

草原生态系统狭翅雏蝗种群的能量动态*

邱星辉 李鸿昌

(中国科学院动物研究所, 北京, 100080)

5812

摘要 为揭示蝗虫在草原生态系统中的地位和作用, 作者从一关键种着手, 采用室内能量参数(取食量、排泄量、呼吸量、生产量)的测定结合野外自然种群数据的方法, 讨论了3个植物群落(代表不同的退化程度)中狭翅雏蝗的能量动态, 结果表明: (1) 狭翅雏蝗种群的生产量(P)为 $1.1-2\text{kJ/m}^2$, 通过种群的能流(A)为 $3.4-6.6\text{kJ/m}^2$, (2) 其同化效率(A/C)为46%—68%, 生态效率(P/C)为14%—18%, 生长效率(P/A)为30%—32%; (3) 狭翅雏蝗总摄食量(C)为 $6.9-13.8\text{kJ/m}^2$, 占地上初级生产量的0.21%—1.09%; 另有0.21%—1.09%的牧草因蝗虫取食而掉落, 狭翅雏蝗对牧草的压力表现为在越退化的草场, 其压力越大。

关键词: 草原, 生态系统, 狭翅雏蝗, 能量动态。

能量流动是生态系统最基本的功能和特征之一。作为我国北方草原主要食草动物的蝗虫, 它是生态系统中能量转化和传递的重要环节, 对其能流的研究, 有利于人们对生态系统的整体和本质的认识。

狭翅雏蝗(*Chorthippus dubius* Zub) 是我国北方草原的重要蝗虫之一, 在大发生年对牧草的威胁很大^[1]。对它的研究虽有不少^[2,3], 但其种群能流的研究迄今未见报道。本文讨论了内蒙古草原3种不同植物群落中狭翅雏蝗种群的能量动态。

1 试验地点与研究方法

1.1 试验地点

试验点为中国科学院内蒙古草原生态系统定位站, 位于内蒙古锡林河流域的白音席勒牧场境内(北纬 $43^{\circ}28'-44^{\circ}08'$, 东经 $116^{\circ}04'-117^{\circ}05'$), 选择3种不同演替阶段的植物群落为样地, 以比较在不同生境中狭翅雏蝗种群的能量动态。

1.1.1 冷蒿群落 植物群落主要优势成分是菊科冷蒿(*Artemisia frigida*), 伴生种变蒿(*A. commutata*)、黄蒿(*A. scoparia*), 次优势种有禾本科的克氏针茅(*Stipa krylovii*), 糙隐子草(*Cleistogens spuarrosa*)等。草群稀疏几无垂直结构的层次分异, 植物种数仅40余种, 草层高度2—10cm, 盖度为20%—40%左右。一般认为是羊草(*Aneurolepidium chinense*)、十大针茅(*Stipa grandis*)群落在过牧下的退化变体。

1.1.2 羊草+大针茅+冰草群落 为冷蒿群落恢复到第4阶段的植被类型, 植物种类50余种, 以羊草、大针茅、米氏冰草(*Agropyron michnoi*)和冷蒿为优势种。草层高度已达44cm, 但尚未恢复到顶极的羊草+大针茅群落**。

1.1.3 羊草+大针茅群落 为内蒙古高原区典型草原亚带最有代表性的草原群落。植物种类80余种, 羊草占显著优势, 其次为大针茅、诺草(*Kealera cristata*)和冰草(*Agropyron*

* 本研究为中国科学院内蒙古草原生态系统定位站基金资助项目。

** 据裴浩, 1990, 内蒙古大学硕士论文。

本文于1991年12月15日收到, 修改稿于1992年10月9日收到。

cristatum)等旱生密丛禾草,有明显的草层分化,草层高度可达50—60cm,草层盖度一般为30%—40%,1990年达65%—70%。

1.2 研究方法

采取室内测定狭翅雏蝗的能量过程(取食量、排泄量、呼吸量、生产量)结合野外自然种群数据对来种群能流进行估算的方法。

1.2.1 种群密度取样 采用无放回随机取样方法。用1m²的方框取样器在羊草+大针茅群落、羊草+大针茅+冰草群落每周取样1次,每次30样方;在冷蒿群落每3d取样一次,每次21样方。将每次取样的样本投入盛有70%酒精的小瓶中带回,记录狭翅雏蝗的龄期、性别和数量。

