

羊草与克氏针茅氮元素含量对亚洲小车蝗取食选择的影响

张寅至^{1,2}, 葛高飞¹, 王荣富^{1*}, 郝树广^{3*}

(1. 安徽农业大学生命科学院, 合肥 230036; 2. 安徽农业大学生物技术中心, 合肥 230036;

3. 中国科学院动物研究所, 北京 100101)

摘要: 选择 2 种内蒙古草原的优势草种羊草和克氏针茅, 通过人工饲喂蝗虫取食的方法, 分别测定亚洲小车蝗的 5 龄蛹期以及成虫在未施肥(ON)和施肥(HN)条件下对于 2 种不同草种的取食量和选择频次, 并研究 N 元素变化对于亚洲小车蝗取食选择性的影响。结果表明, 在蛹期, N 元素不是其取食选择性和食量的决定因素。而在成虫期, 亚洲小车蝗特别是雄性更喜欢低 N 植物作为其食物。亚洲小车蝗对羊草或针茅的选择取食随发育阶段、性别和草的 N 含量进行调整, 但在进化过程中趋向于选择低氮的植物。

关键词: 亚洲小车蝗; 取食选择性; 羊草; 针茅; 高氮; 低氮

中图分类号: S433.2; S186

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2014)01-0076-06

Effect of nitrogen content in *Leymus chinensis* and *Stipa capillata* on feeding choice of *Oedaleus asiaticus*

ZHANG Yinzi^{1,2}, GE Gaofei¹, WANG Rongfu¹, HAO Shuguang³

(1. School of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036;

2. Biological Technology Center, Anhui Agricultural University, Hefei 230031;

3. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Two dominant plant species of Inner Mongolia grassland: *Leymus chinensis* and *Stipa capillata* were selected as materials to study the effects of N content change on *O. asiaticus* feeding selection. Food selection frequency and food intake amount of 5th instars stage larva and adult individuals of *Oedaleus asiaticus* were mensurated by means of artificial feeding on different herbage of unfertilized (ON) and fertilized (HN) forage. The results show that N content in food is not an important limiting factor in feeding selection and food intake amounts for *O. asiaticus* at 5th instars stage, but at adult stage, *O. asiaticus*, especially the male individuals are more interested in low N content plant or *S. capillata*. The results imply that the selective frequency and food intake amounts of *O. asiaticus* on *L. chinensis* and *S. capillata* at high or low N fertilization could be adjusted according to developmental stage, sex and N content in herbage. However, *O. asiaticus* tends to select low N content plant in the process of grasshopper evolution.

Key words: *Oedaleus asiaticus*; food selection; *Leymus chinensis*; *Stipa capillata*; high nitrogen; low nitrogen

众所周知, 氮元素是构成生物体的大量元素之一, 在营养学的角度对于生物体有重要的意义。过去的研究揭示出动物体内 N 元素的变化对于其生长、发育、繁殖等生命活动的基本特征以及生活习性有重大的影响^[1-2]。动物食料中 N 元素含量的高低, 决定着其蛋白质含量的高低, 进而确定了该种

食物的营养状态。以化学计量学的原理和技术确定 N 元素对动物的影响的研究涉及到浮游动物、昆虫、鱼类和哺乳动物等多种动物类群^[3-5]。由于昆虫的个体较小、数量众多、易于进行试验控制, 因此很多食性选择的研究试验是以昆虫为对象进行的, 如果蝇以及蝗虫等^[6], 这些研究内容集中在观测植物叶

收稿日期: 2013-05-27

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(200903021)和国家“十二五”科技支撑课题(2012BAD14B13)共同资助。

作者简介: 张寅至, 硕士研究生。E-mail: deisler0305@qq.com

* 通信作者: 王荣富, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: rfwang@ahau.edu.cn

