

目 录

前 言	(v)
致 谢	(ix)
第一章 引 论	(1)
草 地	(1)
生态学	(3)
生态系统的研究	(5)
第二章 个体植物	(8)
结 构	(8)
生长和营养	(11)
光合作用	(13)
衰老和腐烂	(14)
植物的功能	(15)
第三章 植物种群	(16)
对个体植物的影响	(16)
生长模式	(22)
第四章 第一性生产效率的概念	(27)
土 地	(30)
光	(30)
氮	(32)
水	(35)
碳	(36)
第一性生态系统的效率	(36)
第五章 影响植物生产效率的因子	(38)
草地结构和光的利用	(38)

影响生长率的因子	(42)
由于病、腐烂和虫害所引起的损失	(45)
生长率的重要性	(47)
第六章 天然草地	(50)
天然草地的农业开发	(52)
第七章 植物的混生种群	(55)
竞争	(56)
草地的杂草	(58)
生物的影响	(59)
农业的影响	(61)
第八章 作为栽培作物的牧草	(63)
人工草地的目的	(64)
作物生长模式	(66)
生态原则对人工牧草的重要性	(71)
第九章 草地的动物区系	(74)
土壤	(74)
土壤—牧草的交界面	(75)
植被	(76)
整个牧场	(78)
寄生虫	(79)
农业动物	(80)
自然界的平衡	(81)
食物链	(82)
金字塔式的数量	(82)
第十章 作为反刍动物食物的牧草	(84)
反刍动物的营养要求	(84)
反刍动物的营养生理	(85)
牧草的营养价值	(85)
摄食特性	(91)
牧草作为饲料的优点及缺点	(92)

动物的排泄物·····	(93)
反刍动物的能量平衡·····	(93)
第十一章 作为非反刍动物食物的牧草·····	(96)
农业动物·····	(96)
非农业动物·····	(98)
结 论·····	(104)
第十二章 养分循环·····	(106)
蚯 蚓·····	(107)
其它土壤有机体·····	(108)
养 分·····	(108)
第十三章 放 牧·····	(116)
对动物的影响·····	(117)
用于放牧的能量·····	(121)
对植物的影响·····	(121)
第十四章 影响利用效率的因素·····	(128)
刈割及放牧的相对效率·····	(135)
第十五章 第二性生产中的效率概念·····	(137)
生 产·····	(138)
资 源·····	(139)
表示效率的方法·····	(141)
非农业的第二性生产的效率·····	(144)
第十六章 影响第二性生产效率的因素·····	(149)
生长率的重要性·····	(152)
产 品 大 小·····	(155)
母畜体躯的大小·····	(157)
繁 殖 率·····	(159)
寿 命·····	(161)
环 境·····	(162)
营 养·····	(163)
对环境适应·····	(167)

第十七章 来自草地的畜产品——乳	(172)
乳生产的效率	(175)
第十八章 来自草地的畜产品——肉	(181)
肉类生产的效率	(185)
个体动物的效率	(188)
效率比较的概念	(191)
第十九章 来自草地的畜产品——毛和皮	(194)
毛	(194)
马海毛	(200)
毛皮和皮革	(200)
第二十章 草地对人类的贡献	(202)
作 功	(202)
衣 着	(203)
食 物	(203)
效率和集约化	(206)
土地利用	(207)
附 录	
草地生态学中的模型	(209)
模型的种类	(209)
模型的用途	(211)
模型的建造	(211)
牧场污染：一个生物系统数学模拟的例子	(212)
参考文献	(222)
主题索引	(238)

第一章 引 论

“草地”(grassland)与“生态学”(ecology)这两个名词具有许多不同的含义。不能为每种场合的需要各下一个严格的定义,但对下面各章中即将利用这些名词的途径,须加以简要的描述。