1.2.2 生物量 在不同时间从研究地采集狭翅雏蝗,在室内禁食24h后杀死,称取鲜重。然后置于真空干燥箱中,在温度60℃、-1大气压下烘干至恒重,称取干重并放入干燥器中保存。5个龄期的蛹(不分雄雌)以及两性成虫分别进行,测定虫数不少于200头。

1.2.3 能值测定 用日产岛津燃研式弹型自动热量计测定狭翅雏蝗虫体、蜕、不同食料植物以及取食不同植物的粪便的能值。

1.2.4 呼吸测定 采用红外CO₂气体分析仪与呼吸室连用法¹⁾。

1.2.5 取食试验 在室内测定各不同发育阶段狭翅雏蝗个体取食羊草、大针茅、冷蒿的平均日食量(C_r)、日排泄量(F_r)、日取食掉落毁损量(D_r)²⁾。

1.2.6 次级生产量(P)

参照Wiegert^[4]的方法,稍作改动,其计算公式如下

$$P = S + \sum_{i=2}^n \left\{ (N_i + N_{i-1}) / 2 \right\} \times (\bar{E}_i - \bar{E}_{i-1}) \quad (1)$$

其中: N_i 为每平方米的蝗虫数, \bar{E}_i 为在时间 i 蝗虫个体的平均能值

i 为取样时间, S 为初级取样样本的现存量

蜕的生产量(P_r)包含在蛹的生物量中;卵的生产量(P_o)包含在怀卵雌性成虫的生物量中,为避免重复, P_r 和 P_o 不另外计算。

2 结果与讨论

2.1 狭翅雏蝗的体重及其相关材料的能值

在进行能流研究中,经常要用到生物的生物量以及把生物量换算成能量,这就要对生物的体重及其热含量(能值)进行测定。表1和表2是本研究有关的测定结果。

从表1可以看出狭翅雏蝗个体较小。其干重(Y ,mg)与鲜重(x ,mg)可以用下式进行转换

$$Y = 0.28 + 0.31x \quad (r = 0.997, p < 0.01)$$

表2显示出狭翅雏蝗蛹随个体生长其能值递增,5龄蛹达到最大值,成虫能值比5龄蛹略有下降,雌性成虫在早、中、晚期以及与雄成虫之间能值差异不显著($P < 0.05$)。从报道的各种蝗虫来看它们的能值是相似的。能值随虫体的生长而递增的规律已被许多学者所阐明,其主要原因是随虫体生长其类脂含量递增^[4-6]。

2.2 狭翅雏蝗的种群动态及其次级生产量

图1是3种不同植物群落中狭翅雏蝗种群动态,可见它在不同植物群落中具有不同的动

1)、2)详见作者另文,待发表。

表 1 狭翅雏蝗不同发育阶段个体的平均体重(mg/ind)
Table 1 Average body weight of *Chorthippus dubius* for each life stage

体重 Body weight	幼蝗 Nymph					成虫 Adult	
	I	II	III	IV	V	♂	♀
鲜重 Fresh weight	2.95 ± 0.28	5.22 ± 0.80	15.02 ± 0.86	19.7 ± 2.37	47.19 ± 4.86	81.74 ± 5.58	162.32 ± 13.05
干重 Dry weight	1.18 ± 0.06	1.87 ± 0.25	4.18 ± 0.39	5.01 ± 1.02	15.15 ± 1.29	20.64 ± 1.32	48.96 ± 4.46

表 2 狭翅雏蝗相关生态材料的能值(kJ/g)
Table 2 Mean caloric values of some ecological materials relative to *Chorthippus dubius*

