

放牧模式对高山草地蝗虫群落生物多样性的影响及其作用机制



胡 靖^{1,2} 钱秀娟² 刘长仲^{2*}

(1. 重庆文理学院, 园林与生命科学学院/特色植物研究院, 重庆 402160;

2. 甘肃农业大学植物保护学院, 兰州 730070)

摘要: 为明确不同放牧模式对高山草地蝗虫群落生物多样性的影响及其作用机制, 本研究调查牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧和休牧4种模式下高山草地植物群落特征、蝗虫群落组成和数量, 分析蝗虫群落生物多样性特征, 利用冗余分析方法分析植物群落与蝗虫群落的相关性, 采用结构方程模型分析放牧模式对蝗虫群落的影响路径。结果显示, 与休牧相比, 牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧模式显著影响高山草地植物群落高度、植物群落覆盖度和禾本科牧草高度, 但对植物群落生物多样性影响不显著。4种放牧模式下共捕获蝗虫13种, 不同放牧模式下, 高山草地的生物指示种不同。与休牧模式相比, 牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧模式显著影响高山草地 Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数; 在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下, 高山草地蝗虫群落 Shannon-Wiener 指数分别为 0.36、0.35 和 0.29, 高山草地蝗虫群落 Simpson 优势度指数分别为 0.45、0.45 和 0.35, 高山草地蝗虫群落 Pielou 均匀度指数分别为 0.33、0.33 和 0.24。高山草地植物群落高度、覆盖度和禾本科牧草高度与红翅皱膝蝗 *Angaracris rhodopa*、鼓翅皱膝蝗 *A. barabensis*、青海痂蝗 *Bryodema miramae* 等呈负相关, 与狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* 呈正相关。结构方程模型分析表明不同高山草地放牧模式主要通过改变植物群落高度间接影响蝗虫群落生物多样性。

关键词: 放牧模式; 蝗虫群落; 植物群落; 生物多样性; 作用路径

Effects of grazing patterns on grasshopper community biodiversity and its mechanism on the alpine meadow

Hu Jing^{1,2} Qian Xiujuan² Liu Changzhong^{2*}

(1. College of Landscape Architecture and Life Sciences/Institute of Special Plants, Chongqing University of Arts and Sciences, Chongqing 402160, China; 2. College of Plant Protection, Gansu Agricultural University,

Lanzhou 730070, Gansu Province, China)

Abstract: To understand the effect of grazing patterns on grasshopper communities and its mechanism, the characteristics of plant community, composition and number of grasshopper community were investigated. The grasshopper community biodiversity was calculated; redundancy analysis was performed to analyze the relationships between plant and grasshopper communities during the periods of yak, sheep, yak-sheep grazing and rest grazing, and the structural equation models were constructed to reveal the pathway of grazing patterns influencing grasshopper community. The results showed that, compared with rest grazing, the yak, sheep, yak-sheep grazing patterns significantly changed the height, coverage of plant community and forage grass height but did not change the biodiversity. A total of 13 species of

grasshoppers were caught during the study period. The biological indicator species of alpine meadow were different under different grazing patterns. Compared with rest from grazing, the yak, sheep and yak-sheep grazing patterns significantly affected the grasshopper community indices: Shannon-Wiener index 0.36, 0.35 and 0.29, Simpson dominance 0.45, 0.45 and 0.35, and Pielou evenness 0.33, 0.33 and 0.24, respectively. The plant community height, coverage and forage grass height had negative correlations with *Angaracris barabensis*, *A. rhodopa* and *Bryodema miramae*, and had a positive correlation with *Chorthippus dubius*. The structural equation modeling showed that the indirect effect of plant community height on grasshopper community was the main way influencing the structure of grasshopper community by grazing patterns in alpine grasslands.

Key words: grazing pattern; grasshopper community; plant community; biodiversity; effect pathway

蝗虫作为草地上牛、羊牲畜的主要食物资源竞争者(Rueda et al., 2013),直接威胁草地生态健康和农牧业生产安全(房世波等, 2020; Guo et al., 2020; Stone, 2020)。常年放牧引起草场退化,退化的草场为蝗虫繁殖、蝗卵越冬和迁飞等提供有力条件(O'Neill et al., 2010; Rueda et al., 2013),进一步加剧蝗虫入侵以及暴发风险(Joern, 2004; 于红妍和石旺鹏, 2020)。掌握草地上牛、羊放牧对蝗虫群落生物多样性特征的影响及其作用机制对草地蝗虫防控至关重要。

食草动物放牧会影响草地蝗虫群落生物多样性水平(Bazelet & Samways, 2011),但不同草地类型的影响程度差异较大,如在初级生产力较弱的矮草草地上,放牧区内的蝗虫密度低于禁牧区(Capinera & Sechrist, 1982),相反在植被较高的草地上,北美野牛放牧会导致蝗虫数量上升(Joern, 2004)。不同放牧模式也会影响草地蝗虫群落,如Gebeyehu & Samways(2003)调查发现循环放牧、持续放牧、春季放牧、夏季放牧和冬季放牧等不同放牧模式下蝗虫密度、优势物种以及生物多样性水平差异显著。不同种类和体型哺乳类食草动物放牧对草地植物群落结构的影响也存在差异(Rueda et al., 2013; 杨婧等, 2014),如牛等大型哺乳类食草动物对植物选择性较低,可以降低植物群落中优势物种的优势度(Milchunas & Lauenroth, 1993);相反,羊等中小型哺乳类食草动物对禾本科牧草有较高的选择性,长期放牧可以导致植物群落物种数下降(Milchunas, 2011; 杨婧等, 2014)。此外,不同体型和质量的哺乳类食草动物对草地的践踏程度也不同,这些均会对植物群落高度、覆盖度等结构特征造成差异化的影响(O'Neill et al., 2010)。大型食草动物放牧对蝗虫群落影响的作用机制也一直是生态研究的热点(Bazelet & Samways, 2011; Guo et al., 2020)。康乐(1995)和Guo et al.(2020)等研究认为,牛羊放牧对蝗虫群落

