

DOI: 10.5846/stxb201410081973

郑莉莉, 宋明华, 尹谭凤, 于飞海. 青藏高原高寒草甸门源草原毛虫取食偏好及其与植物 C、N 含量的关系. 生态学报, 2016, 36(8): - .
Zheng L L, Song M H, Yin T F, Yu F H. Feeding preference of *Gynaephora menyuanensis* and its relationships with plant carbon and nitrogen contents in an alpine meadow on the Tibetan plateau. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(8): - .

青藏高原高寒草甸门源草原毛虫取食偏好及其与植物 C、N 含量的关系

郑莉莉¹, 宋明华², 尹谭凤², 于飞海^{1,*}

1 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083

2 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

摘要: 草食性昆虫对不同植物物种的取食存在偏好, 这种取食偏好可能受其自身对蛋白质和碳水化合物的需求及二者平衡的调节。本研究以青藏高原高寒矮嵩草草甸 31 种常见植物及门源草原毛虫为对象, 通过饲喂实验, 研究了草食性昆虫对不同物种和不同功能群植物的取食偏好, 及其与植物叶片 C、N 含量和 C:N 之间的关系。在 31 种植物中, 门源草原毛虫对 19 种植物进行了取食, 尤其对矮嵩草、红棕嵩草、藏异燕麦和垂穗披碱草四种植物表现出强烈的取食偏好, 而对另外 12 种植物未进行任何取食。在物种水平上, 门源草原毛虫取食量与植物叶片 N 含量呈显著负相关, 与叶片 C:N 呈正相关。从功能群水平上看, 门源草原毛虫对莎草类的取食偏好最大, 而对豆科植物取食偏好最低; 相应地, 莎草类植物叶片 N 含量最低、C:N 最高, 而豆科植物叶片 N 含量最高、C:N 最低。因此, 即使在土壤有效氮匮乏、植物生长受氮素限制的高寒草甸生态系统, 植物体内 N 含量的增加也可能不利于草食性昆虫的取食。门源草原毛虫对优势植物矮嵩草和垂穗披碱草的取食对高寒矮嵩草草甸物种共存和生物多样性维持可能具有重要的作用。

关键词: 草食性昆虫; 适口性; 植物功能群; 取食行为; 高山植物; 幼虫

Feeding preference of *Gynaephora menyuanensis* and its relationships with plant carbon and nitrogen contents in an alpine meadow on the Tibetan plateau

ZHENG Lili¹, SONG Minghua², YIN Tanfeng², YU Feihai^{1,*}

1 School of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: Phytophagous insects show feeding preference for different plant species, and such preference may be regulated by their demands for proteins and carbohydrates and the balance between them. Therefore, feeding preference of phytophagous insects may be closely related to carbon (C) content, nitrogen (N) content, and the C:N ratio of plants. Although many studies have investigated feeding preference of phytophagous insects for different plant species, relatively few have examined how plant functional groups affect feeding preference of phytophagous insects and whether their leaf C and N content, and C:N ratio matter. To examine feeding preference of phytophagous insects for different plant species and for different functional groups and its relationships with leaf C, N, and the C:N ratio of plants and functional groups, we conducted a feeding experiment in which we fed the larvae of a phytophagous insect, *Gynaephora menyuanensis* (Lymantriidae), with leaves of 31 common herbaceous plant species of four functional groups (sedges, grasses, legumes

基金项目: 中央高校基本科研业务费专项资金 (TD-JC-2013-1); 国家自然科学基金面上项目 (31270503)

收稿日期: 2014-10-08; **网络出版日期:** 2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: feihaiyu@bjfu.edu.cn

and forbs) collected in an alpine meadow dominated by *Kobresia humilis* on the Tibetan plateau. Fresh leaves of the 31 plant species were cut into pieces of the similar area (about 0.5 cm²) and fixed randomly on the arenas made of foam boards installed at the inner bottoms of six glass boxes (each measuring 1 m long × 1 m wide × 0.25 m high). Each box was treated as a block, containing ten leaf pieces of each of the 31 plant species collected on the same day. We put on the arena of each box 20 larvae of *G. menyuanensis* that were collected in the same meadow and had been starved for 24 hours, and measured consumption of each leaf piece (i.e., the percentage of leaf area loss) after 72 hours. Leaf area consumed by the larvae was further transformed into dry mass based on the relationship between leaf area and dry mass of each plant species. Of the 31 plant species, 19 were consumed by the larvae to different degrees, but the other 12 were not. The larvae showed strong feeding preference only for four species, i.e., *K. humilis*, *Carex przewalskii*, *Helictotrichon tibeticum* and *Elymus nutans*. At the species level, leaf consumption by the larvae was significantly negatively related with plant leaf N content and significantly positively related with the leaf C:N ratio. At the functional-group level, the sedges had the highest leaf consumption by the larvae, the lowest leaf N content and the highest leaf C:N ratio, whereas the legumes had the lowest leaf consumption, the highest leaf N, and the lowest leaf C:N ratio. We conclude that increasing N content of plants may not increase the feeding preference of phytophagous insects even in alpine meadow ecosystems where plant growth is highly limited due to the lack of soil available N. Our results also suggest that the strong feeding preference of *G. menyuanensis* larvae for the dominant species *K. humilis* and *E. nutans* may help in maintaining species coexistence and biodiversity in the alpine meadow dominated by *K. humilis*.

