

DOI: 10.5846/stxb202103270802

顾慧洁, 汪浩, 上官子健, 石慧瑾, 朱剑霄, 贺金生. 外源氮添加对高寒草地门源草原毛虫种群密度的影响. 生态学报, 2022, 42(5): 1958-1967.

Gu H J, Wang H, Shangguan Z J, Shi H J, Zhu J X, He J S. Effects of nitrogen addition on the population density of *Gynaephora menyuanensis* in Tibetan alpine grassland. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(5): 1958-1967.

外源氮添加对高寒草地门源草原毛虫种群密度的影响

顾慧洁¹, 汪浩^{2,*}, 上官子健¹, 石慧瑾¹, 朱剑霄², 贺金生^{1,2}

¹ 北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

² 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

摘要: 近几十年以来, 中国陆地生态系统的大气氮沉降持续增加。这种外源氮输入会影响植物多样性和生产力, 进而影响植食性昆虫的种群动态。门源草原毛虫 (*Gynaephora menyuanensis*) 是青藏高原东北部高寒草地的主要植食性昆虫, 种群数量爆发时会造成巨大的生态经济损失。为了探明草原毛虫种群密度如何响应氮沉降加剧, 依托青海海北高寒草地“外源氮添加梯度”控制实验平台 (0、25、50、100 kg N hm⁻² a⁻¹), 详细调查了门源草原毛虫的种群密度及其相关的食物数量、质量和栖息地环境变化。结果表明: (1) 外源氮添加显著影响门源草原毛虫的虫口密度 (ANOVA: $F = 3.29$, $P = 0.04$), 且草原毛虫虫口密度随氮添加量的增加呈线性增加趋势 ($R^2 = 0.31$, $P = 0.005$)。 (2) 外源氮添加梯度下, 食物质量 (叶片氮含量), 而非食物数量 (植物地上生物量和禾草地上生物量) 和栖息地环境 (土壤温度、湿度和光照条件), 是草原毛虫虫口密度变化的关键影响因素。基于上述结果, 可以预测: 未来氮沉降的加剧可能促进青藏高原高寒草地门源草原毛虫的虫害爆发。研究将为全球变化背景下高寒草地的适应性管理和虫害防控提供科学依据。

关键词: 氮沉降; 门源草原毛虫; 种群动态; 虫害防控; 青藏高原

Effects of nitrogen addition on the population density of *Gynaephora menyuanensis* in Tibetan alpine grassland

GU Huijie¹, WANG Hao^{2,*}, SHANGGUAN Zijian¹, SHI Huijin¹, ZHU Jianxiao², HE Jinsheng^{1,2}

¹ Institute of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Peking University, Beijing 100871, China

² State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: Atmospheric nitrogen deposition has continued to increase in the Chinese terrestrial ecosystems over the past several decades. The input of exogenous nitrogen can alter the productivity and diversity of plant community, thus influencing the population dynamics of herbivorous insects. The grassland caterpillar (*Gynaephora menyuanensis*) is one of the main herbivorous insects of alpine grasslands in the northeast of the Qinghai-Tibet Plateau, and its outbreak can cause enormous ecological and economic losses. To explore whether increasing nitrogen deposition exacerbates or alleviates the outbreak of grassland caterpillar, we investigated the larval density of *G. menyuanensis* and their food quantity, food quality and habitat conditions by a nine-year nitrogen addition experiment in an alpine grassland on the Qinghai-Tibet Plateau. In the manipulative field experiment, a randomized block design was used with six blocks, and each block contained four levels of nitrogen addition including control (0 kg N hm⁻² a⁻¹), low nitrogen (25 kg N hm⁻² a⁻¹), medium nitrogen (50 kg N hm⁻² a⁻¹), and high nitrogen (100 kg N hm⁻² a⁻¹). The low, medium, and high nitrogen addition treatments were approximately 2.5, 5 and 10 times the ambient nitrogen deposition, respectively. Nitrogen was added using urea after sunset

基金项目: 国家自然科学基金 (31901145, 32111530062)

收稿日期: 2021-03-27; 网络出版日期: 2021-11-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wanghao@lzu.edu.cn

at the beginning of June, July, and August each year. Larval density of *G. menyuanensis* was investigated in sunny weather of July 2019. Our results showed that: (1) Nitrogen addition treatments altered the larval density of *G. menyuanensis* (ANOVA: $F=3.29$, $P=0.04$), and the larval density increased linearly with increasing rate of nitrogen addition ($R^2=0.31$, $P=0.005$). Among them, the high nitrogen addition treatment increased the larval density by 85.4% ($P<0.01$). (2) Food quality (i.e., community-level leaf nitrogen content) played a main role in driving the responses of larval density of *G. menyuanensis* to nitrogen addition, while food quantity (i.e., aboveground plant biomass and aboveground graminoid mass) and habitat conditions (i.e., soil temperature and moisture and light condition) contributed less to the changes in larval density. Specifically, the pure effect of food quality accounted for 26.8% of variation in the larval density across different nitrogen addition treatments, and the joint effect of food quality and habitat conditions accounted for 18.3% of variation. The pure effects of food quantity and habitat conditions accounted for 1.7% and 12.2% of variation, respectively. Overall, these findings suggest that increasing nitrogen deposition may promote the outbreak of grassland caterpillars on the Qinghai-Tibet Plateau. They will also enhance our understanding of the interaction between plants and herbivores and provide practical advice on the adaptive management and pest control of alpine grasslands.

