[129—130]</sup>。粪便养分进入土壤的速度很大程度上与分解速度有关,分解速度根据环境条件从1—4个月不等<sup>[131—133]</sup>,在使用杀虫剂消灭土壤动物时,粪分解时间则长达3 a<sup>[131, 134]</sup>。土壤动物是连接粪便和土壤的重要媒介,土壤动物在二者界面层往返穿梭,促进粪便与土壤融合。研究表明,土壤动物活动能够显著促进粪便分解以及粪便中营养物质向粪下土层(0—10 cm)转移<sup>[135—136]</sup>。

在土壤动物类群中,节肢动物(Arthropod)对加速粪便分解和营养循环的贡献最大<sup>[137—138]</sup>,特别是粪甲虫(粪金龟科 Geotrupidae、蜉金龟科 Aphodiidae 和金龟甲总科 Scarabaeoidea),由于它们较大的体型以及觅食和筑巢习性,增加了粪便的生物扰动和养分进入土壤的速率<sup>[139]</sup>。粪甲虫以粪便中的汁液为食,粪便为它们自身和后代提供住所和食物来源。根据它们的筑巢策略,粪甲虫可分为三种功能类群:内源性寄生类群(寄生虫 Dweller)、粪下土壤寄生类群(隧道虫 Tunneler)和滚粪球类群(滚球虫 Ball roller)<sup>[140]</sup>。内源性寄生类群在粪便内生活和产卵;粪下土壤寄生类群在粪斑下面的土壤里挖洞,并用粪便材料在洞穴内建筑巢室;滚粪球类群把粪便以粪球形状滚到离粪斑沉降地点一段距离的地方,然后埋进土里进行产卵并孵化。粪甲虫影响粪斑内部环境条件和微生物多样性,从而促进粪便养分的矿化<sup>[141]</sup>。此外,粪甲虫的活动还可以丰富其他节肢动物群落,进一步促进粪便的降解<sup>[138]</sup>。

土壤动物促进物质分解<sup>[142]</sup>,特别是在干旱地区,这种效应更为显著<sup>[143]</sup>。在北疆地区绢蒿荒漠中,有粪甲虫活动的牛粪和马粪养分降解率均高于无粪甲虫活动的粪便,且牛粪分解末期较无粪甲虫参与的自然分解粪便酸性洗涤纤维、中性洗涤纤维、全碳和全氮降解率分别提高17.54%、13.41%、20.91%和5.3%;马粪上述指标降解率则分别提高28.66%、63.34%、17.67%和9.89%<sup>[136]</sup>;在内蒙古短花针茅(*Stipa breviflora*)型荒漠草地中,粪甲虫对牛粪分解过程中有机物总量的损失有显著影响<sup>[144]</sup>;在北美内布拉斯加州的沙丘草地,粪甲虫对牛粪水分和干物质损失的贡献率分别为7%和4%<sup>[135]</sup>。此外,在川西北高寒草甸,牦牛粪分解量与粪食性甲虫数量之间具正相关关系<sup>[120]</sup>。在甘南州高寒草甸,牦牛粪重量损失速率与粪斑中土壤动物(鞘翅目 Coleoptera、蜱螨目 Arachnoidea、弹尾目 Collembola 和蚯蚓类 Earthworm)多样性和密度呈显著正相关关系<sup>[145]</sup>。此外,粪甲虫除了通过自身扰动促进粪便破碎和分解外,草地鸟类在捕食粪甲虫或其它粪便内动物时也会搅动粪便,进一步促进粪便破碎化<sup>[146]</sup>,提高粪分解速率。

土壤动物除了能够促进粪便分解提高粪种子的释放速率外,还可以通过搬运作用促进粪种子的二次传播和分配<sup>[147]</sup>。在西班牙地中海地区,粪甲虫扰动影响绵羊粪种子出苗率,且出苗率与粪便埋藏量和埋藏深度之间呈负相关关系<sup>[148]</sup>。在天山北坡绢蒿荒漠草地中,模拟实验表明,牛粪中80%的粪种子被粪甲虫埋藏在距粪斑水平距离20 cm以内及粪斑下0—10 cm的土层中,且随着种子大小的增加,埋入土壤中的种子的比例逐渐降低<sup>[149]</sup>。在哥斯达黎加共和国瓜纳卡斯特地区的落叶林中,自由放牧的马是象耳豆(*Enterolobium cyclocarpum*,一种豆科高大乔木)种子的主要传播媒介,但是马粪中的种子经常被啮齿动物萨氏棘小囊鼠(*Liomys salvini*)搬运和盗食<sup>[90]</sup>。

### 2.3.3 放牧的影响

放牧是草地最主要的管理方式。从广义上讲,凡是有草食动物栖息、采食和活动的绿色植物生长区域都可以称为放牧生态系统。具体到人类社会生产层面,放牧则是指草食动物(家畜)在草地直接采食的行为<sup>[150]</sup>。草地放牧系统的核心研究内容是草-畜互作,其中家畜对草地的影响主要包括家畜对牧草的采食、践踏以及排泄物(粪/尿)返还三个方面。排泄物返还作为草地物质循环和能量流动的关键环节,对维持草地生态系统的稳定和健康发展具有重要意义。

在草地生态系统中,放牧是家畜粪种子库的产生必要条件,在世界范围内,一年中放牧草场约有 5% 的面积被家畜粪便覆盖<sup>[151—152]</sup>。放牧在一定程度上也调控着家畜粪种子库的结构和组成。首先,放牧季节决定粪种子库的密度和大小。不同放牧季节植物的物候期不同,一般地,在种子成熟季节放牧,粪种子库密度达到最大,因为只有成熟的种子才具备形成粪种子库的可能。在天祝高寒草甸,牦牛粪种子物种数在 3 月份最多(32 种),1 月份最少(22 种)<sup>[46]</sup>。但在甘南州高寒草甸,牦牛粪在冷季(11 月—4 月,15.16 粪/g)和暖季(5 月—10 月,17.15 粪/g)的种子密度没有差异<sup>[2]</sup>。在黄土高原典型草原,冷季(6 月—9 月)放牧时滩羊(*Ovis aries*)粪种子库密度、丰富度和多样性均高于暖季(11 月—12 月)<sup>[1]</sup>。其次,在不同放牧强度下牧草资源的可获得性以及家畜对食物的竞争力不同,家畜粪种子库的结构和组成也不相同。在青藏高原东北部冷季(11 月—4 月)高寒草甸,轻度、中度和重度放牧草场的牦牛粪种子平均密度逐渐增高,每千克粪分别含有 121、127 和 187 粒种子<sup>[84]</sup>。但在黄土高原典型草原,不同牧压下滩羊粪种子库密度差异不显著<sup>[1]</sup>。放牧强度与粪分解速率之间也有一定的相关性,家畜活动可以促进粪分解,提高粪种子释放速率。在青藏高原东北部,随着放牧强度的增加,牦牛粪分解速率也增加<sup>[153]</sup>,这主要是因为高强度放牧时践踏作用强烈,家畜践踏可以促进粪便破碎化和深埋,而粪便破碎化程度与分解速率之间具有高度正相关关系<sup>[128]</sup>。

放牧除了影响粪种子释放速率外,还会对幼苗后期的存活和建植产生重要影响。但由于研究区域和动物种类的不同,放牧对植物幼苗生长的影响也不同。众多研究表明,放牧干扰对植物幼苗生长不利,因为幼苗阶段是植物整个生活史过程中最为脆弱的时期。在英国南部汉普郡草地,软体动物蜗牛(*Oophana heudei*)和蛞蝓(*Agriolimax agrestis*)牧食显著降低植物幼苗密度和盖度<sup>[154]</sup>。在英格兰伯克郡的酸性沙质草原,兔放牧显著降低地上植物幼苗密度,并且这一效应会被翻耕(掘洞)等干扰措施放大<sup>[155]</sup>。在以色列地中海地区,牛连续放牧(0.71 头/hm<sup>2</sup>)使得塔泊栎(*Quercus ithaburensis*)幼苗(高度为 0—0.15 m)和幼树(高度为 0.15—1 m)密度分别比未放牧处理降低 61% 和 67%<sup>[156]</sup>。在法国比利牛斯山—地中海山区原始森林中,半野生牛(*Bos taurus*)放牧减少了槭属(*Acer*)、水青冈属(*Fagus*)、冬青属(*Ilex*)、松属(*Pinus*)、李属(*Prunus*)和栎属(*Quercus*)的幼树密度以及白蜡属(*Fraxinus*)和花楸属(*Sorbus*)的幼苗密度,并可作为该地区树木群落组成的选择性过滤因子<sup>[157]</sup>。阿根廷中部的格兰德斯山脉森林地带,家畜(牛、马、绵羊和山羊)放牧显著降低南方龙鳞木(*Polylepis australis*)、智利美登木(*Maytenus boaria*)和南美鼠刺(*Escallonia cordobensis*)幼苗高度和存活率,并在一定程度上决定该地区森林的分布范围<sup>[158]</sup>。在喜马拉雅山脉东部的不丹王国高山栎(*Quercus semecarpifolia*)森林中,放牧牦牛导致 90% 以上的树木幼苗遭受严重的啃食,且围封区域幼苗成活率是放牧区域的 3 倍,株高是放牧区域的 2 倍,说明放牧是决定该地区森林更新的主要因素<sup>[159]</sup>。在伊朗扎格罗斯半干旱森林中,排除绵羊和山羊放牧有利于森林的更新,因为放牧是导致植物幼苗死亡的重要原因<sup>[160]</sup>。在南非林波波省稀树草原,草食动物是风车子属(*Combretum*)、金合欢属(*Vachellia*)和儿茶属(*Senegalia*)等藤本植物幼苗的“过滤器”,并决定了这些植物在该地区的分布状况<sup>[161]</sup>。但也有研究表明,放牧对植物幼苗生长有利。例如,在南美洲潘帕斯草原,牛连续放牧通过增加幼苗安全地点的可获得性进而提高紫花马缨丹(*Danthonia montevidensis*)和狮齿菊(*Leontodon taraxacoides*)幼苗的建植率<sup>[162]</sup>。在阿根廷中部拉潘帕省灌丛化草地,牛放牧提高木本植物 *P. caldenia* 幼苗建植率,对当地畜牧业生产产生不利于影响<sup>[163]</sup>。在德国沙质草地中,绵羊践踏促进菊科、石竹科、豆科和禾本科种子深埋,群落幼苗密度提高 3.5 倍<sup>[164]</sup>。在内蒙古科尔沁沙质稀树(白榆 *Ulmus pumila*)草地,中等强度放牧绵羊(1.88 羊/hm<sup>2</sup>)条件下草地群落幼苗密度和丰富度较高,群落稳定