生物多样性无直接影响,主要是间接影响蝗虫群落生物多样性。Capinera & Sechrist(1982)研究认为,放牧主要改变植物群落生物多样性特征,即蝗虫食物资源的数量和质量改变了,进而影响蝗虫。Gratton & Welter(1999)研究认为植物群落覆盖度和高度等群落结构是影响蝗虫群落生物多样性的关键因素,因为这些因素直接影响蝗虫迁飞、交配和躲避天敌等行为。到目前为止,牛羊放牧究竟如何间接影响蝗虫群落生物多样性水平尚不清楚。

祁连山北段高山草地是我国西北地区重要的经济草场,牦牛和小尾寒羊是该地区重要的经济牲畜(Meadows et al., 2011; E et al., 2016)。长期以来,草场承包制使该地区形成了以家庭为单位的固定放牧模式(闫炜, 2017),这为蝗虫群落生物多样性研究提供了理想样地。本研究在不同放牧模式样地内,调查植物和蝗虫群落物种组成和数量特征,明确不同放牧模式对蝗虫群落生物多样性的影响,揭示放牧模式通过改变植物群落特征对高山草地蝗虫群落生物多样性的影响路径和作用大小,以期对高山草地蝗虫防治以及科学放牧管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

研究区概况:本研究选择位于甘肃省肃南县皇城镇境内祁连山中段北麓高山草地,海拔1 327~3 816 m,年降水量300~400 mm,年平均气温在1℃左右,最热月气温为12~15℃,最冷月气温为-13~-11℃(孙涛等, 2010),最低气温可达-24℃。土壤类型以山地板栗土和山地黑钙土为主。特殊的山地气候特征以及强烈的地势起伏变化使研究区植物群落在长年演变过程中形成了高山草地群落,属典型青藏高寒草地。

仪器:蝗虫群落方框取样器,自制,底部由铁丝

焊接而成的边长为1 m的方框,40 cm高纱布网封口;3 m长可伸缩型合金材质圆兜捕虫网,自制,圆兜直径30 cm,深度50 cm;植物群落取样器,自制,底部由铁丝焊接而成的边长为1 m的方框。

1.2 方法

1.2.1 试验设计

本试验于2011年在研究区内进行,共设计牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧和休牧(对照)4种放牧模式。每种放牧模式由同一草地看护人员管理,长期以相同的模式放牧,每种放牧模式设置3个重复样地,每个样地大小为250 m×300 m,面积约7.5万m²,用高1.5 m左右的铁丝网做围栏,防止牲畜随意进出,样地之间至少相距200 m。为了达到牛羊放牧对草地的均衡利用,根据牛羊每天食用的牧草量,确定放牧样地内牛、羊数量比例为1:2,即在牛放牧样地中,成年牦牛数量为20头;在羊放牧样地中,成年小尾寒羊数量为40头;在牛羊混合样地中,成年牦牛数量为10头,成年小尾寒羊数量为20头,每头牛和羊平均体重分别为432 kg和76 kg,牛羊放牧数量达到中等放牧强度。

1.2.2 高山草地植物群落特征的调查方法

本研究的高山草地植物群落特征包括植物群落高度、覆盖度、生物多样性及禾本科牧草高度4个指标。试验期间共调查1次,自2011年7月中旬开始调查,7月20日结束。用植物群落取样器在每个样地内随机选取10个样方,测量并记录样方框内植物群落高度、覆盖度、种类、数量及禾本科牧草高度。植物群落高度和禾本科牧草高度利用刻度尺直接测量,植物群落覆盖度采用直接观测法确定,植物群落生物多样性采用Shannon-Wiener指数 H_p 表示, $H_p = -\sum p_{pi} \ln p_{pi}$, p_{pi} 为第*i*个物种的数量在植物群落中所占比例。

1.2.3 高山草地蝗虫群落组成和数量的调查方法

采用扫网法和样方法2种方法同时调查不同放牧模式高山草地蝗虫群落组成和数量,于2011年6月1日开始,每月取样1次,9月底结束,共取样4次。扫网法:参照Evans & Bailey(1993)方法,在无风、晴朗、温度20~31℃的天气下10:00—16:00对每个样地进行扫网调查,每次扫网复网50次,收集网中的蝗虫装入毒瓶,带回实验室进行种类鉴定和数量统计。样方法:参照刘长仲和冯光翰(2000)方法,用蝗虫群落方框取样器每次在每个样地内随机取样3次,收集蝗虫装入毒瓶,带回实验室进行种类鉴定和数量统计。蝗虫种类鉴定依据《甘肃蝗虫图志》(甘肃

省蝗虫调查协作组,1985)和《青藏高原的蝗虫》(印象初,1984)进行。计算每种蝗虫所占比例,当所占比例大于10%时,为优势种,当所占比例小于1%时,为稀有种,当1%≤所占比例≤10%时,为常见种。

1.2.4 不同放牧模式下高山草地的生物指示种

生物指示种指在一定地区范围内能指示环境条件或其中某一因子存在和特性的物种。草地蝗虫生物指示种可以监测不同放牧模式内草地生境异质性和变化特征,能够为评价草场退化、草地虫害发生等提供重要信息。生物指示种根据生物指示值确定。生物指示值具敏感度高、操作性强等特点(Bazelet & Samways, 2011),且对每个物种独立进行计算,没有生境类型的限制。本文采用R软件计算不同放牧模式下高山草地各种蝗虫的生物指示值(Roberts, 2007),当蝗虫生物指示值大于0.50时,为相应放牧模式下的指示物种。