Key Words: phytophagous insects; palatability; plant functional group; feeding behavior; alpine plants; larvae

植物体内养分元素含量,尤其是碳(C)和氮(N)元素含量,是影响其适口性以及草食动物取食偏好的重要生物因素^[1-10]。其部分原因在于,植物体内富含N的蛋白质和富含C的糖类是草食动物所需的两类基本物质,是其活动的能量来源,并影响其生长、发育和生殖^[11]。很多研究表明,植物体内N含量增加或C:N降低会提高草食动物对植物的取食偏好^[10-14]。然而,高的N含量并不是必然对应着高的草食动物取食偏好^[9, 15-17]。例如,研究表明,食物中过高的植物N含量可导致亚洲草原一种蝗虫(*Oedaleus asiaticus*)生长的减缓^[9]。

对大多数草食性动物,尤其是草食昆虫,其食物都存在一个最佳N含量,当食物N含量大于或小于此最佳含量时均不利于其生长或发育^[16, 18-21]。因此,觅食那些蛋白质和碳水化合物含量或比例适合的食物是草食性动物所面临的主要挑战^[21-24]。对单食性和寡食性昆虫而言,其取食植物的种类有限,因而植物体蛋白质和碳水化合物含量的较大变化会对草食性昆虫蛋白质/碳水化合物平衡造成显著影响^[25]。而对于多食性昆虫来说,由于其取食的植物种类较多,而不同植物种类C、N含量存在很大的差异,因此昆虫对不同植物种的偏好对维持其自身蛋白质/碳水化合物的平衡具有重要意义。目前很多室内喂食实验主要围绕着草食昆虫对单个或少数几个植物物种的取食偏好展开的^[19-21],而一些野外喂食实验虽包含多种植物,但多数仅就取食偏好进行了观测,没有把取食偏好与叶片养分元素含量进行关联^[26-27]。此外,草食昆虫是否对不同功能群植物存在取食偏好目前也并不清楚。

门源草原毛虫(*G. menyuanensis* Yan et Zhou)隶属鳞翅目(Lepidoptera)毒蛾科(Lymantriidae),是高寒草甸生态系统中常见的草食性昆虫^[26-28],对牧草生长和群落初级生产力有十分显著的影响^[26-27]。青藏高原高寒草甸生态系统由于海拔高,年均温低,有机质分解慢,土壤缺乏速效N^[29]。植物生长,尤其在春季受到低土壤有效N的限制^[29],故植物体N含量相对较低。因此,青藏高原高寒草甸植物体内N含量很可能不足以超过门源草原毛虫的食物最佳N含量^[16, 18-21]。基于以上分析,我们提出如下假设:门源草原毛虫可能对高叶片N含量的植物物种和功能群有更高的取食偏好。

为验证这些假说,我们在青藏高原矮嵩草草甸选取了31种常见植物,在野外开展了门源草原毛虫饲喂实

验,并对这 31 种植物的叶片 C、N 含量进行了测定。我们拟回答以下科学问题:(1)门源草原毛虫对矮嵩草草甸不同物种是否存在取食偏好?(2)如果存在,其取食偏好与植物叶片 C 含量、N 含量和 C:N 是否存在相关性?(3)门源草原毛虫是否存在植物功能群水平上的取食偏好?(4)如果存在,植物功能群水平上的取食偏好是否与功能群水平的叶片 C 含量、N 含量及 C:N 相关?

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于海北高寒草甸生态系统定位研究站(简称“海北站”; $37^{\circ}37' N, 101^{\circ}19' E$)。该站位于青藏高原东北隅的祁连山南坡谷地,海拔 3200 m,属于典型高原大陆性气候,暖季短暂而凉爽,冷季寒冷而漫长。年平均气温 $-1.7^{\circ}C$,年极端最高气温 $27.6^{\circ}C$,极端最低气温 $-37.1^{\circ}C$ 。年降水量 426—860 mm,80%集中于植物生长季的 5—9 月,蒸发量 1160.3 mm。无绝对无霜期,年平均日照 2462.7 h。由于其特殊的自然环境,多年生草本植物适应寒冷严酷的生境,形成了以矮嵩草(*K. humilis*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)及藏嵩草(*K. tibetica*)为主要建群种的植物群落类型。土壤是草毡寒冻锥形土,土壤发育年青、土层薄、有机质含量高。牧草生长低矮,群落结构简单,初级生产力低^[30]。

1.2 饲喂实验

2013 年 6 月底,选取海北站附近矮嵩草草甸 31 种常见植物进行饲喂实验,所选植物种类及其功能群类型详见表 1。6 月 30 日—7 月 5 日,每天在植被均匀一致的草地上剪取上述 31 种植物的叶片,立即用自封袋装起来,带回室内用 $4^{\circ}C$ 的冰箱储存。对于每个植物种,从每天所取叶片样品中随机选取一部分用于 C 含量、N 含量和比叶面积的测量,共计 6 个重复。