性最强,并且中等放牧有利于该地区草地恢复<sup>[165]</sup>。

### 3 粪种子库的生态意义

#### 3.1 种子远距离扩散

消化道传播是植物种子实现远距离传播的重要方式。全世界范围内约有一半数量的种子植物依靠动物进行传播和扩散它们的种子,并且传播距离与动物体型大小之间呈正相关关系<sup>[7]</sup>。在西班牙地中海地区,法国薰衣草(*Lavandula stoechas*)依靠风力传播距离不超过 1 m<sup>[166]</sup>,金雀花(*Cytisus scoparius*)种子风力传播距离为 1—8 m<sup>[167]</sup>,但是这两种种子经游牧绵羊采食后,伴随畜群的移动,种子传播距离可达 40 km<sup>[45]</sup>。季节性迁徙鸟类白鹳(*Ciconia ciconia*)和小黑背鸥(*Larus fuscus*)可以将灯芯草(*Juncus bufonius*)和反枝苋(*Amaranthus retroflexus*)种子从波兰携带至西班牙的多尼亚纳国家湿地公园<sup>[108]</sup>。在汤加王国瓦瓦乌群岛,帝汶李(*Pleiogynium timoriense*)果实经琉球狐蝠(*Pteropus dasymallus*)采食后传播距离达 10 km 远,并且可以在群岛内各个岛屿间交互传播<sup>[100]</sup>。在荷兰北部诺德河-威廉斯运河中,鲤鱼(*Cyprinus carpio*)可以将褐鞘薹草(*Carex acuta*)和泽生薹草(*C. riparia*)种子传播至 16 km 远处,并能影响当地水生生态系统景观格局<sup>[103]</sup>。因此,除气候影响外,动物传播对于植物在全球尺度上分布格局和范围的塑造功不可没。

#### 3.2 粪便元素返还

粪便是动物进行营养物质返还的主要方式。由于受自身生理结构和消化代谢的影响,动物采食的食物不可能全部都被消化吸收,否则生态系统将会因物质返还途径中断而崩溃。未被消化的食物便以粪便的形式排出体外,这也是系统维系运转的重要驱动力。以草地生态系统为例,放牧家畜摄入氮的 75%—90% 以排泄物的形式返还到草地<sup>[168—169]</sup>。粪便中含有丰富的有机物和矿质元素,是生态系统物质循环的关键枢纽(表 3)。有研究表明,动物粪便元素含量与动物体型大小之间具有一定的关系。例如,在南非稀树草原,草食动物体型大小和粪便中氮磷比(N/P)呈正相关关系<sup>[170]</sup>。但也有研究表明,由于研究区域的不同,动物体型大小和粪便元素含量之间的关系充满着不确定性<sup>[171]</sup>。为此,这两个研究团队还在美国国家科学院院刊上进行了一番讨论。

表 3 不同动物粪便元素含量

Table 3 Elemental content of different animal feces

| 动物种类<br>Animal species                | 粪便元素含量<br>Feces elemental content                                                                                                                                      | 研究区域<br>Study areas  | 参考文献<br>References |
|---------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------|--------------------|
| 牛 <i>Bos taurus</i>                   | TC: 234.57 g/kg; TN: 22.28 g/kg; TP: 4.69 g/kg                                                                                                                         | 天山北坡绢蒿荒漠             | [136]              |
| 牛 <i>Bos taurus</i>                   | TN: 20.8 g/kg; ON: 20.7 g/kg; NH <sub>4</sub> -N: 0.12 g/kg;<br>P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> : 19.5 g/kg; K <sub>2</sub> O: 4.76 g/kg; S: 3.06 g/kg; Ca:<br>20.8 g/kg | 美国内布拉斯加州浅层地下水<br>灌溉草 | [135]              |
| 牛 <i>Bos taurus</i>                   | TN: 17.11 g/kg; NH <sub>4</sub> -N: 18.5 mg/kg; NO <sub>3</sub> -N: 4.29 mg/<br>kg; TP: 3.40 g/kg; IP: 2.01 g/kg; OP: 1.39 g/kg                                        | 内蒙古锡林郭勒荒漠草地          | [144]              |
| 牛 <i>Bos taurus</i>                   | TC: 415 g/kg; TN: 15.5 g/kg                                                                                                                                            | 肯尼亚热带草原              | [172]              |
| 黄牛 <i>Bos taurus</i>                  | TN: 17.30 g/kg; TP: 2.56 g/kg; OP: 1.08 g/kg;<br>IP: 1.42 g/kg                                                                                                         | 内蒙古锡林郭勒典型草原          | [173]              |
| 苏格兰高地牛<br><i>Scottish Highlanders</i> | TN: 45.9 g/kg; TK: 47.7 g/kg; TP: 8.18 g/kg                                                                                                                            | 比利时海岸沙丘              | [174]              |
| 绵羊 <i>Ovis aries</i>                  | TN: 21.59 g/kg; TP: 3.35 g/kg; OP: 1.16 g/kg;<br>IP: 2.22 g/kg                                                                                                         | 内蒙古锡林郭勒典型草原          | [173]              |
| 绵羊 <i>Ovis aries</i>                  | TC: 361.3 g/kg; TN: 27.1 g/kg                                                                                                                                          | 肯尼亚热带草原              | [172]              |
| 藏羊 <i>Ovis aries</i>                  | OC: 293 g/kg; TN: 17.4 g/kg; TP: 3.7 g/kg                                                                                                                              | 西藏申扎高寒草甸             | [175]              |
| 滩羊 <i>Ovis aries</i>                  | TC: 448.18 g/kg; TN: 13.67 g/kg; TP: 2.59 g/kg                                                                                                                         | 陇东黄土高原典型草原           | [176]              |