Key Words: nitrogen deposition; *Gynaephora menyuanensis*; population dynamics; pest control; Qinghai-Tibet Plateau

氮素是陆地生态系统的主要限制性营养元素之一^[1-2]。自工业革命以来,由于化石燃料和工业氮肥的大量使用,全球氮沉降量自 1860 年(15 Tg/a)至 2000 年(220 Tg/a)增加了十余倍^[3]。在过去几十年,中国已成为氮沉降的热点区域之一^[4];即便在人类活动相对较少的青藏高原高寒草地,氮沉降量也达到了 8.7—13.8 kg hm⁻² a⁻¹^[5-6]。

大气氮沉降加剧对陆地生态系统的结构和功能产生了重要影响^[7]。前人研究主要集中于植物群落,并发现氮沉降能够缓解生态系统氮限制,从而促进植物生长并改变植物的物种多样性^[8-9]。此外,氮沉降对植物生产力的促进作用通常存在阈值;当超过一定阈值时,氮沉降对植物生产力的促进作用则会达到饱和^[10]。植食性昆虫作为昆虫的主要类群(50%),是植物和更高营养级生物之间互作的媒介,对生态系统物质循环和能量流动起着关键性作用^[11]。较之于植物群落,关于植食性昆虫如何响应氮沉降加剧目前探讨较少^[12-13]。已有研究表明,氮沉降对植食性昆虫种群密度具有促进作用^[14-15]。然而,氮沉降对植食性昆虫种群密度的促进作用是否存在饱和现象仍亟待进一步研究。

氮沉降可能通过三种机制影响植食性昆虫的种群动态。首先,氮添加能够促进植物生长,提高植食性昆虫的食物数量^[16],从而增加其种群密度^[17-18]。其次,氮添加通过增加植物氮含量来改善植食性昆虫的食物质量,从而影响植食性昆虫的种群动态^[15]。通常,植食性昆虫的氮含量远高于植物(10—20 倍),因此它们很难从食物中获得足够的氮,其种群数量也受到寄主植物低氮含量的限制^[12,19-20]。已有研究表明,氮添加通过缓解植食性昆虫食物低氮的限制来促进其生长发育,提高其存活率和繁殖力,进而增加虫害爆发的几率^[21-22]。最后,氮添加还可以通过改变植物群落结构影响植食性昆虫栖息地的环境条件(包括温度、湿度和光照等),进而影响植食性昆虫的种群动态^[13,23]。研究表明,温度升高能够提高植食性昆虫的存活率和取食强度,引发大面积的虫害爆发^[24-26]。此外,晒太阳和遮阴是许多植食性昆虫调节体温的主要行为方式,因此光照条件的差异会影响植食性昆虫的空间分布情况^[27]。作为昆虫生长发育的重要影响因素,湿度条件也在一定程度上解释了植食性昆虫种群密度的变化^[28]。

门源草原毛虫(*Gynaephora menyuanensis*)隶属于昆虫纲(Insecta)鳞翅目(Lepidoptera)毒蛾科(Lymantriidae)草原毛虫属(*Gynaephora*),是青藏高原东北部高寒草地的主要害虫,通常喜食禾草类优质牧草^[18,29-30]。虫害爆发会引起牧草减产,造成家畜食物短缺,草地退化加剧。此外,草原毛虫的蜕皮、茧壳还会引发家畜口膜炎,甚至导致家畜死亡,造成严重的经济损失^[31]。本研究拟利用青海海北高寒草地“外源氮添加梯度”控制实验平台,探讨氮沉降对门源草原毛虫虫口密度的影响及其机制,以为青藏高原高寒草地

的适应性管理和病虫害防治提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究地点位于青藏高原东北部的青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(以下简称“海北站”;地理位置为 37°36'N, 101°19'E, 海拔 3200 m)。海北站受高原大陆性气候影响,无明显四季之分,只有冷暖二季之别;冷季漫长且寒冷、干燥,暖季短暂且凉爽、湿润。自 1981 至 2014 年期间,海北站年平均气温为 -1.1℃,最暖月 7 月和最冷月 1 月的平均气温分别为 10.5℃ 和 -14.4℃;年平均降水量为 487.8 mm,且 84% 的降水集中于暖季的 5—9 月^[32]。本研究在高寒草地进行,其植物群落优势种为异针茅(*Stipa aliena*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*),常见种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)和青海苜蓿(*Medicago archiducis-nicolai*)等。土壤属于草毡寒冻锥形土,0—5 cm 和 5—10 cm 土层的土壤总氮含量分别为 8.7 g/kg 和 6.9 g/kg, pH 分别为 7.5 和 7.6^[33]。

1.2 “外源氮添加梯度”实验设计

高寒草地“外源氮添加梯度”实验平台于 2011 年建立。该实验遵循随机区组设计,设置 6 个区组,每个区组 4 个处理,共 24 个小区。4 个处理分别为对照(0 kg N hm⁻² a⁻¹)、低氮添加(25 kg N hm⁻² a⁻¹)、中氮添加(50 kg N hm⁻² a⁻¹)和高氮添加(100 kg N hm⁻² a⁻¹)。按照当地大气氮沉降为 8.7—13.8 kg N hm⁻² a⁻¹ 计算^[5-6],低氮、中氮和高氮添加处理分别大约是背景氮沉降的 2.5、5、10 倍。每个小区面积为 6 m×6 m。为了避免不同处理之间的干扰,各区组和小区之间分别设置 2 m 和 1 m 的缓冲带。

外源氮添加处理通过施加尿素颗粒(主要成分化学式为 CO(NH₂)₂)来实现,在每年 6—8 月份的上旬等量施加。考虑到雨水或次日清晨的露水能够提高尿素进入土壤的效率,实验处理选择在阴天的傍晚进行。

