

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2016.01.026

不同放牧强度下门源草原毛虫在高寒草甸上的空间分布

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

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 青海师范大学生命与地理科学学院, 青海 西宁 810008; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:按照放牧强度递增的顺序在高寒矮蒿草甸上选取冬季自由放牧、轻牧、中牧、重牧4个样地,每个样地随机选取10个0.5 m×0.5 m的样方,对每个样方中的植被高度、盖度、虫口密度、毛虫的垂直分布高度等指标进行测定,根据空间分布指数对不同放牧强度下门源草原毛虫幼虫的空间分布情况进行分析。结果表明,适度的放牧干扰会增大门源草原毛虫的虫口密度,过度放牧则可抑制该物种密度的增大。门源草原毛虫在水平和垂直两个方向上均呈现聚集分布。放牧干扰不会改变该物种的聚集分布特征,但可通过对其食物及生境的作用,影响其聚集程度。

关键词:门源草原毛虫;放牧干扰;虫口密度;聚集度;空间分布高度

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2016)01-0191-07

Spatial Distribution of *Gynaephora menyuanensis* under Different Grazing Intensities in Alpine Meadow

CHEN Ke-lu^{1,3}, YU Xin-chao^{1,3}, YAO Bu-qing¹, MA Zhen¹,

WANG Wen-ying², WANG Hui-chun², ZHOU Hua-kun^{1*}, ZHAO Xin-quan¹

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining, Qinghai Province 810008, China;

2. Academy of Life and Geography Science, Qinghai Normal University, Xining,

Qinghai Province 810008, China; 3. University of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: Winter pasture, under grazing, moderate grazing and heavy grazing pastures were used as study plots in increasing order of grazing intensity in alpine meadow. 10 quadrats(0.5 m×0.5 m) at each plot were randomly selected. The vegetation height, coverage and population density vertical distribution height of *Gynaephora menyuanensis* in every quadrat were measured. Then the spatial distribution of *G. menyuanensis* was analyzed under different grazing intensities according to the spatial pattern indexes. The results showed that moderate grazing would increase the population density of *Gynaephora menyuanensis*, but overgrazing inhibited the density increase. The distribution of *Gynaephora menyuanensis* were gathered on both horizontal and vertical directions. The grazing disturbance did not change the aggregate distribution characteristics of the species, but could influence its clustering intensity by affecting its food and habitat.

Key words: *Gynaephora menyuanensis*; Interference of grazing; Density; Aggregation degree; Spatial distribution height

近年来,随着人类活动对自然环境的影响加剧,生物个体、种群乃至生态系统与外界干扰的关系已

成为科学研究的热点之一^[1]。放牧作为草地生态系统最主要的管理方式之一,是影响草地生态系统动

收稿日期:2014-12-09;修回日期:2015-05-08

基金项目:国家自然科学基金项目(31172247)(31201836)(31472135);青海省自然科学基金项目(2013-Z-916);中科院战略性先导科技专项子课题(XDA05070202);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(2013-Z-Y07,2014-Z-Y01)资助

作者简介:陈珂璐(1993-),男,山西沁水人,硕士研究生,主要从事高寒草地全球变化生态学研究,E-mail:chenkelu@yeah.net; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: 729492987@qq.com

态及服务功能的主要因素,可通过影响植物群落^[2-3]、生产力^[4]、土壤条件^[5-6]、微生物和动物等^[7-8],进而对草地生态系统产生不可估量的影响^[9]。草地昆虫作为草地生态系统中种类最为丰富,数量最为庞大的一个类群,是草地植物与更高营养级生物互作的重要媒介,是维持草地生物多样性及生态系统稳定性的关键成分^[10-11]。因此,研究草地昆虫对于放牧等干扰的响应对我们综合各营养级联系系统认识草地生态系统,了解人类干扰对草地生态系统的作用,合理制定草地管理政策和有效维持草地服务功能等方面具有重要意义^[12]。