饲喂实验在六个透明有机玻璃盒里开展。每个盒子为长 100 cm、宽 100 cm、高 25 cm 的无盖长方体,其底面铺有泡沫板和滤纸,用于固定植物叶片片段和保持叶片片段的新鲜。为方便操作,在滤纸上用铅笔划出 $5\text{ cm} \times 5\text{ cm}$ 的方格,每个植物片段固定在方格的一个角上。在每个盒子内,每种植物放置 10 个叶片片段,31 种植物的 310 个叶片片段完全随机摆放。植物叶片片段用大头针固定,使其紧贴滤纸,滤纸定期喷水雾以保持湿润。每个叶片片段总面积大致相同,约 0.5 cm^2 。宽叶植物剪成 $1\text{ cm} \times 0.5\text{ cm}$ 的长方形,用大头针扎在其中心固定。对于禾本科等狭窄叶片,由于其宽度往往小于 0.5 cm ,我们按照其宽度剪成合适长度,最终保证总叶面积为 0.5 cm^2 。例如,早熟禾叶片平均宽度为 0.2 cm ,我们将其叶片剪成 2.5 cm 长的片段固定,而针茅叶片平均宽度仅为 0.05 cm ,则将叶片剪成长度为 5 cm 的两段,将这两段叶片用大头针扎成十字形固定^[31-32]。

由于剪取叶片片段和固定叶片片段的工作量很大,以及为了尽可能保证植物叶片的新鲜,我们在晚上将当天选取的植物叶片进行分段和固定,并保持滤纸湿润。在第二天上午 9 时,即毛虫取食高峰到来之前,我们将取自野外样地并已饥饿 24 小时的 20 只门源草原毛虫幼虫放入盒子的中央,开始实验。我们一天布置一个盒子,共计六个重复(盒子),每个盒子持续饲喂 72 小时。实验结束后,估算每个叶片片段的被取食面积百分比。为了减小误差,所有估算均由同一个人完成。

1.3 植物性状测定

将采集的每种植物的若干新鲜叶片用扫描仪扫描后计算总叶面积,随后将这些叶片烘干称重,计算比叶面积(Specific leaf area,即单位重量叶面积)。植物叶片烘干后用球磨仪粉碎,然后采用元素分析仪测定每种植物每个样品中的 C、N 含量,每种植物测量 6 个样品。

1.4 数据分析

每个物种每个重复(盒子)中 10 个植物片段累计取食量(面积百分比)的平均值除以每个物种的平均比叶面积,得到每种植物每个重复的叶片取食量(leaf consumption,单位:g)。同时,将 31 种植物分为莎草、禾草、豆科植物和杂类草四个常用的功能类群^[33-34]。

采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验门源草原毛虫叶片取食量、植物叶片 C 含量、N 含量和 C:N

在物种之间和功能群之间的差异;多重比较采用 Tukey 法。通过回归分析,研究叶片取食量与叶片 C 含量、N 含量及 C:N 之间的关系。所有分析采用 SPSS version 17.0 进行。

2 结果

2.1 门源草原毛虫对不同物种的取食偏好

门源草原毛虫对 31 种高寒草甸植物的取食偏好存在显著差异 ($F_{30,155} = 22.6, P < 0.001$; 表 1)。矮嵩草的叶片取食量最高,显著高于藏异燕麦和红棕藁草;而藏异燕麦和红棕藁草与垂穗披碱草无显著差异,但显著高于珠芽蓼和早熟禾(表 1)。珠芽蓼和早熟禾与二裂委陵菜和异针茅无显著差异,但显著高于甘肃棘豆和微孔草(表 1)。二裂委陵菜和异针茅与甘肃棘豆和微孔草无显著差异,但显著高于其余的 21 种植物;甘肃棘豆和微孔草与其余的 21 种植物无显著差异(表 1)。

2.2 不同植物叶片 N 含量、C 含量和 C:N 的差异

高寒草甸植物叶片中 N 含量、C 含量及 C:N 均存在显著的种间差异(N 含量: $F_{31,160} = 878.7, P < 0.001$; C 含量: $F_{31,160} = 180.0, P < 0.001$; C:N: $F_{31,160} = 703.5, P < 0.001$; 表 1)。披针叶黄华的叶片 N 含量最高(4.18%),显著高于花苜蓿(3.91%)和微孔草(3.81%),以上三个物种叶片 N 含量显著高于高山豆(3.69%)和甘肃棘豆(3.63%, 表 1),而藏异燕麦和矮嵩草的 N 含量最低,均为 1.8%(表 1)。线叶龙胆叶片 C 含量最高,达 49.2%,平车前最低,为 40.7%(表 1)。矮嵩草叶片 C:N 最高(25.9),而微孔草的最低(10.9; 表 1)。