1.3 门源草原毛虫的虫口密度调查

已有研究表明,6—8 月份是进行门源草原毛虫种群密度调查的适宜期^[17-18,30];在该时期,草原毛虫的爬行和取食时间随虫龄的增长而增加,活动范围也逐渐扩大^[34-35]。因此,本研究确定 2019 年 7 月份为毛虫虫口密度的调查期。调查共分为 3 次,每 10 天一次,在草原毛虫最为活跃的两个时段内(9:00—12:00 和 15:00—17:00)开展^[17-18,30,35]。在 7 月上旬、中旬和下旬,每平方米的平均虫口数量分别为 1.1、1.9、2.4 头。为了降低单时段观测误差对研究结果的可能影响,本研究参考 Song 等^[18]和 Pan 等^[36]的方法,对 3 次调查结果的平均值进行分析。具体调查选择在晴朗天气下进行,将各实验小区内随机放置的 2 个 2 m×0.5 m 样方框定义为调查区域。

1.4 门源草原毛虫的环境指标测定

本研究将植物地上生物量和禾草地上生物量(考虑到禾草是门源草原毛虫的喜食植物^[18,29-30])定义为草原毛虫的食物数量指标,将群落水平植物叶片氮含量作为草原毛虫的食物质量指标,同时也考虑草原毛虫的栖息地环境,用土壤温度、湿度和光照条件来表征。

植物地上生物量测定在毛虫虫口密度调查之后(2019 年 8 月)进行。在各实验小区内,随机放置 2 个 0.5 m×0.5 m 的样方框并收获植物地上部分。然后,在实验室内对植物样品进行分物种、烘干并称重。

群落水平植物叶片氮含量通过将物种水平的叶片氮含量加权物种相对多度来计算。物种相对多度依据分物种地上生物量获得。物种水平的叶片氮含量通过在 8 月初采集成熟、完整的叶片若干,再烘干后利用碳/氮元素分析仪(2400II CHNS/O Elemental Analyzer, Perkin-Elmer, USA)测定获得。本研究选择 11 种常见植物用于测定物种水平的叶片氮含量,这些物种的地上生物量总和占群落地上生物量的 75% 以上。这 11 种常见物种包括垂穗披碱草(*E. nutans*)、异针茅(*S. aliena*)、草地早熟禾(*P. pratensis*)、矮嵩草(*K. humilis*)、青海苜蓿(*M. archiducis-nicolai*)、高山豆(*Tibetia himalaica*)、麻花苳(*G. straminea*)、美丽风毛菊(*S. pulchra*)、圆萼

刺参(*Morina chinensis*)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、重冠紫菀(*Aster diplostefioides*)。

土壤 5 cm 处温度和湿度利用便携式温度计(JM 624 Digital Thermometer, Jinming Instrument Co., Ltd., Tianjin, China)和 TDR 土壤水分测量仪(IMKO, Ettlingen, Germany)测定。本研究中,草原毛虫的光照条件基于植物群落平均高度间接衡量。植物高度会直接影响群落光环境;当植物高度增加时,植被的遮阴作用会增强,地表的光照强度则随之减弱^[37]。利用直尺对各实验小区四周及中心的植株高度分别进行测定,平均后获得植物群落平均高度。

1.5 统计分析

本研究利用单因素方差分析(One-way ANOVA)结合 Turkey 检验探讨外源氮添加对草原毛虫虫口密度的影响。利用 Pearson 相关分析量化草原毛虫各环境指标之间的相关性。利用线性回归分析门源草原毛虫虫口密度与外源氮添加量、虫口密度与各环境指标之间的关系。利用方差分解分析量化外源氮添加处理下食物数量(植物地上生物量和禾草地上生物量)、食物质量(群落水平叶片氮含量)和栖息地环境(土壤温度、土壤湿度和植物群落平均高度)对毛虫虫口密度变化的相对贡献。以上统计分析均采用 R 3.6.1 完成。

2 结果与分析

2.1 氮添加处理对门源草原毛虫虫口密度的影响

单因素方差分析表明,外源氮添加影响了门源草原毛虫的虫口密度($F=3.29$, $P=0.04$; 图 1)。与对照相比,低氮、中氮添加处理对虫口密度无显著影响($P>0.05$),而高氮添加处理使虫口密度增加了 85.4%($P<0.01$)。回归分析显示,虫口密度随氮添加量的增加(0—100 kg N hm⁻² a⁻¹ 范围内)呈线性增加($R^2=0.31$, $P=0.005$; 图 1)。

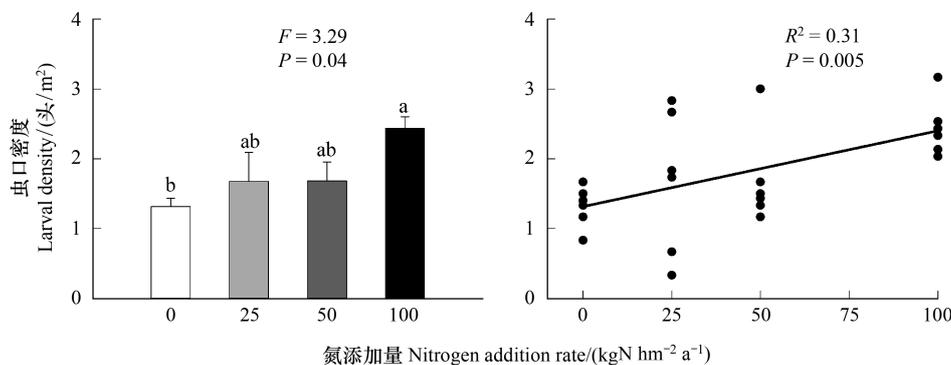


图 1 外源氮添加对门源草原毛虫虫口密度的影响以及虫口密度与外源氮添加量的关系

Fig.1 Effect of nitrogen addition on larval density of *G. menyuanensis* and relationship between larval density and nitrogen addition rate 不同字母表示实验处理之间存在显著统计差异($P<0.05$),误差线表示平均值的标准误差;黑色实线为通过显著性统计检验($P<0.05$)的回归线

