DOI: 10.5846/stxb201505251046

余欣超,陈珂璐,姚步青,马真,王文颖,王慧春,赵新全,周华坤.模拟增温下门源草原毛虫幼虫生长发育特征研究.生态学报,2016,36(24):

Yu X C, Chen K L, Yao B Q, Ma Z, Wang W Y, Wang H C, Zhao X Q, Zhou H K. Effects of simulated warming on the growth and development of *Gynaephora menyuanensis* larvae. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(24):

模拟增温下门源草原毛虫幼虫生长发育特征研究

余欣超^{1,3},陈珂璐^{1,3},姚步青¹,马 真¹,王文颖⁴,王慧春⁴,赵新全^{1,2},周华坤^{1,*}

- 1 中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810008
- 2 中国科学院成都生物研究所,成都 610041
- 3 中国科学院大学,北京 100049
- 4 青海师范大学生命与地理科学学院,西宁 810008

摘要:采用开顶式生长室(OTC)模拟增温的方法研究温度升高对门源草原毛虫幼虫发育历期、生长发育速率、体重及存活等的影响。研究发现:在增温0—1.26℃内,随着增温幅度变大,1 龄幼虫越冬后开始活动期和蛹期提前,整个幼虫的发育历期缩短;增温可以提高门源草原毛虫幼虫的相对生长速度,使其发育高峰期提前到5月份;随着增温幅度变大,门源草原毛虫幼虫的体重有减轻的趋势;0—1.26℃的温度升高导致门源草原毛虫幼虫存活率增提高,但是增温过高(1.98℃)也会导致其存活率急剧下降。

关键词:模拟增温;门源草原毛虫;相对生长速度;存活率;体重

Effects of simulated warming on the growth and development of *Gynaephora* menyuanensis larvae

YU Xinchao^{1,3}, CHEN Kelu^{1,3}, YAO Buqing¹, MA Zhen¹, WANG Wenying⁴, WANG Huichun⁴, ZHAO Xinquan^{1,2}, ZHOU Huakun^{1,*}

- 1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, China
- 2 Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China
- 3 University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China
- 4 Academy of Life and Geography Science, Qinghai Normal University, Xining 810008, China

Abstract: Gynaephora menyuanensis, an endemic species of the Qinghai-Tibet Plateau, has been extensively researched because of the significant damage that they cause to grasslands. However, as a result of their adaptation to the plateau, this species could be regarded as a model organism to explore the response of herbivores to extreme environments and climate change. To explore the effect of global warming on this species, we conducted a simulated warming trial by using open top chambers (OTCs) at the Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station, Northwest Institute of Plateau Biology of Chinese Academy of Science. To simulate different warming levels, we adopted four OTCs of different calibers and five replications of each size (20 OTCs in total). The temperature of each OTC was recorded using a HOBO thermograph. From April to September 2014, 10 G. menyuanensis larvae finishing diapause were maintained under casings (35 × 25 × 40 cm) of thin wire, and the length, weight, survival, and width of the head capsule were measured every seven days. G. menyuanensis instar larvae were estimated based on their head width. The results showed the following: higher warming amplitudes resulted in earlier first instar larval activity and pupal development after overwintering, and shorter caterpillar

基金项目:国家自然科学(31172247)(31201836)(31472135)(31260127); 青海省自然科学(2013-Z-916); 国家科技支撑课题专题(2011BAC09B06-02; 2014BAC05B03);青海省重点实验室发展专项资金计划(2014-Z-Y01)

收稿日期:2015-05-25; 修订日期:2016-03-31

^{*}通讯作者 Corresponding author.E-mail:729492987@qq.com

larvae development durations with temperatures from +0°C (ambient temperature) to +1.26°C; warming enhanced the relative growth rate of caterpillar larvae and advanced the peak of its development to May; higher temperature elevations resulted in lower weights of caterpillar larvae; and temperatures from +0 to +1.26°C enhanced the survival rate of larvae, but increased temperature to +1.98°C reduced it. Therefore, we concluded that there was a range of elevated temperatures positively affecting *G. menyuanensis* larvae and enhancing their adaptation to the grassland. However, when the temperature or the warming rate exceeded this range, *G. menyuanensis* larvae could not adapt to the change, but the response of grasses to *G. menyuanensis* larvae under these warming conditions is still unknown. There were two innovations in this article: First, we explored the response of herbivore insects to different warming levels in the Qinghai-Tibet Plateau by focusing on *G. menyuanensis*. Second, we improved the traditional OTC to simulate different elevated temperatures.