续表

| 动物种类<br>Animal species                | 粪便元素含量<br>Feces elemental content                                                    | 研究区域<br>Study areas | 参考文献<br>References |
|---------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------|--------------------|
| 山羊 <i>Capra hircus</i>                | TC: 403 g/kg; TN: 19.6 g/kg                                                          | 肯尼亚热带草原             | [172]              |
| 牦牛 <i>Bos grunniens</i>               | TC: 434.49 g/kg; TN: 18.42 g/kg; K: 4.30 g/kg;<br>P: 3.80 g/kg; Mg: 3.11 g/kg        | 甘南州玛曲高寒草甸           | [153]              |
| 牦牛 <i>Bos grunniens</i>               | TN: 13.3 g/kg; TP: 1.59 g/kg; K: 6.26 g/kg                                           | 天祝高寒草甸              | [46]               |
| 牦牛 <i>Bos grunniens</i>               | TN: 20.4 g/kg; TP: 3.4 g/kg                                                          | 川西北高寒草甸             | [120]              |
| 牦牛 <i>Bos grunniens</i>               | TN: 27.70 g/kg; AK: 0.285 g/kg; OM: 181.34 g/kg                                      | 青海黄南州高寒草甸           | [177]              |
| 牦牛 <i>Bos grunniens</i>               | OC: 321 g/kg; TN: 26.6 g/kg; TP: 4.4 g/kg                                            | 西藏申扎县高寒草甸           | [175]              |
| 马 <i>Equus caballus</i>               | TC: 292.57 g/kg; TN: 19.21 g/kg; TP: 5.44 g/kg                                       | 天山北坡绢蒿荒漠            | [136]              |
| 设德兰矮种马<br><i>Shetland ponies</i>      | TN: 33.0 g/kg; TK: 43.1 g/kg;<br>TP: 7.64 g/kg                                       | 比利时海岸沙丘             | [174]              |
| 柯尼卡马 <i>Konik horses</i>              | TN: 31.5 g/kg; TK: 78.3 g/kg;<br>TP: 7.74 g/kg                                       | 比利时海岸沙丘             | [174]              |
| 长颈鹿 <i>Giraffa camelopardalis</i>     | TN: 26.3 g/kg; TP: 4.1 g/kg                                                          | 肯尼亚稀树草原             | [178]              |
| 白斑鹿 <i>Axis axis</i>                  | TN: 17 g/kg; TP: 4.5 g/kg; K: 6.4 g/kg; Na: 0.1 g/kg;<br>Ca: 18.1 g/kg; Mg: 5.4 g/kg | 尼泊尔低地草原             | [179]              |
| 驼鹿 <i>Alces alces</i>                 | TN: 28.7 g/kg                                                                        | 挪威森林                | [180]              |
| 平原斑马 <i>Equus quagga</i>              | TN: 9.7 g/kg; TP: 2.8 g/kg                                                           | 肯尼亚稀树草原             | [178]              |
| 非洲水牛 <i>Syncerus caffer</i>           | TN: 14.3 g/kg; TP: 2.4 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 非洲草原象 <i>Loxodonta africana</i>       | TN: 16.7 g/kg; TP: 1.4 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 小羚羊 <i>Sylvicapra grimmia</i>         | TN: 29.1 g/kg; TP: 3.8 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 长颈鹿 <i>Giraffa camelopardalis</i>     | TN: 33.8 g/kg; TP: 3.4 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 黑斑羚 <i>Aepyceros melampus</i>         | TN: 19.0 g/kg; TP: 4.4 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 捻角羚 <i>Tragelaphus strepsiceros</i>   | TN: 30.0 g/kg; TP: 2.7 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 安氏林羚 <i>Tragelaphus angasii</i>       | TN: 27.0 g/kg; TP: 3.1 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 疣猪 <i>Phacochoerus africanus</i>      | TN: 16.8 g/kg; TP: 2.5 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 南白犀 <i>Ceratotherium simum</i>        | TN: 18.2 g/kg; TP: 3.0 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 斑纹角马 <i>Connochaetes taurinus</i>     | TN: 6.5 g/kg; TP: 2.5 g/kg                                                           | 南非稀树草原              | [181]              |
| 普通斑马 <i>Equus burchellii</i>          | TN: 15.1 g/kg; TP: 5.2 g/kg                                                          | 南非稀树草原              | [181]              |
| 薮羚 <i>Tragelaphus scriptus</i>        | TC: 417 g/kg; TN: 18.9 g/kg; TP: 3.32 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 长颈鹿 <i>Giraffa camelopardalis</i>     | TC: 449 g/kg; TN: 29.3 g/kg; TP: 3.34 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 小羚羊 <i>Sylvicapra grimmia</i>         | TC: 433 g/kg; TN: 23.9 g/kg; TP: 3.87 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 蓝麂羚 <i>Philantomba monticola</i>      | TC: 427 g/kg; TN: 18.1 g/kg; TP: 2.95 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 桑岛新小羚 <i>Neotragus moschatus</i>      | TC: 420 g/kg; TN: 21.9 g/kg; TP: 1.63 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 非洲水牛 <i>Syncerus caffer</i>           | TC: 348 g/kg; TN: 10.9 g/kg; TP: 2.36 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 利氏麋羚 <i>Alcelaphus lichtensteinii</i> | TC: 403 g/kg; TN: 8.6 g/kg; TP: 3.00 g/kg                                            | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 苇羚 <i>Redunca redunca</i>             | TC: 389 g/kg; TN: 17.1 g/kg; TP: 3.70 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 水羚 <i>Kobus ellipsiprymnus</i>        | TC: 379 g/kg; TN: 14.5 g/kg; TP: 2.92 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 牛羚 <i>Connochaetes taurinus</i>       | TC: 358 g/kg; TN: 13.5 g/kg; TP: 3.47 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 蔗鼠 <i>Thryonomys sp.</i>              | TC: 423 g/kg; TN: 7.5 g/kg; TP: 1.02 g/kg                                            | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 薮兔 <i>Lepus saxatilis</i>             | TC: 408 g/kg; TN: 14.2 g/kg; TP: 1.53 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 疣猪 <i>Phacochoerus africanus</i>      | TC: 368 g/kg; TN: 13.4 g/kg; TP: 2.7 g/kg                                            | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 普通斑马 <i>Equus burchellii</i>          | TC: 414 g/kg; TN: 12.2 g/kg; TP: 3.54 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |
| 非洲草原象 <i>Loxodonta africana</i>       | TC: 447 g/kg; TN: 13.5 g/kg; TP: 1.84 g/kg                                           | 坦桑尼亚稀树草原            | [182]              |

TC:全碳 Total carbon; TN:总氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorous; ON:有机氮 Organic nitrogen; IP:无机磷 Inorganic phosphorus; OP:有机磷 Organic phosphorus; TK:总钾 Total kalium; OC:有机碳 Organic carbon; AK:速效钾 Available kalium; OM:有机质 Organic matter

此外,在特定环境条件下,家畜粪便还是某些草地动物的食物。例如,在青藏高原高寒草甸中,由于冬季牧草资源匮乏,高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)在此季节会采食牦牛粪<sup>[183]</sup>,借以度过严酷而漫长的寒冬。在冬季时,大熊猫(*Ailuropoda melanoleuca*)有时会将马粪涂抹在身上,因为马粪中含有石竹烯和石竹烯氧化物,可

以帮助它们抵御寒冷<sup>[184]</sup>。

家畜粪便中含有丰富的微生物类群(产甲烷细菌、甲烷氧化菌、硝化细菌和反硝化细菌),是草地生态系统中重要的温室气体( $\text{CO}_2$ 、 $\text{CH}_4$ 和 $\text{N}_2\text{O}$ )排放源。在青海省海北高寒草甸,暖季(7月—9月)时牦牛粪斑 $\text{CO}_2$ 、 $\text{CH}_4$ 和 $\text{N}_2\text{O}$ 的排放通量分别为 $2816 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、 $586 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 和 $745 \text{ mg m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ <sup>[185]</sup>。家畜粪便沉积导致草地生态系统土壤可利用碳源和氮源增加,二者作为底物促使土壤微生物产生更多的温室气体<sup>[186]</sup>。因此,在评估全球气候变暖清单时,草地畜牧业生产排放的温室气体的贡献不容忽视<sup>[187—188]</sup>。

### 3.3 粪种子库是种子循环的重要节点

在生态系统中,植物有性繁殖(种子繁殖)对植被的更新与发展具有重要意义。植物通过结实、种子传播、萌发以及幼苗生长发育,完成种子繁殖的基本过程。在此过程中,存在两条基本路径。植物结实以后,种子以植冠种子库的形式保留在母株生殖枝上<sup>[189]</sup>。一部分经过自然扩散(风力、重力以及弹射等)以种子雨的形式到达土壤,形成土壤种子库;另外一部分种子被动物采食,经消化道作用后沉积在粪便中,形成粪种子库,并最终汇入土壤种子库中,构成了生态系统中种子循环的基本途径(图3)<sup>[4]</sup>。动物消化道传播增加了植物种子的扩散途径,使得种子以粪种子库的形式储存在粪便中。粪种子库的存在避免了动物对植物种子的单纯消耗以及由此造成的对性繁殖的巨大破坏作用,这也说明了动物不仅仅是植物的捕食者和消费者,从传播方面来说还是植物的“生产者”。粪种子库增加了种子“库”种类的多样性和生态系统的复杂性,使得生态系统在对外界干扰时具有更强的抵抗力以及干扰后的恢复潜力。

### 3.4 粪便和粪种子对草地的影响

#### 3.4.1 粪便影响植物生长

在草地—放牧生态系统中,植物生长和分布除了受自然气候因子(温度和降水)和放牧管理措施(放牧强度和动物种类)影响外,动物粪便的影响同样不容忽视。在尼泊尔湿润低地草原,高密度白斑鹿(*Axis axis*)种群( $225 \text{ 鹿/km}^2$ ) 在  $10 \text{ km}^2$  范围内每月可排放 13 吨粪便,草地植物 N、P、K、Na 和 Mg 含量( $\text{g/kg}$ ) 显著提高<sup>[179]</sup>。粪便对草地植物生长的影响分为短期效应(粪便沉积的前 3 个月)和长期效应(3 个月以后)。短期内粪便覆盖导致粪斑下植物无法进行光合作用和呼吸作用而死亡(烧苗现象),这种现象因粪便质地和物理形态差异而不同。例如,牦牛粪质地粘稠,透气性差,蔽光性强,粪斑下植物常因少光、缺氧和窒息而黄化,直至死亡<sup>[5]</sup>;而羊粪为球形粒状,对植物的遮蔽效应较弱。粪便长期效应表现为随着粪便分解,粪便中营养物质和矿质元素进入土壤,被植物吸收利用,促进粪便周围(0—30 cm)植物的生长(沃岛效应)。在天祝高寒草甸,牦牛粪堆积一年后,粪堆周围(0—10 cm)牧草高度和产量均高于粪堆 50 cm 处牧草<sup>[46]</sup>。因此,粪便对植物生长的影响表现为短期抑制和长期促进的双效作用,并且前期对植物的抑制效应可以通过后期的促进作用得到补偿。