1.2.5 蝗虫群落多样性特征、动态变化及冗余分析

高山草地蝗虫群落生物多样性特征采用物种数*S*、Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数和群落密度5个指标。Shannon-Wiener指数 $H_a = -\sum p_{ai} \ln p_{ai}$; Pielou均匀度指数 $J = H_a / \ln S$; Simpson优势度指数 $D = \sum p_{ai}^2$; 群落密度为每平方米内的个体数量; p_{ai} 为第*i*个物种的数量在动物群落中所占比例。自蝗虫群落调查取样开始,逐月调查蝗虫群落组成和数量,并采用主响应曲线分析蝗虫群落组成结构及其在时间上的动态变化过程。利用冗余分析分析植物群落特征和蝗虫群落物种组成的相关性,冗余分析和主响应曲线采用CANOCO 5.0软件(赖江山, 2013)。

1.2.6 放牧对蝗虫群落生物多样性影响的作用路径

采用结构方程模型分析放牧模式对蝗虫群落生物多样性的影响路径。在模型分析之前,利用主成分分析法对蝗虫群落物种数、Shannon-Wiener指数、Pielou均匀度指数、Simpson优势度指数进行降维处理,利用第1个主成分分析的得分,采用AMOS 23.0软件进行结构方程模型分析。利用卡方拟合优度统计量 χ^2 及其*P*值判断模型适合度,如果*P*>0.05,说明数据与模型拟合较好。利用标准化后的路径系数表示作用力大小,当路径系数大于0.5表示作用效果强烈,小于0.5表示作用效果较弱,负值表示作用方向相反。

1.3 数据分析

应用SPSS 19.0软件对试验数据进行统计分析,采用最小显著差数(least significant difference, LSD)

法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同放牧模式下高山草地植物群落结构特征

与休牧模式相比,牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧模式显著影响高山草地植物群落高度、植物群落覆盖度和禾本科牧草高度($P<0.05$),但对植物群落生物多样性影响不显著(图1)。在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地植物群落覆盖度平均数分别为42.22%、52.18%和37.11%,三者之间

差异不显著,但均显著低于休牧模式($P<0.05$,图1-A);在羊放牧、牛放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地植物群落高度平均数分别为17.56、11.11和7.00 cm,前者显著高于后两者($P<0.05$),三者均显著低于休牧模式($P<0.05$,图1-B);在休牧、牛羊混合放牧、牛放牧和羊放牧模式下,草地禾本科牧草高度平均数分别为24.11、6.89、14.01和9.33 cm,前者显著高于其他3种模式($P<0.05$),但其他3种模式之间差异不显著(图1-C);在4种放牧模式下,高山草地植物群落生物多样性差异不显著(图1-D)。

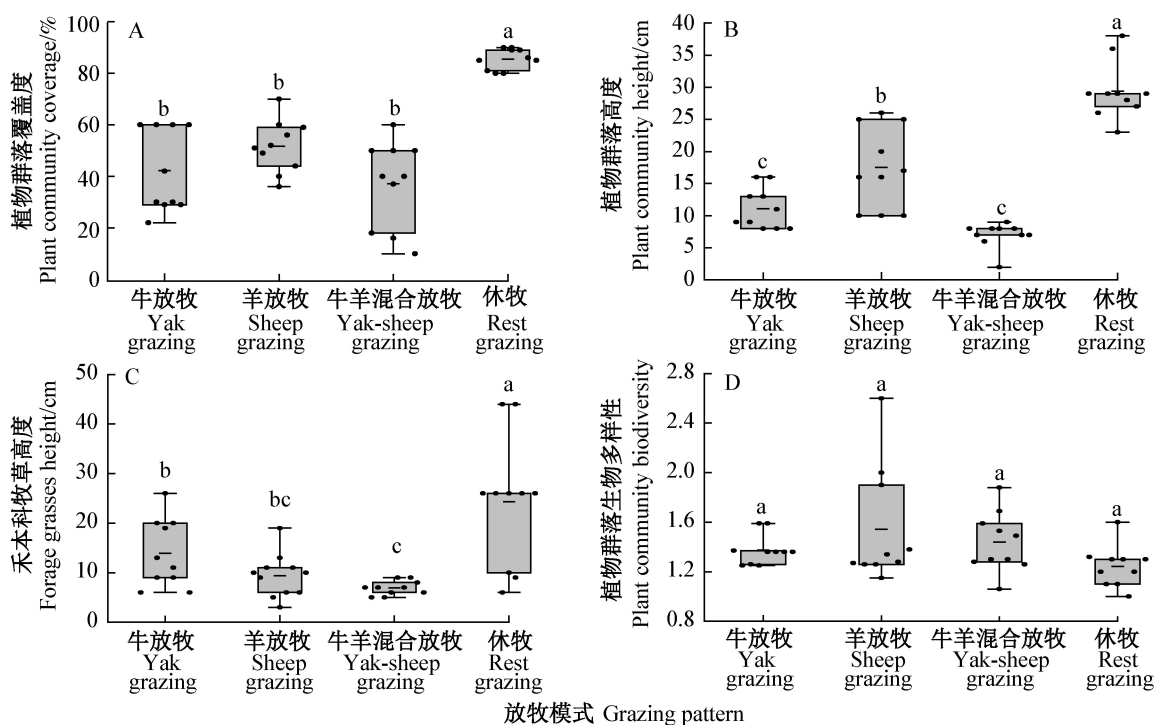


图1 不同放牧模式下4种高山草地植物群落结构特征参数的箱形图

Fig. 1 Boxplots of the characteristics of plant community structure in different grazing patterns on the alpine meadow
箱中横线为平均数。不同小写字母表示经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Lines in the boxes are mean. Different lowercase letters indicate significant difference at $P<0.05$ level by LSD test.