Key Words: simulated warming; Gynaephora menyuanensis; relative growth rate; survival rate; body weight

各种观测数据表明,全球变暖已是一个不争的事实^[1-2]。自工业化以来,气温已经上升了约 1℃^[3],尤其是最近 30a 来,气温每 10a 约上升 0.2℃^[4]。青藏高原由于海拔高,其温度变化更明显^[5-6]。其中,数量最多、分布最广的昆虫首当其冲^[7]。昆虫是变温动物,对温度的变化最为敏感^[8-9]。温度是直接影响植食性昆虫的主要环境因素,直接影响其生长发育、生存繁殖、种群数量及分布范围^[10],并能加快其生长发育,导致其发生期提前,适生区域扩大等^[11-12]。

青海门源草原毛虫 Gynaephora menyuanensis Yan et Chou 属鳞翅目 Lepidoptera 毒蛾科 Lymantriidac 草原毛虫属 Gynaephora,是 1997 年发现的新种,广泛分布于青海北部高寒草甸地区。门源草原毛虫主要在幼虫期取食禾本科和莎草科牧草[13],如爆发或大发生则会对高寒草甸造成重大危害,引起家畜食物短缺,并改变草地植物群落结构,加剧草地退化和草地生态环境恶劣,而且还会导致家畜中毒,严重阻碍了草地畜牧业的健康发展^[14],是青藏高原高寒草甸地区的主要害虫之一^[15]。因此,研究气温升高对其幼虫的生长发育和生存的影响有极重要的现实意义。严林等^[16]在实验室研究不同温度(恒温及变温)下门源草原毛虫幼虫的反应,取得了很多重大成果。本研究在野外利用 OTC 进行动态的模拟增温,旨在测定不同增温梯度下青海草原毛虫幼虫期的发育特性(发育历期、相对生长率、体重和存活率),为有效预测未来温度升高时草原毛虫种群动态提供基础资料。

1 研究区域概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站位于青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地,地理位置为37°29′—37°45′N,101°12′—101°23′E,海拔为3200—3600 m。该地区气候为典型的高原大陆性气候,无明显四季之分,仅有冷暖季之别,冷季漫长、干燥而寒冷,暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊,太阳辐射强烈。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。植被建群种为矮嵩草(Kobresia humilis),主要优势种为异针茅(Stipa aliena)、草地早熟禾(Poa pratensis)、麻花艽(Gentiana straminea)和发草(Deschampsia caespitosa)等[17]。2 研究方法

2.1 样地与样方布置

于 2014 年 4 月上旬开始观察实验。实验平台为矮嵩草草甸模拟增温试验样地,采用国际冻原计划 (International Tundra Experiment, ITEX)规定的圆台形开顶式生长小室(Open Top Chambers, OTC)模拟增温。 开顶式增温室(OTC)于 2012 年建立。OTC 设 4 个规格(A、B、C、D 型)模拟出不同的增温梯度,OTC 底径依次为 2.05,1.75,1.45,1.15m,顶径依次为 1.60,1.30,1.00,0.70 m,圆台高度 0.4 m,底角 60°。随机选取 OTC 附近的露天草甸作对照(CK),每个处理及对照设置 5 个重复。

在每个 OTC 和对照中放置一个细网铁丝扣笼,长 35 cm,宽 25 cm,高 40 cm。每个扣笼内放置 10 只刚结束越冬且体重、大小等基本相同的门源草原毛虫低龄幼虫。本研究总共使用门源草原毛虫 250 只。