2.2 氮添加处理对门源草原毛虫食物数量、食物质量及栖息地环境的影响

线性回归分析表明,植物地上生物量($R^2=0.26$, $P=0.01$)、禾草地上生物量($R^2=0.21$, $P=0.02$)以及群落水平叶片氮含量($R^2=0.46$, $P=0.004$)和植物高度($R^2=0.16$, $P=0.05$)均随着氮添加量的增加而增加(图 2)。相比之下,随着氮添加量的增加,土壤温度降低($R^2=0.32$, $P=0.004$),土壤湿度无显著变化($P>0.05$; 图 2)。

相关分析表明,在外源氮添加梯度下,植物地上生物量和禾草地上生物量之间呈现正相关($P<0.001$),叶片氮含量和群落平均高度呈现正相关($P=0.006$),而植物地上生物量与土壤温度呈现负相关($P=0.03$; 表 1)。其它草原毛虫环境指标之间并无显著相关关系(表 1)。

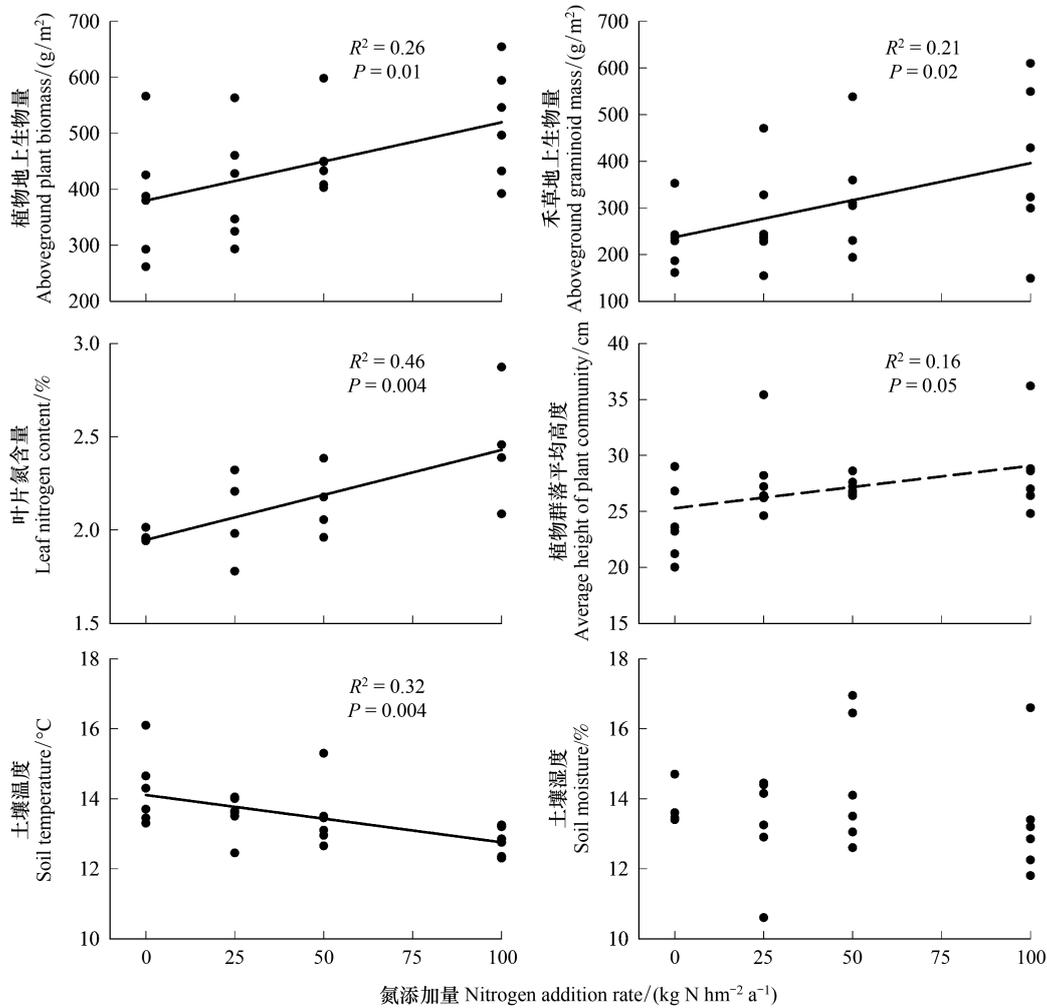


图 2 门源草原毛虫食物数量、食物质量和栖息地环境与外源氮添加量的关系

Fig.2 Relationships between the food quantity, food quality and habitat of *G. menyuanensis* and nitrogen addition rate

黑色实线和虚线分别为通过显著性统计检验 ($P < 0.05$) 和边缘显著 ($P < 0.10$) 的回归线

表 1 外源氮添加梯度下, 门源草原毛虫食物数量、食物质量和栖息地环境等指标之间的相关性

Table 1 Pearson correlation coefficients between food quantity, food quality and habitat of *G. menyuanensis* across different nitrogen addition treatments

	植物地上 生物量/ (g/m ²)	禾草地上 生物量/ (g/m ²)	叶片氮 含量/%	植物群落 平均高度/cm	土壤温 度/°C	土壤湿 度/%
植物地上生物量 Aboveground plant biomass/(g/m ²)	1					
禾草地上生物量 Aboveground graminoid mass/(g/m ²)	0.80***	1				
叶片氮含量 Leaf nitrogen content/%	0.27	0.34	1			
植物群落平均高度 Average height of plant community/cm	0.20	0.22	0.65**	1		
土壤温度 Soil temperature/°C	-0.44*	-0.17	-0.59	-0.35	1	
土壤湿度 Soil moisture/%	-0.11	-0.04	-0.02	-0.09	0.24	1

