



放牧和季节性增加降水对毛足棒角蝗发育与存活的影响*

邢文丽^{1,2**} 庞保平¹ 郝树广^{2***}

(1. 内蒙古农业大学农学院, 呼和浩特 010019; 2. 中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101)

摘要 【目的】降水和放牧是驱动草原蝗虫发生的重要因素,但其如何发挥作用尚存在争论。本研究放牧和季节性降水增加的耦合效应通过改变栖息环境中食料植物的养分含量来驱动草原蝗虫灾害发生的生理与生态学机理。【方法】在野外设置放牧和季节性增加降水的交叉处理,利用室外笼罩和室内饲养的方法研究在不同放牧和降水处理下毛足棒角蝗 *Dasyhippus barbipes* 发育与存活的响应规律,分析放牧和季节性降雨量变化耦合对毛足棒角蝗发生程度的影响。【结果】放牧极显著地 ($P < 0.01$) 降低羊草 *Leymus chinensis* 叶片中可溶性糖态 C 和可利用 C 的含量,但对淀粉态 C 和总 C 的含量无显著影响;极显著地增加氨基酸态 N、可利用 N 和总 N 含量,但对蛋白质态的 N 无影响;显著增加可利用的 C : N 比值。增加降水的作用在放牧和不放牧间有波动,对可溶性糖态 C 和氨基酸态 N 有降低的趋势,但没有达到显著水平 ($P > 0.05$)。放牧会极显著地 ($P < 0.01$) 降低毛足棒角蝗室内雌虫从 5 龄到成虫过程的死亡率,缩短发育历期,增加生长速率,增加成虫体重。放牧处理在野外笼罩实验中也表现出增加存活率和发育速率。降水对该蝗虫各特征的影响均不显著 ($P > 0.05$)。【结论】适当放牧会降低植物中可溶性糖态 C,增加氨基酸态 N 的含量,有利于毛足棒角蝗的生长、发育、存活,促进毛足棒角蝗种群发生。

关键词 增加降水,放牧,毛足棒角蝗,营养含量,可溶性糖,淀粉,氨基酸,蛋白质

The combined effects of livestock grazing and seasonally increasing precipitation on the development and survival of *Dasyhippus barbipes* in Inner Mongolia

XING Wen-Li^{1,2**} PANG Bao-Ping¹ HAO Shu-Guang^{2***}

(1. College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China; 2. State Key Laboratory of Integrated Pest Management, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract [Objectives] Precipitation and grazing are important factors that drive grasshopper outbreaks in grassland ecosystems but exactly how these factors affect grasshopper population dynamics remains controversial. To clarify this, we studied the combined effects of sheep grazing and seasonally increasing precipitation on variation of both total C and N content, and available C and N content, of grasshopper food plants. [Methods] Using both field studies and laboratory experiments, we investigated the development and survival responses of *D. barbipes* under different grazing and precipitation treatments. [Results] Grazing can significantly decrease the C content in soluble sugar, and the available C content of the leaves of *Leymus chinensis*, but did not significantly affect the C content of starch or total C. Grazing also significantly increased the N content of amino acids, available N, total N, and the available C : N ratio. However, it had no significant effect on the N content of protein. The effect of seasonally increasing precipitation on C and N varied between grazed and ungrazed

*资助项目 Supported projects : 国家自然科学基金面上项目 (31572459)

**第一作者 First author, E-mail : 811141524@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail : haosg@ioz.ac.cn

收稿日期 Received : 2017-03-29, 接受日期 Accepted : 2017-04-26

treatments. Increasing precipitation tended to reduce the C content of soluble sugar and the N content of amino acids, but the differences among precipitation treatments were not significant. Moreover, the results of a laboratory experiment suggest that grazing significantly decreased mortality, shortened developmental duration, increased growth rate, and increased adult body weight of fifth instar nymphs to adults, whereas the results of a cage experiment conducted in the field indicate that grazing increased survival and the development rate. Nevertheless, increasing precipitation did not significantly affect any biological parameters of *D. barbipes*. [Conclusion] Suitable grazing was propitious to the growth, development, survival of *D. barbipes*, and could promote grasshopper outbreaks by decreasing the C content of soluble sugar and increasing the N content of amino acids in food plant leaves.

Key words increasing precipitation, livestock grazing, *Dasyhippus barbipes*, elemental content, soluble sugar, starch, amino acids, protein

毛足棒角蝗 *Dasyhippus barbipes* (F.-W.), 蝗总科, 槌角蝗科, 棒角蝗属。体型小, 迁移扩散能力弱。在我国北方地区一年发生一代, 以卵在土中越冬。越冬卵于 5 月初开始孵化, 成虫在 6 月中旬达羽化高峰, 7 月初交尾产卵。在轻度退化或放牧的草原种群密度较大, 取食为害禾本科牧草, 喜食羊草 *Leymus chinensis* 与针茅 *Stipa* spp.。分布在内蒙古、吉林、黑龙江、甘肃、青海等省(自治区)(李鸿昌和陈永林, 1985; 印象初和夏凯龄, 2003)。

降水是生命过程的主要驱动力 (Sponseller, 2007), 在干旱、半干旱生态系统中, 是植物生长的重要限制因子, 也是影响蝗虫存活率的最主要因子之一。如降水天数、日降雨量和年降雨量的增加均会对蝗虫的存活带来不利的影响 (Ovadia and Schmitz, 2004)。但降水如何影响食料植物的营养构成, 进而影响到蝗虫的种群动态却没有受到应有的重视。

放牧是人类利用草原的主要方式, 也是我国北方少数民族的主要生存手段。人类过度放牧和长期的不合理利用使得大面积的草场退化严重, 生态系统服务功能减弱。前人研究结果表明草原蝗虫的发生程度与放牧强度密切相关 (Quinn and Walgenbach, 1990; 康乐和陈永林, 1995; Joern, 2005; Joern and Laws, 2013; Hao *et al.*, 2015), 如重度放牧极大地促进亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus* 的发生 (Cease *et al.*, 2012)。

一般认为, 草原蝗虫灾害的发生程度与降水和重度放牧密切相关, 其内在机理可能有三方面: (1) 降水和重度放牧改变了蝗虫栖息地的微

环境, 使得环境条件直接作用于蝗虫的生活史特性, 造成草原蝗虫分布与发生的极大差异; (2) 降水和重度放牧改变了蝗虫食料植物的群落结构和营养状况, 使得环境条件间接地作用于蝗虫的生活史特性, 造成草原蝗虫的群落组成和种群动态的变化; (3) 降水和重度放牧改变了蝗虫天敌的生活环境条件、种群数量和控制功能的发挥, 进而引起草原蝗虫发生动态的改变。具体到哪个因素起主要作用? 在不同地区和年份如何量化该因素的作用大小? 如何将不同因素与蝗虫灾害防控相结合等问题一直制约着对蝗虫种群动态的监测预警水平的提升, 限制了以放牧调控为主要措施的生态学可持续治理技术体系的形成。