2.2 取样与处理方法

从 4 月牧草返青到 9 月底,样地的温度采用 HOBO 温度仪自动记录(每小时一次)。每隔 7 d 测量毛虫的数量、体重。由于实验的连贯性不能处死毛虫,所测的毛虫质量为鲜重,用 0.0001 g 天平测量,为排除误差,每次测量时间一致,均为 15:00—16:00。幼虫的虫龄结合实际观测(脱皮)和头壳法确定^[18],毛虫的相对生长速率(Relative growth rate, RGR)通过以下公式计算:

$$RGR = (W_2 - W_1) / W_1 \times 100\%$$

其中, W_1 为初测体重; W_2 为终测体重^[19]。各龄期毛虫的体重依据严林^[16]的研究可由体重、头壳宽等指标转化而得。

2.3 数据处理

使用 Microsoft Excel 对各项测量数据进行描述性统计分析,采用统计软件 SPSS 单因素方差分析的方法 对 OTC 与对照的各项数据进行差异性检验。文中实验数值以平均值±标准误差表示,以 P<0.05 作为差异显著的标准。

3 结果与分析

3.1 增温幅度

基于毛虫的生活环境,本次实验测量的温度为离地 5—10 cm 处的气温。如图 1 所示,在毛虫生长季节 $(4-9 \, \mathrm{f})$,实验地的 4 个梯度 A , B , C , D 内 OTC 平均增温幅度分别为 0.40,1.06,1.26°C 和 1.98°C。增温效果十分显著(P<0.05),增温幅度遵循从 A , B , C , D 依次增大的规律。

3.2 增温对毛虫幼虫发育起始时间的影响

门源草原毛虫的生活史分为卵期、幼虫期、蛹期和成虫期4个发育阶段,幼虫孵化出来后即进入滞育期,以1龄幼虫越冬,期间不取食,次年4月开始活动^[18]。表1中开始日期为毛虫一龄幼虫越冬后,解除滞育开始活动的日期;结束日期为毛虫幼虫全部进入蛹期的日期;发育历期为毛虫越冬后开始活动到化蛹的这段时间。如表1所示,在CK、A、B、C和D中,毛虫一龄幼虫开始活动的日期分别为4月的24日,22日,21日,20

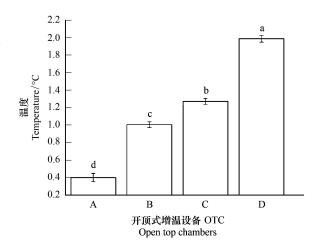


图 1 OTC 增温效果

Fig.1 OTC warming effect

OTC 为开顶式增温设备; CK 为对照, A、B、C、D 为增温处理。不同小写字母表示差异显著

日和 18 日;而全部结束幼虫期,进入蛹期的日期分别为 8 月 16 日,06 日,02 日,7 月 26 日和 8 月 1 日;在 CK、 A、B、C 和 D 温室中,发育历期分别为(114±3.7) d,(105±4.2) d,(98±5.6) d,(93±3.2) d,(102±4.0) d。其中 A 与 B、B 与 C、B 与 D 各温室间差异不显著(P>0.05),其他之间差异均显著(P<0.05)。

表 1 毛虫幼虫期发育起始时间和发育历期

Table 1 Caterpillar larva stage development start-stop time and development stage

增温梯度 Warming gradient	开始日期 Start date	结束日期 The end date	历期 Duration
СК	4月24日	8月16日	114±3.7 a
A	4月22日	8月06日	$105\pm4.2~\mathrm{bc}$
В	4月21日	8月02日	$98\pm5.6~\mathrm{cd}$
С	4月20日	7月26日	93±3.2 d
D	4月18日	8月01日	102±4.0 c

CK 为对照,A、B、C、D 为增温处理;不同小写字母表示差异显著

0.16

3.3 增温对毛虫幼虫相对生长率的影响

按月份比较,在五月,毛虫相对生长率从小到大依次为 CK、A、B、D 和 C,除 B 和 D 之间外,其他彼此间均差异显著(P<0.05)(图 2);在 6 月,CK 的相对生长速度最大,其次为 C、B、A、和 D,其中 CK 和增温处理差异均显著(P<0.05),A、C 和 D 间彼此差异显著(P<0.05),B 与 A、C、D 间差异均不显著(P>0.05)(图 2);在 7 月,各处理的生长速率差异和 6 月保持一致(图 2)。