表 1 用于饲喂实验的 31 种植物种名、科名、功能群类型、门源草原毛虫取食量、叶片碳(C)含量、氮(N)含量和 C:N

Table 1 Species name, family name, functional type, leaf consumption by *G. menyuanensis*, leaf carbon (C) and nitrogen (N) contents and C:N of the 31 plant species used for the feeding experiment

种名 Species	科名 Family	功能群 Func.group	取食量 Consumption (g)	叶片碳(C) 含量 Leaf carbon (C) content (%)	叶片氮(N) 含量 Leaf nitrogen (N) content (%)	叶片 C:N LeafC:N
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	莎草科 Cyperaceae	莎草 sedge	0.35±0.01a	45.89±0.03d	1.77±0.01o	25.19±0.15a
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	禾本科 Gramineae	禾草 grass	0.05±0.01def	46.56±0.03c	2.05±0.00n	22.75±0.04b
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	禾本科 Gramineae	禾草 grass	0.15±0.01bc	45.18±0.02ef	2.36±0.01k	19.15±0.05g
早熟禾 <i>Poa annua</i>	禾本科 Gramineae	禾草 grass	0.08±0.01cde	45.74±0.01d	2.11±0.01mn	21.68±0.13cd
藏异燕麦 <i>Helictotrichon tibeticum</i>	禾本科 Gramineae	禾草 grass	0.18±0.02b	45.03±0.04ef	1.79±0.01o	25.21±0.15a
红棕藁草 <i>Carex przewalskii</i>	莎草科 Cyperaceae	莎草 sedge	0.19±0.01b	45.07±0.04ef	2.11±0.01mn	21.35±0.08de
卷鞘鸢尾 <i>Iris potaninii</i>	鸢尾科 Iridaceae	杂类草 forb	0±0.00f	45.84±0.01d	2.76±0.01e	16.59±0.04lm
铃铃香青 <i>Anaphalis hancockii</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	42.96±0.14k	2.43±0.00jk	17.66±0.04ijk
披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	豆科 Leguminosae	豆科植物 legume	0±0.00f	46.79±0.01c	4.18±0.00a	11.20±0.00qr
柔软紫菀 <i>Aster tataricus</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	44.48±0.04ghi	2.44±0.00jk	18.27±0.03hij
麻花艸 <i>Gentiana straminea</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 forb	0±0.00f	47.52±0.05b	3.02±0.01d	15.72±0.02n
肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	玄参科 Scrophulariaceae	杂类草 forb	0±0.00f	47.47±0.03b	2.05±0.00n	23.12±0.03b
平车前 <i>Plantago depressa</i>	车前科 Plantaginaceae	杂类草 forb	0±0.00f	40.68±0.01n	2.58±0.00ghi	15.76±0.02mn
疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 forb	0±0.00f	44.05±0.02ij	2.64±0.01fgh	16.70±0.03l
微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	紫草科 Boraginaceae	杂类草 forb	0.02±0.01ef	41.57±0.03l	3.81±0.02b	10.92±0.05r
箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	43.97±0.01ij	3.06±0.01d	14.38±0.03o
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	45.14±0.02ef	2.75±0.01e	16.41±0.03lmn
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 forb	0±0.00f	45.02±0.01ef	2.56±0.01hi	17.58±0.07jk
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	蔷薇科 Rosaceae	杂类草 forb	0.06±0.01def	45.79±0.02d	2.10±0.00mn	21.83±0.04cd
甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	豆科 Leguminosae	豆科植物 legume	0.02±0.00ef	44.18±0.03hij	3.63±0.00c	12.17±0.01p
花苜蓿 <i>Medicago ruthenica</i>	豆科 Leguminosae	豆科植物 legume	0±0.00f	45.15±0.01ef	3.91±0.00b	11.56±0.00pqr

续表

种名 Species	科名 Family	功能群 Func.group	取食量 Consumption (g)	叶片碳(C) 含量 Leaf carbon (C) content (%)	叶片氮(N) 含量 Leaf nitrogen (N) content (%)	叶片 C:N LeafC:N
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	豆科 Leguminosae	豆科植物 legume	0±0.00f	43.74±0.01j	3.69±0.00c	11.87±0.01pq
美丽风毛菊 <i>Saussurea pulchra</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	45.00±0.02efg	2.22±0.00l	20.27±0.03f
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	42.86±0.10k	2.24±0.00l	19.17±0.06g
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	菊科 Compositae	杂类草 forb	0±0.00f	43.11±0.02k	2.51±0.01ij	17.15±0.03kl
线叶龙胆 <i>Gentiana farreri</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 forb	0±0.00f	49.22±0.04a	2.20±0.01lm	22.39±0.08bc
圆萼刺参 <i>Morina chinensis</i>	川续断科 Dipsacaceae	杂类草 forb	0±0.00f	43.80±0.06j	2.38±0.01k	18.43±0.11ghi
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	蔷薇科 Rosaceae	杂类草 forb	0±0.00f	44.34±0.00hi	2.68±0.00efg	16.54±0.02lmn
美丽毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 forb	0±0.00f	44.25±0.00hij	2.35±0.01k	18.80±0.06gh
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla ansrina</i>	蔷薇科 Rosaceae	杂类草 forb	0.01±0.00f	45.40±0.01de	2.20±0.01lm	20.64±0.04ef
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	蓼科 Polygonaceae	杂类草 forb	0.10±0.01cd	44.67±0.02fgh	2.72±0.01ef	16.43±0.08lmn