2.2 不同放牧模式下高山草地蝗虫群落种类

试验期间共捕获蝗虫13种。在牛放牧模式下共捕获12种蝗虫,其中短星翅蝗 *Calliptamus abbreviatus*、宽须蚁蝗 *Myrmeleotettix palpalis* 和狭翅雏蝗 *Chorthippus dubius* 所占比例分别为29.10%、15.44%和14.15%,为优势种,鼓翅皱膝蝗 *Angaracris barabensis* 所占比例为0.93%,为稀有种,其他均为常见种;在羊放牧模式下共捕获11种蝗虫,其中红腹牧草蝗 *Omocestus haemorrhoidalis* 和宽须蚁蝗所占比例分别为35.41%和32.65%,为优势种,其他均为常见种;在牛羊混合放牧模式下共捕获12种蝗虫,其中鼓翅皱膝蝗、红翅皱膝蝗 *A. rhodopa*、青海痼蝗

Bryodema miramae 和青海短鼻蝗 *Filchnerella kukunoris* 所占比例分别为13.22%、21.35%、10.26%和13.59%,为优势种,宽须蚁蝗所占比例为0.93%,为稀有种,其他均为常见种;在休牧模式下共捕获12种蝗虫,其中亚洲小车蝗 *Oedaleus asiaticus*、白边痼蝗 *B. luctuosum*、狭翅雏蝗、白纹雏蝗 *Ch. albonemus* 和宽翅曲背蝗 *Paracryptera holdereri* 所占比例分别为18.27%、18.78%、18.29%、11.37%和10.38%,为优势种,青海短鼻蝗所占比例为0.46%,为稀有种,其他均为常见种(表1)。

2.3 不同放牧模式下高山草地的生物指示种

在牛放牧模式下,高山草地的生物指示种为短

星翅蝗,生物指示值为0.56;在羊放牧模式下,高山草地的生物指示种为宽须蚁蝗和红腹牧草蝗,生物指示值分别为0.54和0.52;在牛羊混合放牧模式下,高山草地的生物指示种为鼓翅皱膝蝗、红翅皱膝蝗、

青海痼蝗和青海短鼻蝗,生物指示值分别为0.59、0.76、0.64和0.75;在休牧模式下,高山草地的生物指示种为白纹雏蝗、亚洲小车蝗和宽翅曲背蝗,生物指示值分别为0.63、0.53和0.61(表1)。

表1 不同放牧模式下高山草地蝗虫群落物种组成、密度、比例和生物指示值
Table 1 Composition, density, proportion and indval values of grasshoppers in different grazing patterns on the alpine meadow

蝗虫种类 Species	牛放牧 Yak grazing			羊放牧 Sheep grazing			牛羊混合放牧 Yak-sheep grazing			休牧 Rest grazing		
	密度/ (头/m ²) Density	比例 Ratio/ %	生物指 示值 Indval value	密度/ (头/m ²) Density	比例 Ratio/ %	生物指 示值 Indval value	密度/ (头/m ²) Density	比例 Ratio/ %	生物指 示值 Indval value	密度/ (头/m ²) Density	比例 Ratio/ %	生物指 示值 Indval value
鼓翅皱膝蝗 <i>Angaracris barabensis</i>	0.03	0.93	<0.50	<0.01	—	—	0.49	13.22	0.59	<0.01	—	—
红翅皱膝蝗 <i>A. rhodopa</i>	0.23	6.67	<0.50	0.08	1.57	<0.50	0.78	21.35	0.76	0.05	1.65	<0.50
青海痼蝗 <i>Bryodema miramae</i>	0.05	1.57	<0.50	<0.01	—	—	0.38	10.26	0.64	0.03	1.02	<0.50
白边痼蝗 <i>B. luctuosum</i>	0.19	5.42	<0.50	0.50	9.55	<0.50	0.09	2.41	<0.50	0.60	18.78	<0.50
短星翅蝗 <i>Calliptamus abbreviatus</i>	1.02	29.10	0.56	0.08	1.44	<0.50	0.33	8.98	<0.50	0.13	4.10	<0.50
狭翅雏蝗 <i>Chorthippus dubius</i>	0.50	14.15	<0.50	0.52	9.93	<0.50	0.32	8.80	<0.50	0.59	18.29	<0.50
白纹雏蝗 <i>Ch. albonemus</i>	0.27	7.76	<0.50	0.13	2.54	<0.50	0.12	3.19	<0.50	0.37	11.37	0.63
青海短鼻蝗 <i>Filchnerella kukunoris</i>	0.13	3.64	<0.50	0.06	1.16	<0.50	0.50	13.59	0.75	0.01	0.46	<0.50
东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i>	0.29	8.19	<0.50	0.10	1.87	<0.50	0.28	7.67	<0.50	0.06	1.85	<0.50
宽须蚁蝗 <i>Myrmeleotettix palpalis</i>	0.54	15.44	<0.50	1.70	32.65	0.54	0.03	0.93	<0.50	0.29	9.04	<0.50
亚洲小车蝗 <i>Oedaleus asiaticus</i>	0.20	5.81	<0.50	0.09	1.64	<0.50	0.27	7.30	<0.50	0.59	18.27	0.53
红腹牧草蝗 <i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	0.05	1.32	<0.50	1.85	35.41	0.52	<0.01	—	—	0.15	4.78	<0.50
宽翅曲背蝗 <i>Pararcyptera holdereri</i>	<0.01	—	—	0.12	2.24	<0.50	0.08	2.29	<0.50	0.33	10.38	0.61
合计 Total	3.50	100.00		5.22	100.00		3.67	100.00		3.22	100.00	

—: 未出现或所占百分比小于0.01%。—: Contributing less than 0.01% to the total population, or not found.