按处理比较,从5月至6月,CK的生长速率逐渐变大,而增温处理的A、B、C和D均逐渐变小。5月CK的相对生长速率最小,而6和7月大于增温处理(P<0.05)(图2)。

图 2 模拟增温对毛虫生长速度的影响

Fig. 2 Effect of simulated warming on the Relative consumed rate of *Gynaephora menyuanensis*

3.4 增温对毛虫幼虫体重的影响

如图 3 所示, 2 龄期的毛虫幼虫体重基本一致, 差

异不显著(P>0.05);从 3 龄期开始,不同处理的幼虫体重出现了差异,其中 CK 显著大于 C 和 D(P<0.05),A 与 B 显著大于 D(P<0.05),而 CK、A、B 间差异均不显著(P>0.05),A、B、C 间差异不显著(P>0.05),C 与 D 差 异不显著(P>0.05);在 4 龄期,各处理体重与 3 龄期一致;在 5 龄期,各处理下体重出现了 CK>A>B>C>D 的 趋势,其中 CK 与 A、A 与 B、C 与 D 之间差异不显著外(P>0.05),其他之间均差异显著(P<0.05),尤其是 CK 与 D 差异极显著(P<0.01);毛虫 6 龄期,雌虫与雄虫各处理下体重变化一致,为 CK>A>B>C>D,其中 A 与 B、B 与 C、C 与 D 间差异不显著(P>0.05),其他之间均差异显著(P<0.05),其中 CK 与 C、D 间差异为极显著(P<0.01);7 龄期,各处理体重与 6 龄一致。

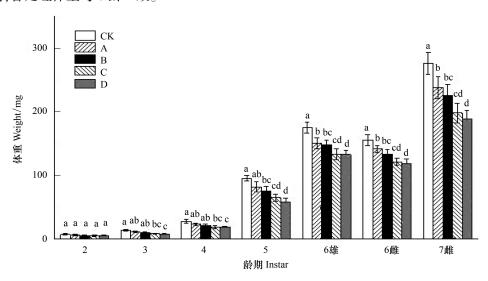


图 3 模拟增温对体重的影响

Fig.3 Simulated warming impact on weight

3.5 增温对毛虫幼虫期存活率的影响

本次实验统计了毛虫幼虫越冬后至化蛹前这一发育阶段的存活率。结果表明,在不同的增温条件下,毛虫的存活率不同。如图 4 所示,在对照及增温处理 A、B 和 C 中,存活率随增温幅度的增加而升高,除了 A 和 B 处理之间外,其他处理之间均差异显著(P<0.05),其中 CK 与 C 为差异极显著(P<0.01)。值得注意的是,增温处理 D 中存活率率最小,与其他处理差异显著(P<0.05),其中 C 与 D 间为差异极显著(P<0.01)。

4 讨论

4.1 增温对毛虫幼虫期发育起始时间和发育历期的 影响

门源草原毛虫以滞育的1龄幼虫越冬,翌年的4月上旬左右开始活动,其开始活动的时间与温度有直接关系^[16],而昆虫的发育起始时间和发育历期的长短是昆虫生活史的重要组成部分,对世代数有直接影响^[20]。

在本次实验中,与对照相比,模拟增温使 A、B、C 和 D 中 1 龄幼虫越冬后开始活动的时间分别提前 2、3、4、6 d,即增温幅度越大的处理中的 1 龄幼虫越冬后开始开始活动的日期越提前;使 A、B、C 和 D 中毛虫蛹期分别提前 10,14,22 d 和 15 d,即 A—C 梯度下增温越高,毛虫的蛹期提前越长,而 D 处理下提前的天数较 C 的短,说明增温过高限制了蛹期的提前;在 CK、A、B、C 中,发