材料 Material	能值 caloric values	LSR检验**		材料 Material	能值 caloric values	LSR检验	
		0.05	0.01			0.05	0.01
蝗虫材料 Grasshopper materials				1 龄蝗 1st instar nymph	20.56 ± 0.07	j	JI
5 龄蝗 5th instar nymph	22.56 ± 0.04	a	A	食料植物 Plants provided as food			
虫蜕 Exuviae	22.24 ± 0.04	b	B	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	19.62 ± 0.19	a	A
雌成蝗(晚)* Female adult (late)	21.94 ± 0.16	c	C	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	19.03 ± 0.14	b	B
雄成蝗 Male adult	21.87 ± 0.07	dc	DC	羊草 <i>Aneurolepidium chinense</i>	18.90 ± 0.06	cb	C
雌成蝗(早)* Female adult (early)	21.80 ± 0.10	ecd	ECD	取食不同食物的粪便 Faeces after eating different food			
雌成蝗(中)* Female adult (medium)	21.69 ± 0.20	fcd	FCDE	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	18.64 ± 0.16	a	A
4 龄蝗 4th instar nymph	21.24 ± 0.05	g	G	羊草 <i>Aneurolepidium chinense</i>	17.33 ± 0.20	b	B
3 龄蝗 3rd instar nymph	20.99 ± 0.01	h	H	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	16.91 ± 0.16	c	C
2 龄蝗 2nd instar nymph	20.77 ± 0.09	i	IH				

* 早、中、晚分别表示 9 月 16 日、9 月 25 日、10 月 5 日采集的样品。

** 不同字母间表示差异显著。

态特征。种群的数量高峰在时间上靠前, 出现在 7 月 10 日至 24 日, 而生物量及能量高峰在时间上靠后, 出现在 8 月 14 至 9 月 22 日。

根据公式(1)可以计算出不同植物群落中狭翅雏蝗种群的生长量。图 2 是 3 种不同植物群落中狭翅雏蝗种群生产量的季节变动, 可以看出其变动很大, 总的趋势是在狭翅雏蝗发生中期(7 月下旬至 8 月下旬)为其生产量高峰。

2.3 狭翅雏蝗种群的能量收支及生态效率

狭翅雏蝗种群的能量参数值采用如下公式计算:

$$\text{取食量}(C) \quad C = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^7 N_{ik} \cdot C_{ik} \cdot D_i \quad (2)$$

$$\text{排泄量}(FU) \quad FU = \sum_{i=1}^n \sum_{k=1}^7 N_{ik} \cdot F_{ik} \cdot D_i \quad (3)$$