草 地

草地有两个主要类型,即天然的和人工的。有许多其它名词来说明这两个概念,但稍加检验,都有疑问,甚至连上述第一种区分也成问题。

天然草地曾有这样的定义:“以多年生禾草占优势的植物群落,灌丛极少甚至没有,或完全没有乔木”(Moore, 1964)。当然,防护林带的设置常常是草地改良的一部分(Shamsontdinov, 1966)。这种草地常被称为“永久性”草地,但这显然只是相对的名词,只指一个相对稳定的植物群落。由于这种稳定性常常直接或间接的取决于人的影响(参看Davies, 1960),“天然的”一词的准确性也存在着疑问。草地有树或无树实际上决定于草场范围的大小,在某些情况下,树木的存在也并非附属性的,因为树木的产品可以提供放牧牲畜食料的主要部分。Tansley(1939)曾指出英国大部分草地最好看作是“生物偏途顶极植被(biotic plagioclimax vegetation),即被放牧所稳定的植被”。

在农业上当然有可以明显区分的人工草地的例子。它们

是通过包括精心播种在内的大力干涉，在十分不同的各种植被类型上建立起来的。因而在“天然的”和“播种的”草地之间存在着农业的区别 (Woodford, 1965)。但是，过了相当长一段时间之后，草地植物组成反映其经营管理较之反映其种子混播更为显著，不必再考虑怎样播种和由谁种的了。如果不问起源，草地又可分为栽培的和非栽培的两种 (Davies, 1960)。

世界的草地曾用许多不同的方法分类，主要的是从气候分类 (参看 Moore, 1964)，因为气候常被认为是决定草地分布的主要因素。但是其它因素也重要，特别是土壤、地形以及包括火在内的生物因素 (Thomas, 1960)。

对于草地的任一合理的定义，必须包括以禾草占优势，但这并不是说禾草的种类多于其它草的种类。相反，天然草地是以前大量的草种为特征的，而禾草只不过占其中的10—20%；在人工播种的草地上，禾草的种数通常是少的，而非禾草的杂类草种类一般较多。正如 Hartley 在 1964 年所指出，禾草种类分布广泛，几乎存在于各种植被类型中，其数量对总种数的百分比在各种植被类型中都是相似的 (15—23%)。禾草作为一个科——禾本科 (Gramineae) 来说，它的适应性很强，能适应各种生态条件。但也很奇怪，在 10000 种禾草中，只有很少数 (约 40 种) 著名禾草，被用为重要的饲用栽培植物 (Hartley, 1964)。

草地，作为植物群落来看，其组成大部分是禾草，但存在各种不同的类型，从天然草场的种类丰富的植被到某些集约经营下的单种草地而变动。对豆科植物的需要常常是牧场的一个重要特点。作为放牧牲畜的牧场，草地是非常需要的，而且从生态系统的观点看，它越来越受重视 (Moule, 1964; Puri, 1966; Naveh 和 Ron, 1966)；世界上大部分

草地被作为农业利用，关于草地生态学的许多有价值的资料，均得自这些类型。在大部分情况下，豆科植物是硝酸盐的主要供应者，如没有硝酸盐，农业生产力一定会低得多。

因此，豆科植物被认为是草地的主要组成部分。有时，甚至被认为是首要牧草而单独栽培。许多天然牧场中也常混有几种豆科植物，它们提供地面覆盖度和第一性生产量的相当一部分。

生态学

生态学(ecology)是指某特定的有机体与其环境的关系。某些生态学研究甚至将范围限定在某种有机体在某种生理状态时与其环境的某个方面的关系。

这样的研究，按其所选择的有机体种类而属于诸如“植物生态学”或“动物生态学”的范畴。

一般说，这种相互关系不是单方面的，有机体对环境也有重要影响，正如环境影响有机体一样。因此，生态学研究的特点是考虑整个生态系统，其组成包括气候、地文、土壤、动物、植物。某一特定有机体可能仍然是中心，或者象现在的情况那样，所选择的生态系统(草地)甚至并不一定包括一个优势植物种。而且很明显，生态系统不能被认为是优势植物的生态系统。