郝树广, 副研究员。E-mail: haosg@ioz.ac.cn

片中的 N 元素含量对于植食性昆虫生长发育以及繁殖的影响^[7-8]。一般认为, 由于植物中 N 元素含量远远低于动物组织中 N 元素的含量, 动物都喜欢选择取食 N 含量高的食物, 来维持其高的组织 N 含量。高 N 食物有利于昆虫的存活、发育和生殖, 在某种程度上影响昆虫的生命体征和生活习性。大量的报道昆虫通过取食选择、食量控制、代谢吸收和排泄过程等来调控体内营养元素间的平衡, 特别是 Simpson 等人的 Geometric analysis 理论的提出^[9-10], 对化学计量生态学的理论机理的分析, 营养元素间的平衡分析等都有极大的促进。通过对前人工作的比较, 作者认为在蝗虫成长的不同阶段, 其食性和食量是不同的, 对 C、N 间的需求平衡会发生转换^[11-12]。研究证实蝗虫若虫能够通过取食选择和取食量的调整实现对植物 N 元素的补偿利用^[13], 但是, 在蝗虫发育为成虫后, 植物 N 元素含量的变化是否能够改变蝗虫的取食选择行为, 是悬而未决的问题。

亚洲小车蝗是我国内蒙古草原的优势种蝗虫, 主要以禾本科植物为食物。过去我国学者对于其食量和食性进行过观测^[14], 通过对不同龄期及密度条件下亚洲小车蝗的取食对牧草产量的影响研究了亚洲小车蝗取食的选择性。结论认为, 亚洲小车蝗对针茅的喜食性更高^[15]。但也有学者研究认为亚洲小车蝗的取食是有偏好的, 喜欢取食羊草^[16-18]。Cease 等人的最新的工作却发现亚洲小车蝗更倾向于取食针茅, 同时该蝗虫在低 N 的人工食料上生长发育表现更好^[19]。在野外笼罩试验中, 低氮处理有更高的存活率和生殖率。由于针茅中氮元素含量低于羊草, 并且在重度放牧的草原上针茅的优势度高于羊草, 因此认为重度放牧通过降低牧草的 N 含量促进亚洲小车蝗的爆发成灾。本研究通过对野外样地的人工施肥, 模拟植物食料的高氮和低氮水平, 选取羊草和克氏针茅为供蝗虫取食的植物, 选择亚洲小车蝗的 5 龄若虫和羽化后 5 d 的成虫, 将 2 种植物配对分组 (HN/ON 或羊草/针茅), 分雌雄对其取食选择性和食量进行系统地研究来测定亚洲小车蝗若虫与成虫不同发育阶段、雌雄不同性别对食料植物 N 元素含量的需求及其取食选择性的差异。

1 材料与方法

1.1 试验地点和时间

试验在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站进行 (北纬 43°38′、东经 116°42′)。该地区草原类型属温带半干旱草原, 海拔 900~1300 m, 北

温带干旱大陆性气候, 年降水量 200~350 mm, 年均气温 -3℃。施肥样地地势平坦, 植被均匀, 其中, 克氏针茅和羊草为优势草种。在试验区内划分出 10 m×10 m 的小区, 设置施肥区 (HN) 和未施肥区 (ON) 分别重复 8 次, 施肥区使用 17.5 g·m⁻² 的 N 素使用水平, 每小区施用尿素 3750 g。施肥时间在每年的 5 月下旬进行, 取食试验为 7 月中下旬。在取食试验的同时测定不同小区中羊草和针茅的 C、N 元素的质量百分比含量。2012 年, 在相同的样地重复 2011 年的试验。

1.2 室内取食选择试验

在 2011 年 7 月中旬野外大量采集亚洲小车蝗的 5 龄蝗蛹, 分别选择大小相似的 5 龄雌雄个体, 单独隔离放入试管中饥饿 24 h 备用。7 月下旬野外交集成虫, 选择大小相似的个体单体隔离饥饿 24 h 备用。在施肥和未施肥样地中, 分别对针茅和羊草进行叶片取样, 牧草采集后对其进行选取, 保持新鲜。整个试验分为 4 个配对组, 分别是 ON 条件下羊草和针茅的配对比较, HN 条件下羊草和针茅的配对比较, 羊草 ON 和 HN 的配对比较, 以及针茅 ON 和 HN 的配对比较。使用塑料的圆形小培养皿加入 2/3 水, 并在培养皿盖上用镊子戳环状排列的 6 个小孔, 将每一个对比组中的针茅和羊草 (或者 ON 和 HN) 用分析天平称重, 草的质量尽量相近 (0.4~0.6 g), 分为 3 份, 依次相间地插入小孔内, 植物的下部插入水中, 以保持植物的新鲜和水分。将插好植物的培养皿放入 10 cm×10 cm×15 cm 的小养虫箱中, 将饥饿 24 h 的蝗虫称重, 然后放入布好植物的小养虫箱中。每组植物、每个性别重复 16 次。将放好植物和蝗虫的小养虫箱放入人工气候箱中。温湿度条件设定为, 温度: 白天 30℃、夜间 20℃, 湿度: 白天 30%、夜间 50%, 光照周期 L:D=12 h:12 h。取食 48 h 后, 把小养虫箱取出, 对于蝗虫和牧草称湿重, 最后在 65℃下烘干 48 h 后称干重。在试验中, 对施氮水平下的每种植物做 8 次不放虫的对照, 用于计算蝗虫取食的牧草生物量干重。最后的计算公式为:

$$\text{蝗虫取食植物的干物质量} = \frac{\text{试验结束对照草干重}}{\text{试验开始对照草鲜重}} \times$$

试验开始样本草鲜重 - 试验结束样本草干重

计算出蝗虫取食的干物质量后, 通过 SPSS 统计软件的独立样本的 *T* 检验分析蝗虫在每个试验组中对 2 种草 (羊草和针茅 或 ON 和 HN) 之间取食量大小的差异性。

通过对比每试验组中, 对 2 种草具体的取食量

的多少, 确定对 2 种草的喜食频次, 如果蝗虫取食没有选择偏好, 在理想状态下对于 2 种草取食的频率, 各为 8 次, 总体上 16 个重复, 通过卡方检验得出取食选择性的结论。

1.3 羊草和针茅 C、N 元素含量测定

运用元素分析仪 Vario TOC cube 对试验中所收集的牧草的 C、N 元素进行测定。首先启动仪器进行预热和 0 点校正检测, 对每个样本进行 65℃ 条件下烘干 24 h, 结束后对每个样本立即进行取样。取样时使用高精度电子天平称量 5 mg 左右(精度为百万分之一), 并将每个样本放入准备好的标准锡纸包中, 包好后使用镊子将锡纸中空气压出, 以免空气中的氮气干扰试验。同时, 保证锡纸包的密封性, 如果发现锡纸破裂则立即更换并重新包样, 一切完

毕后将样本放入进样盘。作 3 个重复的空白样以后, 使用标准物质进行仪器校正(6 个), 选择 5 mg、120 s 的模式对每个样本测定。最后计算出样品的 C 和 N 含量。

2 结果与分析

2.1 不同牧草的 C、N 元素含量分析

2.1.1 羊草-针茅 通过元素测定仪的检验(图 1), 在未施肥样地中羊草中 N 的含量高于针茅($t=2.519$, $P=0.03$), C 元素含量相当($t=0.108$, $P=0.916$), 碳氮比羊草明显小于针茅($t=2.746$, $P=0.021$)。对于施肥样地的检测结果: 羊草的 N 含量远高于针茅($t=4.901$, $P=0.001$), 而碳氮比要小于针茅($t=4.59$, $P=0.002$), C 元素含量差异不大($t=-0.819$, $P=0.432$)。