2.4 不同放牧模式下蝗虫群落生物多样性特征

与休牧模式相比,牛放牧、羊放牧、牛羊混合放牧模式显著影响高山草地 Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数3个蝗虫群落生物多样性特征参数($P<0.05$,表2)。在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地蝗虫群落 Shannon-Wiener 指数分别为0.36、0.35和0.29,前两者显著高于后者($P<0.05$),且三者均显著低于休牧模式($P<0.05$);在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地蝗虫群落 Simpson 优势度指数分别为0.45、0.45和0.35,前两者显著高于后者($P<$

0.05),且三者均显著低于休牧模式($P<0.05$);在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地蝗虫群落 Pielou 均匀度指数分别为0.33、0.33和0.24,三者之间差异不显著,但均显著低于休牧模式($P<0.05$);在羊放牧、牛放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地蝗虫群落密度分别为5.22、3.50和3.86头/m²,前者显著高于后两者($P<0.05$),仅羊放牧模式下的群落密度显著高于休牧模式($P<0.05$);在牛放牧、羊放牧和牛羊混合放牧模式下,高山草地蝗虫群落物种数分别为2.92、3.36和3.67,羊放牧和牛羊混合放牧模式下的物种数显著高于休牧模式($P<0.05$,表2)。

表2 不同放牧模式下高山草地蝗虫群落生物多样性特征
Table 2 Biodiversity characteristics of grasshoppers in different grazing patterns on the alpine meadow

放牧模式 Grazing pattern	物种数 Species	Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	Pielou均匀度指数 Pielou evenness index	Simpson优势度指数 Simpson dominance index	群落密度 Density/(头/m ²)
牛放牧 Yak grazing	2.92±0.23 ab	0.36±0.02 b	0.33±0.04 b	0.45±0.04 b	3.50±0.69 b
羊放牧 Sheep grazing	3.36±0.32 a	0.35±0.03 b	0.33±0.05 b	0.45±0.03 b	5.22±1.35 a
牛羊混合放牧 Yak-sheep grazing	3.67±0.26 a	0.29±0.02 c	0.24±0.04 b	0.35±0.03 c	3.86±0.85 b
休牧 Rest grazing	2.58±0.28 b	0.44±0.03 a	0.50±0.06 a	0.59±0.05 a	3.22±1.11 b

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经LSD法检验在 $P<0.05$ 水平差异显著。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference at $P<0.05$ level by LSD test.

2.5 不同放牧模式下蝗虫群落动态变化

主响应曲线分析结果显示,羊放牧模式下蝗虫群落变化强烈,牛羊混合放牧模式下蝗虫群落变化趋势相对较弱,牛放牧和休牧模式的基本没变化。8月时,羊放牧模式下蝗虫个体数量增长迅速(图2)。

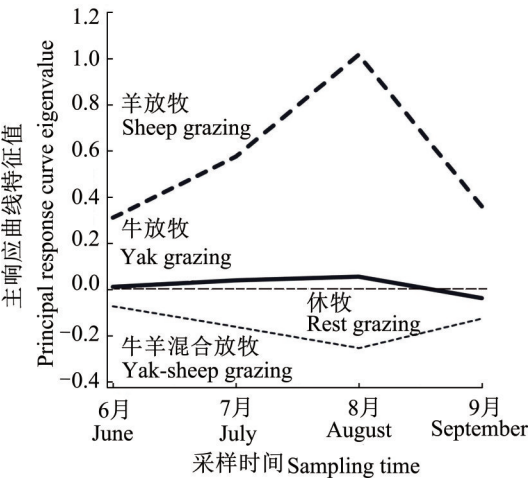


图2 不同放牧模式下高山草地蝗虫群落种类组成随时间变化的主响应曲线
Fig. 2 Principal response curves of grasshopper community structure in different grazing patterns on the alpine meadow at different sampling times

2.6 蝗虫群落组成与植物群落结构特征的相关性

冗余分析结果显示高山草地植物群落高度、植物群落覆盖度和禾本科牧草高度与红翅皱膝蝗、鼓翅皱膝蝗、青海痂蝗等呈负相关,与狭翅雏蝗呈正相关(图3)。

2.7 放牧对草地蝗虫群落生物多样性的作用路径

结构方程模型的拟合结果 $\chi^2=32.15$, $P=0.089$,表示结构方程拟合较高。经拟合的结构方程模型分析显示放牧对高山草地植物群落高度和覆盖度直接作用效果强烈,路径系数分别为0.56和0.52,其中高山草地放牧主要通过改变草地植物群落高度影响蝗虫群落生物多样性(图4)。