门源草原毛虫(*Gynaephora menyuanensis* Yan et Chou) 属鳞翅目 Lepidoptera 毒蛾科 Lymantridac 草原毛虫属 *Gynaephora*, 于 1997 年被发现,在我国主要分布于青海省北部的高寒草甸,是青藏高原牧区的主要虫害之一,该物种对牧草的取食往往导致草地植被破坏并引发大规模草地退化及植物演替,此外还可能引发人畜中毒^[13-14]。门源草原毛虫的生活史分为幼虫期、蛹期、成虫期及卵期四个发育阶段^[15],其幼虫、蛹和成虫均表现出性二型特征^[16]。目前,国外对草原毛虫属昆虫的报道多限于生活史等基础性研究^[17-18],以及将这一类物种作为适应极端环境的模式物种进行研究^[19-21]。国内多限于将其作为草原害虫,对其危害及防治进行研究^[22-23]。此外,戴虎德等^[24]以及周华坤等^[25]对草原毛虫 *G. alpherakii* 虫害发生与降水及气温等气候条件的关系作了初步报道,但生态系统生物因素如植物群落结构等变化与虫害发生的关系以及相关诱发因子的作用机理尚不明确。

生物种群空间分布格局由生物种群的内在特征及其所处环境共同作用而决定,是物种种性特征在种群水平上的体现^[26]。生物种群空间分布的研究对于了解物种的生态策略、种间关系以及制定防治策略等都具有极为重要的意义^[27-29]。此外,在实际应用中还可作为抽样技术以及资料代换的依据^[30]。严林等^[31-32]对门源草原毛虫不同发育阶段的空间分布型作了报道,万秀莲等^[33]对草原毛虫幼虫的空间格局与食性的关系作了初步阐述,但对于放牧等人为干扰条件下,上述物种通过这一特征所表现出的生态策略及响应有待深入探讨。为此,本文针对门源草原毛虫空间分布在不同强度放牧干扰条件下的变化规律做了系统分析,阐释了该物种通过改变空间分布对放牧干扰做出的响应,以期对青藏高原高寒草地生态系统的草原毛虫虫害防控和科学管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本试验在中国科学院海北高寒草甸生态系统研究站实施。该站位于青海省海北藏族自治州门源回族自治县门源马场,地处青藏高原东北隅,祁连山主峰冷龙岭南麓。地理坐标为 37°29′~37°45′ N, 101°12′~101°23′ E, 海拔 3200 m^[34]。站区属高原大陆性气候,无明显四季交替,暖季短暂凉爽,冷季寒冷漫长。年均气温 -1.7℃, 年降水量 426~860 mm, 年日照时间 2467.7 h^[35]。土壤类型以草毡寒冻锥形土为主,包含暗沃寒冻锥形土和正常有机土等其他类型。植被类型包括金露梅 *Potentilla fruticosa* 为建群种的高寒灌丛草甸和以嵩草属 *Kobresia* 植物为建群种的高寒嵩草草甸,植物生长期短,群落结构简单,生产力较低^[36]。

1.2 试验设计

根据放牧强度递增顺序在矮嵩草 *Kobresia humilis* 草甸分别选取冬季自由放牧(I)、轻牧(II)、中牧(III)和重牧(IV)4个地形、土壤等条件相对一致的样地,其中I组为对照,冬季放牧强度为 2.25 只羊·hm⁻²^[27]。II, III 和 IV 组为夏季放牧草场,放牧强度为 II: 5.5 只羊·hm⁻², III: 7.25 只羊·hm⁻², IV: 9.25 只羊·hm⁻²^[27]。样地优势植物为 I: 矮嵩草 *K. humilis*、针茅 *Stipa capillata*, II: 矮嵩草 *K. humilis*、垂穗披碱草 *Elymus nutans*, III: 小嵩草 *Kobresia pygmae*、羊茅 *Festuca ovina*, IV: 小嵩草 *K. pygmae*、美丽风毛菊 *Saussurea superba*^[24]。

在每个样区中随机选取 10 个 0.5 m×0.5 m 的样方,样方间的距离大于 10 m^[37]。2014 年 8 月 1 日、2 日(此时门源草原毛虫为 7 龄幼虫,活动频繁,对草原危害程度高^[1])上午 9:00—11:00(天气晴好)对每个样方中的植被高度、盖度,虫口密度,毛虫的垂直分布高度等指标进行了测定。