当前, 国际上对蝗虫响应放牧强度的研究工作有一系列报道 (Fielding and Brusven, 1995; Hunter *et al.*, 2001; Jonas and Joern, 2007; Zhang *et al.*, 2009), 而通过植物的营养物质变化来影响蝗虫的种群动态的研究却刚刚开始 (Cease *et al.*, 2012; 张寅至等, 2014), 对季节性降水的效应尚未涉及。基于前人研究基础, 我们认为降水和重度放牧耦合驱动的环境变化引起的植物营养物质的改变对草原蝗虫灾害的发生有极大的影响和对应的关联关系。前期的研究发现, 毛足棒角蝗属于早期发生种类, 其种群动态非常容易受到春季降水量和放牧强度的影响 (李鸿昌等, 1987; 康乐和陈永林, 1995)。本文进一步研究春季增加降水和放牧的耦合作用对植物营养的改变对毛足棒角蝗的生长、发育等生物学特性的影响。

1 材料与方法

1.1 试验地点

试验地点位于中国科学院动物研究所内蒙古草原动物生态研究站(锡林格勒盟毛登牧场)的试验样地(44°14'3"N, 116°31'46"E), 平均海拔 1 160 m, 年均温 - 0.4 , 年降水量 365.6 mm, 降雨量的 80%分布在 6—8 月。

1.2 试验设计

利用中国科学院动物研究所内蒙古草原动物生态研究站的试验样地, 建立降水和放牧处理试验平台。处理因子包括: 放牧(重度放牧、不放牧) 2 个处理、降水(2 个季节: 春、夏; 2 个降水水平增水和不增水: 组合成对照、春季增加降水、夏季增加降水、春夏均增加降水) 4 个处理, 处理按照裂区设计排列, 8 次重复。首先设置不放牧和重度放牧的二个大区处理, 然后在每个大区中设 4 个小区(重复), 每个小区内排列 8 个降水处理样区。每样区面积 6 m × 6 m, 样区间隔 1 m。春、夏不同季节人工增加降水各 50 mm, 分两次喷洒。春季 4 月 10 日和 5 月 10 日, 夏季 6 月 10 日和 7 月 10 日, 各喷洒 25 mm。

放牧处理区内投放 100 只羊, 15 d 一次, 持续 1 d。相当于在 5—9 月间以 7~8 只羊 ha⁻¹ 的放牧率放牧, 属于重度放牧。放牧和增加降水处理见表 1。

1.3 植物取样和测定

1.3.1 样品采集 由于室内开始饲养毛足棒角蝗的时间是 5 月 26 日。所以于 2016 年 5 月 27 日在各小区处理中, 在地面上 1 cm 处用剪刀收集羊草叶片 5~10 g。室内用纯净水清洗, 120 烘箱(LERD/TECH Drying Oven), 杀青 10 min, 然后在 60 下烘干, 48 h 后取出, 粉碎(高速多功能粉碎机 SL-100 型, 浙江省永康市松青五金厂), 冷冻保存。用以测定食料植物中总 C%、总 N%含量以及 C:N 的比例, 可消化吸收的营养组分(非结构性糖、淀粉、氨基酸、蛋白质)及其所含 C:N 的比例。

1.3.2 植物营养测定 用蒽酮比色法测定可溶性糖和淀粉含量; 茚三酮比色法测定氨基酸含量; 考马斯亮蓝 G-250 结合法测定蛋白质含量(赵英永等, 2006)。将带回的植物样品用天平(NETTLER TOLEDO NewClassic MS)分别称取 0.2 g 于小培养皿中, 于冷冻干燥机(ALPHAL Dplus 1-2 冷冻干燥机), - 60 , 冷冻干燥 12 h ;

表 1 控制试验中放牧和人工增水处理小区组合
Table 1 Treatment composition of grazing and increasing precipitation during spring and summer in field manipulated experiments

序号 No.	放牧 Grazing				不放牧 Ungrazing			
	重复 1 Repeat 1	重复 2 Repeat 2	重复 3 Repeat 3	重复 4 Repeat 4	重复 1 Repeat 1	重复 2 Repeat 2	重复 3 Repeat 3	重复 4 Repeat 4
1	111	211	311	411	111	211	311	411
2	111	211	311	411	111	211	311	411
3	110	210	310	410	110	210	310	410
4	110	210	310	410	110	210	310	410
5	101	201	301	401	101	201	301	401
6	101	201	301	401	101	201	301	401
7	100	200	300	400	100	200	300	400
8	100	200	300	400	100	200	300	400

000, 第 1 位代表处理重复; 第 2 位代表春季处理; 第 3 位代表夏季处理。0, 不增加降水; 1, 增加降水。

000, the first number is repeat; the second number is spring treatment; the third number is summer treatment. 0, Unincreasing precipitation; 1, Increasing precipitation.

然后用十万分之一的天平精确称取 1 00 mg 左右的干物质 (± 0.01 mg), 用锡箔纸包好, 压紧实排除空气, 用 vario MACRO cube 元素分析仪分析 C, N 元素含量。

1.4 蝗虫室内饲养处理

5月25日在野外收集4龄若虫, 在室内养虫笼中群体饲养约3000头, 每天早晚各检查一次, 取出刚蜕皮的雌性5龄若虫个体, 单独称重、选取大小相对一致的健康个体(脱皮12h内), 放入养虫杯中, 每杯中放3头, 用红、黑、蓝色记号笔分别标记。剪取室外对应处理的新鲜羊草叶片, 每2d更换一次食物, 约2g左右。选取放牧(1, 2)区和不放牧(1, 2)区, 作为食物来源处理。每处理重复5杯, 每杯3头雌虫, 共160杯, 480头个体。每天观察并记录死亡, 发育和成虫羽化情况。成虫羽化后(12h内)取出, 称重。试验持续30d结束, 计算蝗虫在各处理下的死亡率, 5龄至成虫发育历期, 生长速率, 成虫体重。室内温度白天控制在26~28℃、晚上20~22℃, 光照周期L:D=14:10。养虫架上装白炽灯泡用来加热和光照, 用感温探头测量和控制温度。

1.5 蝗虫室外饲养处理

5月20—23日在各处理小区固定养虫笼罩(0.5m×0.5m×0.5m, 尼龙纱网做笼罩上面一侧开口, 用拉链闭合, 笼罩框架为玻璃纤维支架组装)。5月24日野外采集3~4龄若虫约3000头, 25日挑选4龄若虫接入笼罩。每笼罩接入20头, ♀:♂=1:1。接入笼罩前检查笼罩的严密性, 用手清除笼罩内所有蜘蛛和步甲等天敌。接入后每10d观察一次, 记录存活数和发育情况。存活成虫取回室内, 单头分别测成虫体重。