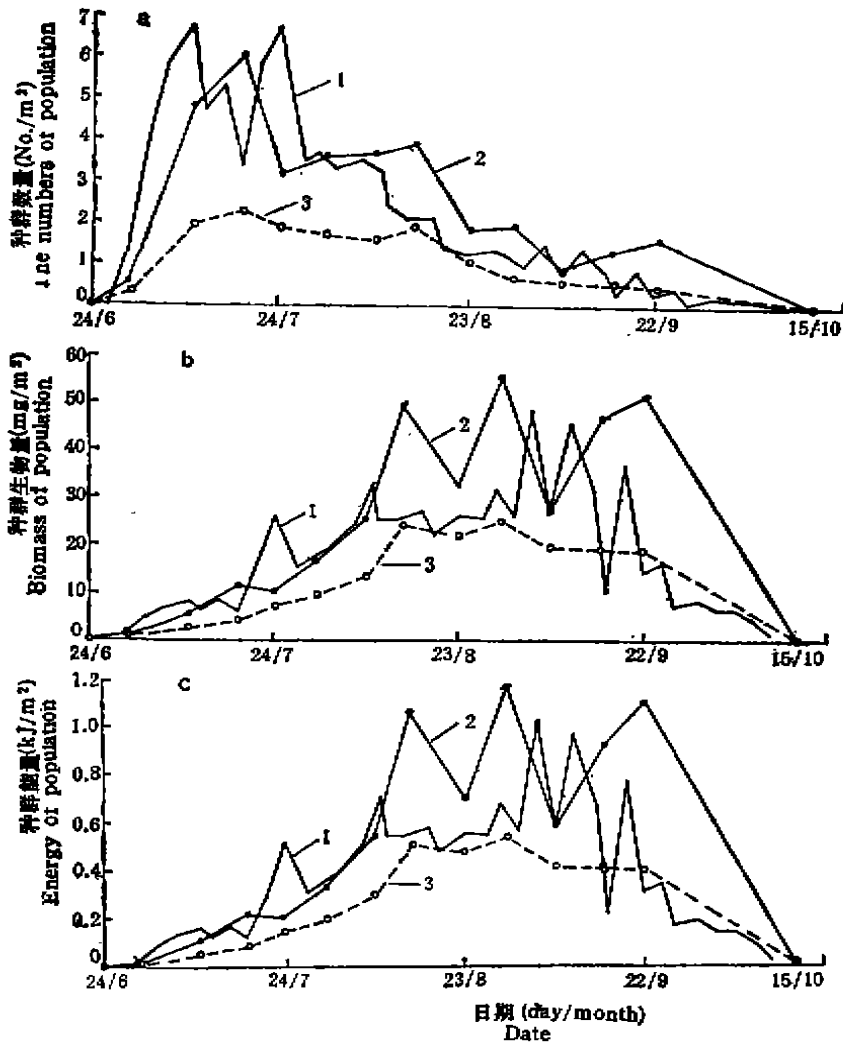


图1 3种植物群落狭翅蝗种群的数量(a)、生物量(b)及能量(c)的季节变动
1.冷蒿群落 2.羊草+大针茅+冰草群落 3.羊草+大针茅群落

Fig.1 Seasonal variations in number(a), biomass(b) and energy(c) of *Chorthippus dubius* in three different plant communities in 1990

1. *Artemisia frigida* 2. *Aneurolepidium chinense* + *Stipa grandis* + *Agropyron michnoi*
3. *Aneurolepidium chinenses* + *Stipa grandis*

$$\text{取食掉落毁损量}(D) \quad D = \sum_{i=1}^n \sum_{K=1}^7 N_{iK} \cdot D_{r,K} \cdot D_i \quad (4)$$

$$\text{呼吸量}(R) \quad R = 2.58 \times \left(\sum_{i=1}^n \sum_{K=1}^7 R_{iK} \cdot W_K \cdot N_{iK} \cdot D_i \right) \quad (5)$$

其中 N_{iK} : 为取样区间($i-1$ 至 i), K 发育阶段个体的平均数量

$C_{r,K}, F_{r,K}, D_{r,K}$: 分别为 K 发育阶段个体的平均日取食量、日排泄量、日取食掉落毁损量

R_{iK} : 为取样区间($i-1$ 至 i), K 阶段个体的平均单位体重日耗氧量, 由该阶段个体

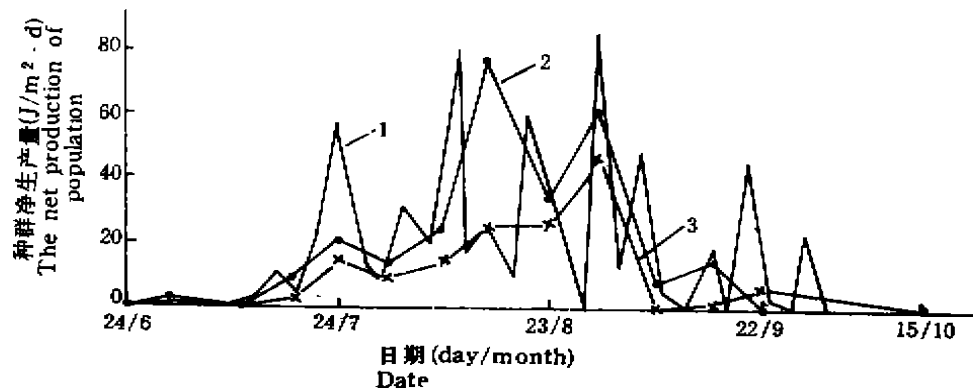


图2 3种植物群落狭翅雏蝗种群净生产的季节变动

各点的值为取样区间的平均值

1. 冷蒿群落 2. 羊草+大针茅+冰草群落 3. 羊草+大针茅群落

Fig.2 Seasonal variations in net production of *Chorthippus dubius* in three different plant communities in 1990

The values are means of each time interval.