正如Tansley (1946) 所曾提出的：“一个植物群落的任一全面的生态学研究，必须包括在这里生存或采食的动物”。当然，这是一个艰巨的任务，它包括来自许多学科的资料的综合。“至今，还没有一个独立的复合生态系统(ecosystem)，我们对其中任何事物的了解接近于满意的程度”。Tansley 1939年说的这句话，可能还是正确的。我

们还没有足够的知识对构成一块草地的生态系统进行完善而细致的描述。但是应当有一个基本模型，对所有这类系统的共性得以识别。否则，他们难以为了生态学研究目的而有效地组织起来。

是否拥有足够的资料来建立一个基本模型，可能还存在争议，也许永远也不会够，这就看我们对模型的性质要求如何了。

有下列三方面应当注意：

第一、首先要弄明确，资料的收集和组织的组织是否适合于建立模型的需要，换句话说，就是是否适合于建立模型的意图。

第二、通过这样的尝试，可使我们知识中的空白和缺陷令人信服地被显示出来，并对它们的重要性做出评价，这是校正资料的第一步。

第三、不应设想，这些方面的综合应以同样的详细程度来进行处理，如同在较小规模的研究中所惯常做的那样。在天文学上用显微镜下的单位，肯定是不可能的。对不同的现象运用恰如其分的单位是很重要的。正如单研究某一个细胞决不能得到整个动物体的概念一样，研究生态系统的的一个组成部分，不可能得出整个生态系统的全貌。而且，在没有确定某一部分在整体中的地位以前，也没有必要去研究每一个部分。

生态学的一些其他方面也必须加以介绍。生态学研究所以选取的环境，一般是指有机体所处的“自然”环境。把各种有关学科的研究结果完善地综合在一起，“把世界生态系统作真正科学的描述”，这是一项“未来的工作，在大部分‘自然’生态系统被毁灭，破坏或至少受人力严重干扰以前，是不容易完成的”（Tansley, 1939）。

无论如何，“自然的”生境很少能象它们初出现时那样，不受人类的影响，而且许多以人类为主宰的生境中，人的影响对其它生物来说，成了自然的影响。人身上的寄生虫，决不能有除了它们的寄主以外的“自然”环境。

为了种种目的而去研究没有受人类影响的有机体，是可以理解的，也是需要的，但它并没有成为一个独立研究分支。生态学中也应当有研究人类生态的位置。

当然，没有一个草地生态学的广泛研究能够排除人类在各方面的或多或少的的影响。总之，控制情况下的研究，是了解少控制情况的途径之一。

生态系统 (Ecosystem) 的研究

Miller (1966) 曾给生态系统下了一个定义：“生态系统是一个由植物、动物、有机残体、大气的气体、水分和矿物质等组成的开放系统，它们通过能量流动和物质循环而联结在一起”。

生态系统包括几个很重要的过程，通过这些主要过程来研究生态系统是一种有效的研究方法。例如，Ovington (1962) 选用了四个过程：

- 物质的生产 (Production of matter);
- 能量的流动 (Flow of energy);
- 水的运转 (Flow of water);
- 营养物质的循环 (Cycle of nutrients)。

另一些人比较着重于种群动态，特别在“自然的”情况下如此；而农业生产者自然趋向于重视某些产品的产量。农业科学家在其研究范围内增加了经济上的考虑，并作出与利用包括气候资源 (Curry, 1866) 在内的全部资源相关的农

业经营计划 (Berlow, 1966), 甚至为了有效的利用土地还考虑到作物的轮换 (Mitchell, 1966)。

因而, 对草地生态学的探讨有几种完全不同的方法, 本书只选用了一种, 因为它对所涉及的所有方面都是有用的。其意图是求其一致, 但对整个主题作完善的描述或一致的综合同不可能。正如先前介绍的, 这并不是使意图落空, 而是受限于所采用的方法。