1.3 空间分布指数

1.3.1 David Moore 指数 (I) $I = S^2/x - 1$, S^2 为方差, x 为平均虫口密度(下同)。I < 0 时为均匀分布, I = 0 时为随机分布, I > 0 时为聚集分布。该指标适于比较同一物种在不同地区的种群聚集度^[38]。

1.3.2 Lloyd 指数(L) $L = m^*/x$ 。其中: m^* 为平均拥挤度 ($m^* = x + S^2/x - 1$)。当 L < 1 时,为均匀分布; L = 1 时,为随机分布; L > 1 时,为聚集分

布,该指数与密度无关^[39]。

1.3.3 Kuno 指数(C_A) $C_A = (S^2 - x) / x^2$, $C_A < 0$ 时,为均匀分布; $C_A = 0$ 时为随机分布, $C_A > 0$ 时为聚集分布。该指数为负二项分布 K 的倒数^[40]。

1.3.4 扩散系数(C) $C = S^2 / x$, $C < 1$ 时为均匀分布, $C = 1$ 时为随机分布, $C > 1$ 时为聚集分布。用来检验种群扩散是否属于随机分布^[41]。

1.3.5 负二项分布指数(K) $K = x / (S^2 / x - 1)$, K 值愈小,表示聚集度愈大; K 值趋于 ∞ 时近似泊松分布。该指标与虫口密度无关,可由环境因子造成,也可由昆虫自身行为形成^[42]。

1.3.6 种群聚集均数(λ) $\lambda = \frac{x}{2k} r$ 。 K 为负二项分布的值; r 为自由度等于 $2k$, $P = 0.5$ 时 x^2 分布函数值, x 为样本平均数。当 $\lambda < 2$ 时,聚集的原因是主要为环境因素,当 $\lambda \geq 2$ 时,聚集原因可能是昆虫本身的聚集行为,也可能是昆虫行为和环境因素的

叠加^[43]。

1.4 数据分析

运用 SPSS 22.0 软件对植物高度、盖度、虫口密度和毛虫分布高度等指标进行单因素方差分析;用 Microsoft office excel 2007 进行各空间分布指数计算;采用 origin 8.5 软件制图。

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度下的植被高度、盖度和虫口密度

2.1.1 植物高度和盖度 相比对照(I)来说,放牧地(II, III 和 IV)植被高度明显降低($P < 0.05$)。放牧地中 III 和 IV 较 II 植被高度显著降低($P < 0.05$),但此两者间差异不显著。随放牧强度增加,植被盖度明显降低($P < 0.05$)(图 1)。

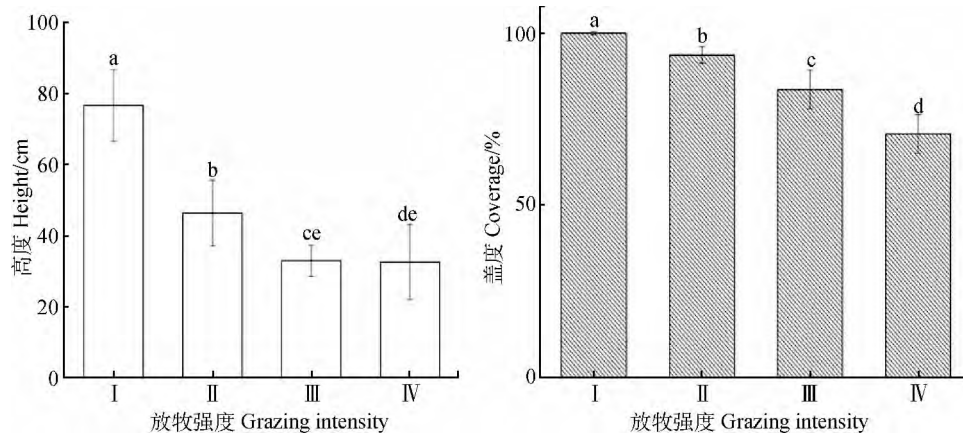


图 1 不同放牧强度下的植物高度和盖度

Fig. 1 Plant height and coverage under different grazing intensities

注:不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$),下同

Note: Different lowercase letters show significant difference at the 0.05 level, the same as below