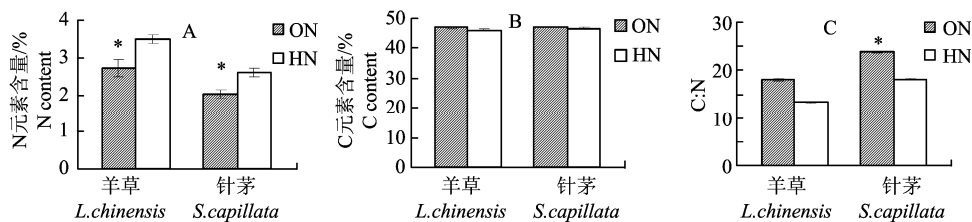


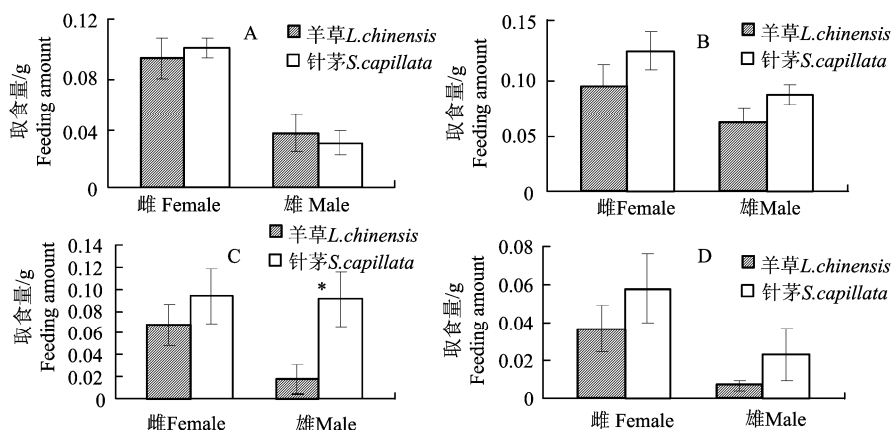
图 1 羊草与针茅的氮与碳的含量及碳氮比

Figure 1 C and N contents and C-N ratios in *L. chinensis* and *S. capillata*

表 1 亚洲小车蝗 5 龄蛹期对不同组合食物的取食选择性频率及 χ^2 检验显著性

Table 1 5th instars of *O. asiaticus* feeding selection frequency on different food and chi-square test significance level

年份 Year	雄雌 Gender	ON		HN		羊草 <i>L. chinensis</i> HN:ON (<i>P</i>)	针茅 <i>S. capillata</i> HN:ON (<i>P</i>)
		羊草:针茅 (<i>P</i>) <i>L. chinensis</i> : <i>S. capillata</i>	羊草:针茅 (<i>P</i>) <i>L. chinensis</i> : <i>S. capillata</i>	羊草:针茅 (<i>P</i>) <i>L. chinensis</i> : <i>S. capillata</i>	羊草:针茅 (<i>P</i>) <i>L. chinensis</i> : <i>S. capillata</i>		
2011	♀	6:10(0.317)	4:10(0.077)	6:10(0.317)	7:9(0.617)		
	♂	8:8(1.000)	4:9(0.141)	7:7(1.000)	4:11(0.059)		
2012	♀	3:5(0.482)	4:6(0.527)				
	♂	2:6(0.157)	3:7(0.206)				



A, B: 2011; C, D: 2012; A, C: ON; B, D: HN

图 2 亚洲小车蝗 5 龄蝗蛹对羊草-针茅取食量选择比较

Figure 2 Feeding amount of 5th instars of *O. asiaticus* on *L. chinensis* or *S. capillata*

2.1.2 ON-HN 通过图 1 还可以比较不使用 N 肥 (ON) 和使用 N 肥 (HN) 的羊草 (针茅) N 元素含量情况。施肥样地羊草 N 含量明显高于未施肥的样地 ($t=2.833, P=0.018$), C 元素含量差异不大 ($t=1.997, P=0.082$), 未施肥样地碳氮比高于施肥样地 ($t=2.878, P=0.016$)。对于针茅来说, 所表现的情况与羊草相同, 施肥样地的 N 含量高于未施肥 ($t=3.158, P=0.01$), C 元素含量依旧差异不大 ($t=0.445, P=0.666$), 碳氮比未施肥样地较高 ($t=3.221, P=0.011$)。

2.2 N 元素含量对于蝗虫取食性的影响

2.2.1 蛹期 在蛹期 (表 1 及图 2), 亚洲小车蝗在不施肥情况下, 雌性 ($t=0.465, P=0.645$) 和雄性 ($t=0.408, P=0.686$) 蛹期对羊草和针茅没有取食选择性, 而且取食量也没有差异。2012 年, 雄性蝗虫对于

针茅的取食量比羊草大 ($t=2.569, P=0.023$), 雌性蝗虫的取食量和选择性没有太大差异 ($t=0.739, P=0.41$)。在施肥样地中取草喂食, 雌性幼虫对于针茅草的选择性略高, 然而取食量没有差异 ($t=1.012, P=0.32$), 雄性蝗虫没有选择性 ($t=1.118, P=0.272$)。2012 年, 雄性蝗虫 ($t=0.844, P=0.41$) 和雌性蝗虫 ($t=0.961, P=0.35$) 取食量没有差异性, 两者取食选择性没有差异。