本书的第一部分 (第二—八章) 论述植物, 包括植物个体和作为草地组成部分的种群以及第一性生产的效率。

第九—十六章讨论草地的动物区系, 它们与植物种群的相互关系, 以及第二性生产的效率。

末后的几章 (第十七—二十章) 专述对人类有益的获自草地的主要产品的农业产量。

为了更清晰地论述主要过程, 对某些章节的论述作了很大的简化。而在另一些章节是指出了某些细致而复杂的内容, 以说明附加材料的范围, 而这些简明的论点是需要用这些材料来加以表述的。

重要的是, 我们是从事建立我们所描述的生物学过程的这一种或另一种模型。通过包括用公式描述精确相互关系在内的质的或量的描述, 这些模型可表达出它整个是如何工作以及如何调谐在一起的设想。如果要充分了解复杂的生态系统, 必须采用数学模型。在处理复杂问题时, 数学的表达具有精确、清晰和简明等许多优点, 并且也不过于简单化。利用计算机进行计算的大门也是敞开的, 这一事实使得计算成为可能, 否则, 用人力来进行计算是不可能的。

很清楚, 一种重要的生态学活动必将包括这种数学模型的建立, 而重要的是, 生物学家不管他的数学才能怎样, 都不要畏惧这方面的发展。如果数字的和非数字的方法处于分

离的情况那将是很大的憾事：生物学家和生物统计学家应当共同协作和结合起来，而不应向不同的方向发展，这对生态学是很重要的。

由于知识的不足，模型的建立似较其实际更加困难而深奥，一种建立模型的方法在附录中作了简要的叙述。

本书的其它部分试图用较熟悉的名词描述草地生态系统；但是，一个更精确和综合的描述最后应采用数学模型而使之公式化。

本书较多地牵涉到主题的剖析，不过是从机能的观点出发。

(贯慎修译，李 博校)

第二章 个体植物

草地生态学虽然和植物个体没有很大关联，但以它作为起点去探索整个土壤-植物-动物复合体是有益的。根据这一观点，本章简要地介绍一下个体植物。

由于草地可能包括许多不同的植物种，因此有必要进行特别的选择。前一章说明了草地的主要特征是一些植物种所组成的大体连续的植冠层的形成，这些植物可叫做草地形成者，尤其在放牧影响下更是如此。这些植物中最典型的种类为禾草和豆科草，本章也将只限于以这些植物为例。

最具生态学意义的特征为：

结构——形态学和生长习性；

营养——植物之必需；

光合作用——能量贮备；

生长——速度与模型；

繁殖——方式与季节性；

叶和根的衰老和腐烂；

植物所有各部分的寿命与多年生性。

下面对草地禾草和豆科植物两者的上述方面予以简要描述。

结 构

禾草

大多数禾草，包括丛生禾草到平卧型禾草、匍匐型禾草

或蔓生型禾草等各种生长型，都具有下列特征 (Barnard, 1964):

- (1) 茎为圆柱形，有节，基部节间短；
- (2) 枝相继排列于成直角交错的平面上；
- (3) 叶狭而长，具平行叶脉，基部有叶鞘；
- (4) 叶相对排列为两列；
- (5) 根系呈须状，主要由茎节产生的不定根组成；
- (6) 花和胚具有特殊结构，种子有胚乳，果实为颖果 (详细描述见Armstrong, 1948; Hubbard, 1954)。