2.2.2 虫口密度 轻牧地(II)虫口密度最高,对照(I)次之,重牧地(IV)虫口密度最低(图 2)。

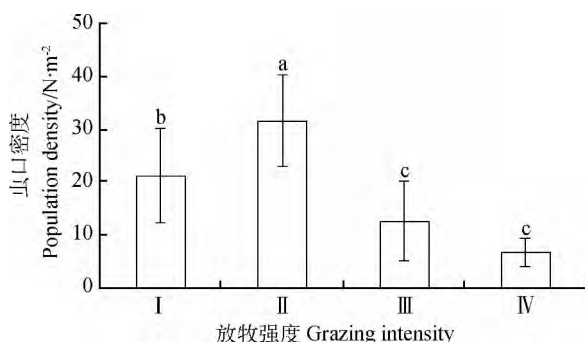


图 2 不同放牧强度下门源草原毛虫的虫口密度

Fig. 2 Population density of *Gynaephora menyanensis* under different grazing intensities

2.2 空间分布

2.2.1 聚集度指数 所有试验组中, $I > 0$, $L > 1$, $C_A > 0$, $C > 1$, 毛虫均呈现聚集分布。随着放牧强度的升高, I , L , C_A 和 C 指数先减小后增大, 在 III 组达到最大, 而后又于 IV 组减至最小, 表明聚集程度随放牧强度的升高也呈现上述趋势。III 组 K 值最小, 聚集程度最高。IV 组 K 值最大, 聚集程度最低, 最逼近于随机分布(表 1)。

2.2.2 种群聚集原因分析 所有组的 λ 值都大于 2, 表明其分布原因可能是昆虫自身行为, 也可能是昆虫行为和环境因素的叠加。IV 组的 λ 值最接近于 2(表 1), 说明 IV 组中造成毛虫分布现状的因素中, 环境影响所占权重较大。

表 1 不同放牧强度下门源草原毛虫的聚集度指数

Table 1 Aggregation indexes of *Gynaephora menyuanensis* under different grazing intensities

放牧强度 Grazing intensity	x	S^2	m^*	I	L	C_A	C	K	λ
I	21.2	78.40	23.90	2.70	1.13	0.13	3.70	7.86	20.69
II	31.6	76.27	33.01	1.41	1.04	0.04	2.41	22.36	27.80
III	12.8	56.93	16.12	3.52	1.28	0.28	4.52	3.58	11.17
IV	6.8	7.29	6.87	0.07	1.01	0.01	1.07	94.56	3.57

注 x : 平均虫口密度; S^2 : 虫口密度方差; m^* : 平均拥挤度; I : David Moore 指数; L : Lloyd 指数; C_A : Kuno 指数; C : 扩散系数; K : 负二项分布指数; λ : 种群聚集均数

Note: x : Mean of population density; S^2 : Variance of population density; m^* : Mean crowding; I : David Moore index; L : Lloyd index; C_A : Kuno index; C : Coefficient of diffusion; K : Two negative binomial index; λ : Mean of population aggregation

2.2.3 草原毛虫的垂直分布高度 毛虫主要分布于 0~10 cm 和 10~20 cm 这两个高度。随着放牧强度的增大,毛虫的平均分布高度逐渐降低,分布于 0~10 cm 的毛虫比例逐渐升高,而分布于 10~20 cm 的毛