所给数值为均值±标准误;不同字母表示均值存在显著差异。

2.3 门源草原毛虫取食与植物 N 含量、C 含量及 C:N 的关系

门源草原毛虫叶片取食量与植物叶片 N 含量呈显著负相关关系 ($R^2=0.16$, $P=0.017$; 图 1A), 与叶片 C:N 呈显著正相关关系 ($R^2=0.26$, $P=0.001$; 图 1C)。然而, 门源草原毛虫取食量与植物叶片 C 含量没有显著的相关关系 ($R^2=0.02$, $P=0.06$; 图 1B)。

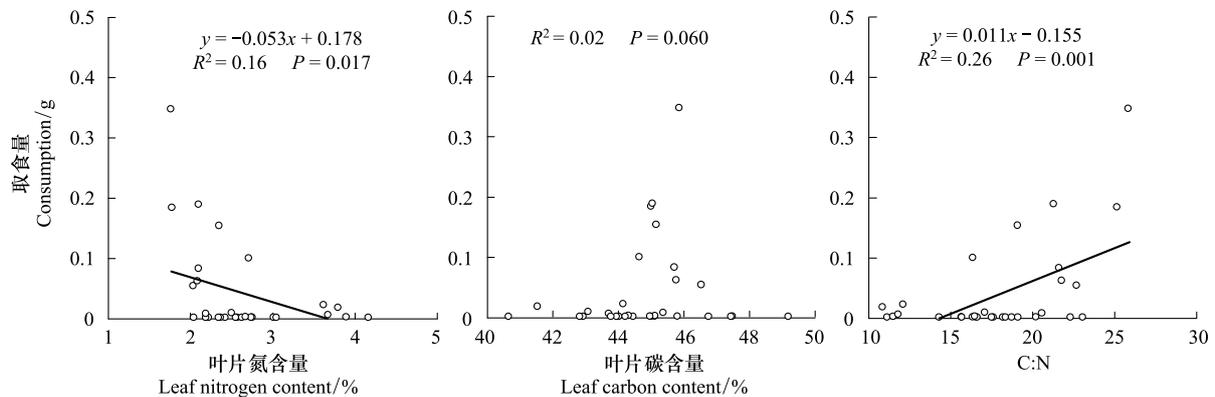


图 1 门源草原毛虫对 31 种植物叶片取食量与其叶片氮(N)含量、碳(C)含量以及 C:N 之间的相关关系。

Fig. 1 Relationships of leaf consumption by *G. menyuanensis* with leaf nitrogen (N) content, carbon (C) content and C:N of the 31 plant species.

2.4 门源草原毛虫对不同功能群植物的取食偏好

门源草原毛虫对高寒草甸植物四种功能群的取食偏好存在显著差异 ($F_{3,185}=97.6$, $P<0.001$; 图 2A)。对莎草类的取食量显著高于禾草类(高 1.3 倍), 对禾草类的取食量显著高于豆科(高 16.9 倍)和杂类草(高 11.8 倍), 而对豆科植物和杂类草的取食量没有显著差异(图 2A)。

2.5 不同植物功能群叶片 N 含量、C 含量及 C:N 的差异

高寒草甸植物四个功能群之间的 N 含量及 C:N 均存在显著差异(N 含量: $F_{3,185}=101.9$, $P<0.001$; C:N: $F_{3,185}=81.28$, $P<0.001$)。豆科植物的叶片 N 含量为 3.85%, 显著高于杂类草, 而杂类草显著高于莎草和禾草, 但禾草和莎草间无显著差异(图 2B)。莎草和禾草的 C:N 分别为 23.6 和 22.2, 无显著差异, 但均显著高于杂类草(图 2D)。杂类草的 C:N 显著高于豆科植物(图 2D)。四个功能群的叶片 C 含量无显著差异(图 2C)。