1.6 数据处理

所有实验数据均采用SPSS 21软件进行计算和分析, 蝗虫死亡率、发育历期、生长速率、成虫体重、发育进度数据处理均采用单变量方差分析(Univariate analysis of variance), 差异显著

性($P<0.05$)。

2 结果与分析

2.1 放牧和不同季节性增水对羊草营养元素含量的影响

2.1.1 总C%、总N%含量和C:N比例分析

羊草的总C%含量在放牧和不放牧处理间差异不显著(图1:A, 表2)($P=0.083$)。降水有降低羊草的总C%含量的趋势, 但处理间差异不显著($P=0.506$)。放牧和降水对羊草的总C%含量无显著的交互作用影响($P=0.91$)。

放牧处理中羊草的总N%含量明显高于不放牧处理(图1:B, 表2)($P=0.015$)。降水会显著地降低羊草的总N%含量($P=0.000$)。放牧处理中对照显著高于其它增水处理($P=0.003$), 而春夏各增水处理间差异不显著。不放牧处理中, 春季增水处理显著高于夏季增水处理($P=0.025$), 春季增水处理显著高于春夏季均增水处理($P=0.027$)。放牧和增水对羊草的总N%含量表现出强烈的交互作用($P=0.014$)。

放牧和降水对羊草的总C:N比值都有显著的影响。放牧处理中羊草的总C:N比值明显低于不放牧处理(图1:C, 表2)($P=0.022$)。降水极显著地增加羊草的总C:N比值($P=0.000$); 放牧处理中对照极显著低于夏季增水处理($P=0.001$); 不放牧处理中, 春季增水处理极显著低于夏季增水处理($P=0.001$)。放牧和降水对羊草的总C:N有强烈的交互作用($P=0.012$)。

2.1.2 可溶性糖、淀粉、氨基酸、蛋白质状态的碳氮含量分析

放牧和降水对羊草可溶性糖状态的碳含量都有显著的影响。放牧处理中羊草的可溶性糖状态的碳含量明显低于不放牧处理(图2:A, 表3)($P=0.000$)。降水显著增加羊草的可溶性糖状态的碳含量($P=0.022$), 在放牧处理中春季增水处理极显著高于对照($P=0.000$)和夏季增水处理($P=0.000$), 其余处理差异不显著。不放牧处理中, 只有春夏均增水的处理有降低可溶性糖状态的碳含量的趋势。放牧和增水对羊草的可溶性糖状态的碳含量表现出强烈的交互作用($P=0.031$)。放牧对羊草淀粉状态的碳含量

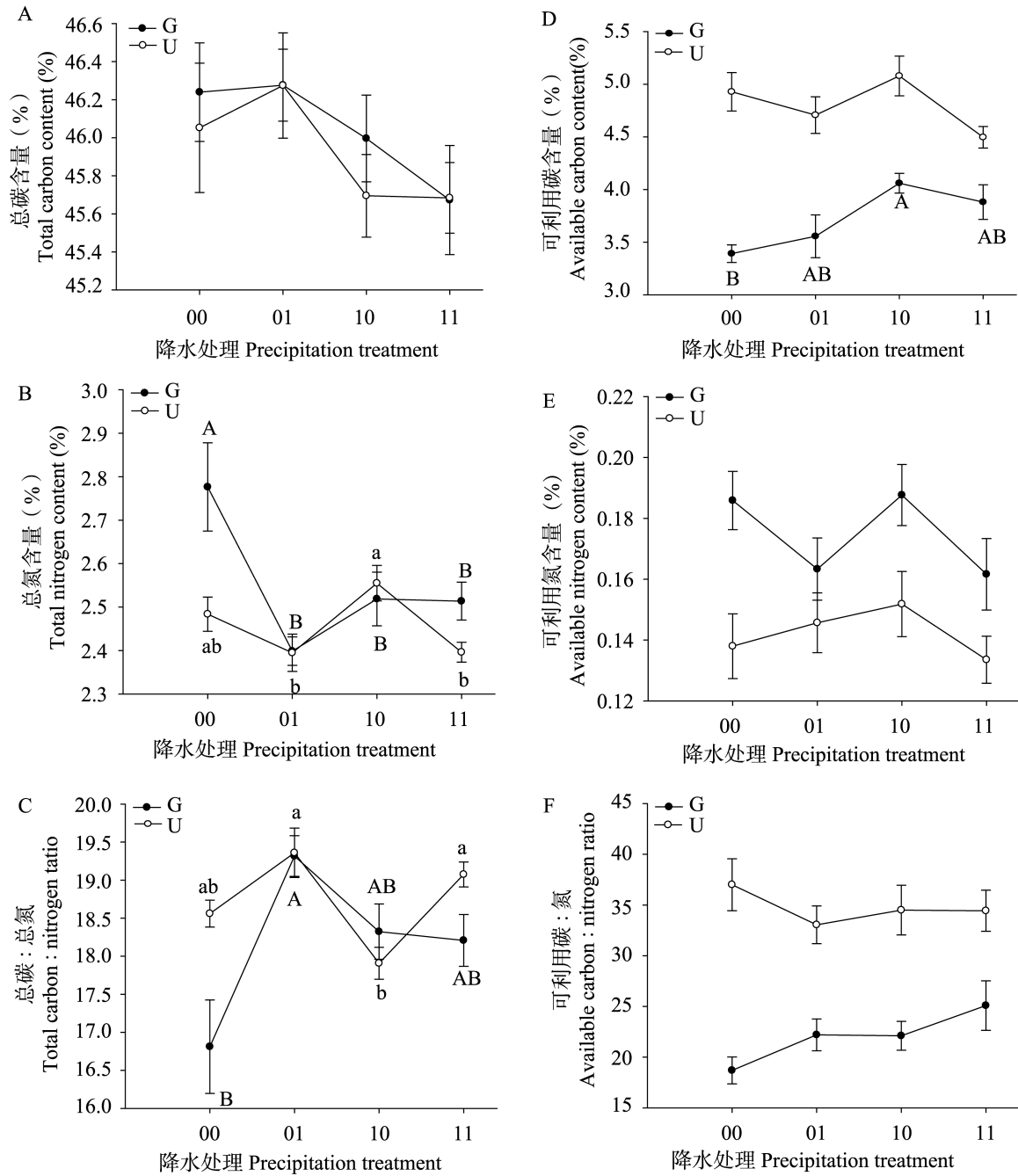


图 1 羊草叶片中 C, N 元素的含量

Fig. 1 The percent content of C, N element in leaves of *Leymus chinensis*

A. 总 C 含量; B. 总 N 含量; C. 总 C : N 比值; D. 可利用 C 含量 (可溶性糖状态的 C 含量+淀粉状态的 C 含量); E. 可利用 N 含量 (氨基酸状态的 N 含量+蛋白质状态的 N 含量); F. 可利用 C : N 比值。00: 对照; 01: 夏季增加降水; 10: 春季增加降水; 11: 春夏季均增加降水; G: 放牧; U: 不放牧。数据均为均值±标准误。图中数据点上下的字母分别表示在 $P=0.05$ 水平差异显著。下图同。

A. Total C content; B. Total N content; C. Total C : N ratio; D. Available C content (C in soluble sugar + C in starch); E. Available N content (N in amino acids + N in protein); F. Available C : N ratio. 00: Control; 01: Increasing precipitation in summer; 10: Increasing precipitation in spring; 11: Increasing precipitation in both spring and summer. G: Grazing; U: Ungrazing. Data are mean ± SE. The letters at each data points in figure indicate significant difference at 0.05 level. The same below.