虫比例逐渐减少,分布于 20~30 cm 和 30~40 cm 的毛虫由很少(1%~2%)至没有(0%)(图 3)。

门源草原毛虫的垂直分布高度与其喜食的垂穗披碱草和矮嵩草的高度呈显著正相关(图 4)。

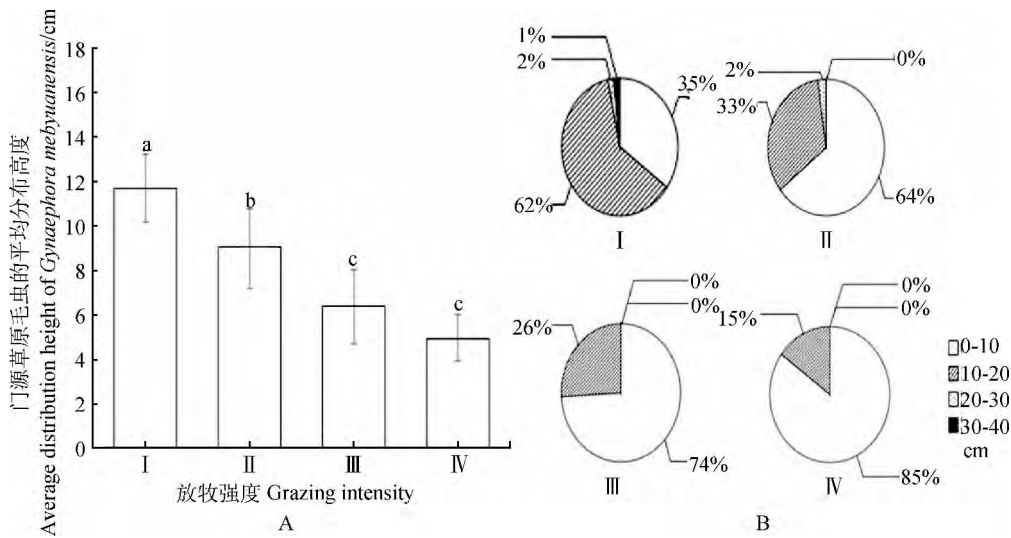


图 3 不同放牧强度下门源草原毛虫的空间分布

Fig. 3 Distribution of *Gynaephora menyuanensis* under different grazing intensities

注: A. 不同放牧强度下门源草原毛虫的平均分布高度; B. 不同放牧强度下门源草原毛虫的垂直空间分配率

Note: A. Average distribution height of *Gynaephora menyuanensis* under different grazing intensities

B. Vertical space distribution rate of *Gynaephora menyuanensis* under different grazing intensities

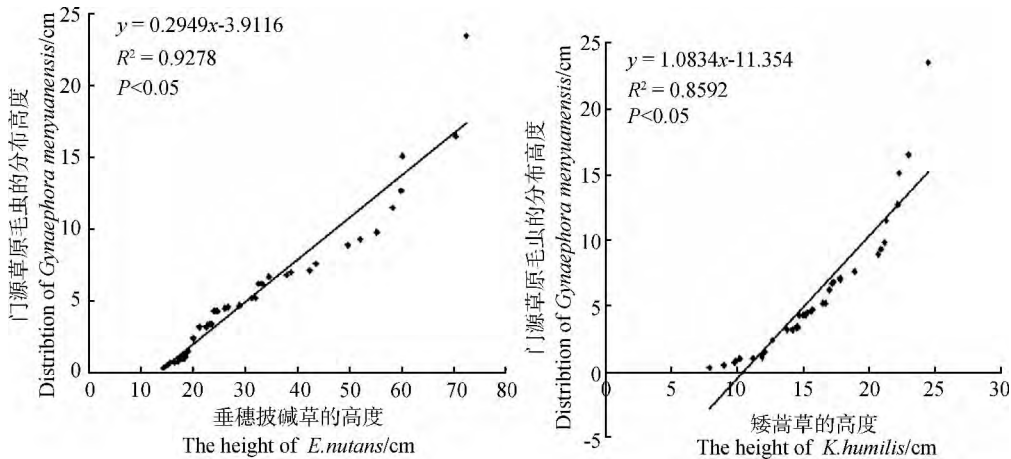


图 4 门源草原毛虫垂直分布高度与其喜食植物高度的关系

Fig. 4 The relationship between the distribution height of *Gynaephora menyuanensis* and the height of plant eaten by *G. menyuanensis*