#### 3.4.2 家畜的弃食效应

动物的采食作用在小尺度范围内改变群落冠层结构和垂直分布状态,在大尺度范围内决定地上植被景观分布格局。在放牧生态系统中,家畜采食提高系统养分周转速率,推动生态系统物质循环。然而,粪便对于动物的采食行为具有重要的调控作用,最明显的现象就是家畜拒绝采食被粪便污染的牧草(弃食效应),因为家畜本能的不喜欢粪便的气味<sup>[190]</sup>,并且采食粪便有感染寄生虫和致病菌的风险<sup>[191]</sup>。但是随着粪便的分解,粪

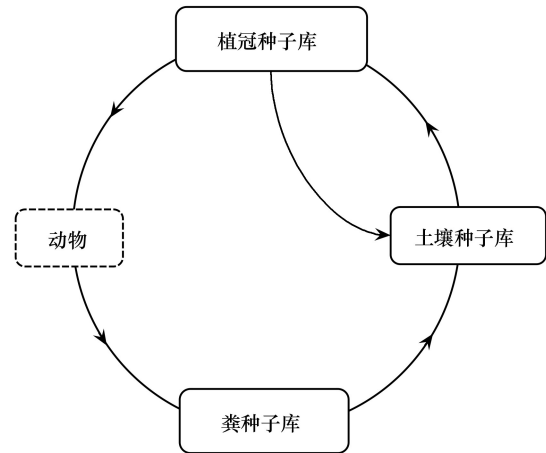


图3 生态系统种子循环路径,根据文献<sup>[4]</sup>改绘

Fig.3 The path of seed in ecosystems. Modified based on <sup>[4]</sup>

便周围牧草的营养成分更高<sup>[192]</sup>,长势更好,对家畜具有强烈的诱食效应。家畜虽不采食被粪便污染的牧草,但是却喜食粪便降解后位点附近的植物<sup>[193]</sup>。因此,粪便对家畜采食行为的调控实际上是家畜在食物摄取和感染致病菌风险之间做出的一种权衡策略<sup>[194]</sup>。

### 3.4.3 粪种子库促进地上植被更新和发展

在草地放牧系统中,家畜粪种子库是促进草地更新和发展的重要驱动力。首先,粪种子库是土壤种子库的重要补充资源,伴随粪便的分解和粪种子的萌发,粪幼苗最终在土壤中建植,因此,粪种子库是土壤种子库的一种特殊形式。例如,在波兰的针叶林中,欧洲野牛(*Bison bonasus*)粪便沉积 3 a 后,使得粪斑下的土壤种子库的密度和丰富度分别提高了 61% 和 33%<sup>[85]</sup>。在青藏高原东北部高寒草甸,轻度、中度、重度和极度放牧牦牛粪种子库物种数占土壤种子库(0—10 cm)的比例分别为 1.40%、2.62%、0.69% 和 0.90%,牦牛粪种子库对高寒草甸土壤种子库、植物多样性和种群更新具有重要意义<sup>[84]</sup>。在祁连山北坡荒漠以及南坡高寒草原,马、牛、羊粪幼苗密度分别为 11.91、10.80、7.60 幼苗/克粪,家畜粪种子库是草地更新的重要潜在力量<sup>[3]</sup>。其次,粪种子库导致草地斑块化。家畜通过选择性采食作用将不同植物的种子聚集在粪便中,由于种子过家畜消化道后萌发率会发生变化,因此粪种子库的结构和组成与粪斑周围微生境中的植物群落的结构具有显著的差异性。在青藏高原,牦牛粪沉积使得高寒草甸禾本科植物比例增加,促进草群由莎草+禾草群落向禾草+莎草群落或禾草群落转变<sup>[195]</sup>。此外,粪便对其内部包含的种子具有一定的保护作用,在外界环境适宜时才会释放内部的种子,这种繁殖方式对植物来说是一种保护策略,可以避免蚂蚁和食种子鸟类对种子的捕食,并能缓解外界环境波动导致的后代大规模死亡。这种现象在干旱地区尤为显著,如在黄土高原半干旱地区,暖季放牧时滩羊(*Ovis aries*)粪分解 90% 需要 90 个月,冷季放牧时则需要 100 个月<sup>[123]</sup>,包裹着种子的球形粪粒(直径约为 1.4 cm)逐渐地释放粪内的养分,并且隔年的粪粒仍然包含可以萌发的种子。家畜以粪便的方式为植物种子提供长久的保护措施,这也是干旱区草-畜互作的一种表现形式。

### 3.4.4 利用家畜实现对草地的补播

家畜是草地植物重要的种子传播者,利用家畜可以实现对草地的补播<sup>[48]</sup>。在美国德克萨斯州,通过给奶牛饲喂柳枝稷(*Panicum virgatum*)种子可以实现对草地的高效补播,因为奶牛粪种子比自然条件下的种子建植成功率还要高<sup>[82]</sup>。在犹他州退化草地上,利用荷斯坦奶牛对穗序冰草(*Psuedoroegneria spicata*)和偏生早熟禾(*Poa secunda*)进行补播<sup>[48]</sup>。在新疆天山北坡,哈萨克绵羊是禾本科和豆科植物种子的有效传播者,可以据此对该地区退化绢蒿荒漠草地进行补播<sup>[52]</sup>。在祁连山南坡高寒草原和北坡荒漠,放牧家畜(马、牛和羊)粪种子库是草地更新和恢复的重要资源<sup>[3]</sup>,可以给家畜投喂一定数量的牧草种子,实现对该地区草地的补播。在西班牙西南地区,可以利用山羊补播地中海灌木(岩蔷薇 *Cistus salvifolius*、海蔷薇 *Halimium halimifolium*、香桃木 *Myrtus communis* 和乳香黄连木 *Pistacia lentiscus*)种子<sup>[68]</sup>。

在补饲时给家畜饲喂一些耐受性强的种子(如豆科种子),可以通过家畜实现放牧地外源种子输入的目的,从而促进草地群落结构的改变。但要注意的是,家畜消化道传播也是导致外来植物入侵的一个重要原因。例如,在伊朗的卡拉杰坝地区,绵羊和山羊是恶性杂草田野菟丝子(*Cuscuta campestris*)的重要传播者<sup>[86]</sup>,因此,在给农田施用有机肥时应避免使用未经处理的羊粪。

## 4 展望

粪种子库作为消化道传播的中间产物和动-植物互作的表现形式,其生态意义一直以来都是生态学者关注的热点问题。生态系统是植物、动物及外界环境综合作用的开放统一体,有动物存在的地方就会有粪便产生。因此,粪种子库在生态系统中具有普遍性。目前关于粪种子库的研究主要集中在两个方面:(1)动物对植物种子的消化道传播;(2)粪种子库的结构和组成。前者主要表现为单一动物种类对某一类群植物种子的传播,研究结果主要突出了动物是植物种子的有效传播者;后者主要针对粪种子库本身进行研究,着重阐明粪种子库对生态系统的作用和意义。就目前现状来看,关于粪种子库的研究显得较为单一,所得结果主要停留

在现象描述阶段。从进化角度考虑,动物是植物种子的有效传播者这一结论是毋庸置疑的,单纯的研究某一种类动物对植物种子的消化道传播显得过于苍白。

因此,未来的研究需要关注以下几各方面:(1)研究区域的尺度性、生态系统的多样性以及动-植物关系的复杂性。基于大范围、广尺度和多物种研究所得结论更能在全球领域揭示粪种子库的生态意义<sup>[7]</sup>。(2)粪种子库的有效性<sup>[65]</sup>。目前研究多数表现为粪种子能够萌发或粪幼苗能够辨认时便得出消化道传播是有效的这一牵强且脆弱的结论。考虑到野外生存环境的多变性和复杂性,粪种子库对生态系统的真正贡献率是多少这一核心问题依然没有得到合理的解决。(3)粪种子库是伴随粪便的形成而产生的,而粪便作为生态系统物质循环和能量流动的关键环节更多的受到生态学者的关注,比较起来,粪种子的生态功能似乎被掩盖了。如何将粪便分解与粪种子萌发以及粪幼苗建植过程联系起来是应该思考的一个重要问题。(4)全球气候变化已对陆地生态系统产生了重要影响<sup>[196]</sup>,在此背景下,粪种子库的结构和组成以及动-植物互作关系将如何变化?这些都需要继续努力。