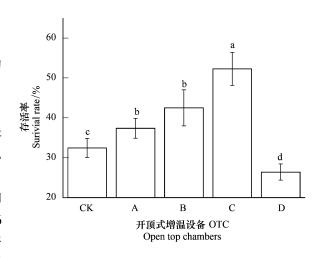


图 4 模拟增温对存活率的影响

Fig.4 Simulated warming effects on survival rate of *Gynaephora* menyuanensis larva

育历期随着增温梯度的增加有所变短。因此,在一定范围内,增温后1龄幼虫越冬后开始活动的日期和进入蛹期的日期提前,且毛虫幼虫期的发育历期变短。

4.2 增温对毛虫幼虫相对生长速率的影响

昆虫的生长速度是生活史的重要特征^[21],生长速度快的昆虫在竞争中有更大的优势,可能提前繁殖期来扩大种群数量^[22]。当前全球平均温度正在上升^[23],昆虫是变温动物,温度对其生长速度有直接影响^[24],在发育温度区内,温度上升使昆虫的生长速度加快^[25-26]。本次实验的结果也证明了这一结论,从5月到7月,增温处理中,毛虫的生长速率均为A、B、C依次变大,而D下降,这说明不是增温越高其生长速率越大,而是在一定温度范围内,温度升高会提高生长速率。

在试验中还发现:在 5 月,CK 的生长速率小于 A、B、C、D。而在 6 月和 7 月,CK 的生长速率大于 A、B、C、D。分析可知,CK 在 5、6、7 月的生长速度略有增加,这是比较正常的,基本符合 Books-Dyar 法则,即鳞翅目昆虫幼虫生长率较恒定^[27]。而增温处理下(A、B、C、D),毛虫的相对生长速度在 5 月达到最高,此后一直减小。这说明模拟增温对毛虫的生长影响显著,使毛虫幼虫的发育提前了,使其在 5 月达到了生长高峰。造成这种现象的可能原因是 5 月份相对 6 月和 7 月来说温度较低,而且此时毛虫处于低龄幼虫期,发育所需有效积温较老龄幼虫期少,因此增温处理下效果更明显,相对生长速度显著增大。

4.3 增温对毛虫个体体重的影响

结果表明,在不同处理下,2龄期的毛虫幼虫体重基本一致。随着时间变长,毛虫发育到3龄,CK与增温处理的毛虫体重出现了差异,表现为增温幅度最大的D中毛虫体重显著小于CK(P<0.05)。当毛虫发育到5龄,开始出现CK>A>B>C>D的趋势,但趋势还不很明显,因为其中CK与A、A与B、B与C、C与D之间差异不显著(P>0.05)。毛虫发育到6龄时,CK>A>B>C>D的趋势更加明显,其中只有A与B、B与C、C与D间差异不显著(P>0.05),其他之间均差异显著(P<0.05),而7龄毛虫与6龄体重趋势相似。分析可知,和对照相比,从3龄开始,增温后毛虫幼虫体重有减轻趋势。

4.4 增温对毛虫幼虫期存活率的影响

由于幼虫期较长,各处理下毛虫的个体死亡主要集中在幼虫期,因此幼虫期的生存状况是决定整个世代存活率的关键。在本次实验里,对照及增温处理 A、B 和 C 中,存活率随增温的增加而上升,到 D 时存活率急速下降,小于 CK。因此,在适当的增温梯度下(A、B、C),温度升高可提高毛虫幼虫的存活率,但是增温过高(D)不利于其存活。