3 讨论

3.1 放牧强度与门源草原毛虫虫口密度的关系

大型草食动物可以通过采食、践踏、排泄代谢废物等方式改变草地植物的地上生物量^[44]、群落结构^[45],进而对昆虫的食物和生境产生显著影响^[46]。与放牧草地相比,不放牧草地具有较大的昆虫多样性^[47],但也有研究表明适当强度的放牧对昆虫有利^[48]。本文的结果表明,随放牧强度的增加,植被高度和盖度逐渐降低,但虫口密度并未随之减小而是在 II 组中出现最大值。这可能是因为毛虫的生长需要充足的阳光和干燥的条件^[1],而 I 组中植物高且密^[25],露水蒸发慢,不利于其正常生长发育。在轻牧干扰下植被高度和盖度略有下降,物种丰富度上升^[25],符合门源草原毛虫食谱的矮嵩草(*K. Humilis*)和垂穗披碱草(*E. Nutans*)等植物占据优势地位^[27],虫口密度因此而达到最大。也有可能是此种放牧强度下的植被条件为毛虫提供了更好的生境^[49],或是因为放牧诱发的植物补偿反应使得更多的幼嫩组织长出,从而利于昆虫的取食^[50]。随放牧强度继续升高,杂草优势度增加^[51],生境破碎化加剧^[52],虫口密度下降。此外,风等自然因素以及蝗虫 *Chorthippus fallax* 或其他动物对植物茎和叶的扰动,可诱发毛虫的蜷缩避害行为^[53],而过低的植被高度和盖度可使扰动更易发生,从而降低虫口密度。总之,适度的放牧干扰会增大门源草原毛虫的虫口密度,过度放牧则可抑制该物种密度的增大。然而,现有研究表明,适度的放牧干扰下,草原生产力具有补偿或超补偿性生产的现象^[54]。所以,怎样正确处理适度放牧对草地的优化作用以及对毛虫的促进这一矛盾,有待进一步研究。

3.2 放牧强度与门源草原毛虫聚集度的关系

聚集分布能够便于毛虫成规模地取食,提高与其他动物的取食竞争力,还可使该物种更容易获得交配机会,减小繁殖成本,是其在长期进化适应过程中形成的生存策略^[9]。所以在不同的放牧强度下门源草原毛虫均表现出聚集分布的特征。但放牧对于草地植物的高度、盖度及生物量都有显著影响^[12],因此对毛虫的聚集程度是有影响的。在 I 组中,较高的植物高度和盖度使得某些地方的光照和水分等条件不利于毛虫生长,因此毛虫可能多群居于适宜栖境内,聚集度较高。在轻牧(II)条件下,毛虫喜食植物占据优势地位^[26],从该物种的行为尺度来说,

生境异质性减小,聚集度随之减小。III 组中聚集程度最高,这可能是由于重牧条件下草地破碎化严重^[55],毛虫生境面积变小的缘故。放牧强度继续升高,草场将发生退化演替形成干扰斑块,异质性反而减小^[52],但不足以支持毛虫种群的持续生存,毛虫密度降低,聚集程度减小,环境因素对分布格局的影响越来越大。

3.3 放牧强度与门源草原毛虫垂直分布高度的关系

门源草原毛虫的分布高度与矮嵩草和垂穗披碱草呈现显著的正相关,这说明放牧强度主要通过改变毛虫喜食植物的高度来影响毛虫的垂直分布高度^[9]。毛虫喜欢由上而下取食植物嫩叶^[11],此外,我们于试验过程中发现门源草原毛虫对垂穗披碱草的取食多限于营养株,而其最为喜食的嵩草和垂穗披碱草营养株的高度处于 0~20 cm 之间^[56],这使得毛虫在垂直方向上也呈聚集分布。另外,李海莹等^[12]的研究表明,放牧对于昆虫生境的微气候有影响,能使得近地面光照强度增强,而门源草原毛虫的取食行为发生在一天中光照强度较强的时间段^[13]。所以,由放牧导致的植物高度递减,和近地面光强增大使得门源草原毛虫的分布高度随放牧强度增强而递减,分布于 0~10 cm 高度的比例不断增大,聚集程度升高。

4 结论

放牧可通过草地植物影响门源草原毛虫的虫口密度,适度的放牧干扰会增大该物种的虫口密度,过度放牧则可抑制该物种密度的增大。门源草原毛虫在水平和垂直两个方向上均呈现聚集分布。放牧干扰不会改变该物种的聚集分布特征,但可通过对其食物及生境的作用,影响其聚集程度。

参考文献

- [1] Foin T C, Riley S P D, Pawley A L, et al. Improving recovery planning for threatened and endangered species[J]. *BioScience*, 1998, 48(3): 177-184
- [2] 仁青吉,武高林,任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响[J]. *草业学报*, 2009, 18(5): 256-261
- [3] 仁青吉,崔现亮,赵彬彬. 放牧对高寒草甸植物群落结构及生产力的影响[J]. *草业学报*, 2008, 17(6): 134-140
- [4] 王长庭,龙瑞军,王启兰,等. 放牧扰动下高寒草甸植物多样性、生产力对土壤养分条件变化的响应[J]. *生态学报*, 2008,