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

2.3 氮添加处理下门源草原毛虫虫口密度与食物数量、食物质量及栖息地环境的关系

线性回归分析表明,门源草原毛虫虫口密度随群落水平叶片氮含量的升高而增加($R^2 = 0.49$, $P = 0.003$),随土壤温度的升高而降低($R^2 = 0.15$, $P = 0.06$),但与植物地上生物量、禾草地上生物量、植物群落平均高度和土壤湿度均无显著关系($P > 0.10$; 图 3)。

方差分解分析表明,食物数量、食物质量和栖息地环境对门源草原毛虫虫口密度变化的总贡献为 61.3%,其中食物质量(26.8%)及其与栖息地环境的共同作用(18.3%)对虫口密度变化的贡献最大(图 4)。相比之下,食物数量的单独及其与其它因素的共同贡献(4.0%)以及栖息地环境的单独贡献(12.2%)均较小(图 4)。以上结果表明,食物质量是外源氮添加梯度下门源草原毛虫虫口密度变化的关键影响因素。

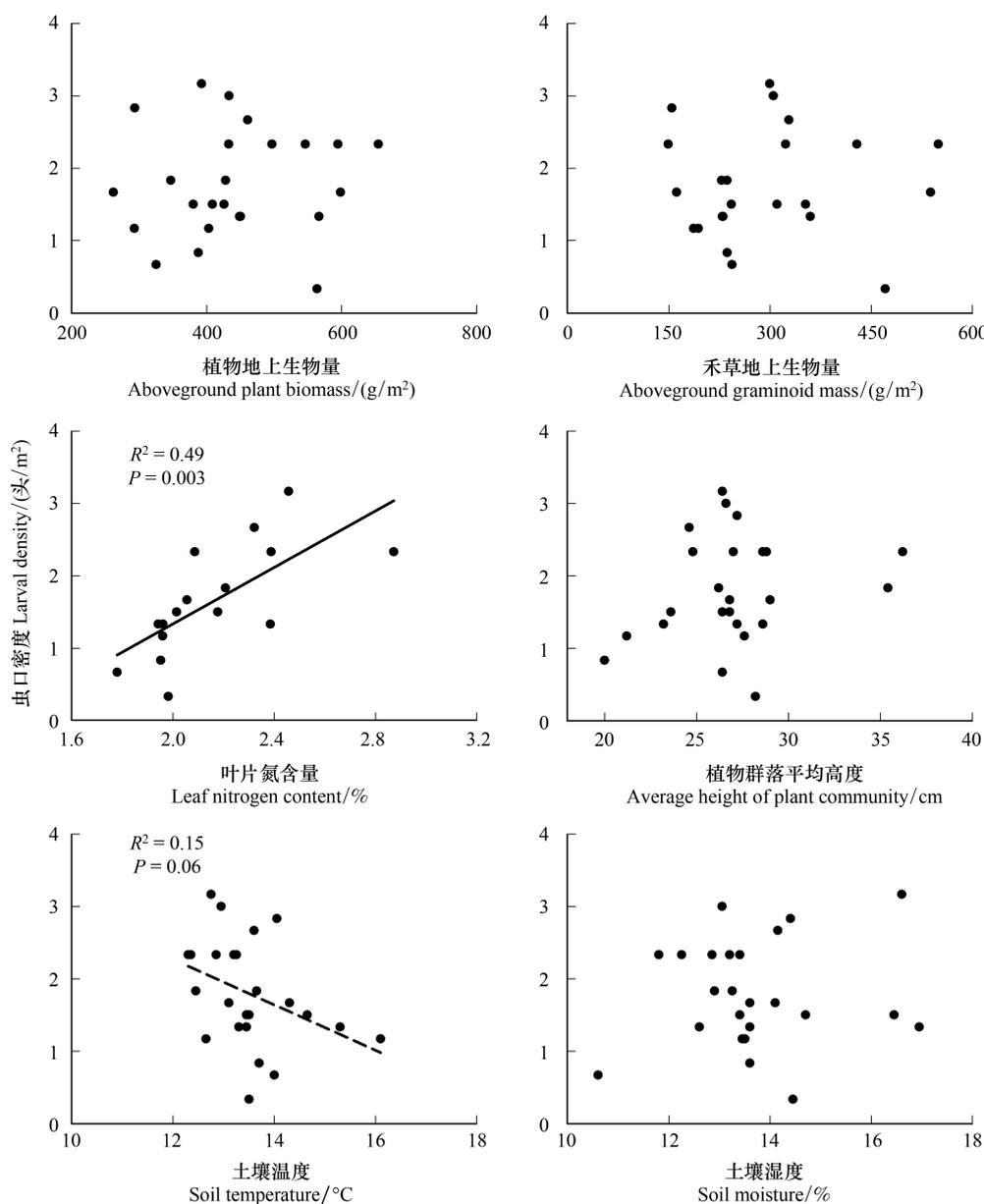


图 3 外源氮添加梯度下,食物数量、食物质量和栖息地环境与门源草原毛虫虫口密度之间的关系

Fig.3 Relationships between food quantity, food quality, habitat and larval density of *G. menyuanensis* across different nitrogen addition treatments

黑色实线和虚线分别为通过显著性统计检验($P < 0.05$)和边缘显著($P < 0.10$)的回归线

3 讨论

大气氮沉降加剧正在显著影响青藏高原高寒草地生态系统的结构和功能^[38-40]。与前人侧重于关注植物群落不同^[23],本研究探讨了外源氮添加对门源草原毛虫种群数量的影响。结果表明,外源氮添加增加了高寒草地门源草原毛虫的虫口密度,且虫口密度随氮添加量的提高呈线性增加趋势。进一步分析发现,不同氮添加梯度下,影响虫口密度的关键因素是食物质量,而不是食物数量和栖息地环境。