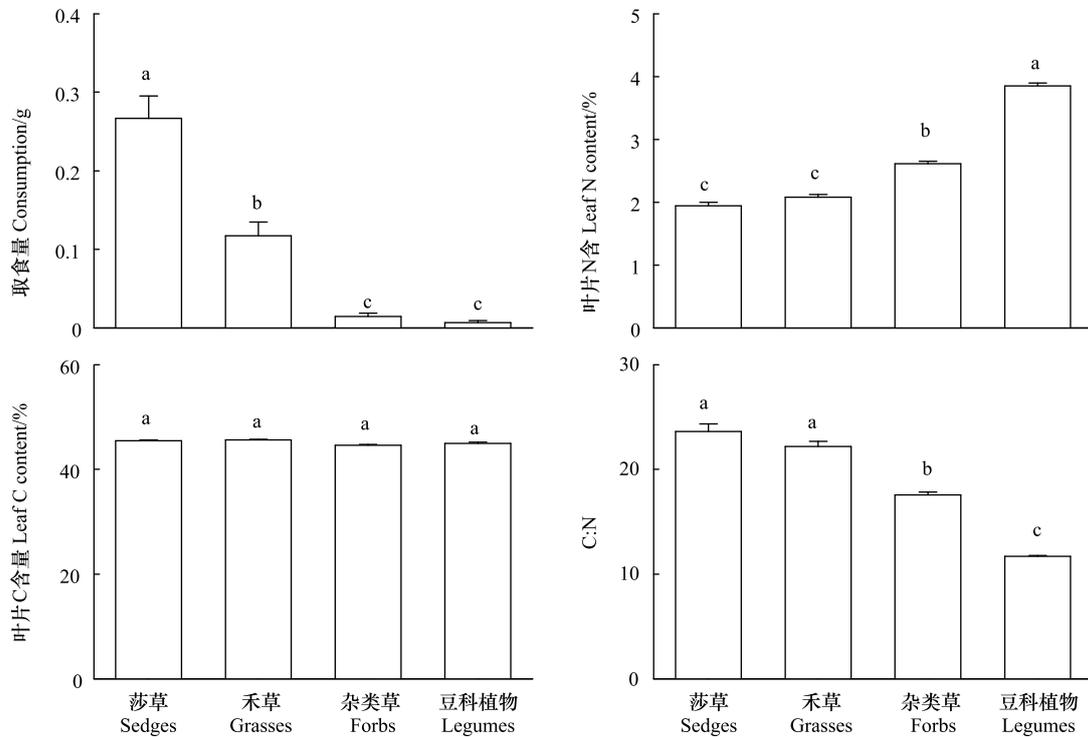


图2 门源草原毛虫对高寒草甸莎草、禾草、豆科植物和杂类草四类功能群植物的叶片取食量(A),以及四类功能群植物叶片N含量(B)、C含量(C)和C:N(D)的均值和标准误。不同字母表示均值在 $P=0.05$ 水平上(Tukey检验)存在显著差异。

Fig. 2 Leaf consumptions of the four plant functional groups (sedges, grasses, legumes and forbs) by *G. menyuanensis*, and leaf N and C contents and C:N of the four functional groups. Mean \pm S.E. are given. Bars sharing the same letters are not different at $P=0.05$ (by Tukey test).

3 讨论

门源草原毛虫取食了青藏高原矮嵩草草甸31种常见植物中的19种植物,表明门源草原毛虫的食性是广谱性的,属于多食性昆虫^[26-27]。尽管门源草原毛虫表现出多食性,但其仅对矮嵩草、红棕藁草、藏异燕麦和垂穗披碱草两种功能群的四种莎草或禾草植物种表现出很强的取食偏好(72小时内取食量超过0.1g),其中对莎草类植物矮嵩草的取食量最大。然而,门源草原毛虫对豆科植物的取食量很少或基本不取食。因此,在功能群水平上门源草原毛虫对莎草类的取食偏好最大,禾草类其次,而对豆科类植物取食偏好最低。

一般认为,如果叶片中以N为基础的蛋白质和氨基酸含量低,那么植物N含量能较好地预测草食动物的取食偏好^[12]。在这种情况下,植物叶片N含量和昆虫的成活率,生长发育将呈显著正相关关系^[12-13, 35-36]。对青藏高原高寒草甸,植物生长受到土壤中低N的限制^[37]。然而,我们发现,无论在物种水平还是功能群水平,门源草原毛虫取食量与青藏高原高寒草甸植物叶片N含量均呈现负相关关系。这些结果否定了我们的假设,表明即使在土壤有效氮匮乏、植物生长受N限制的高寒草甸生态系统,草食性昆虫也可能偏好取食叶片N含量低的植物。然而,要深入理解高寒植物叶片N含量与门源草原毛虫取食偏好之间的内在联系,还需进一步开展更加深入的生理和生化实验研究。

昆虫对植物种的不同取食偏好原因比较复杂,除了植物体内N含量和C:N之外,很多其他因素也起作用^[1-9, 11, 38]。一般而言,营养物质含量高(包括蛋白质、氨基酸、脂肪酸、碳水化合物、总能量、水、微量元素和维生素)、无毒、易被昆虫消化吸收的植物易被昆虫选择取食^[39]。因此,一些物种的取食量随着N含量的增加而增加^[4-6]。然而,碳水化合物是为草食动物快速提供能量、维持自身机能的重要物质。因此,草食动物一般来说都会有一个物种专一性的蛋白质/碳水化合物的带谱^[19]。最优化的蛋白质与碳水化合物比例对于草