1. *Artemisia frigida* 2. *Aneurolepidium chinense* + *Stipa grandis* + *Agropyron michnoi*
3. *Aneurolepidium chinenses* *Stipa grandis*

的代谢速率与温度的关系, 用取样区间的日平均温度计算而得。

D_i : 为取样区间的间隔天数(d)

K : 为个体所处的发育阶段 ($K = 1-5$ 表示 1—5 龄蛹, $K = 6$ 为雄性成虫, $K = 7$ 为雌成虫)

i : 为取样时间(序号)

2.58 为 Wightman 系数^[7]

种群的能量收支可以用等式 $C = P + R + FU$ 表示^[8]。等式中各参数值的决定通常的做法是先估算其中 3 个参数, 再由等式计算出另一参数值。研究者们发现, 当等式中 4 个参数都测定时, 等式很少能够平衡^[7,9]。由于参数 C 和 R 的测定结果都受许多因素的影响, 两者的取舍一直意见不一, 存在两种不同意见: (1) 主张用呼吸测定结果或其校正后 (如加入诸如活动性的考虑) 结果先估算出 R 值, 由等式获得 C 值, (2) 用取食试验获得取食量 C , 再由等式计算出 R 值。

作者通过试验已得出能量等式的 4 个参数。经比较, 由呼吸测定数据经 Wightman 系数校正后的 R 值与通过取食量测定而得到的 R 值结果有较好的一致性。为论述方便, 采用呼吸测定的结果来讨论狭翅雏蝗自然种群的能量收支和生态效率, 最终结果见表 3。

从表 3 可以看到, 羊草+大针茅+冰草群落中狭翅雏蝗具有较大的能量参数 C 、 P 、 R 、 FU 及能流 (A) 值, 体现出在该植物群落中狭翅雏蝗种群具有较大生物量。从生态效率来看, 狭翅雏蝗在 3 个植物群落中具有相似的生态效率: 同化效率 (A/C) 48%—58%, 生态效率 (P/C) 14%—18%, 生长效率 (P/A) 30%—32%。在冷蒿群落出现的略高的同化效率及生态效率可能与冷蒿 (群落中的优势植物) 能值较大有关。

比较迄今已发表的不同群落类型中不同蝗虫种群的能量收支和生态效率值, 可以看到, 能量参数值相差很大, 如种群的摄食量 (I 或 C) 小到 $0.2 \text{ J/m}^2 \cdot \text{a}$ ^[10], 大至 $448 \text{ J/m}^2 \cdot \text{a}$ ^[11],

表 3 3种植物群落中狭翅雏蝗的能量收支及生态效率(kJ/m²·a, %)Table 3 Annual energy budgets and ecological efficiencies(%) of *Chorthippus dubius* population in three different plant communities

植物群落 Plant communities	取食量 C(I)	生长量 P	呼吸量 R	排泄量 FU	生长效率 P/A	同化效率 A/C	生态效率 P/C
冷蒿 <i>A. frigida</i>	10.16	1.87	3.98	4.31	31.97	57.6	18.41
羊草+大针茅+冰草 <i>A. chinense</i> + <i>S. grandis</i> + <i>A. michnoi</i>	13.78	1.96	4.65	7.13	29.65	47.97	14.22
羊草+大针茅 <i>A. chinense</i> + <i>S. grandis</i>	6.90	1.10	2.33	3.46	32.07	49.71	15.94

* A 能流值 The energy flow values.

可以相差几个数量级。但它们的生态效率(P/C)则相对稳定(5%—18%)。狭翅雏蝗具有较高的同化效率(A/D)和生态效率(P/C)表明它具有较高的食物利用效率,这可能是狭翅雏蝗在北方草原处于优势地位的一个原因。总的看来,狭翅雏蝗的能量收支和生态效率与Wiegert^[4]对弃耕地蝗虫的研究结果相近。

蝗虫对净初级生产量(pp_n)的利用率即消耗效率(C/pp_n)是评价蝗虫在生态系统中地位和作用的重要参数。从发表的有关蝗虫的消耗效率结果来看,在不同生境中、不同蝗虫的消耗效率一般在0.2%—10%(平均2.23%)变动,大多数集中在1%—2%之间,体现出多样生态系统中蝗虫功能的相似性。可见,蝗虫仅利用了净初级生产量的很少一部分(平均为2.23%),说明能量并非是蝗虫种群增长的限制因子。这个观点Hairston et al^[12]以及Wiegert和Peterson^[13]等都曾提出过。至于为什么植食性昆虫保持一个较低的消耗效率虽有种种假说^[13],但至今尚无令人满意的解释。

2.4 狭翅雏蝗对牧草的压力

狭翅雏蝗是晚期种,发生在植物成熟时期,植物的补偿能力较弱或不具备补偿能力。蝗虫的取食,造成的是牧草的直接损失。因此,狭翅雏蝗对牧草的效应可以视为是它造成牧草的损失即对牧草的压力。