3.1 外源氮添加增加了高寒草地门源草原毛虫的虫口密度

前人在高寒草甸、温带草地、沼泽化草甸、针叶混交林和亚北极荒地的研究发现^[14,18,41-43],大气氮沉降能够提高植食性昆虫的食物数量和质量,增加昆虫的种群数量。本研究支持了这一观点,发现外源氮添加不仅增加高寒草地的植物生物量,提高植物叶片氮含量,而且增加了门源草原毛虫的虫口密度。这一结果表明青藏高原高寒草地是氮限制的生态系统,大气氮沉降对高寒草地植物群落和植食性昆虫均具有促进作用。

基于多梯度的外源氮添加实验,本研究进一步发现门源草原毛虫的虫口密度随外源氮添加量的增加呈现线性增加趋势,即在背景氮沉降的 10 倍外源氮添加范围内,并未出现氮添加促进作用的饱和现象。这与 Haddad 等^[44]在明尼苏达中东部草地的研究结果不同,该研究发现植食性昆虫种群密度随着氮添加量的增加先增加,然后趋于饱和。而与本研究结果相同的是,Haddad 等^[44]也发现了植食性昆虫种群密度变化与植物组织氮含量之间呈现正相关关系。这表明外源氮添加可以通过影响植物养分含量来调控植食性昆虫的种群动态。值得注意的是,草原毛虫的种群密度还可能受到捕食者种群密度和行为的影响^[45-46]。在大气氮沉降加剧背景下,进一步关注草原毛虫的捕食者将会增进人们对草地虫害爆发的认识。

3.2 食物质量是外源氮添加梯度下门源草原毛虫虫口密度变化的关键影响因素

研究发现,食物质量(即群落水平的叶片氮含量)是影响外源氮添加梯度下门源草原毛虫虫口密度变化的关键影响因素。这一结果与前人的报道基本类似,发现植食性昆虫的种群数量和空间分布受寄主植物叶片氮含量的强烈影响^[15,44]。本研究中,外源氮添加处理下叶片氮含量的升高对草原毛虫虫口密度的促进作用可能与两个原因有关。第一,高氮含量的叶片不仅适口性更高^[47],而且更能满足草原毛虫在化蛹前对氮的需求^[45],能够有效减少草原毛虫的取食时间和体力消耗,并降低其被捕食的风险^[48]。第二,高氮含量的食物供应能够缩短草原毛虫的发育历期^[13],提高其生长速率和存活率^[22]。

与前人研究结果不同^[18],尽管本研究也发现外源氮添加增加了植物(禾草)地上生物量,但这种食物数量的变化并不是高寒草地门源草原毛虫的虫口密度变化的主要原因。这可能与本实验样地中食物数量远大于草原毛虫的实际食物需求量有关。研究表明,单头草原毛虫在幼虫期满足其自身生长发育所需对植物的取食量约为 1.7 克^[34]。按照每平方米 3 头草原毛虫计算,仅需要 5.1 克植物;这远远低于本实验样地中草原毛虫可利用的总食物数量(即植物地上生物量,385.5—519.2 g/m²)和喜食植物数量(即禾草地上生物量,234.7—393.1 g/m²)。因此,我们推测在食物数量充足的高寒草地,门源草原毛虫虫口密度可能不受食物数量变化的影响。

本研究结果也表明,在外源氮添加梯度下,门源草原毛虫虫口密度受栖息地环境变化(土壤温度、湿度和

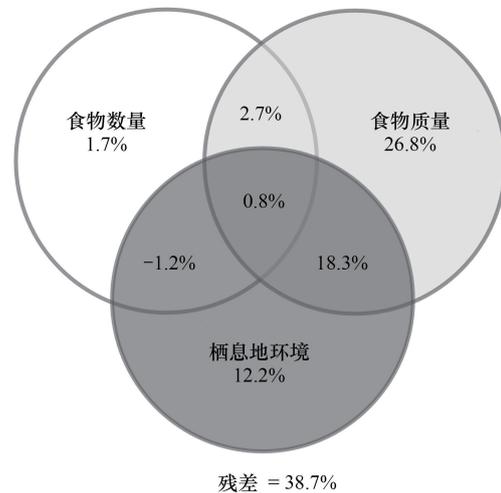


图4 外源氮添加梯度下食物数量、食物质量和栖息地环境对门源草原毛虫虫口密度变化的相对贡献

Fig.4 Variation of larval density of *G. menyuanensis* explained by food quantity, food quality and habitat across different nitrogen addition treatments

光照条件)的影响较弱。在高寒地区,增温能够使环境温度更接近植食性昆虫的最适生理温度,提高其存活率并增加其每年的世代数,从而导致昆虫的种群数量增加^[49-50]。然而,本研究发现,草原毛虫虫口密度并未随土壤表层温度的升高而增加,这表明温度升高可能不会促进高寒草地门源草原毛虫的虫害爆发。相反,本研究发现虫口密度与土壤温度之间呈现负相关关系,这可能与外源氮添加梯度下两个不同的生态过程有关。一方面,叶片氮含量提高增加了毛虫虫口密度;另一方面,植物地上生物量增加可能通过增强遮阴作用降低了表层土壤温度。这两个过程可能间接导致了毛虫虫口密度与土壤温度的负相关关系。此外,由于青藏高原七八月份(草原毛虫虫口密度调查时期)降水较多且光照强,所以外源氮添加下土壤湿度的细微变化和植物群落高度增加引起的地表光照减弱可能并不会对草原毛虫虫口密度产生显著的影响。

3.3 问题与展望

尽管本研究发现外源氮添加下叶片氮含量变化能够显著影响门源草原毛虫的种群密度,但是氮添加也能够通过影响其它食物质量指标(如植物次生化合物含量)进而调控草原毛虫的种群密度^[21,51]。因为植物在生长和防御之间存在权衡关系,所以叶片养分含量的增加常伴随着次生化合物含量的降低^[52]。量化全球变化下这两种食物质量指标改变对门源草原毛虫种群密度变化的贡献将是更进一步的探讨。