虽然根系的大部分分布于土壤上层具有重要意义 (见图2.1)，但也不能忽视根系向下深入土壤几米深是十分普遍

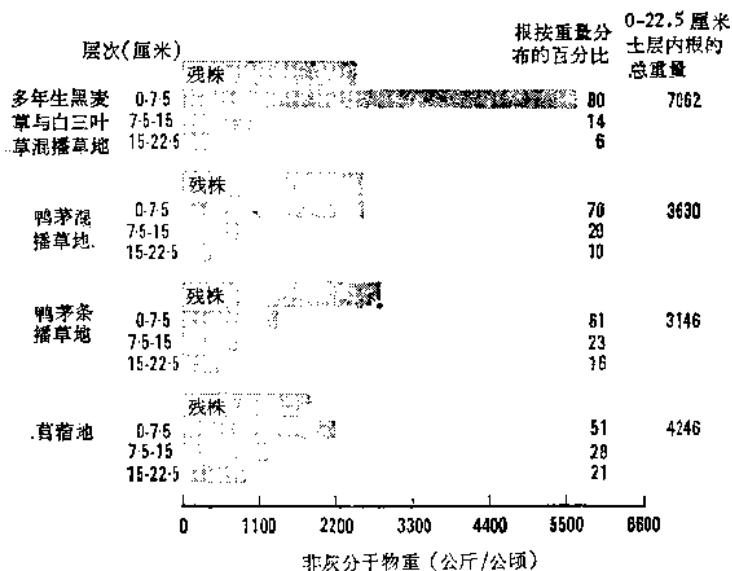


图2.1 不同草地类型残株的平均重量和根量分布的百分比 (引自Baker和Garwood, 1959)

的事实；这一点极大地影响到植物对干旱的反应。

曾记载过像 *Spartinia michauxiana* (米草属一种) 这类禾草的根系可向下深达 2.4—3.3 米 (Troughton, 1957), 而块茎藨草 (*Phalaris tuberosa*) 的根系可深达 2.1 米 (McWilliam和Kramer, 1968)。表 2.1 指出一种禾草和一种豆科植物根的干物质随深度的分布。

表 2.1 根的干物质的百分比(引自Troughton, 1957)

植 物 种	深 度 (厘 米)				
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50
多年生黑麦草(<i>Lolium perenne</i>)	80.3	9.3	4.6	3.5	2.3
白三叶草(<i>Trifolium repens</i>)	82.4	5.9	8.1	2.8	1.0

也许与草地形成有关的最重要的特性是分枝或分蘖的习性 (参看Langer, 1963), 虽然有些植物种的根状茎或匍匐茎的发育可能有相同的效果。

豆科植物

豆科植物的结构也变动于直立型与匍匐型之间。在后一种生长型里, 除了攀缘于其他植物的那些豆科植物之外, 所有分生组织的活动都发生在近地面层, 这与可能受到放牧损害有关。直立型豆科植物具有很明显的株冠, 因此, 如果这种植物死亡, 在草地上就会留下空隙。

叶在茎上互生排列, 除第一叶片外, 都是复叶, 通常形成三片小叶, 不同属之间叶形变化很大。在攀缘植物中顶生小叶常常发生变态而形成卷须。花很独特, 颜色鲜艳, 适应于昆虫传粉; 果实为荚果, 常常对动物具有重要的食用价值。根系通常包括一条非常发达的主根, 以及大量分枝的次生

根，有些种的根系穿透土壤的深度是相当可观的〔例如紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 根系深达 2 米〕。

许多匍匐型豆科植物，具有紧贴土壤表面的匍匐茎和生于节上的根。这些根以类似于主根系的方式发育。

根的最重要的特性是产生根瘤，根瘤内的固氮菌与豆科植物形成共生关系。根瘤菌属 (*Rhizobium*) 的这些细菌都是专化寄生的，因而必须有相适合的品系。它们作为自由生活的土壤有机体而存在，但在需要它们的那些地方又可能没有，因此可以接种在植物上。无效的根瘤是小的、大量的和微白色的；当它们有效时，根瘤通常很少，个体大，并呈微红色 (Davies, 1969)。

生长和营养

影响禾草和豆科植物生长的因素和影响所有植物生长的因素是相同的，主要是光、营养物质和适宜温度的供应。

两者之间的主要差别在于豆科植物不依靠土壤氮素，这就是说，如果它们是有效地结瘤，它们就可以利用空气中的氮。豆科植物有比禾草更喜欢微酸性土壤的倾向。

Van Burg (1966) 发现，如果禾草内硝酸盐浓度每 1 千克干物质低于大约 100 毫克分子的话，那么这种禾草就不可能获得最高的生长速度。这个数字可以用作像硝酸氨、石灰及硝酸钙等肥料施用的标准，但不能作为硫酸氨的施用标准。