表 4 不同植物群落中狭翅雏蝗造成的牧草损失(kJ/m²·a)Table 4 The herbage losses caused by *Chorthippus dubius* in three different plant communities

植物群落 Plant communities	蝗虫(Nymph)					成虫(Adult)		总和 Total
	I	II	III	IV	V	♂	♀	
冷蒿 <i>A. frigida</i>	0.27	0.35	2.49	2.51	2.59	8.80	11.79	29.18
羊草+大针茅+冰草 <i>A. chinense</i> + <i>S. grandis</i> + <i>A. michnoi</i>	0.30	0.32	1.44	2.39	2.94	10.04	12.59	20.95
羊草+大针茅 <i>A. chinense</i> + <i>S. grandis</i>	0.08	0.14	0.57	1.30	1.55	3.25	5.99	13.88

狭翅雏蝗造成的牧草损失由两部分构成,一是取食部分,其值等于种群的取食量(C),二是因取食造成的掉落部分,其值等于掉落毁损量(D)。3个植物群落中狭翅雏蝗造成的牧草损失见表4,可见它仅占净初级生产量(地上部分)很少的一部分(0.42%—2.96%,平均为1.08%),且表现为在越退化的草场所占的比例越大。

3 小结

根据以上研究结果,我们绘制如下能量动态图(图3),并得出如下结论:

3.1 狭翅雏蝗取食消耗的牧草占地上初级生产量的0.21%—1.03%;另有0.21%—

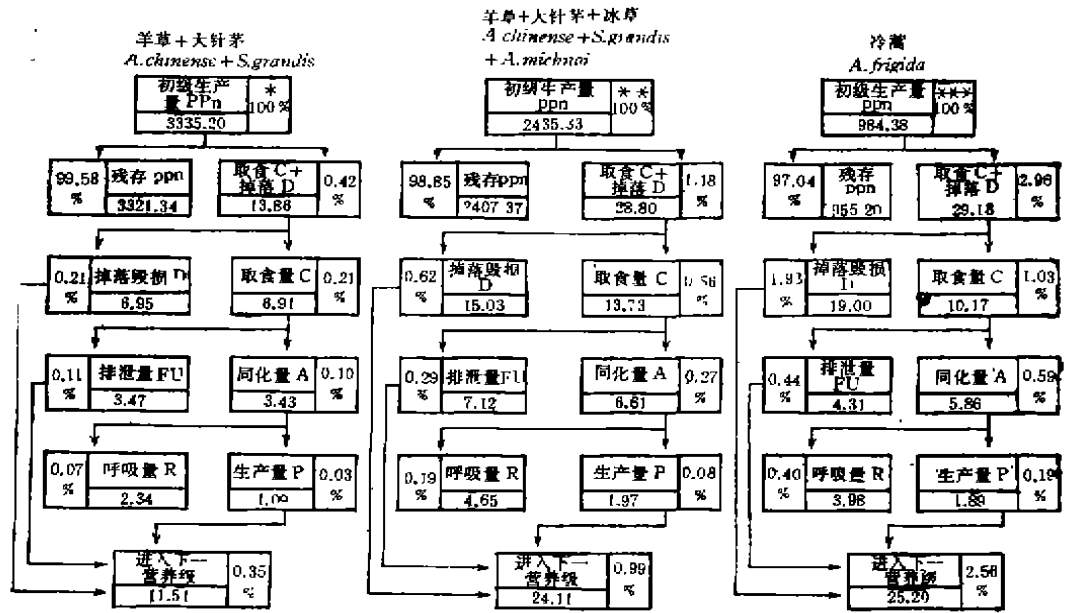


图3 3种植物群落中狭翅雏蝗种群的能量动态(kJ)

Fig.3 Energy dynamics of *Chosthippus dubius* population in three different plant communities in Inner Mongolia grassland in 1990

* 数据来源 王义凤(私人通信) ** *** 裴浩 1990 内蒙古大学硕士论文

1.93%的牧草因蝗虫取食而掉落。

3.2 狭翅雏蝗种群的生产量(P)为1.1—2kJ/m², 呼吸量(R)为2.3—4.7kJ/m², 通过种群的能流(A)为3.4—6.6kJ/m²。总摄食量(C)为6.9—13.8kJ/m²。其生态效率为: 同化效率A/C = 48%—58%, 生态效率P/C = 14%—18%, 生产效率P/A = 30%—32%。