表 2 放牧和不同季节性增水对羊草叶片营养元素含量影响的方差分析
Table 2 ANOVA for effects of grazing and increasing precipitation seasonally on elemental content in leaves of *Leymus chinensis*

指标 Index	增水 Precipitation		放牧 Grazing		增水×放牧 Precipitation×Grazing	
	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
总碳含量 Total C content	2.339(1, 3)	0.083	0.449(1, 1)	0.506	0.179(1, 3)	0.91
总氮含量 Total N content	7.274(1, 3)	0.000**	6.304(1, 1)	0.015*	3.838(1, 3)	0.014*
总碳: 总氮 Total C : N ratio	8.982(1, 3)	0.000**	5.57(1, 1)	0.022*	4.023(1, 3)	0.012*
可利用碳含量 Available C content	3.513(1, 3)	0.021*	96.624(1, 1)	0.000**	2.986(1, 3)	0.039*
可利用氮含量 Available N content	1.778(1, 3)	0.162	20.433(1, 1)	0.000**	0.792(1, 3)	0.503
可利用碳: 氮 Available C : N ratio	0.455(1, 3)	0.715	80.16(1, 1)	0.000**	1.905(1, 3)	0.139

*和**分别表示在 $P=0.05$ 水平差异显著和 $P=0.01$ 水平差异显著 (Tukey 法检验: $P<0.05$)。下表同。

* and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 level, respectively (Tukey test: $P<0.05$). The same below.

无作用 (图 2: B, 表 3) ($P=0.604$), 增水处理间差异不显著 ($P=0.732$), 放牧和增水对羊草的淀粉状态的碳含量无交互作用 ($P=0.783$)。

放牧和降水对羊草的氨基酸状态的氮含量有极显著的影响。放牧处理中羊草的氨基酸状态的氮含量明显高于不放牧处理 (图 2: C, 表 3) ($P=0.000$)。降水极显著地降低羊草的氨基酸状态的氮含量 ($P=0.009$)。在不放牧处理中, 春季浇水处理显著高于春夏均浇水处理 ($P=0.012$), 其余处理间差异不显著。在放牧处理中, 增水有降低氨基酸状态的氮含量的趋势, 但差异不显著。放牧和降水对羊草的氨基酸状态的氮含量无交互作用 ($P=0.457$)。放牧处理中羊草的蛋白质状态的氮含量与不放牧处理差异不显著 (图 2: D, 表 3) ($P=0.521$), 增水处理间差异不显著 ($P=0.930$), 放牧和增水对羊草的蛋白质状态的氮含量无交互作用 ($P=0.799$)。

2.1.3 可利用 C% 和 N% 含量和 C:N 比例分析

我们定义可利用碳含量为可溶性糖状态的碳含量和淀粉状态的碳含量之和。放牧和降水对羊草的可利用碳含量都有显著的影响。放牧处理

中的羊草的可利用碳含量明显低于不放牧处理 (图 1: D, 表 2) ($P=0.000$)。增水总体上显著增加羊草的可利用碳含量 ($P=0.021$), 但在放牧和不放牧处理中的效应不同。放牧处理中对照显著低于春季增水处理 ($P=0.015$), 其余处理间差异不显著。不放牧处理中, 增水处理间差异不显著, 但增水有降低可利用碳含量的趋势。放牧和增水处理对羊草的可利用碳含量表现出强烈的交互作用 ($P=0.039$)。

可利用氮含量为氨基酸状态的氮含量和蛋白质状态的氮含量之和。放牧处理中羊草的可利用氮含量明显高于不放牧处理 (图 1: E, 表 2) ($P=0.000$)。增水处理间羊草的可利用氮含量差异不显著 ($P=0.162$)。放牧和增水对羊草的可利用氮含量无强烈的交互作用 ($P=0.503$)。

由图 1 (F), 表 2 可知, 放牧处理中羊草的可利用 C:N 明显低于不放牧处理 ($P=0.000$)。增水处理间差异不显著 ($P=0.715$)。放牧和增水对羊草的可利用 C:N 无强烈的交互作用 ($P=0.139$)。