- 28(9):4144-4152
- [5] 周华坤,赵新全,周立,等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. 草业学报,2005,14(3):31-40
- [6] 杜岩功,曹广民,王启兰,等. 放牧对高寒草甸地表特征和土壤物理性状的影响[J]. 山地学报,2007,25(3):338-343
- [7] 王启兰,曹广民,王长庭. 高寒草甸不同植被土壤微生物数量及微生物生物量的特征[J]. 生态学杂志,2007,26(7):1002-1008
- [8] 刘伟,周立,王溪. 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究[J]. 生态学报,1999,10(3):376-382
- [9] Noy-Meir I, Gutman M, Kaplan Y. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection[J]. The Journal of Ecology,1989,77(1):290-310
- [10] Suttle K B, Thomsen M A, Power M E. Species interactions reverse grassland responses to changing climate[J]. science, 2007,315(5812):640-642
- [11] Isbell F I, Polley H W, Wilsey B J. Species interaction mechanisms maintain grassland plant species diversity[J]. Ecology, 2009,90(7):1821-1830
- [12] 李海莹. 放牧对松嫩草地蝗虫多度及生产性能的影响[D]. 长春:东北师范大学,2014:1-2
- [13] 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,2006:27-42
- [14] 王俊彪,汪志智. 西藏聂荣县草原毛虫分布危害综合调查研究[J]. 西藏科技,2002,108(4):29-35
- [15] 严林,江小蕾,王刚. 门源草原毛虫幼虫发育特性的研究[J]. 草业学报,2005,14(2):116-120
- [16] 严林,余英花,兰景华. 门源草原毛虫幼虫虫龄的判别[J]. 青海畜牧兽医杂志,1994,24(5):13-15
- [17] Schaefer P W, Castrovillo P J. *Gynaephora rossii* (Curtis) on Mt. Katahdin, Maine, and Mt. Daisetsu, Japan, and comparisons to records for populations from the Arctic (Lymantriidae)[J]. Journal of Research on the Lepidoptera,1979,18(4):241-250
- [18] Dubatolov V V. *Gynaephora (rossii) lugens*-a Parthenogenetic Species? [J]. Arctic Insect News,1997,1(8):2-3
- [19] Morewood W D, Lange P. Immature stages of high arctic *Gynaephora* species (Lymantriidae) and notes on their biology at Alexandra Fiord, Ellesmere Island, Canada[J]. Journal of Research on the Lepidoptera,1997,34(3):119-141
- [20] Morewood W D, Ring R A. Revision of the life history of the High Arctic moth *Gynaephora groenlandica* (Wocke) (Lepidoptera: Lymantriidae) [J]. Canadian journal of zoology, 1998,76(7):1371-1381
- [21] 张麒麟,袁明龙. 草原毛虫研究现状与展望[J]. 草业科学, 2013,30(04):638-646
- [22] 洪军,杜桂林,旭疆,等. 近 10 年来我国草原虫害生物防控综合配套技术的研究与推广进展[J]. 草业学报,2014,23(5):303-311
- [23] 马利青. 草原毛虫的研究进展[J]. 青海畜牧兽医杂志,2013, 43(1):40-42
- [24] 戴虎德,方应春. 果洛地区气候变化对草原毛虫影响分析[J]. 青海气象,2010,4(2):34-38
- [25] 周华坤,王晓辉,温军,等. 果洛州玛沁县草原毛虫害发生与气候因子的相互关系[J]. 草业科学,2012,20(1):128-134
- [26] 沈佐锐. 关于 Taylor 幂法则的统计学讨论[J]. 生态学杂志, 1990,9(6):64-67
- [27] Southwick L H. Ecological methods: with particular reference to the study of insect populations[M]. Chapman and Hall, 1978:524
- [28] Hassell M P, May R M. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability[J]. The Journal of Animal Ecology,1974,43(2):567-594
- [29] Hughes G, McKinlay R G. Spatial heterogeneity in yield-pest relationships for crop loss assessment[J]. Ecological modelling,1988,41(1):767-773
- [30] 徐汝梅,李兆华,李祖荫,等. 温室白粉虱成虫空间分布型的研究[J]. 昆虫学报,1980,23(3):265-275
- [31] 严林. 门源草原毛虫空间分布型及抽样技术研究[J]. 昆虫知识,1996,33(3):164-167
- [32] 严林,阿怀全. 门源草原毛虫茧的空间分布型[J]. 青海畜牧兽医杂志,1995,25(1):7-10
- [33] 万秀莲,张卫国. 草原毛虫幼虫的食性及其空间格局[J]. 草地学报,2006,14(1):84-88
- [34] 赵新全,曹广民,李英年,等. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京:科学出版社,2009:96-101
- [35] Hu Y, Chang X, Lin X, *et al.* Effects of warming and grazing on N₂O fluxes in an alpine meadow ecosystem on the Tibetan plateau[J]. Soil Biology and Biochemistry,2010,42(6):944-952
- [36] 李东,黄耀,吴琴,等. 青藏高原高寒草甸生态系统土壤有机碳动态模拟研究[J]. 草业学报,2010,19(2):160-167
- [37] 矫振彪,陆宴辉,吴孔明. 棉田绿盲蝽的空间分布型及其抽样模型[J]. 应用昆虫学报,2012,49(3):605-609
- [38] Rosenberg D M, Resh V H, King R S. An Introduction to the Aquatic Insects of North America[J]. Journal of the Fisheries Board of Canada,1996,36(2):87-97
- [39] Lloyd M. Mean crowding[J]. The Journal of Animal Ecology,1967,36(1):1-30
- [40] 陈向阳,邹运鼎,丁玉洲,等. 松墨天牛及其天敌花绒茧甲种群的三维空间分布格局[J]. 应用生态学报,2006,17(8):1547-1550
- [41] 张龙. 扩散种群的动力学模型研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2007:22-27
- [42] 赵丽丽,王普昶,刘玉良,等. 紫花苜蓿蓟马的空间格局分析[J]. 农业科学与技术:英文版,2011,12(7):990-993
- [43] 岩钦. 昆虫数学生态学[M]. 科学出版社,1994:35-38
- [44] Unsicker S B, Franzke A, Specht J, *et al.* Plant species richness in montane grasslands affects the fitness of a generalist grasshopper species[J]. Ecology,2010,91(4):1083-1091
- [45] Wang L, Wang D, He Z, *et al.* Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore[J]. Journal of Applied Ecology,2010,47(4):868-875
- [46] Thomas D T, Milton J T B, Revell C K, *et al.* Preference of