#### 参考文献 (References):

- [1] Wang S L, Hu A, Zhang J, Hou F J, Wang S L, Hu A, Zhang J, Hou F J. Effects of grazing season and stocking rate on seed bank in sheep dung on the semiarid Loess Plateau. *The Rangeland Journal*, 2019, 41(5): 405-413.
- [2] Wang S L, Hou F J. Short-term study on the yak dung seed bank on the Qinghai-Tibetan Plateau: effects of grazing season, seed characteristics and forage preferences. *Plant and Soil*, 2021, 465(1/2): 367-383.
- [3] Wang S L, Hou F J. Seed bank of livestock dung in the Qilian Mountain grassland: a potential resource for vegetation recovery. *Rangeland Ecology & Management*, 2021, 78: 90-99.
- [4] Wang S L, Hu A, Hou F J. Effect of sheep grazing on seed circulation on the Loess Plateau. *Ecology and Evolution*, 2021, 11(23): 17323-17331.
- [5] 王旭丽. 家畜粪种子库特征及牦牛粪存留时间对高寒草地植被变化的作用[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [6] Arnberg M P, Frank S C, Blaaid R, Davey M L, Eycott A E, Steyaert S M J G. Directed endozoochorous dispersal by scavengers facilitate sexual reproduction in otherwise clonal plants at cadaver sites. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(1): e8503.
- [7] Fricke E C, Ordonez A, Rogers H S, Svenning J C. The effects of defaunation on plants' capacity to track climate change. *Science*, 2022, 375(6577): 210-214.
- [8] Couvreur M, Cosyns E, Hermy M, Hoffmann M. Complementarity of epi-and endozoochory of plant seeds by free ranging donkeys. *Ecography*, 2005, 28(1): 37-48.
- [9] Hovstad K A, Borvik S, Ohlson M. Epizoochorous seed dispersal in relation to seed availability-an experiment with a red fox dummy. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 455-464.
- [10] 王树林, 刘越, 秦文科, 王平, 侯扶江. 高寒草甸牦牛皮毛种子库大小与组成的模拟研究. *中国草地学报*, 2021, 43(4): 71-77.
- [11] Von Marilaun A K. *The Natural History of Plants, Their Forms, Growth, Reproduction, and Distribution*. London: Blackie and son, 1895: 1-983.
- [12] Ridley H N. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. Limited, UK: L. Reeve and Company, 1930.
- [13] 鲁为华, 万娟娟, 杨洁晶, 任爱天, 于磊. 草食动物对植物种子的消化道传播研究进展. *草业学报*, 2013, 22(3): 306-313.
- [14] Cazetta E, Fahrig L. The effects of human-altered habitat spatial pattern on frugivory and seed dispersal: a global meta-analysis. *Oikos*, 2022, 2022(2): 1-13. <https://doi.org/10.1111/oik.08288>.
- [15] 杜娟, 刘海燕, 邹天才. 贵州槭种子和叶片主要化学成分分析. *种子*, 2011, 30(4): 94-96.
- [16] 范鹏飞, 黄蓓, 蒋学龙. 云南无量山黑长臂猿对植物种子的传播作用. *兽类学报*, 2008, 28(3): 232-236.
- [17] Price M V, Joyner J W. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? *Ecology*, 1997, 78(3): 764-773.
- [18] Janzen D H. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist*, 1984, 123(3): 338-353.
- [19] Mouissie A M, Van Der Veen C E J, Veen G F, van Diggelen R. Ecological correlates of seed survival after ingestion by fallow deer. *Functional Ecology*, 2005, 19(2): 284-290.
- [20] 王树林. 几种特殊类群植物种子性状对绵羊瘤胃消化的反应[D]. 石河子: 石河子大学, 2018.
- [21] 靳瑰丽, 鲁为华, 王树林, 陈乙实, 汪传建, 马春晖. 绢蒿荒漠植物种子大小、形状变异及其生态适应特征. *草业学报*, 2018, 27(4): 150-161.
- [22] Thompson K, Band S R, Hodgson J G. Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional Ecology*, 1993, 7(2): 236-241.
- [23] 王树林, 鲁为华, 陈乙实, 景鹏成. 北疆地区 15 种豆科植物种子对绵羊消化道作用的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(2): 185-194.
- [24] 王学经, 卜海燕, 周显辉, 徐当会, 刘伟, 齐威, 葛文静. 青藏高原东缘高寒草甸常见植物种子形状对萌发的影响. *植物科学学报*, 2016, 34(3): 391-396.
- [25] Murdoch A J. *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. *Crop Science*, 2000, 40(2): 564-565.

- [26] Wang X J, Alvarez M, Donohue K, Ge W J, Cao Y Q, Liu K, Du G Z, Bu H Y. Elevation filters seed traits and germination strategies in the eastern Tibetan Plateau. *Ecography*, 2021, 44(2): 242-254.
- [27] Pearson T R H, Burslem D F R P, Mullins C E, Dalling J W. Germination ecology of neotropical pioneers: interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology*, 2002, 83(10): 2798-2807.
- [28] Norden N, Daws M I, Antoine C, Gonzalez M A, Garwood N C, Chave J. The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 2009, 23(1): 203-210.
- [29] Zhang C H, Ma Z, Zhou H K, Zhao X Q. Long-term warming results in species-specific shifts in seed mass in alpine communities. *PeerJ*, 2019, 7: e7416.
- [30] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [31] Levine J M, HilleRisLambers J. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature*, 2009, 461(7261): 254-257.
- [32] Saatkamp A, Cochrane A, Commander L, Guja L K, Jimenez-Alfaro B, Larson J, Nicotra A, Poschlod P, Silveira F A O, Cross A T, Dalziel E L, Dickie J, Erickson T E, Fidelis A, Fuchs A, Golos P J, Hope M, Lewandowski W, Merritt D J, Miller B P, Miller R G, Offord C A, Ooi M K J, Satyanti A, Sommerville K D, Tangney R, Tomlinson S, Turner S, Walck J L. A research agenda for seed-trait functional ecology. *New Phytologist*, 2019, 221(4): 1764-1775.
- [33] Moles A T, Westoby M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 2004, 92(3): 372-383.
- [34] Lebrija-Trejos E, Reich P B, Hernández A, Wright S J. Species with greater seed mass are more tolerant of conspecific neighbours: a key driver of early survival and future abundances in a tropical forest. *Ecology Letters*, 2016, 19(9): 1071-1080.
- [35] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton: Princeton University Press, 1967.
- [36] Thomson F J, Moles A T, Auld T D, Kingsford R T. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 2011, 99(6): 1299-1307.
- [37] Chen S C, Tamme R, Thomson F J, Moles A T. Seeds tend to disperse further in the tropics. *Ecology Letters*, 2019, 22(6): 954-961.
- [38] Bekker R M, Bakker J P, Grandin U, Kalamees R, Milberg P, Poschlod P, Thompson K, Willems J H. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 1998, 12(5): 834-842.
- [39] Jurado E, Westoby M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *Journal of Ecology*, 1992, 80(3): 407-416.
- [40] Baraloto C, Forget P M, Goldberg D E. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *Journal of Ecology*, 2005, 93(6): 1156-1166.
- [41] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, 322(5901): 580-582.
- [42] Cornwell W K, Ackerly D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 2009, 79(1): 109-126.
- [43] Larson J E, Funk J L. Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 2016, 104(5): 1284-1298.
- [44] Cosyns E, Delporte A, Lens L, Hoffmann M. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *Journal of Ecology*, 2005, 93(2): 353-361.
- [45] Manzano P, Malo J E, Peco B. Sheep gut passage and survival of Mediterranean shrub seeds. *Seed Science Research*, 2005, 15(1): 21-28.
- [46] 鱼小军. 牦牛粪维系青藏高原高寒草地健康的作用机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010.
- [47] Yu X J, Xu C L, Wang F, Shang Z H, Long R J. Recovery and germinability of seeds ingested by yaks and Tibetan sheep could have important effects on the population dynamics of alpine meadow plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. *The Rangeland Journal*, 2012, 34(3): 249-255.
- [48] Gökbulak F. Recovery and germination of grass seeds ingested by cattle. *Online Journal of Biological Sciences*, 2006, 6(1): 23-27.
- [49] Burton G W, Andrews J S. Recovery and viability of seeds of certain southern grasses and lespedeza passed through the bovine digestive tract. *Journal of Agricultural Research*, 1948, 76(3/4): 95-103.
- [50] Blackshaw R E, Rode L M. Effect of ensiling and rumen digestion by cattle on weed seed viability. *Weed Science*, 1991, 39(1): 104-108.
- [51] Whitacre M K, Call C A. Recovery and germinability of native seed fed to cattle. *Western North American Naturalist*, 2006, 66(1): 121-128.
- [52] Wang S L, Lu W H, Waly N, Ma C H, Zhang Q B, Wang C J. Recovery and germination of seeds after passage through the gut of Kazakh sheep on the north slope of the Tianshan Mountains. *Seed Science Research*, 2017, 27(1): 43-49.
- [53] Aarssen L W, Jordan C. Between-species patterns of covariation in plant size, seed size and fecundity in monocarpic herbs. *Écoscience*, 2001, 8(4): 471-477.
- [54] Henery M L, Westoby M. Seed mass and seed nutrient content as predictors of seed output variation between species. *Oikos*, 2001, 92(3): 479-490.
- [55] 武高林, 杜国祯. 植物种子大小与幼苗生长策略研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19(1): 191-197.
- [56] Coomes D A, Grubb P J. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology & Evolution*,