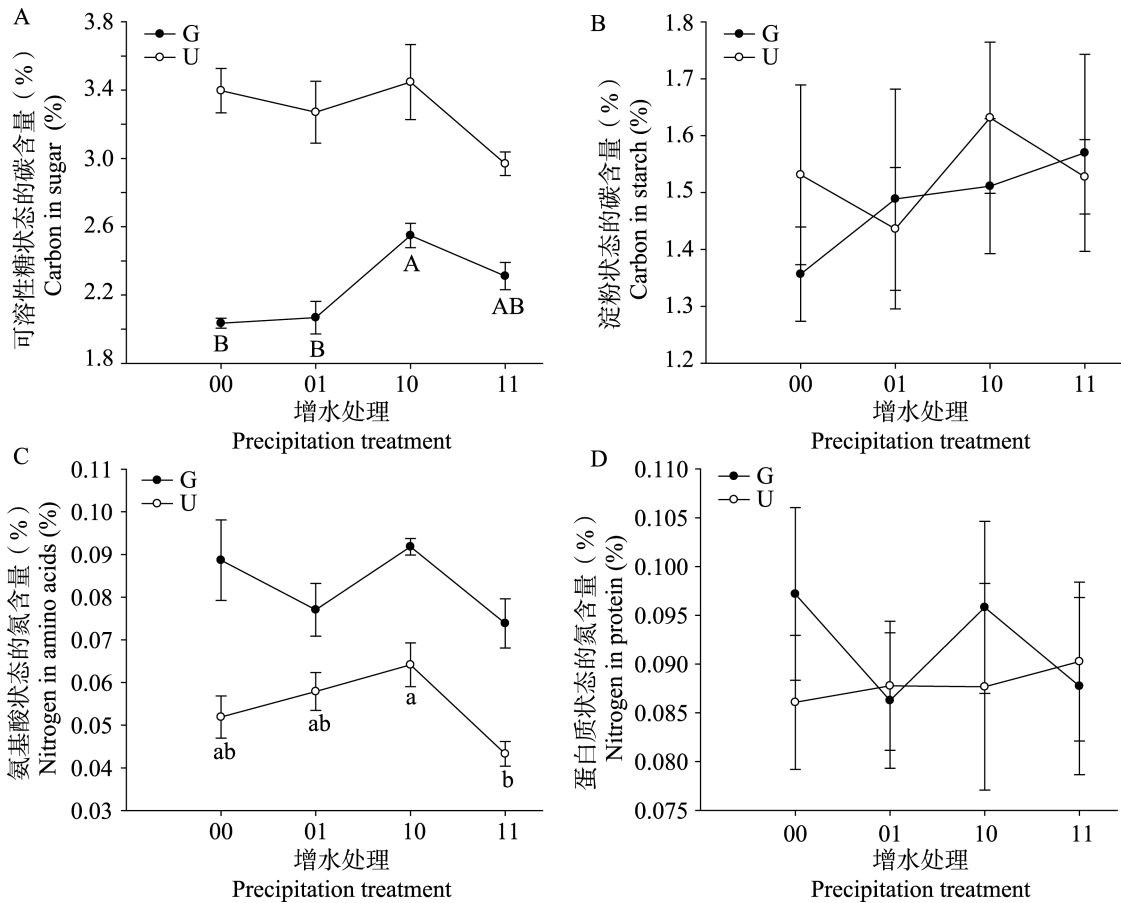


图 2 羊草可溶性糖、淀粉状态 C 和氨基酸、蛋白质状态、N 含量变化

Fig. 2 The C content in soluble sugar and starch, the N content in amino acids and proteins of *Leymus chinensis*

A. 可溶性糖状态的 C 含量；B. 淀粉状态的 C 含量；C. 氨基酸状态的 N 氮含量；D. 蛋白质状态的 N 含量。

00：对照；01：夏季增加降水；10：春季增加降水；11：春夏季均增加降水；G：放牧；U：不放牧。

A. C content in sugar state; B. C content in starch state; C. N content in amino acid state; D. N content in protein state.

00: Control; 01: Increasing precipitation in summer; 10: Increasing precipitation in spring; 11: Increasing precipitation in both summer and spring; G: Grazing; U: Ungrazing.

表 3 放牧和不同季节性增水对羊草生理指标影响的方差分析

Table 3 ANOVA for effects of grazing and increasing precipitation seasonally on physiological index of *Leymus chinensis*

指标 Index	增水 Precipitation		放牧 Grazing		增水×放牧 Precipitation×Grazing	
	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
可溶性糖状态的碳含量 Carbon content in sugar state	3.482(1, 3)	0.022*	136.608(1, 1)	0.000**	3.173(1, 3)	0.031*
淀粉状态的碳含量 Carbon content in starch state	0.431(1, 3)	0.732	0.272(1, 1)	0.604	0.359(1, 3)	0.783
氨基酸状态的氮含量 Nitrogen content in amino acids state	4.233(1, 3)	0.009**	53.671(1, 1)	0.000**	0.880(1, 3)	0.457
蛋白质状态的氮含量 Nitrogen content in protein state	0.148(1, 3)	0.930	0.416(1, 1)	0.521	0.336(1, 3)	0.799

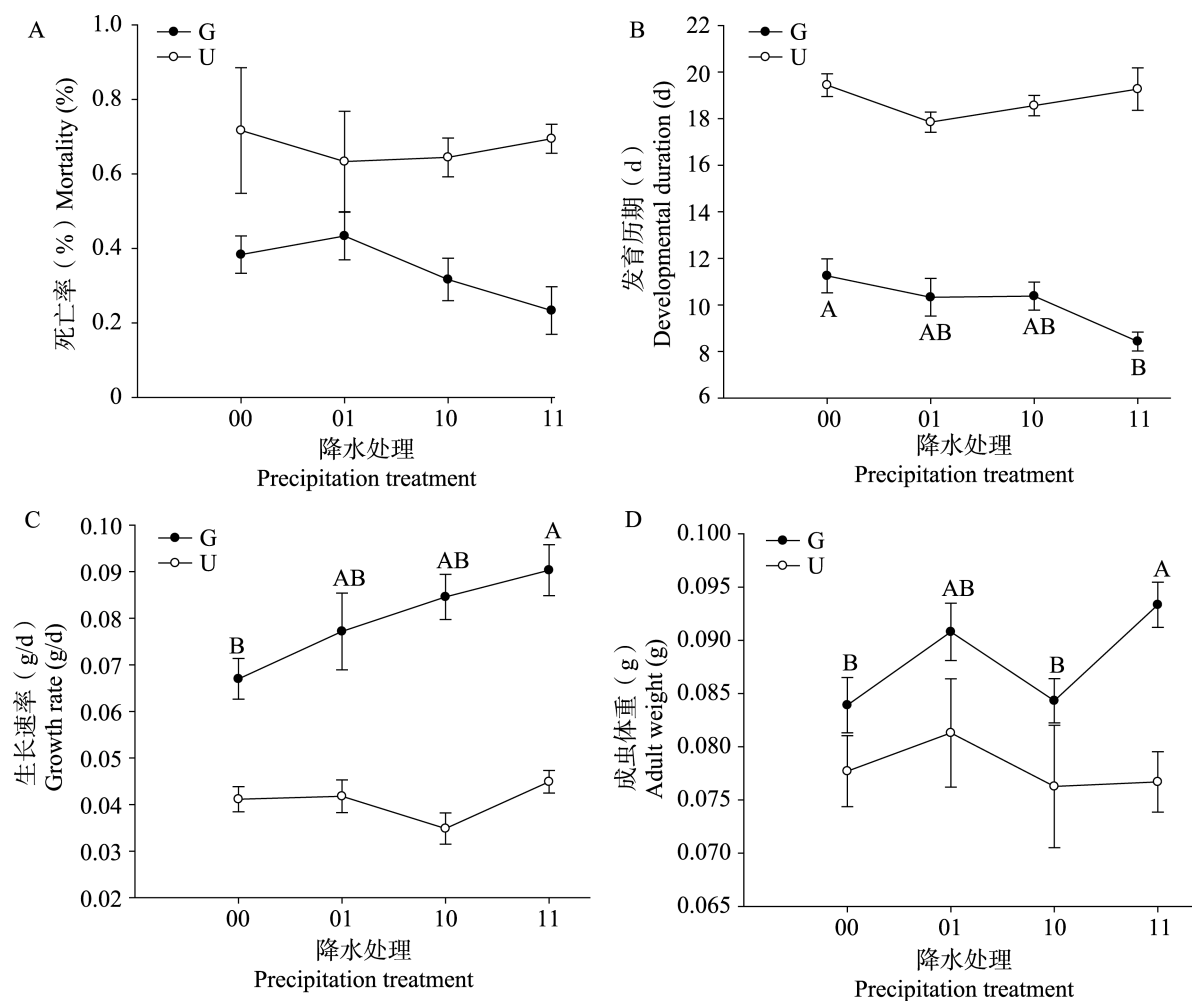


图 3 室内饲养试验中毛足棒角蝗雌虫从 5 龄到成虫的生物学参数

Fig. 3 The biological index of *Dasyhippus barbipes* female individuals from fifth instar to adult in laboratory rearing experiment

- A. 死亡率; B. 发育历期; C. 生长速率; D. 成虫体重。00. 对照; 01. 夏季增加降水; 10. 春季增加降水; 11. 春夏季均增加降水; G. 放牧; U. 不放牧。数据均为均值 \pm 标准误。
- A. Mortality; B. Development rate; C. Growth rate; D. Adult weight. 00. Control; 01. Increasing precipitation in summer; 10. Increasing precipitation in spring; 11. Increasing precipitation in both summer and spring. G. Grazed; U. Ungrazed. Data are mean \pm SE.