3.3 通过狭翅雏蝗进入下一营养级的能量占地上初级生产量的0.35%—2.56%。

3.4 比较不同植物群落中狭翅雏蝗种群的发生情况, 我们认为: 在羊草+大针茅+冰草群落(处于恢复过程的植被类型)狭翅雏蝗发生最为严重, 在羊草+大针茅群落(典型草原, 顶极群落)发生最轻。狭翅雏蝗对初级生产者的压力表现为在越退化的草场, 其压力越大。

参 考 文 献

- [1] 金平霞, 吴亚. 狭翅雏蝗生物学初步观察. 昆虫知识, 1978, 15(2):47—48
- [2] 王智翔, 陈永林. 环境温、湿度对狭翅雏蝗体温与含水量的影响. 昆虫学报, 1989, 32(2):273—285
- [3] 王智翔, 陈永林等. 内蒙古锡林河流域典型草原狭翅雏蝗种群动态与气象关系的研究. 生态学报, 1987, 7(3): 246—255
- [4] Wiegert R G. Energy dynamics of the grasshopper populations in old field and alfalfa field ecosystems. *Oikos* 1985, 18:161—176
- [5] Bailey C G, Mukerji M K. Energy dynamics of *Melanoplus boivittatus* and *Melanoplus femurrubrum* (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. *Can. Entomol.*, 1977, 109:605—614
- [6] Gyllenberg G. The energy flow through a *Chorihippus parallelus* (Zelt.) (Orthoptera) population on a meadow in Tvarminne, Finland. *Acta. Zool. Fennica*, 1969, 123:1—74
- [7] Wightman J A. Why insect energy budgets do not balance. *Oecologia*(Berl.) 1981, 50:168—189
- [8] Wiegert R G. Ecological energetics. Stroudsburg, Pa;Dowden Hutchinson & Ross, 1976, 457

- [9] McEvoy P B. Balancing insect energy budgets. *Oecologia (Berl.)* 1985, 66:194—196
- [10] Mispagel M E. The ecology and bioenergetics of the acridid grasshopper, *Boottettix punctatus* on creosotebush, *Larrea tridentata*, in northern Mojave Desert. *Ecology*, 1978, 59:779—788
- [11] Smalley A E. Energy flow of a salt marsh grasshopper population. *Ecology*, 1980, 41:872—877
- [12] Hairston N G et al. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 1960, 94:421—426
- [13] Wiegert R G, Petersen C E. Energy transfer in insects. *Ann. Rev. Entomol.* 1983, 128:455—486
- [14] Kohler G et al. Ecological Energetics of Central European Grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *Oecologia (Berl.)* 1987, 74:112—121

ENERGY DYNAMICS OF THE GRASSHOPPER (*CHORTHIPPUS DUBIUS* ZUB) POPULATIONS IN THREE DIFFERENT PLANT COMMUNITIES IN INNER MONGOLIAN GRASSLAND ECOSYSTEM

Qiu Xing-Hui Li Hong-Chang

(Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing, 100080)

Chorthippus dubius (Zub.) is a dominant species of grasshopper in northwestern pasture of China. The present paper deals with the energy flow through the grasshopper populations in three different plant communities representing different degree of degradation in Inner Mongolian grassland. Results indicated that the amount of energy consumed and assimilated from the net production of aboveground vegetation was of the order of 0.21%—1.03% consumed and 0.1%—0.59% assimilated. Additional 0.21%—1.93% of this production were out and dropped by the grasshopper populations. Approximately 0.03%—0.06% of the energy of net aboveground primary production were converted by the grasshopper populations into body and were available to higher trophic levels.

By comparison, the grasshopper population in the most degraded plant community had the strongest grazing pressure on the pasture, but the population in restorative plant community had the highest net production. Similar efficiencies were found among the *Chorthippus dubius* populations in these three different communities, i. e., growth efficiency (P/A), 30%—32%, ecological efficiency (P/C), 14%—18%, and assimilation efficiency (A/C), 48%—58%.

Key words: grassland, ecosystem, *Chorthippus dubius* (Zub.), energy dynamics.