食动物正常生长、发育和繁殖具有重要意义^[19]。例如,蚂蚁自身喜好高碳水化合物化合物的食物,但当它们被持续供应高蛋白质的食物时,就会遭受高的死亡率^[40-42]。此外,植物的一些次级代谢产物也会影响草食昆虫的取食^[43]。例如,C组成的次级代谢产物酚类、单宁等是适口性重要的控制因素^[4],而单宁不容易消化^[44-46],可作为抵御物质降低适口性^[47]。经过长期的与自然环境和植物的协同进化,门源草原毛虫对食物的选择已经特化,这种特化的利用方式比普食性昆虫的利用效率更高^[26, 48]。也有研究表明门源草原毛虫对其喜食的植物转化率最高^[26]。另外,门源草原毛虫由于要抵御高寒草甸寒冷的自然条件,将较多资源分配给能提供能量的碳水化合物及非结构性蛋白质。究竟是哪种因素对门源草原毛虫食物选择起主导作用,尚待开展更加深入的生物化学方面的研究工作。

门源草原毛虫对不同植物物种取食偏好的差异可以影响高寒草地植物群落的结构和功能,并进一步影响整个生态系统的功能的发挥^[27, 49]。从门源草原毛虫的食物谱和选食特征上看,其取食量较高的物种是矮嵩草和垂穗披碱草,而这些植物种是高寒矮嵩草草甸的优势物种,也是高寒草甸生态系统中的主要家畜牦牛和藏系绵羊(绵羊的藏系品种)喜食的优良牧草^[27, 49]。这些草食性消费者对优势物种的大量取食,会显著地降低优势物种的优势度和地上生物量,当高密度草原毛虫发生时会引起矮嵩草草甸的严重退化^[1]。而从另一方面看,毛虫的适当取食也对优势物种的扩张起到了抑制作用,使得多度较低的物种和稀有物种得以共存,从而维持了高寒矮嵩草草甸物种的共存和较高的多样性。因此,门源草原毛虫的取食偏好对青藏高原高寒矮嵩草草甸植物物种共存和生物多样性的维持可能有重要的意义。为此,我们需要进一步开展野外观测和实验,研究门源草原毛虫取食对高寒草甸群落结构(如物种组成和均匀度)和功能(如生产力)的影响。

参考文献 (References):

- [1] 严林, 刘长中, 吴静. 单宁酸对门源草原毛虫生长发育和存活的影响. 西北农业学报, 2009, 18(4): 43-47.
- [2] 郭文卿, 杨亚军, 徐红星, 郑许松, 吕仲贤. 稻纵卷叶螟幼虫对不同含氮糖人工饲料的取食选择行为. 浙江农业学报, 2012, 24(6): 1069-1073.
- [3] Meyer G A. Interactive effects of soil fertility and herbivory on *Brassica nigra*. *Oikos*, 2000, 88(2): 433-441.
- [4] Schädler M, Jung G, Auge H, Brandl R. Palatability, decomposition and insect herbivory: patterns in a successional old-field plant community. *Oikos*, 2003, 103(1): 121-132.
- [5] Noret N, Meerts P, Tolrà R, Poschenrieder C, Barceló J, Escarre J. Palatability of *Thlaspi caerulescens* for snails: influence of zinc and glucosinolates. *New Phytologist*, 2005, 165(3): 763-771.
- [6] Albrectsen B R, Gutierrez L, Fritz R S, Fritz R D, Orians C M. Does the differential seedling mortality caused by slugs alter the foliar traits and subsequent susceptibility of hybrid willows to a generalist herbivore? *Ecological Entomology*, 2007, 32(2): 211-220.
- [7] Clissold F J, Sanson G D, Read J. The paradoxical effects of nutrient ratios and supply rates on an outbreaking insect herbivore, the Australian plague locust. *Journal of Animal Ecology*, 2006, 75(4): 1000-1013.
- [8] 李旭林, 彭逸生, 万如, 伍卡兰, 陈桂珠. 两种相手蟹对不同红树植物叶片取食的偏好性. 生态学报, 2010, 30(14): 3752-3759.
- [9] Cease A J, Elser J J, Ford C F, Hao S G, Kang L, Harrison J F. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 2012, 335(6067): 467-469.
- [10] Kursar T A, Coley P D. Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory. *Biotropica*, 1991, 23(2): 141-150.
- [11] 娄永根, 程家安. 植物的诱导抗性. 昆虫学报, 1997, 40(3): 320-331.
- [12] Mattson W J Jr. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 119-161.
- [13] White T C R. *The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1993.
- [14] 陈珊, 陈双林, 郭子武. 林地覆盖经营对雷竹叶片营养质量及食叶害虫适口性的影响. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1253-1259.
- [15] Raubenheimer D, Simpson S J. The geometry of compensatory feeding in the locust. *Animal Behaviour*, 1993, 45(5): 953-964.
- [16] Raubenheimer D, Simpson S J. Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *The Journal of Experimental Biology*, 2003, 206(10): 1669-1681.
- [17] Leroy C, Carrias J F, Corbara B, Pelozuelo L, Dezerald O, Brouard O, Dejean A, Cereghino R. Mutualistic ants contribute to tank-bromeliad nutrition. *Annals of Botany*, 2013, 112(5): 919-926.
- [18] Lee K P, Behmer S T, Simpson S J. Nutrient regulation in relation to diet breadth: a comparison of *Heliothis* sister species and a hybrid. *The Journal of Experimental Biology*, 2006, 209(11): 2076-2084.
- [19] Behmer S T, Joern A. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences of*