2.2 放牧和不同季节性增水对毛足棒角蝗若虫发育和存活的影响

2.2.1 室内种群饲养试验 在我们的实验区中以羊草和克氏针茅为主要优势植物,而前期的实验证明毛足棒角蝗最喜食羊草,取食羊草可以完成生活史(郝树广未发表资料)。所以本实验以羊草为食料植物,进行室内饲养试验。整体上看放牧对毛足棒角蝗发育有明显的影。用放牧处理中的羊草饲喂毛足棒角蝗雌虫,其死亡率明显低于不放牧处理(图 3:A,表 4)($P=0.000$)。

增水处理间对毛足棒角蝗雌虫死亡率无差异($P=0.74$)。放牧和增水对毛足棒角蝗的雌虫死亡率无交互作用($P=0.56$)。

放牧处理中毛足棒角蝗雌虫 5 龄发育历期,明显低于不放牧处理(图 3:B,表 4)($P=0.000$)。降水处理间总体上无差异($P=0.227$),但在放牧和不放牧间表现不同。在放牧处理中,增水有降低发育历期的趋势,且春夏均浇水处理显著低于对照处理($P=0.009$)。放牧和增水处理间无交互作用存在($P=0.138$)。

表 4 室内种群饲养试验中毛足棒角蝗雌虫从 5 龄到成虫的生物学参数间比较的方差分析
Table 4 The ANOVA of the biological index of *Dasyhippus barbipes* female individuals from fifth instar to adult in laboratory rearing experiment

指标 Index	增水 Precipitation		放牧 Grazing		增水×放牧 Precipitation×Grzing	
	F 值(df1, df2)	P 值	F 值(df1, df2)	P 值	F 值(df1, df2)	P 值
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
死亡率 Mortality	0.420(1, 3)	0.740	27.025(1, 1)	0.000**	0.703(1, 3)	0.560
发育历期 Development duration	1.459(1, 3)	0.227	262.869(1, 1)	0.000**	1.853(1, 3)	0.138
生长速率 Growth rate	1.576(1, 3)	0.196	75.227(1, 1)	0.000**	1.404(1, 3)	0.242
成虫体重 Adult weight	1.571(1, 3)	0.197	19.048(1, 1)	0.000**	1.003(1, 3)	0.392

放牧极显著地增加毛足棒角蝗 5 龄雌虫的生长速率 (图 3 : C, 表 4) ($P=0.000$)。降水处理间无差异 ($P=0.196$), 但在放牧和不放牧间表现不同。在放牧处理中, 增水有增加生长速率的趋势, 春夏季均浇水处理显著高于对照 ($P=0.016$)。不放牧处理中, 增水处理间差异不显著。增水和放牧的交互作用对生长速率无显著影响 ($P=0.242$)。

放牧处理中, 毛足棒角蝗雌成虫体重极显著地高于不放牧处理 (图 3 : D, 表 4) ($P=0.000$)。降水处理对成虫体重的影响无差异 ($P=0.197$), 但在放牧和不放牧间表现不同。在放牧处理中春夏均增水处理显著地高于对照 ($P=0.02$), 春夏均增水处理显著高于春季增水处理 ($P=0.029$)。放牧与增水的交互作用对该种蝗虫的成虫体重无显著性影响 ($P=0.392$)。

2.2.2 室外种群饲养试验 整体上看, 放牧对毛足棒角蝗室外种群的死亡率有显著的影响。放牧处理中毛足棒角蝗室外种群的死亡率明显低于不放牧处理 (图 4 : A, 表 5) ($P=0.000$)。增水对毛足棒角蝗室外种群的死亡率无显著影响 ($P=0.074$), 但在放牧和不放牧处理中表现不同。在不放牧处理中, 春季增水处理的死亡率显著高于夏季增水处理 ($P=0.014$), 其余处理间差异不显著。在放牧处理中, 增水处理间的差异不显著。放牧和增水处理对毛足棒角蝗室外种群的死亡率无交互作用 ($P=0.298$)。

放牧处理中毛足棒角蝗室外种群的发育进度明显高于不放牧处理 (图 4 : B, 表 5) ($P=$

0.000); 增水极显著降低毛足棒角蝗室外种群的发育进度 ($P=0.000$)。在不放牧处理中, 各增水处理都极显著低于对照, 春季增水 ($P=0.000$)、夏季增水 ($P=0.000$)、春夏均增水 ($P=0.001$)。而放牧处理中, 增水处理间差异不显著。放牧和增水对毛足棒角蝗室外种群的发育进度表现出强烈的交互作用 ($P=0.000$)。

3 结论与讨论

试验结果表明, 在生长季节早期, 放牧对羊草叶片的总 C% 含量影响不显著, 而增水有降低总 C% 含量的趋势。放牧显著增加羊草叶片的总 N% 含量, 增水显著降低其总 N% 含量。放牧显著降低羊草叶片的总 C : N 比值, 增水对羊草叶片的总 C : N 比值影响不显著 (图 1 : A~C)。放牧显著降低羊草叶片可利用 C% 含量, 增水在放牧和不放牧间效应不同, 在放牧处理中有增加的趋势, 而在不放牧处理中有降低的趋势。放牧显著增加羊草叶片可利用 N% 含量, 而增水处理间的效应无差异。放牧显著降低羊草叶片可利用 C : N 比值, 而增水处理间的效应差异不显著 (图 1 : D~F)。这些结果意味着在放牧和增加降水的处理下, 总 C%, N% 及其比值的变化趋势与可利用 C%, N% 含量及其比值的变化趋势不同。羊草叶片的可利用 C% 含量 (3%~5.5%) 比总 C% 含量 (45%~47%) 低很多, 差异在 10 倍以上, 而可利用 N% 含量 (0.1%~0.2%) 与总 N% 含量 (2%~3%) 的差别也在 10 倍以上。但是, 羊草叶片可利用 C : N 比值 (20%~40%) 却比总 C :