- 2003, 18(6): 283-291.
- [57] Barak R S, Lichtenberger T M, Wellman-Houde A, Kramer A T, Larkin D J. Cracking the case: seed traits and phylogeny predict time to germination in prairie restoration species. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(11): 5551-5562.
- [58] Howe H F, Smallwood J. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1982, 13(1): 201-228.
- [59] Schwienbacher E, Marcante S, Erschbamer B. Alpine species seed longevity in the soil in relation to seed size and shape—A 5-year burial experiment in the Central Alps. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2010, 205(1): 19-25.
- [60] Venable D L, Burquez A, Corral G, Morales E, Espinosa F. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in central Mexico. *Ecology*, 1987, 68(1): 65-76.
- [61] Grundy A C, Mead A, Burston S. Modelling the emergence response of weed seeds to burial depth: interactions with seed density, weight and shape. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(4): 757-770.
- [62] Keeley J E. Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology*, 1977, 58(4): 820-829.
- [63] Harper J L, Benton R A. The behaviour of seeds in soil: II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *Journal of Ecology*, 1966, 54(1): 151-166.
- [64] Lehrer Jr W P, Tisdale E W. Effect of sheep and rabbit digestion on the viability of some range plant seeds. *Journal of Range Management*, 1956, 9(3): 118-122.
- [65] Calviño-Cancela M, Martín-Herrero J. Effectiveness of a varied assemblage of seed dispersers of a fleshy-fruited plant. *Ecology*, 2009, 90(12): 3503-3515.
- [66] Picard M, Papaix J, Gosselin F, Picot D, Bideau E, Baltzinger C. Temporal dynamics of seed excretion by wild ungulates: implications for plant dispersal. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(13): 2621-2632.
- [67] Illius A W, Gordon I J. Modelling the nutritional ecology of ungulate herbivores: evolution of body size and competitive interactions. *Oecologia*, 1992, 89(3): 428-434.
- [68] Mancilla-Leytón J M, Fernández-Alés R, Vicente A M. Plant-ungulate interaction: goat gut passage effect on survival and germination of Mediterranean shrub seeds. *Journal of Vegetation Science*, 2011, 22(6): 1031-1037.
- [69] 胡小文. 豆科植物种子休眠形成与破除机制研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2008.
- [70] 段春华, 鱼小军, 徐长林, 张德罡. 藏羊瘤胃内容物浸泡对 11 种高寒草甸植物种子萌发的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(6): 1483-1489.
- [71] Abbas A M, Mancilla-Leytón J M, Castillo J M. Can camels disperse seeds of the invasive tree *Prosopis juliflora*? *Weed Research*, 2018, 58(3): 221-228.
- [72] Miller M F. *Acacia* seed survival, seed germination and seedling growth following pod consumption by large herbivores and seed chewing by rodents. *African Journal of Ecology*, 1995, 33(3): 194-210.
- [73] Coe M, Coe C. Large herbivores, acacia trees and bruchid beetles. *South African Journal of Science*, 1987, 83(10): 624-635.
- [74] Gökbulak F. Effect of American bison (*Bison bison* L.) on the recovery and germinability of seeds of range forage species. *Grass and Forage Science*, 2002, 57(4): 395-400.
- [75] 王树林, 娜丽克斯·外里, 鲁为华, 王伟强, 汪传建. 六种粘液种子性状多样性及其对绵羊瘤胃消化的反应. *草业学报*, 2017, 26(4): 89-98.
- [76] Venable D L, Levin D A. Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*: I. Achene structure, germination and dispersal. *Journal of Ecology*, 1985, 73(1): 133-145.
- [77] 王树林, 吴飞, 陈乙实, 景鹏成, 鲁为华, 孙海荣, 李娜娜, 靳省飞. 四种藜科植物多型性种子形态及萌发率对绵羊瘤胃消化的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 119-127.
- [78] 王树林, 彭峰, 鲁为华, 陈乙实, 景鹏成. 28 种禾本科植物种子形态学特征及其萌发对绵羊瘤胃消化的反应. *应用生态学报*, 2017, 28(12): 3908-3916.
- [79] García-Rodríguez A, Albrecht J, Farwig N, Frydryszak D, Parres A, Schabo D G, Selva N. Functional complementarity of seed dispersal services provided by birds and mammals in an alpine ecosystem. *Journal of Ecology*, 2022, 110(1): 232-247.
- [80] 鲁先文, 孙坤, 马瑞君, 张辉, 苏雪, 王明理. 鸟类取食中国沙棘果实的方式及其对种子的传播作用. *生态学杂志*, 2005, 24(6): 635-638.
- [81] 鲁长虎. 动物对松属植物种子的传播作用研究进展. *生态学杂志*, 2006, 25(5): 557-562.
- [82] Ocumpaugh W R, Archer S, Stuth J W. Switchgrass recruitment from broadcast seed vs. seed fed to cattle. *Journal of Range Management*, 1996, 49(4): 368-371.
- [83] Bartuszevige A M, Endress B A. Do ungulates facilitate native and exotic plant spread?: Seed dispersal by cattle, elk and deer in northeastern Oregon. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(6): 904-913.
- [84] Yu X J, Xu C L, Wang F, Shang Z H, Long R J. Levels of germinable seed in topsoil and yak dung on an alpine meadow on the North-East Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Integrative Agriculture*, 2013, 12(12): 2243-2249.

- [85] Jaroszewicz B. Endozoochory by European bison influences the build-up of the soil seed bank in subcontinental coniferous forest. *European Journal of Forest Research*, 2013, 132(3): 445-452.
- [86] Oveisi M, Ojaghi A, Mashhadi H R, Müller-Schärer H, Yazdi K R, Kaleibar B P, Soltani E. Potential for endozoochorous seed dispersal by sheep and goats: risk of weed seed transport via animal faeces. *Weed Research*, 2021, 61(1): 1-12.
- [87] Myers J A, Vellend M, Gardescu S, Marks P L. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, 2004, 139(1): 35-44.
- [88] Cosyns E, Hoffmann M. Horse dung germinable seed content in relation to plant species abundance, diet composition and seed characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 2005, 6(1): 11-24.
- [89] Stroh P A, Mountford J O, Hughes F M R. The potential for endozoochorous dispersal of temperate fen plant species by free-roaming horses. *Applied Vegetation Science*, 2012, 15(3): 359-368.
- [90] Janzen D H. Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung. *Ecology*, 1982, 63(6): 1887-1900.
- [91] Bunney K, Bond W J, Henley M. Seed dispersal kernel of the largest surviving megaherbivore—the African savanna elephant. *Biotropica*, 2017, 49(3): 395-401.
- [92] Reider K E, Schmidt S K. Vicuña dung gardens at the edge of the cryosphere. *Ecology*, 2021, 102(2): e03228.
- [93] Franklin W L. Vicuña dung gardens at the edge of the cryosphere: comment. *Ecology*, 2021, 103(2): e03522.
- [94] Kamler J F, Klare U, Macdonald D W. Seed dispersal potential of jackals and foxes in semi-arid habitats of South Africa. *Journal of Arid Environments*, 2020, 183: 104284.
- [95] Koike S, Morimoto H, Goto Y, Kozakai C, Yamazaki K. Frugivory of carnivores and seed dispersal of fleshy fruits in cool-temperate deciduous forests. *Journal of Forest Research*, 2008, 13(4): 215-222.
- [96] Matías L, Zamora R, Mendoza I, Hódar J A. Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology*, 2010, 18(5): 619-627.
- [97] 孙兆惠. 贺兰山赤狐对酸枣种子传播的影响机制研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2014.
- [98] Yao H, Bai Y P, Chen Y, Chen H C, Yang W J, Ruan X D, Xiang Z F. Endozoochorous seed dispersal by golden snub-nosed monkeys in a temperate forest. *Integrative Zoology*, 2021, 16(1): 120-127.
- [99] Clifford H T, Drake W E. Seed dispersal by kangaroos and their relatives. *Journal of Tropical Ecology*, 1985, 1(4): 373-374.
- [100] McConkey K R, Drake D R. Low redundancy in seed dispersal within an island frugivore community. *AoB Plants*, 2015, 7: plv088.
- [101] Deshpande K, Vanak A T, Devy M S, Krishnaswamy J. Forbidden fruits? Ecosystem services from seed dispersal by fruit bats in the context of latent zoonotic risk. *Oikos*, 2022, 2022(2): 1-12. <https://doi.org/10.1111/oik.08359>.
- [102] 林英英, 肖丽蓉, 马晓燕, 时磊. 吐鲁番沙虎消化道对刺山柑种子吸水 and 萌发的影响. *草业科学*, 2016, 33(9): 1764-1769.
- [103] Mulder A J E, van Aalderen R, van Leeuwen C H A. Tracking temperate fish reveals their relevance for plant seed dispersal. *Functional Ecology*, 2021, 35(5): 1134-1144.
- [104] Clause J, Forey E, Eisenhauer N, Seal C E, Soudey A, Colville L, Barot S. Seed selection by earthworms: chemical seed properties matter more than morphological traits. *Plant and Soil*, 2017, 413(1): 97-110.
- [105] Pufal G, Skarbek C. Environmental conditions and seed traits affect seed dispersal patterns in a slug-legume model system. *Oikos*, 2021, 130(9): 1598-1609.
- [106] Vizentin-Bugoni J, Sperry J H, Kelley J P, Gleditsch J M, Foster J T, Drake D R, Hruska A M, Wilcox R C, Case S B, Tarwater C E. Ecological correlates of species' roles in highly invaded seed dispersal networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(4): e2009532118.
- [107] Lovas-Kiss Á, Vincze O, Kleyheeg E, Sramkó G, Laczkó L, Fekete R, Molnár V A, Green A J. Seed mass, hardness, and phylogeny explain the potential for endozoochory by granivorous waterbirds. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(3): 1413-1424.
- [108] Martín-Vélez V, Lovas-Kiss Á, Sánchez M I, Green A J. Endozoochory of the same community of plants lacking fleshy fruits by storks and gulls. *Journal of Vegetation Science*, 2021, 32(1): e12967.
- [109] Falcón W, Moll D, Hansen D M. Frugivory and seed dispersal by chelonians: a review and synthesis. *Biological Reviews*, 2020, 95(1): 142-166.
- [110] 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.
- [111] 李治兴. 绵羊采食选择与植物联合防御的初步研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2010.
- [112] Dracxler C M, Kissling W D. The mutualism-antagonism continuum in Neotropical palm-frugivore interactions: from interaction outcomes to ecosystem dynamics. *Biological Reviews*, 2022, 97(2): 527-553.
- [113] Ong L, McConkey K R, Campos-Arceiz A. The ability to disperse large seeds, rather than body mass alone, defines the importance of animals in a hyper-diverse seed dispersal network. *Journal of Ecology*, 2022, 110(2): 313-326.
- [114] Méndez L, Viana D S, Alzate A, Kissling W D, Eiserhardt W L, Rozzi R, Rakotoarivono M, Onstein R E. Megafrugivores as fading shadows of the past: extant frugivores and the abiotic environment as the most important determinants of the distribution of palms in Madagascar. *Ecography*,