- sheep among annual legumes is more closely related to plant nutritive characteristics as plants mature[J]. *Animal Production Science*, 2010, 50(2): 114-123
- [47] Joern A. Disturbance by fire frequency and bison grazing modulate grasshopper assemblages in tallgrass prairie[J]. *Ecology*, 2005, 86(4): 861-873
- [48] Kruess A, Tschardtke T. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity[J]. *Biological Conservation*, 2002, 106(3): 293-302
- [49] Fisher J R. Temperature effect on postdiapause development and survival of embryos of three species of *Melanoplus* (Orthoptera: Acrididae)[J]. *Annals of the Entomological Society of America*, 1994, 87(5): 604-608
- [50] Fornoni J. Ecological and evolutionary implications of plant tolerance to herbivory[J]. *Functional Ecology*, 2011, 25(2): 399-407
- [51] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 放牧干扰对高寒草场的影响[J]. *中国草地*, 2002, 24(5): 53-61
- [52] 张娜. 景观生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2014: 210-218
- [53] Xi X, Griffin J N, Sun S. Grasshoppers amensalistically suppress caterpillar performance and enhance plant biomass in an alpine meadow[J]. *Oikos*, 2013, 122(7): 1049-1057
- [54] 黄黔. 我国的生态建设与生态现代化[J]. *草业学报*, 2008, 17(2): 1-8
- [55] 汤萃文, 张海风, 陈银萍, 等. 祁连山南坡植被景观格局及其破碎化[J]. *生态学杂志*, 2009, 28(11): 2305-2310
- [56] 张璐璐, 王孝安, 王海东, 等. 刈割, 施肥和浇水对垂穗披碱草生物量分配和补偿性生长的影响[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2013, 49(6): 807-814

(责任编辑 刘云霞)