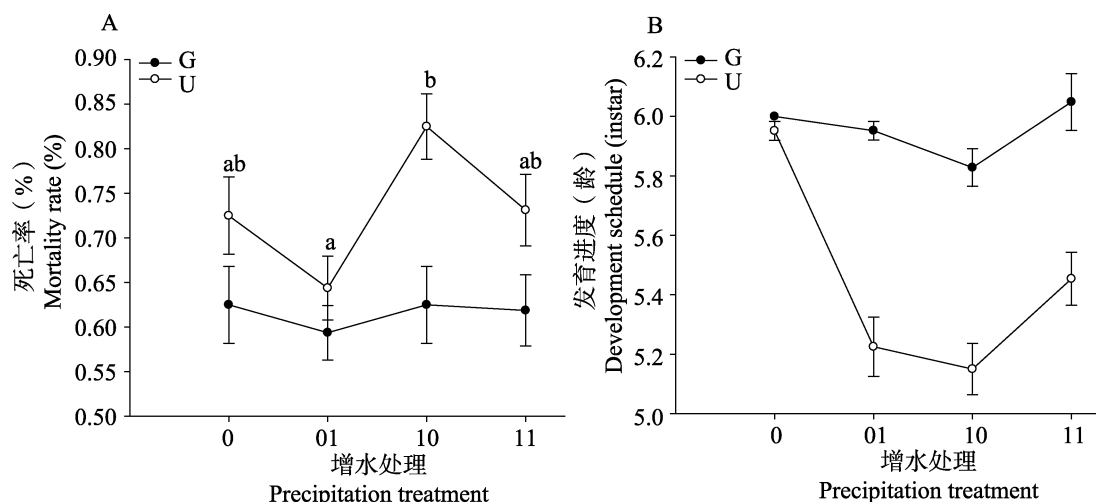


图 4 室外种群饲养试验中毛足棒角蝗的生物学参数

Fig. 4 The biological index of *Dasyhippus barbipes* in field rearing experiment

A. 死亡率; B. 发育进度。00. 对照; 01. 夏季增加降水; 10. 春季增加降水; 11. 春夏季均增加降水;
G. 放牧; U. 不放牧。数据均为均值 ± 标准误。

A. Mortality; B. Development schedule. 00. Control; 01. Increasing precipitation in summer; 10. Increasing precipitation in spring; 11. Increasing precipitation in both summer and spring. G. Grazed; U. Ungrazed. Data are mean ± SE.

表 5 室外种群饲养试验中毛足棒角蝗的生物学参数比较的方差分析

Table 5 The ANOVA of the biological index of *Dasyhippus barbipes* in field rearing experiment

指标 Index	增水 Precipitation		放牧 Grazing		增水×放牧 Precipitation × Grazing	
	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值	F 值 (df1, df2)	P 值
	F-value	P-value	F-value	P-value	F-value	P-value
死亡率 Mortality	2.434(1, 3)	0.074	17.267(1, 1)	0.000**	1.257(1, 3)	0.298
发育进度 Development schedule	17.914(1, 3)	0.000**	103.991(1, 1)	0.000**	9.767(1, 3)	0.000**

N 比值高得多。说明蝗虫在取食相同生物量的食物时,在放牧样地可以获得更多的可吸收利用 N 元素,而不放牧样地可获得较多的可吸收利用 C 元素。另外,放牧显著降低可溶性糖状态的 C% 含量,而降水只表现一定的趋势,但差异不显著。放牧和增加降水对淀粉状态的 C% 无影响。放牧显著增加氨基酸状态的 N% 含量,而降水只表现一定的趋势,但差异不显著。放牧和增加降水对蛋白质状态的 N% 含量无影响。这一结果显示放牧和降水对羊草叶片的可利用 C%、N% 含量的影响主要表现在可溶性糖状态的 C% 和氨基酸状态的 N% 含量方面 (图 2: A~D)。

对毛足棒角蝗的室内外饲养试验表明,取食放牧处理羊草的毛足棒角蝗表现出更强的生态适合性。具体表现在放牧显著降低毛足棒角蝗室

内 5 龄雌虫到成虫的死亡率,显著增加生长速率,缩短发育历期,增加成虫体重,降低室外死亡率,加快发育进度 (图 3, 图 4)。说明在适当放牧状态下生长的羊草有利于毛足棒角蝗的发育和存活。从营养的角度说明,在低 C%、高 N% 的可利用营养含量的食物有利于毛足棒角蝗的发育与存活,能促进其种群发生。在可利用营养的组成上,可溶性糖状态的 C% 和氨基酸状态的 N% 含量的变化对毛足棒角蝗的发育和存活可能发挥更大的作用。前期通过施肥处理,对食性选择的试验结果也证明毛足棒角蝗更趋向于取食高氮含量的食物 (郝树广, 未发表资料)。过去的研究也观察到适当的放牧有利于毛足棒角蝗的发生 (李鸿昌和陈永林, 1985; 康乐和陈永林, 1994)。基于蝗虫都喜欢取食高 N% 含量

的食物这一假设,本研究得出与 Branson 等 (2006) 和 Clissold 等 (2006) 的结果相似,但与 Cease 等 (2012) 的结果相反。这一方面表明可利用 C%和 N%的含量及其比值较总 C%和 N%含量有更大价值,另一方面也表现出种类间对食性选择的差异。同时也说明 Cease 等(2012) 的研究结果只有在过度放牧,严重退化的草场内发生。

草原蝗虫类群对于草地的气象条件、植物营养状态、放牧活动的干扰、草地植被的退化与演替变化等非常敏感(Haglund, 1980; Kemp *et al.*, 1990; Quinn and Walgenbach, 1990; Fielding and Brusven, 1995; Joern and Behmer, 1997; Onsager, 2000; Franzke and Reinhold, 2001; Brabson *et al.*, 2006; Joern and Laws, 2013), 其原因是多方面的。除气候和天敌的作用外,推测这可能与食料植物的营养变化有关(Mattson and Haack, 1987; Chambers *et al.*, 1997; Raubenheimer and Simpson, 2003; Branson, 2008; Behmer, 2009; Verwijmeren *et al.*, 2014)。本研究揭示出在排除天敌和气象因子的直接作用后,从营养生态的机理上阐释毛足棒角蝗种群波动与放牧和春季降水的联系,应该聚焦于可溶性糖和游离氨基酸含量的变化方面。另外,我们的实验结果也表现出,放牧较增加降水对植物营养含量的变化作用更明显,因而对蝗虫的发育和存活有更强的影响力。而前人的结果表明降水不但影响蝗虫的寄主植物,而且对蝗虫本身也有重要作用(Brabson, 2008)。出现这种不一致的原因可能与我们增加降水的强度与频度,以及当年自然降水的背景值相关,这也充分说明降水因子对蝗虫发生作用的复杂性。虽然本研究的结果还需要在严格的人工饲料饲养条件下加以验证,并且观测其整个世代的发育、生殖力和下一代的生活力高低,但将降水和放牧因子耦合来研究草原蝗虫的适合度的响应,对草原蝗虫灾害的防控有理论与实用价值。

参考文献 (References)

Behmer ST, 2009. Insect herbivore nutrient regulation. *Annual*

Review of Entomology, 54: 165–187.