此外,本实验中外源氮添加处理是通过施加尿素实现,而大气氮沉降的形式主要是铵态氮和硝态氮。尽管本研究和前人研究均表明,外源氮添加是通过影响食物数量、质量或栖息地环境间接影响草原毛虫的种群密度^[13,15,18],而与外源氮添加的形式关系较小^[18]。但是,开展不同氮添加形式的控制实验将为大气氮沉降加剧下植食性昆虫种群密度的变化提供更为可靠的预测依据。

最后,氮添加能够调控植食性昆虫的生长发育、繁殖力及存活率等,进而影响其种群数量^[21-22]。考虑到本研究仅关注了草原毛虫虫口密度,未来考虑草原毛虫生长发育的整个过程将有助于全面认识全球环境变化对植食性昆虫的影响。

4 结论

基于高寒草地“外源氮添加梯度”野外控制实验,本研究发现外源氮添加显著增加了青藏高原高寒草地门源草原毛虫的虫口密度。这表明日益加剧的大气氮沉降可能会增加高寒草地门源草原毛虫的虫害爆发风险。而且,外源氮添加对草原毛虫种群密度的影响主要通过改变食物质量,而非食物数量和栖息地环境来实现。这一发现将增进对全球变化背景下高寒草地多营养级之间相互作用的认识,同时也将为高寒草地适应性管理和病虫害防治提供理论依据。

参考文献(References):

- [1] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith E J. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10 (12): 1135-1142.
- [2] Deng Q, Hui D F, Dennis S, Reddy K C. Responses of terrestrial ecosystem phosphorus cycling to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(6): 713-728.
- [3] Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens I A. Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 2013, 4: 2934.
- [4] Yu G R, Jia Y L, He N P, Zhu J X, Chen Z, Wang Q F, Piao S L, Liu X J, He H L, Guo X B, Wen Z, Li P, Ding G A, Goulding K. Stabilization of atmospheric nitrogen deposition in China over the past decade. *Nature Geoscience*, 2019, 12(6): 424-429.
- [5] Fang H J, Cheng S L, Yu G R, Zheng J J, Zhang P L, Xu M J, Li Y N, Yang X M. Responses of CO₂ efflux from an alpine meadow soil on the Qinghai Tibetan Plateau to multi-form and low-level N addition. *Plant and Soil*, 2012, 351(1/2): 177-190.
- [6] Wang H, Yu L F, Zhang Z H, Liu W, Chen L T, Cao G M, Yue H W, Zhou J Z, Yang Y F, Tang Y H, He J S. Molecular mechanisms of water table lowering and nitrogen deposition in affecting greenhouse gas emissions from a Tibetan alpine wetland. *Global Change Biology*, 2017, 23(2):

- 815-829.
- [7] de Vries W, Du E Z, Butterbach-Bahl K. Short and long-term impacts of nitrogen deposition on carbon sequestration by forest ecosystems. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2014, 9-10: 90-104.
- [8] Harpole W S, Sullivan L L, Lind E M, Firm J, Adler P B, Borer E T, Chase J, Fay P A, Hautier Y, Hillebrand H, MacDougall A S, Seabloom E W, Williams R, Bakker J D, Cadotte M W, Chanton E J, Chu C J, Cleland E E, D'Antonio C, Davies K F, Gruner D S, Hagenah N, Kirkman K, Knops J M H, La Pierre K J, McCulley R L, Moore J L, Morgan J W, Prober S M, Risch A C, Schuetz M, Stevens C J, Wragg P D. Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 2016, 537(7618): 93-96.
- [9] Humbert J Y, Dwyer J M, Andrey A, Arlettaz R. Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate: a systematic review. *Global Change Biology*, 2016, 22(1): 110-120.
- [10] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han X G. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372.
- [11] Stam J M, Kroes A, Li Y H, Gols R, van Loon J J A, Poelman E H, Dicke M. Plant interactions with multiple insect herbivores: from community to genes. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65: 689-713.
- [12] Throop H L, Lerdaun M T. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems*, 2004, 7(2): 109-133.
- [13] Yang Y H S, Xi X Q, Zhong X T, Eisenhauer N, Sun S C. N addition suppresses the performance of grassland caterpillars (*Gynaephora alpherakij*) by decreasing ground temperature. *Ecosphere*, 2017, 8(3): e01755.
- [14] Hines J, Magonigal J P, Denno R F. Nutrient subsidies to belowground microbes impact aboveground food web interactions. *Ecology*, 2006, 87(6): 1542-1555.
- [15] Loaiza V, Jonas J L, Joern A. Grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) select vegetation patches in local-scale responses to foliar nitrogen but not phosphorus in native grassland. *Insect Science*, 2011, 18(5): 533-540.
- [16] You C M, Wu F Z, Gan Y M, Yang W Q, Hu Z M, Xu Z F, Tan B, Lin L, Ni X Y. Grass and forbs respond differently to nitrogen addition: a meta-analysis of global grassland ecosystems. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 1563.
- [17] 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.
- [18] Song M H, Zheng L L, Yin T F, Zhang X Z, Yu F H, Cornelissen J H C. Changes in quantity rather than palatability of alpine meadow species induce cascading effects of long-term nitrogen fertilization on phytophagous insect abundance. *Journal of Vegetation Science*, 2018, 29(5): 867-876.
- [19] White T C R. *The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals*. Berlin, Germany: Springer-Verlag, 1993.
- [20] Elser J J, Fagan W F, Denno R F, Dobberfuhr D R, Folarin A, Huberty A, Interlandi S, Kilham S S, McCauley E, Schulz K L, Siemann E H, Sterner R W. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature*, 2000, 408(6812): 578-580.
- [21] Han P, Desneux N, Michel T, Bot J L, Scassau A, Wajnberg E, Amiens-Desneux E, Lavoie A V. Does plant cultivar difference modify the bottom-up effects of resource limitation on plant-insect herbivore interactions? *Journal of Chemical Ecology*, 2016, 42(12): 1293-1303.
- [22] 史长光, 习新强, 类延宝, 周俗, 道里刚, 张洪轩, 刘芳. 模拟增温与氮沉降对草原毛虫生长发育特征的影响. *草学*, 2017, (6): 27-33.
- [23] Fu G, Shen Z X. Response of alpine plants to nitrogen addition on the Tibetan Plateau: a meta-analysis. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, 35(4): 974-979.
- [24] 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. *生态学报*, 2016, 36(24): 8002-8007.
- [25] 陈珂璐, 石国玺, 张中华, 姚步青, 马真, 王文颖, 周华坤, 赵新全. 模拟增温和丛枝菌根对门源草原毛虫幼虫生长发育的影响. *生态学报*, 2019, 39(6): 2237-2243.
- [26] 马志贵, 王伟, 张明, 魏希杰. 河南省草原毛虫密度与气候因素相关性分析. *青海畜牧兽医杂志*, 2013, 43(6): 8-10.
- [27] Bennett V A, Lee R E Jr, Nauman J S, Kukul O. Selection of overwintering microhabitats used by the arctic woollybear caterpillar, *Gynaephora groenlandica*. *CryoLetters*, 2003, 24(3): 191-200.
- [28] 周华坤, 王晓辉, 温军, 朱锦福, 叶鑫, 王文颖, 陈哲. 果洛州玛沁县草原毛虫灾害发生与气候因子的相互关系. *草业科学*, 2012, 29(1): 128-134.
- [29] 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): 2319-2326.
- [30] 陈珂璐, 余欣超, 姚步青, 马真, 王文颖, 王慧春, 周华坤, 赵新全. 不同放牧强度下门源草原毛虫在高寒草甸上的空间分布. *草地学报*, 2016, 24(1): 191-197.
- [31] 洪军, 倪亦非, 杜桂林, 负旭疆. 我国天然草原虫害危害现状与成因分析. *草业科学*, 2014, 31(7): 1374-1379.