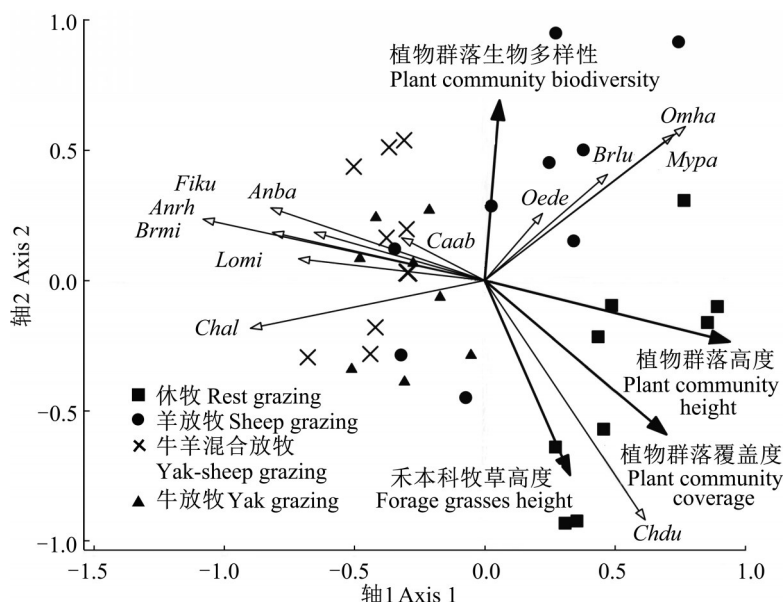
3 讨论

本研究结果显示牛放牧和羊放牧模式均显著降低了高山草地植物群落高度、植物群落覆盖度及禾本科牧草高度,这与其他研究结果一致,如Arthur et al.(2008)在青藏高原发现放牧明显降低了植物群落高度和植物群落覆盖度。本研究结果表明不同放牧模式对高山草地植物群落生物多样性无显著影响,Lunt et al.(2007)在澳大利亚东南部也发现长期休牧区与放牧区内的植物种类组成差异并不明显,与本研究结果类似,究其原因可能是稀有种植物对植物群落生物多样性的贡献较大,长期的过度放牧使一些对蝗虫适口性较好的稀有植物种类严重丧失,而一些能耐受地表高温、土壤砂质化的植物物种存活下来,使得植物生物多样性变化不大;此外,在长期休牧区一些处于优势地位的植物物种对光照、水分等资源的竞争力不断增强,抑制了其他物种生长,一定程度上导致植物群落生物多样性下降,与放牧区下降后的植物群落多样性差异不大(杨婧等,2014)。Unsicker et al.(2010)研究认为,植物群落生物多样性是决定蝗虫群落生物多样性的关键,在物种丰富度较高的植物群落中,某些特定植物不仅可以为食性专一的蝗虫提供食物资源,还可以为食性较广的蝗虫提供食物资源。然而,本研究结果表明不同放牧模式并没有影响植物群落生物多样性,也就是说,放牧通过改变食物资源进而影响蝗虫群落的间接作用力相对较弱,而是通过其他路径间接蝗虫群落。

本研究结果表明,在休牧模式下高山草地蝗虫群落密度最低,而牛放牧、羊放牧以及牛羊混合放牧均增加了蝗虫群落密度,与已有研究结果一致,如Gebeyehu & Samways(2003)发现周期性轮转放牧可以明显增加蝗虫群落的数量和物种数;Joern(2004)发现在美国曼哈顿岛附近的高山草地上放牧后,草地内蝗虫数量是禁牧草地内蝗虫数量的2.5倍,究其

原因可能是休牧区为更多的小型食草动物提供了生存空间,这些小型食草动物与蝗虫形成激烈的种间竞争、寄生或者捕食关系,从而导致休牧区蝗虫群落密度下降(Hemp et al.,2020)。此外,Arthur et al.(2008)

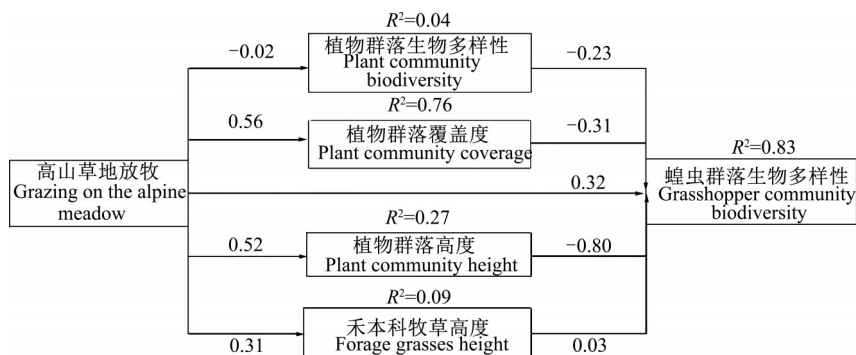
研究结果表明在青藏高原地面筑巢的角云雀 *Eremophila alpestris* 和非地面筑巢的鸟类与放牧强度呈负相关,休牧区内鸟类等蝗虫天敌数量增加是导致蝗虫数量下降的原因之一。



蝗虫种类与植物群落箭头夹角为锐角表示正相关,钝角表示负相关。Anba: 鼓翅皱膝蝗; Anrh: 红翅皱膝蝗; Brmi: 青海痼蝗; Brlu: 白边痼蝗; Caab: 短翅翅蝗; Chdu: 狭翅雏蝗; Chal: 白纹雏蝗; Fiku: 青海短鼻蝗; Lomi: 东亚飞蝗; Mypa: 宽须蚁蝗; Oede: 亚洲小车蝗; Omha: 红腹牧草蝗。The acute angle of the arrow between locust species and plant community indicates positive correlation, while the obtuse angle indicates negative correlation. Anba: *Angaracris barabensis*; Anrh: *A. rhodopa*; Brmi: *Bryodema miramae*; Brlu: *B. luctuosum*; Caab: *Calliptamus abbreviatus*; Chdu: *Chorthippus dubius*; Chal: *Ch. albonemus*; Fiku: *Filchnerella kukunoris*; Lomi: *Locusta migratoria manilensis*; Mypa: *Myrmeleotettix palpalis*; Oede: *Oedaleus asiaticus*; Omha: *Omocestus haemorrhoidalis*.

图3 不同放牧模式下高山草地蝗虫群落组成与植物群落结构特征的冗余分析

Fig. 3 Redundancy analysis of grasshopper community composition and plant community structure characteristics in different grazing patterns on the alpine meadow



R^2 表示每个变量的方差解释比例。线上数值为路径系数,当路径系数大于0.5表示作用效果强烈,小于0.5表示作用效果较弱,负值表示作用方向相反。 R^2 represents the variance interpretation ratio of each variable. The values on the line are the path coefficients. When the path coefficients are greater than 0.5, the effects are strong; when the path coefficients are less than 0.5, the effects are weak. Negative values indicate the opposite direction of action.