- 2022, 2022(2): e05885.
- [115] Wang L, Wang D L, Liu J S, Huang Y, Hodgkinson K C. Diet selection variation of a large herbivore in a feeding experiment with increasing species numbers and different plant functional group combinations. *Acta Oecologica*, 2011, 37(3): 263-268.
- [116] 王旭, 王德利, 刘颖, 巴雷, 孙伟, 张宝田. 羊草草地生长季放牧山羊采食量和食性选择. *生态学报*, 2002, 22(5): 661-667.
- [117] Pittarello M, Gorlier A, Lombardi G, Lonati M, Pittarello M, Gorlier A, Lombardi G, Lonati M. Plant species selection by sheep in semi-natural dry grasslands extensively grazed in the south-western Italian Alps. *The Rangeland Journal*, 2017, 39(2): 123-131.
- [118] Zoidis E, Pouloupoulou I, Tsoufi V, Massouras T, Hadjigeorgiou I. Effects of terpene administration on goats' milk fatty acid profile and coagulation properties. *International Journal of Dairy Technology*, 2018, 71(4): 992-996.
- [119] Shipley L A. Grazers and browsers: how digestive morphology affects diet selection//Launchbaugh K L, Sanders K D, Mosley J C, eds. *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*. Moscow: University of Idaho, 1999: 20-27.
- [120] 吴新卫, 李国勇, 孙书存. 降水量对川西北高寒草甸牦牛粪分解速率的影响. *生态学报*, 2011, 31(23): 7013-7021.
- [121] Dickinson C H, Craig G. Effects of water on the decomposition and release of nutrients from cow pats. *New Phytologist*, 1990, 115(1): 139-147.
- [122] Jacobson K M, Jacobson P J. Rainfall regulates decomposition of buried cellulose in the Namib Desert. *Journal of Arid Environments*, 1998, 38(4): 571-583.
- [123] 陈皓. 陇东典型草原—滩羊轮牧系统羊粪和枯落物的分解特征[D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- [124] Peláez D V, Béo R M, Elia O R. Emergence and seedling survival of *Caldén* in the semiarid region of Argentina. *Journal of Range Management*, 1992, 45(6): 564-568.
- [125] Luo C Y, Xu G P, Chao Z G, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Duan J C, Chang X F, Su A L, Li Y N, Zhao X Q, Du M Y, Tang Y H, Kimball B. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1606-1617.
- [126] Roberts E H. Temperature and seed germination. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1988, 42: 109-132.
- [127] James J J, Sheley R L, Leger E A, Adler P B, Hardegree S P, Gornish E S, Rinella M J. Increased soil temperature and decreased precipitation during early life stages constrain grass seedling recruitment in cold desert restoration. *Journal of Applied Ecology*, 2019, 56(12): 2609-2619.
- [128] Du Z Y, Wang X D, Xiang J, Wu Y, Zhang B, Yan Y, Zhang X K, Cai Y J. Yak dung pat fragmentation affects its carbon and nitrogen leaching in northern Tibet, China. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2021, 310: 107301.
- [129] Van Kessel J S, Reeves III J B, Meisinger J J. Nitrogen and carbon mineralization of potential manure components. *Journal of Environmental Quality*, 2000, 29(5): 1669-1677.
- [130] Calderón F J, McCarty G W, Van Kessel J A S, Reeves III J B. Carbon and nitrogen dynamics during incubation of manured soil. *Soil Science Society of America Journal*, 2004, 68(5): 1592-1599.
- [131] Anderson J R, Merritt R W, Loomis E C. The insect-free cattle dropping and its relationship to increased dung fouling of rangeland pastures. *Journal of Economic Entomology*, 1984, 77(1): 133-141.
- [132] Aarons S R, Hosseini H M, Dorling L, Gourley C J P. Dung decomposition in temperate dairy pastures. II. Contribution to plant-available soil phosphorus. *Soil Research*, 2004, 42(1): 115-123.
- [133] Lee C M, Wall R. Cow-dung colonization and decomposition following insect exclusion. *Bulletin of Entomological Research*, 2006, 96(3): 315-322.
- [134] Strong L. Avermectins: a review of their impact on insects of cattle dung. *Bulletin of Entomological Research*, 1992, 82(2): 265-274.
- [135] Evans K S, Mamo M, Wingeyer A, Schacht W H, Eskridge K M, Bradshaw J, Ginting D. Soil fauna accelerate dung pat decomposition and nutrient cycling into grassland soil. *Rangeland Ecology & Management*, 2019, 72(4): 667-677.
- [136] 曹佳敏, 郭亚亚, 李娜娜, 孙海荣, 车昭碧, 鲁为华. 绢蒿荒漠粪甲虫对牛粪、马粪分解及粪下土壤养分的影响. *中国草地学报*, 2021, 43(2): 75-81, 114-114.
- [137] O'hea N M, Kirwan L, Finn J A. Experimental mixtures of dung fauna affect dung decomposition through complex effects of species interactions. *Oikos*, 2010, 119(7): 1081-1088.
- [138] Pecenka J R, Lundgren J G. The importance of dung beetles and arthropod communities on degradation of cattle dung pats in eastern South Dakota. *PeerJ*, 2018, 6: e5220.
- [139] Bang H S, Lee J H, Kwon O S, Na Y E, Jang Y S, Kim W H. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 2005, 29(2): 165-171.
- [140] Halffter G, Edmonds W D. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutionary Approach. México: Instituto de Ecología, 1982: 176.
- [141] Kazuhira Y, Hdeaki K, Takuro K, Toshiharu A. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry*, 1991, 23(7): 649-653.
- [142] Bustamante-Sánchez M A, Grez A A, Simonetti J A. Dung decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. *Revista Chilena de Historia Natural*, 2004, 77(1): 107-120.