水的供给对植物生长总是重要的，但土壤水的有效性却极大地取决于根系。这里在禾草和豆科植物之间常常有重大差别。如果潜水面低，而禾草和豆科植物的根系都透过土壤足够深度，那么土壤水对它们两者都可能仍然是有效的。可

是深层的有效水往往缺乏植物的养分，特别是硝酸盐。在这种情况下，禾草也许不能再生长，但仍继续以高速度蒸腾，相反，豆科植物只因其与土壤氮素供应无关，所以它可以生长。

现已发现，植物生长的最适温度随植物种而异。例如，豆科植物中的白三叶草(*Trifolium repens*)在23.9°C时生长速度最高，而地三叶草(*Trifolium subterraneum*)则在18.9°C生长速度最快(Mitchell, 1956)。地三叶草的固氮作用在22—26°C之间最适宜，而5°C时的固氮作用仅为18°C时的10—17% (Gibson, 1963)。

在禾草中，生长的最适温度也随植物种而异。如多年生黑麦草(*Lolium perenne*)和鸭茅(*Dactylis glomerata*)在13°C—18°C时生长最迅速；相反雀稗属(*Paspalum spp.*)的一些种则在高得多的温度下如在30°C左右时生长最快。一般来说，温带植物种的最适温度大约为20°C，当温度降至5—10°C时仍可生长，并在20,000—30,000米烛光(Lx)之间显示出光饱和(Cooper和Tainton 1968)。而热带禾草生长的最适温度却在30—35°C之间，低于15°C时，往往不能生长，光照达60,000米烛光(Lx)或更高时，仍可继续进行同化作用和生长。

在一定范围的光强度下植物才能生长，Blackman和Black (1959)在2.51倍日照下记录了苜蓿的最高相对生长速度(克/克/日)，红三叶草为全日照，而多花黑麦草为0.71的日照。

除了主要由空气得到的氧和二氧化碳之外(6%的二氧化碳需要量可来自土壤中的生物过程(Monteith, Szeicz和Yabuki, 1964))，下面这些大量营养元素如N, Ca, P, K, S和Mg被认为是植物所必需的，而且它们必须通过根系

从水溶液中吸取。除此之外，还有下列微量元素如Fe, Mn, Cu, B, Mo及Zn也为植物所必需。其他一些微量元素，虽常常在植物中出现，但并不是必不可少的，这些元素包括Na, Cl, Al, Si, Se和Co等。

豆科植物不仅从大气中攫取其自身所需要的氮，而且还供给土壤大量的氮（见第十二章）。

植物生长所需能量，和绿色植物所有其他过程所需要的能量一样，都由光合作用提供。

光 合 作 用

阳光被绿色质体系统（主要是叶绿素）吸收，所释放出的能量主要用于制造糖类和碳水化合物，但也生产蛋白质、脂肪酸、脂肪和叶绿体再生所需要的其他各种化合物（Bassham和Jensen, 1967）。对一株孤立的个体植物的光的供应，取决于昼长、季节、云量以及与一般环境有关的其他一些因子。在大多数情况下，更重要的则是对一种作物或植物种群或生长在一个群落内的植物个体的光能供给（参看第三章）。

在低光强度下，光合作用的功能可描述为：叶子每吸收0.01卡/厘米²/分钟的能量，约产生3.6公斤碳水化合物/公顷/小时，而农业上一些重要种的单叶最高生产力，约为20公斤碳水化合物/公顷/小时（de Wit, 1967）。De Wit指出，吸收光强为0.2卡/厘米²/分钟的叶子，其作用已接近于这一最大限度。由于这种光强可出现于阴天，因此晴天的光强（可达0.8卡/厘米²/分钟）可能大部分浪费在具有大而平展叶子的植物体上。

光，特别是日照长短，对禾草和三叶草的繁殖也都有相