- [32] Wang H, Liu H Y, Cao G M, Ma Z Y, Li Y K, Zhang F W, Zhao X, Zhao X Q, Jiang L, Sanders N J, Classen A T, He J S. Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change. *Ecology Letters*, 2020, 23(4): 701-710.
- [33] Ren F, Yang X X, Zhou H K, Zhu W Y, Zhang Z H, Chen L T, Cao G M, He J S. Contrasting effects of nitrogen and phosphorus addition on soil respiration in an alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2016, 6: 34786.
- [34] 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.
- [35] 曹慧. 门源草原毛虫-植物相互关系对增温和放牧的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [36] Pan D F, Li X C, De K J, Wang L, Wang D L, Guo Q F, Gao C, Zhong Z W, Zhu H, Shen Z B, Seastedt T R. Food and habitat provisions jointly determine competitive and facilitative interactions among distantly related herbivores. *Functional Ecology*, 2019, 33(12): 2381-2390.
- [37] 付为国, 李萍萍, 吴沿友, 卞新民. 镇江内江湿地不同演替阶段植物群落小气候日动态. *应用生态学报*, 2006, 17(9): 1699-1704.
- [38] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451(7179): 712-715.
- [39] Chen S P, Wang W T, Xu W T, Wang Y, Wan H W, Chen D M, Tang Z Y, Tang X L, Zhou G Y, Xie Z Q, Zhou D W, Shangguan Z P, Huang J H, He J S, Wang Y F, Sheng J D, Tang L S, Li X R, Dong M, Wu Y, Wang Q F, Wang Z H, Wu J G, Chapin III F S, Ba Y F. Plant diversity enhances productivity and soil carbon storage. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4027-4032.
- [40] 王伟, 刘学军. 青藏高原原氮沉降研究现状及草地生态系统响应研究进展. *中国农业大学学报*, 2018, 23(5): 151-158.
- [41] Ritchie M E. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology*, 2000, 81(6): 1601-1612.
- [42] Jones M E, Paine T D, Fenn M E. The effect of nitrogen additions on oak foliage and herbivore communities at sites with high and low atmospheric pollution. *Environmental Pollution*, 2008, 151(3): 434-442.
- [43] Richardson S J, Press M C, Parsons A N, Hartley S E. How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 544-566.
- [44] Haddad N M, Haarstad J, Tilman D. The effects of long-term nitrogen loading on grassland insect communities. *Oecologia*, 2000, 124(1): 73-84.
- [45] 王兰英. 草原毛虫的发生及其防治. *草业与畜牧*, 2012, (11): 31-34.
- [46] 张麒麟, 袁明龙. 草原毛虫研究现状与展望. *草业科学*, 2013, 30(4): 638-646.
- [47] Schmitz O J. Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39(1): 133-152.
- [48] Jonas J L, Joern A. Host-plant quality alters grass/forb consumption by a mixed-feeding insect herbivore, *Melanoplus bivittatus* (Orthoptera: Acrididae). *Ecological Entomology*, 2008, 33(4): 546-554.
- [49] 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, Symnioudis 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.
- [50] Kwon Y S, Chung N, Bae M J, Li F Q, Chon T S, Park Y S. Effects of meteorological factors and global warming on rice insect pests in Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 2002, 15(3): 507-515.
- [51] Inbar M, Doostdar H, Mayer R T. Suitability of stressed and vigorous plants to various insect herbivores. *Oikos*, 2001, 94(2): 228-235.
- [52] Barto E K, Cipollini D. Testing the optimal defense theory and the growth-differentiation balance hypothesis in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 2005, 146(2): 169-178.