- [143] Njoroge D M, Chen S C, Zuo J, Dossa G G O, Cornelissen J H C. Soil fauna accelerate litter mixture decomposition globally, especially in dry environments. *Journal of Ecology*, 2022, 110(3): 659-672.
- [144] 阿拉腾巴根. 荒漠草原牛粪分解特征研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古师范大学, 2012.
- [145] 康宝天. 高寒草甸牦牛粪分解中土壤动物多样性及其作用[D]. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [146] Dickinson C H, Underhay V S H, Ross V. Effect of season, soil fauna and water content on the decomposition of cattle dung pats. *New Phytologist*, 1981, 88(1): 129-141.
- [147] 曹佳敏, 郭亚亚, 李娜娜, 孙海荣, 车昭碧, 鲁为华. 绢蒿荒漠粪甲虫多样性特征及其对粪便内种子的二次分配. *草业学报*, 2021, 30(8): 137-145.
- [148] deCastro-Arrazola I, Hortal J, Noriega J A, Sánchez-Piñero F. Assessing the functional relationship between dung beetle traits and dung removal, burial, and seedling emergence. *Ecology*, 2020, 101(10): e03138.
- [149] 曹佳敏. 粪甲虫生态功能群划分及其对放牧家畜粪便内种子的二次传播[D]. 石河子: 石河子大学, 2021.
- [150] 任继周. 几个专业词汇的界定、浅析及其相关说明. *草业学报*, 2015, 24(6): 1-4.
- [151] 任继周. 草地农业生态学. 北京: 中国农业出版社, 1995: 51-84.
- [152] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用. *生态学报*, 2006, 26(1): 244-264.
- [153] Yang C T, Zhang Y, Hou F J, Millner J P, Wang Z F, Chang S H. Grazing activity increases decomposition of yak dung and litter in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Plant and Soil*, 2019, 444(1): 239-250.
- [154] Hanley M E, Fenner M, Edwards P J. An experimental field study of the effects of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grassland. *Journal of Ecology*, 1995, 83(4): 621-627.
- [155] Edwards G R, Crawley M J. Effects of disturbance and rabbit grazing on seedling recruitment of six mesic grassland species. *Seed Science Research*, 1999, 9(2): 145-156.
- [156] Dufour-Dror J M. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecologica*, 2007, 31(2): 223-228.
- [157] Fortuny X, Carcaillet C, Chauchard S. Selective and taxon-dependent effects of semi-feral cattle grazing on tree regeneration in an old-growth Mediterranean mountain forest. *Forest Ecosystems*, 2020, 7(1): 11.
- [158] Marcora P I, Renison D, País-Bosch A I, Cabido M R, Tecco P A. The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management*, 2013, 291: 300-307.
- [159] Dorji T, Facelli J M, Norbu T, Delean S, Brookes J D. Tree shelters facilitate brown oak seedling survival and establishment in a grazing-dominant forest of Bhutan, Eastern Himalaya. *Restoration Ecology*, 2020, 28(5): 1145-1157.
- [160] Moradi M, Jorfi M R, Basiri R, Naanaei S Y, Heydari M. Beneficial effects of livestock exclusion on tree regeneration, understory plant diversity, and soil properties in semiarid forests in Iran. *Land Degradation & Development*, 2022, 33(2): 324-332.
- [161] Archibald S, Twine W, Mthabini C, Stevens N. Browsing is a strong filter for savanna tree seedlings in their first growing season. *Journal of Ecology*, 2021, 109(10): 3685-3698.
- [162] Oosterheld M, Sala O E. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science*, 1990, 1(3): 353-358.
- [163] de Villalobos A E, Peláez D V, Elia O R. Factors related to establishment of *Prosopis caldenia* Burk. seedlings in central rangelands of Argentina. *Acta Oecologica*, 2005, 27(2): 99-106.
- [164] Eichberg C, Donath T W. Sheep trampling on surface-lying seeds improves seedling recruitment in open sand ecosystems. *Restoration Ecology*, 2018, 26(S2): S211-S219.
- [165] Wang Y C, Chu L, Daryanto S, Wang L X, Lin J X, Ala M. The impact of grazing on seedling patterns in degraded sparse-elm grassland. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(8): 2330-2337.
- [166] Sánchez A M, Peco B. Dispersal mechanisms in *Lavandula stoechas* subsp. *pedunculata*: autochory and endozoochory by sheep. *Seed Science Research*, 2002, 12(2): 101-111.
- [167] Malo J E. Potential ballistic dispersal of *Cytisus scoparius* (Fabaceae) seeds. *Australian Journal of Botany*, 2004, 52(5): 653-658.
- [168] Ball R, Keeney D R, Thoebold P W, Nes P. Nitrogen Balance in Urine-affected Areas of a New Zealand Pasture. *Agronomy Journal*, 1979, 71(2): 309-314.
- [169] Cai Y J, Wang X D, Tian L L, Zhao H, Lu X Y, Yan Y. The impact of excretal returns from yak and Tibetan sheep dung on nitrous oxide emissions in an alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 90-99.
- [170] Le Roux E, van Veenhuisen L S, Kerley G I H, Croomsigt J P G M. Animal body size distribution influences the ratios of nutrients supplied to plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(36): 22256-22263.
- [171] Sitters J, Venterink H O. Body size-fecal nutrient patterns of mammalian herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(6): e2020137118.
- [172] Zhu Y H, Merbold L, Leitner S, Pelster D E, Okoma S A, Ngetich F, Onyango A A, Pellikka P, Butterbach-Bahl K. The effects of climate on

- decomposition of cattle, sheep and goat manure in Kenyan tropical pastures. *Plant and Soil*, 2020, 451(1/2): 325-343.
- [173] 刘新民, 陈海燕, 峥嵘, 乌云, 阿仁高娃, 王润润. 内蒙古典型草原羊粪和牛粪的分解特征. *应用与环境生物学报*, 2011, 17(6): 791-796.
- [174] Ampe C, Ngugi N M, Langohr R. Impact of recently introduced large herbivores on soil properties of coastal dune soils of the "Westhoek" nature reserve, Belgium. *The Changing Coast*, 2002: 433-438.
- [175] 蔡延江, 杜子银, 王小丹, 赵慧, 鄢燕, 鲁旭阳. 牲畜排泄物返还对藏北高寒草原土壤  $\text{CH}_4$  排放的影响. *山地学报*, 2014, 32(4): 393-400.
- [176] 王苗苗. 典型草原—滩羊轮牧系统枯落物和羊粪的分解特征及其生态服务价值[D]. 兰州: 兰州大学, 2012.
- [177] 刘丽丽. 捡拾牛粪对高寒草甸土壤养分及植被的影响[D]. 西宁: 青海大学, 2016.
- [178] Sitters J, Olde Venterink H. Herbivore dung stoichiometry drives competition between savanna trees and grasses. *Journal of Ecology*, 2021, 109(5): 2095-2106.
- [179] Moe S R, Wegge P. Effects of deposition of deer dung on nutrient redistribution and on soil and plant nutrients on intensively grazed grasslands in lowland Nepal. *Ecological Research*, 2008, 23(1): 227-234.
- [180] Wam H K, Herfindal I. Subtle foodscape displacement of a native ungulate by free-ranging livestock in a forest agroecosystem. *Ecosphere*, 2018, 9(6): e02280.
- [181] Veldhuis M P, Gommers M I, Olff H, Berg M P. Spatial redistribution of nutrients by large herbivores and dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Ecology*, 2018, 106(1): 422-433.
- [182] Sitters J, Maechler M J, Edwards P J, Suter W, Venterink H O. Interactions between C:N:P stoichiometry and soil macrofauna control dung decomposition of savanna herbivores. *Functional Ecology*, 2014, 28(3): 776-786.
- [183] Speakman J R, Chi Q S, Oldakowski L, Fu H B, Fletcher Q E, Hambly C, Togo J, Liu X Y, Piernney S B, Wang X H, Zhang L Z, Redman P, Wang L, Tang G B, Li Y G, Cui J G, Thomson P J, Wang Z L, Glover P, Robertson O C, Zhang Y M, Wang D H. Surviving winter on the Qinghai-Tibetan Plateau: Pikas suppress energy demands and exploit yak feces to survive winter. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, 118(30): e2100707118.
- [184] Zhou W L, Yang S L, Li B W, Nie Y G, Luo A N, Huang G P, Liu X F, Lai R, Wei F W. Why wild giant pandas frequently roll in horse manure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(51): 32493-32498.
- [185] Lin X W, Wang S P, Ma X Z, Xu G P, Luo C Y, Li Y N, Jiang G M, Xie Z B. Fluxes of  $\text{CO}_2$ ,  $\text{CH}_4$ , and  $\text{N}_2\text{O}$  in an alpine meadow affected by yak excreta on the Qinghai-Tibetan plateau during summer grazing periods. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(4): 718-725.
- [186] Boon A, Robinson J S, Chadwick D R, Cardenas L M. Effect of cattle urine addition on the surface emissions and subsurface concentrations of greenhouse gases in a UK peat grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 186: 23-32.
- [187] 刘阳. 青藏高原高寒草甸放牧系统温室气体排放[D]. 兰州: 兰州大学, 2018.
- [188] Liu Y, Yan C Y, Matthew C, Wood B, Hou F J. Key sources and seasonal dynamics of greenhouse gas fluxes from yak grazing systems on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40857.
- [189] 马君玲, 刘志民. 植冠种子库及其生态意义研究. *生态学杂志*, 2005, 24(11): 1329-1333.
- [190] MacDiarmid B N, Watkin B R. The cattle dung patch: 2. effect of a dung patch on the chemical status of the soil, and ammonia nitrogen losses from the patch. *Grass and Forage Science*, 1972, 27(1): 43-47.
- [191] Villalba J J, Miller J, Ungar E D, Landau S Y, Glendinning J. Ruminant self-medication against gastrointestinal nematodes: evidence, mechanism, and origins. *Parasite*, 2014, 21: 31-41.
- [192] Day T A, Detling J K. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology*, 1990, 71(1): 180-188.
- [193] 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): 1-8.
- [194] Hutchings M R, Kyriazakis I, Gordon I J, Jackson F. Trade-offs between nutrient intake and faecal avoidance in herbivore foraging decisions: the effect of animal parasitic status, level of feeding motivation and sward nitrogen content. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(2): 310-323.
- [195] 牟晓明, 于应文, 张红梅, 孙红, 王虎成, 徐长林, 花立民. 牦牛粪对高寒草甸植被群落特征和生态位参数的影响. *草业科学*, 2013, 30(10): 1594-1601.
- [196] Zhou T J. New physical science behind climate change: what does IPCC AR6 tell us? *The Innovation*, 2021, 2(4): 100173.