- Branson DH, 2008. N fluence of a large late summer precipitation event on food limitation and grasshopper population dynamics in a northern great plains grassland. *Environmental Entomology*, 37(3): 686–695.
- Branson DH, Joern A, Sword GA, 2006. Sustainable management of insect herbivores in grassland ecosystems: new perspectives in grasshopper control. *Bioscience*, 56(9): 743–755.
- Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, Hao SG, Kang L, Harrison JF, 2012. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335(4): 467–469.
- Chambers PG, Simpson SJ, Raubenheimer D, 1997. The selection of nutritionally balanced foods by *Locusta migratoria*: the interaction between food nutrients and added flavours. *Physiological Entomology*, 22(3): 199–206.
- Clissold FJ, Sanson GD, Read J, 2006. The paradoxical effects of nutrient ratios and supply rates on an outbreaking insect herbivore, the Australian plague locust. *Journal of Animal Ecology*, 75(4): 1000–1013.
- Fielding DJ, Brusven MA, 1995. Grasshopper densities on grazed and ungrazed rangeland under drought conditions in southern Idaho. *Great Basin Naturalist*, 55(4): 352–358.
- Franzke A, Reinhold K, 2001. Stressing food plants by altering water availability affects grasshopper performance. *Ecosphere*, 2(7): 85–95.
- Hao SG, Wang SP, Cease AJ, Kang L, 2015. Landscape level patterns of grasshopper communities in Inner Mongolia: interactive effects of livestock grazing and a precipitation gradient. *Landscape Ecology*, 30(9): 1657–1668.
- Hunter DM, Walker PW, Elder RJ, 2001. Adaptations of locusts and grasshoppers to the low and variable rainfall of Australia. *Journal of Orthoptera Research*, 10(2): 347–351.
- Joern A, 2005. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie. *Ecology*, 86(4): 861–873.
- Joern A, Behmer ST, 1997. Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia*, 112(2): 201–208.
- Joern A, Laws AN, 2013. Ecological mechanisms underlying arthropod species diversity in grasslands. *Annual Review of Entomology*, 58: 19–36.
- Jonas JL, Joern A, 2007. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) communities respond to fire, bison grazing and weather in North American tallgrass prairie: a long-term study. *Oecologia*, 153(3):

- 699–711.
- Haglund BM, 1980. Proline and valine-cues which stimulate grasshopper herbivory during drought stress. *Nature*, 288(47): 697–698.
- Kang L, Chen YL, 1994. Trophic niche of grasshoppers. *Acta Entomologica Sinica*, 36(2): 179–186. [康乐, 陈永林, 1994. 草原蝗虫的营养生态位. *昆虫学报*, 36(2): 179–186.]
- Kang L, Chen YL, 1995. Dynamics of grasshopper community in Inner Mongolia Steppe under different grazing. *Acta Entomologica Sinica*, 37(3): 265–281. [康乐, 陈永林, 1995. 不同放牧强度下的内蒙古草原蝗虫群落动态. *昆虫学报*, 37(3): 265–281.]
- Kemp WP, Harvey SJO, Neill KM, 1990. Patterns of vegetation and grasshopper community composition. *Oecologia*, 83(2): 299–308.
- Li HC, Chen YL, 1985. Feeding habits of grasshoppers in typical steppe of Inner Mongolia, II, feeding characteristics in natural plant communities // Study on Grassland Ecosystem. First Episode. Beijing: Science Press. 156–165. [李鸿昌, 陈永林, 1985. 内蒙古典型草原蝗虫食性的研究 II, 在自然植物群落内的取食特性//草原生态系统研究. 第一集. 北京: 科学出版社. 156–165.]
- Li HC, Wang Z, Chen YL, 1987. A study on food consumption and utilization of three species of grasshoppers in typical steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 7(4): 331–338. [李鸿昌, 王征, 陈永林, 1987. 典型草原三种蝗虫成虫期的食物消耗量及其利用的初步研究. *生态学报*, 7(4): 331–338.]
- Mattson WJ, Haack RT, 1987. The role of drought in outbreaks in plant-eating insects. *Biosciences*, 37(2): 110–118.
- Onsager JA, 2000. Suppression of grasshoppers in the Great Plains through grazing management. *Journal of Range Management*, 53(6): 592–602.
- Ovadia O, Schmitz OJ, 2004. Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. *Oecologia*, 140(3): 398–406.
- Quinn MA, Walgenbach DD, 1990. Influence of grazing history on the community structure of grasshoppers of a mixed-grass prairie. *Environmental Entomology*, 19(6): 1756–1766.
- Raubenheimer D, Simpson SJ, 2003. Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of diet breadth. *Journal of Experimental Biology*, 206(10): 1669–1681.
- Sponseller RA, 2007. Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology*, 13(2): 426–436.
- Verwijmeren M, Max R, Susana B, 2014. Drought and grazing combined: Contrasting shifts in plant interactions at species pair and community level. *Journal of Arid Environments*, 111(1): 53–60.
- Yin XC, Xia K, 2003. Fauna of Sinica: Insecta (Vol.32), Orthoptera, Acridoidea: Gomphoceridae, Acrididae. Beijing: Science Press. 1–340. [印象初, 夏凯龄, 2003. 中国动物志. 昆虫纲, 第三十二卷, 直翅目, 蝗总科: 槌角蝗科, 剑角蝗科. 北京: 科学出版社. 1–340.]
- Zhang YZ, Ge GF, Wang RF, Hao SG, 2014. Effect of nitrogen content of *Leymus chinensis* and *Stipa krylovii* on *Oedaleus asiaticus* feeding selection. *Journal of Anhui Agricultural University*, 41(1): 76–81. [张寅至, 葛高飞, 王荣富, 郝树广, 2014. 羊草与克氏针茅氮元素含量对亚洲小车蝗取食选择的影响. *安徽农业大学学报*, 41(1): 76–81.]
- Zhang Z, Bernard C, Tian H, 2009. Location of periodic temperature-associated drought/flood drives locust plagues in China. *Proceedings of the Royal Society B*, 276(1658): 823–831.
- Zhao YY, Dai Y, Cui XM, Zhang WB, Ma N, 2006. Determination of soluble protein content in aconitum *Kaumas coomassie* brilliant blue G-250 staining method. *Journal of Yunnan Nationalities University (Natural Sciences Edition)*, 15(3): 235–237. [赵英永, 戴云, 崔秀明, 张文斌, 马妮, 2006. 考马斯亮蓝 G-250 染色法测定草乌中可溶性蛋白质含量. *云南民族大学学报(自然科学版)*, 15(3): 235–237.]