图4 基于结构方程模型的不同放牧模式对高山草地蝗虫群落生物多样性的作用路径

Fig. 4 Effect pathways of different grazing patterns on grasshopper community biodiversity on the alpine meadow based on structural equation modeling

牛羊放牧会促使草地蝗虫群落优势类群和生物指示种发生变化。本研究区域内自然状态下亚洲小车蝗、白边痠蝗、狭翅雏蝗、白纹雏蝗等为高山草场蝗虫群落的优势类群,与刘长仲和冯光翰(2000)在甘肃夏河县甘加高山草原发现的主要种类基本一致。在牛羊混合放牧模式下,鼓翅皱膝蝗、红翅皱膝蝗、青海痠蝗和青海短鼻蝗为生物指示种,这与O'Neill et al.(2010)在美国西部蒙大拿州发现的物种特征不同,这可能与生境异质性有关(赵紫华等, 2020)。Morris(2000)认为,一些蝗虫属于“机会主义者”,它们可以通过迁飞寻找更加适宜的栖息环境。本研究结果发现在牛羊混合放牧模式下物种数最多,除了红腹牧草蝗在整个调查期内未曾出现,其余物种均出现,宽须蚁蝗、宽翅曲背蝗、白边痠蝗等常见物种和稀有物种只在蝗虫发生盛期被捕获,属于“机会主义者”,它们很有可能是由其他生境迁徙到此;另一方面,牛羊混合放牧对植物高度的削弱能力最强,植物高度的降低有利于蝗虫迁入,更便于蝗虫寻觅食物资源(Morris, 2000)。放牧模式造成植被覆盖度降低,草地会获得更多的太阳辐射,地表温度升高,更加干燥(O'Neill et al., 2010),这种微生境更适宜红翅皱膝蝗、青海痠蝗栖息,使其成为该生境内的生物指示种。

本研究结果显示在8月时蝗虫群落密度变化较大并出现拐点,比一些地区的蝗虫数量峰值时间推迟了近1个月(刘长仲, 2004),这可能与研究区降水有关。本研究区8月降水较为丰富,一方面降水促进草地植物生物生长,提高草地生产力,另一方面,土壤湿度的增加有可能促进蝗卵孵化和世代迭代,有利于促进蝗虫数量增长(房世波等, 2020; Stone, 2020)。此外,高海拔地区的低温环境也将对蝗虫产生负面影响,一些蝗虫大规模暴发并迁飞所需的月均气温在20~40℃之间(房世波等, 2020),而青藏高原地区最热月日均气温只有14.1℃(Sun et al., 2015),一些蝗虫的生物学特性限制了其在高山草地的发生。

本研究对祁连山中段不同放牧模式下草地蝗虫群落多样性进行了分析,发现放牧主要通过改变植物高度进而影响于蝗虫群落,同时在调查过程中还发现,不同放牧模式下土壤含水量、土壤容重、土壤团聚体大小等也存在明显差异,这可能会对蝗虫产卵和孵化环境有较大影响,但未开展系统取样调查,下一步结合地上植被群落和土壤理化特征综合分析放牧对蝗虫群落的影响机制,以期对高山草地放牧

管理和蝗虫防治提供充分的科学依据。

参 考 文 献 (References)

- Arthur AD, Pech RP, Davey C, Jiebu, Zhang YM, Lin H. 2008. Live-stock grazing, plateau pikas and the conservation of avian biodiversity on the Tibetan plateau. *Biological Conservation*, 141(8): 1972–1981
- Bazelet CS, Samways MJ. 2011. Identifying grasshopper bioindicators for habitat quality assessment of ecological networks. *Ecological Indicators*, 11(5): 1259–1269
- Capinera JL, Sechrist TS. 1982. Grasshopper (Acrididae)-host plant associations: response of grasshopper populations to cattle grazing intensity. *Canadian Entomologist*, 114(11): 1055–1062
- E GX, Zhao YJ, Na RS, Ma YH, Zhang JH, Chen LP, Qiu XY, Zhao ZQ, Sun YW, Wu X, et al. 2016. Meta-analysis evidence of maternal lineages in Chinese Tibetan sheep using mtDNA D-loop panel. *Mitochondrial DNA Part A*, 28(4): 579–583
- Evans EW, Bailey KW. 1993. Sampling grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in Utah grasslands: pan trapping versus sweep sampling. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66(2): 214–222
- Fang SB, Han W, Pei ZF. 2020. Desert locust swarms impact on the local vegetation along India-Pakistan border and their possible development trends. *Journal of Remote Sensing*, 24(3): 326–330 (in Chinese) [房世波, 韩威, 裴志方. 2020. 沙漠蝗群对印巴边境植被的影响及其未来可能发展趋势. *遥感学报*, 24(3): 326–330]
- Gansu Province Locust Investigation Cooperation Group. 1985. *Icography of grasshoppers in Gansu Province*. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, pp. 1–265 (in Chinese) [甘肃省蝗虫调查协作组. 1985. 甘肃蝗虫图志. 兰州: 甘肃人民出版社, pp. 1–265]
- Gebeyehu S, Samways MJ. 2003. Responses of grasshopper assemblages to long-term grazing management in a semi-arid African savanna. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 95(2): 613–622
- Gratton C, Welter SC. 1999. Does “enemy-free space” exist? experimental host shifts of an herbivorous fly. *Ecology*, 80(3): 773–785
- Guo XJ, Yu QQ, Chen DF, Wei JN, Yang PC, Yu J, Wang XH, Kang L. 2020. 4-Vinylanisole is an aggregation pheromone in locusts. *Nature*, 584: 584–588
- Hemp C, Scherer C, Brandl R, Pinkert S. 2020. The origin of the endemic African grasshopper family Lentulidae (Orthoptera: Acridoidea) and its climate-induced diversification. *Journal of Biogeography*, 47: 1805–1815
- Joern A. 2004. Variation in grasshopper (Acrididae) densities in response to fire frequency and bison grazing in tallgrass prairie. *Environmental Entomology*, 33(6): 1617–1625
- Kang L. 1995. Grasshopper-plant interactions under different grazing intensities in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 15(1): 1–11 (in Chinese) [康乐. 1995. 放牧干扰下的蝗虫-植物相互作用关系. *生态学报*, 15(1): 1–11]
- Lai JS. 2013. Canoco 5: a new version of an ecological multivariate da-