5 结论

研究发现 OTC 模拟增温对门源草原毛虫幼虫生长发育、存活及个体大小有显著影响:随着增温变大,1 龄幼虫越冬后开始活动期和蛹期提前,毛虫幼虫期的发育历期缩短;增温导致了毛虫幼虫发育模式的改变,使得其发育高峰期提前到 5 月份;增温后毛虫幼虫的体重减小;在适当的增温条件下(0—1.26℃),温度升高导致存活率增大,但是过高的增温(1.98℃)会导致存活率急剧下降。该研究可以丰富增温背景下草原毛虫生长发育特征研究的资料,为气候变化条件下对草原毛虫危害的应对和管理提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Marcott S A, Shakun J D, Clark P U, Mix A C. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. Science, 2013, 339 (6124) 1198-1201
- [2] Hansen J, Sato M, Ruedy R. Perception of climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(37): E2415-E2423.
- [3] 王绍武, 罗勇, 赵宗慈, 闻新宇, 黄建斌. 工业化以来全球平均温度上升了1℃. 气候变化研究进展, 2013, 9(5): 383-385.
- [4] Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea D W, Medina-Elizade M. Global temperature change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(39): 14288-14293.
- [5] 马晓波, 李栋梁. 青藏高原近代气温变化趋势及突变分析. 高原气象, 2003, 22(5): 507-512.
- [6] 魏凤英,曹鸿兴,王丽萍. 20 世纪 80~90 年代我国气候增暖进程的统计事实. 应用气象学报, 2003, 14(1): 79-86.
- [7] Robinet C, Roques A. Direct impacts of recent climate warming on insect populations. Integrative Zoology, 2010, 5(2): 132-142.
- [8] 时培建, 池本孝哉, 戈峰. 温度与昆虫生长发育关系模型的发展与应用. 应用昆虫学报, 2011, 48(5): 1149-1160.
- [9] 马春森, 马罡, 杜尧, 杨和平. 连续温度梯度下昆虫趋温性的研究现状与展望. 生态学报, 2005, 25(12): 3390-3397.
- [10] Bale J S, Masters G J, Hodkinson I D, Awmack C, Bezemer T M, Brown V K, Butterfield J, Buse A, Coulson J C, Farrar J, Good J E G, Harrington R, Hartley S, Jones T H, Lindroth R L, Press M C, Symmioudis I, Watt A D, Whittaker J B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. Global Change Biology, 2002, 8(1): 1-16.
- [11] Ögür E, Tuncer C. The effects of global warming on insects. Anadolu Tarım Bilimleri Dergisi, 2011, 26(1): 83-90.
- [12] 陈瑜, 马春森. 气候变暖对昆虫影响研究进展. 生态学报, 2010, 30(8): 2159-2172.
- [13] 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.
- [14] 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.
- [15] Yan Y, Wang G, Liu C Z. Number of instars and stadium duration of *Gynaephora menyuanensis* (Lepidoptera: Lymantriidae) from Qinghai-Tibetan Plateau in China. Annals of the Entomological Society of America, 2006, 99(6): 1012-1018.
- [16] 严林. 草原毛虫属的分类、地理分布及门源草原毛虫生活史对策的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2006.
- [17] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. Ecological Applications, 2007, 17(2): 541-557.
- [18] 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.
- [19] 杨世勇,宋芬芳,谢建春. 茉莉酸诱导棉花幼苗抗虫性对棉铃虫相对生长率的影响. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2013, 41(5):
- [20] Danks H V. Key themes in the study of seasonal adaptations in insects II. Life-cycle patterns. Applied Entomology and Zoology, 2006, 41(1):
- [21] Rombough P. Development rate (communication arising); modelling developmental time and temperature. Nature, 2003, 424 (6946); 268-269.
- [22] Chippindale A K, Alipaz J A, Chen H W, Rose M R. Experimental evolution of accelerated development in Drosophila. 1. Developmental speed and larval survival. Evolution, 1997, 51(5): 1536-1551.
- [23] Semenza J C, Menne B. Climate change and infectious diseases in Europe. The Lancet Infectious Diseases, 2009, 9(6): 365-375.
- [24] Irlich U M, Terblanche J S, Blackburn T M, Chown S L. Insect rate temperature relationships: environmental variation and the metabolic theory of ecology. The American Naturalist, 2009, 174(6): 819-835.
- [25] Atkinson D. Temperature and organism size-a biological law for ectotherms?. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 1-58.
- [26] Radmacher S, Strohm E. Factors affecting offspring body size in the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera, Megachilidae). Apidologie, 2010, 41(2): 169-177.
- [27] Morewood W D, Ring R A. Revision of the life history of the High Arctic moth *Gynaephora groenlandica* (Wocke) (Lepidoptera: Lymantriidae). Canadian Journal of Zoology, 1998, 76(7): 1371-1381.