- the United States of America, 2008, 105(6): 1977-1982.
- [20] Behmer S T. Insect herbivore nutrient regulation. *Annual Review of Entomology*, 2009, 54(1): 165-187.
- [21] Simpson S J, Raubenheimer D. *The Nature of Nutrition: A Unifying Framework from Animal Adaptation to Human Obesity*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2012.
- [22] Chown S L, Nicolson S W. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford, UK: Oxford University Press, 2004.
- [23] Karasov W H, del Rio C M. *Physiological Ecology: How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 2007.
- [24] Price P W, Denno R F, Eubanks M D, Finke D L, Kaplan I. *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2011.
- [25] 钦俊德. 植食性昆虫的食性和营养. *昆虫学报*, 1962, 11(2): 169-185.
- [26] 严林, 刘振魁, 梅洁人, 兰景华. 野外扣笼条件下草原毛虫对食物的选择. *草地学报*, 1995, 3(4): 257-268.
- [27] 万秀莲, 张卫国. 草原毛虫幼虫的食性及其空间格局. *草地学报*, 2006, 14(1): 84-88.
- [28] 严林, 江小蕾, 王刚. 门源草原毛虫幼虫发育特性的研究. *草业学报*, 2005, 14(2): 116-120.
- [29] 周兴民. *中国嵩草草甸*. 北京: 科学出版社, 2001: 137-161.
- [30] 李英年, 赵新全, 曹广民, 赵亮, 王勤学. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. *高原气象*, 2004, 23(4): 558-567.
- [31] Grime J P, Cornelissen J H C, Thompson K, Hodgson J G. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 1996, 77(3): 489-494.
- [32] Cornelissen J H C, Pérez-harguindeguy N, Díaz S, Grime J P, Marzano B, Cabido M, Vendramini F, Cerabolini B. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 191-200.
- [33] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.
- [34] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Höglberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E -D, Siamantziouras A -S D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286(5442): 1123-1127.
- [35] Scriber J M, Slansky F Jr. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*, 1981, 26(1): 183-211.
- [36] Mattson W J, Scriber J M. Nutritional ecology of insect folivores of woody plants; nitrogen, water, fiber, and mineral considerations // Slansky F Jr, Rodrigues J G, eds. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. New York: Wiley, 1987: 105-146.
- [37] Song M H, Xu X L, Hu Q W, Tian Y Q, Ouyang H, Zhou C P. Interactions of plant species mediated plant competition for inorganic nitrogen with soil microorganisms in an alpine meadow. *Plant and Soil*, 2007, 297(1/2): 127-137.
- [38] 张建萍, 王进军, 赵志模, 陈洋, 豆威. 模拟酸雨对朱砂叶螨寄主植物三月早茄生理生化的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(3): 450-454.
- [39] Slansky F Jr, Scriber J M. Food consumption and utilization // Kerkut G A, Gilbert L I, eds. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry, and Pharmacology*. Oxford, UK: Pergamon Press, 1985: 87-163.
- [40] Dussutour A, Simpson S J. Communal nutrition in ants. *Current Biology*, 2009, 19(9): 740-744.
- [41] Dussutour A, Simpson S J. Ant workers die young and colonies collapse when fed a high-protein diet. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2012, 279(1737): 2402-0408.
- [42] Cook S C, Eubanks M D, Gold R E, Behmer S T. Colony level macronutrient regulation in ants: mechanisms, hoarding and associated costs. *Animal Behaviour*, 2010, 79(2): 429-437.
- [43] Throp H L, Holland E A, Parton W J, Ojima D S, Keough C A. Effects of nitrogen deposition and insect herbivory on patterns of ecosystem-level carbon and nitrogen dynamics; results from the CENTURY model. *Global Change Biology*, 2004, 10(7): 1092-1105.
- [44] Schultz J C. Tannin - insect interactions // Hemmingway R W, Karchesy J J, Branham S J, eds. *Chemistry and Significance of Condensed Tannins*. Springer, US: Plenum Press, 1989: 417-433.
- [45] Clausen T P, Reichardt P B, Bryant J P, Provenza F. Condensed tannins in plant defense: a perspective on classical theories // Hemmingway R W, Laks P E, eds. *Plant Polyphenols: Synthesis, Properties, Significance*. New York: Plenum Press, 1992: 639-651.
- [46] Reed J D. Nutritional toxicology of tannins and related polyphenols in forage legumes. *Journal of Animal Science*, 1995, 73(5): 1516-1528.
- [47] Moles A T, Westoby M. Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 2000, 90(3): 517-524.
- [48] Scriber J M. Integrating ancient patterns and current dynamics of insect-plant interactions: taxonomic and geographic variation in herbivore specialization. *Insect Science*, 2010, 17(6): 471-507.
- [49] 张棋麟, 袁明龙. 草原毛虫研究现状与展望. *草业科学*, 2013, 30(4): 638-646.