- ta ordination program. *Biodiversity Science*, 21(6): 765–768 (in Chinese) [赖江山. 2013. 生态学多元数据排序分析软件 Canoco 5 介绍. *生物多样性*, 21(6): 765–768]
- Liu CZ. 2004. Mathematical model of population change for *Chorthippus dubius* (Zubovsky). *Journal of Sichuan Grassland*, (7): 9–10 (in Chinese) [刘长仲. 2004. 狭翅雏蝗的种群数量消长模型. *四川草原*, (7): 9–10]
- Liu CZ, Feng GH. 2000. Investigations of the species and biology of grasshoppers in high mountain grassland in Gansu Province. *Journal of Plant Protection*, 27(1): 42–46 (in Chinese) [刘长仲, 冯光翰. 2000. 高山草原主要蝗虫的生物学特性. *植物保护学报*, 27(1): 42–46]
- Lunt ID, Jansen A, Binns DL, Kenny SA. 2007. Long-term effects of exclusion of grazing stock on degraded herbaceous plant communities in a riparian *Eucalyptus camaldulensis* forest in south-eastern Australia. *Austral Ecology*, 32(8): 937–949
- Meadows JRS, Hiendleder S, Kijas JW. 2011. Haplogroup relationships between domestic and wild sheep resolved using a mitogenome panel. *Heredity*, 106(4): 700–706
- Milchunas DG. 2011. Plant community dynamics in shortgrass steppe with grazing relaxation and imposition by large and small herbivores. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 57(1/2): 23–41
- Milchunas DG, Lauenroth WK. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63(4): 327–366
- Morris MG. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, 95(2): 129–142
- O'Neill KM, Olson BE, Wallander R, Rolston MG, Seibert CE. 2010. Effects of livestock grazing on grasshopper abundance on a native rangeland in Montana. *Environmental Entomology*, 39(3): 775–786
- Roberts DW. 2007. Labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology. <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- Rueda M, Rebollo S, García-Salgado G. 2013. Contrasting impacts of different-sized herbivores on species richness of Mediterranean annual pastures differing in primary productivity. *Oecologia*, 172(2): 449–459
- Stone M. 2020. A plague of locusts has descended on East Africa: climate change may be to blame. *Science*, <https://www.national-geographic.com/science/2020/02/locust-plague-climate-science-east-africa/>
- Sun T, Liu ZY, Qin LP, Long RJ. 2015. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community composition in the rangeland of the northern slopes of the Qilian mountains in northwestern China. *Journal of Insect Science*, 15(1): 1–7
- Sun T, Long RJ, Liu ZY. 2010. Community composition, temporal dynamics and biological characteristics of grasshoppers on alpine grassland of the Qilian mountains, China. *China Journal of Applied Environment Biology*, 16(4): 550–554 (in Chinese) [孙涛, 龙瑞军, 刘志云. 2010. 祁连山高山草地蝗虫群落组成、发生时间动态及生物学特性. *应用与环境生物学报*, 16(4): 550–554]
- Unsicker SB, Franzke A, Specht J, Köhler G, Linz J, Renker C, Stein C, Weisser WW. 2010. Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species. *Ecology*, 91(4): 1083–1091
- Yan W. 2017. The study on the using way of the grassland and it's economic effect: with Bainburd, Chenbarag Banner, Hulunbuir for example. Master thesis. Hohhot: Inner Mongolia Normal University (in Chinese) [闫炜. 2017. 草场利用方式变化及其经济效益分析: 以呼伦贝尔市陈巴尔虎旗巴彦布日德嘎查为例. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古师范大学]
- Yang J, Chu PF, Chen DM, Wang MJ, Bai YF. 2014. Mechanisms underlying the impacts of grazing on plant α , β and γ diversity in a typical steppe of the Inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38(2): 188–200 (in Chinese) [杨婧, 褚鹏飞, 陈迪马, 王明玖, 白永飞. 2014. 放牧对内蒙古典型草原 α 、 β 和 γ 多样性的影响机制. *植物生态学报*, 38(2): 188–200]
- Yin XC. 1984. Grasshoppers and locusts from Qinghai-Xizang Plateau of China. Beijing: Science Press, pp. 1–168 (in Chinese) [印象初. 1984. 青藏高原的蝗虫. 北京: 科学出版社, pp. 1–168]
- Yu HY, Shi WP. 2020. Outbreak, monitoring and control technology of desert locust *Schistocerca gregaria*. *Journal of Plant Protection*, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020801> (in Chinese) [于红妍, 石旺鹏. 2020. 沙漠蝗灾发生、监测及防控技术进展. *植物保护学报*, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020801>]
- Zhao ZH, Tu XB, Zhang ZH, Li ZH. 2020. The alert of population expansion of the desert locust *Schistocerca gregaria* and its risk to enter China. *Journal of Plant Protection*, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020802> (in Chinese) [赵紫华, 涂雄兵, 张泽华, 李志红. 2020. 警惕沙漠蝗种群持续增加和入侵我国边境地区的风险. *植物保护学报*, <https://doi.org/10.13802/j.cnki.zwbhxb.2020.2020802>]

(责任编辑: 张俊芳)