通过羊草施肥和未施肥的对比可以看出 (表 1 及图 3): 5 龄蝗蛹时期, 雌性 ($t=1.303, P=0.202$) 和雄性 ($t=0.813, P=0.423$) 蝗虫对于 ON 或者 HN 的羊草没有明显选择性, 对 ON 的取食量略高。而在针茅的实验中, 雌性蝗蛹对于 ON 和 HN 的反应不明显 ($t=0.048, P=0.962$), 雄虫略喜食 HN 草, 但差异不显著 ($t=1.145, P=0.159$)。

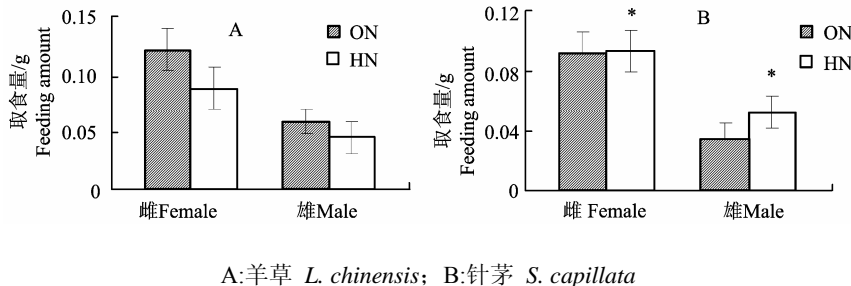


图 3 亚洲小车蝗 5 龄蝗蛹对羊草-针茅取食量选择比较

Figure 3 Feeding amount of 5th instars of *O. asiaticus* on unfertilized or fertilized *L. chinensis* and *S. capillata*

表 2 亚洲小车蝗成虫对不同组合食物的取食选择性频次及 χ^2 检验显著性

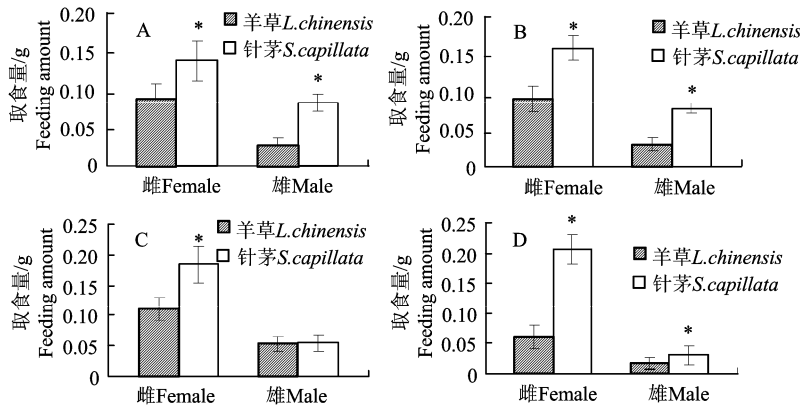
Table 2 Adult of *O. asiaticus* feeding selection frequency on different food and chi-square test significance level

年份 Year	雄雌 Gender	ON		HN	
		羊草: <i>L. chinensis</i>	针茅: <i>S. capillata</i>	羊草: <i>L. chinensis</i>	针茅: <i>S. capillata</i>
2011	♀	6:8(0.592)		3:12(0.016)	
	♂	2:13(0.003)		1:14(0.0004)	
2012	♀	3:7(0.026)		0:10(0.002)	
	♂	4:6(0.527)		0:10(0.002)	

2.2.2 成虫 在未施肥(ON)条件下 (表 2 及图 4), 亚洲小车蝗成虫更喜食针茅草, 取食量也增大, 雌性蝗虫在取胜频次上无差异, 但取食量表现显著差异 ($t=1.909, P=0.042$)。雄性蝗虫表现出极显著的差异性 ($t=3.383, P=0.002$), 对于针茅表现出较高的兴趣。2012 年, 雌性蝗虫与 2011 年趋势一致 ($t=1.972, P=0.06$), 而雄性蝗虫却表现无差异 ($t=0.108, P=0.915$)。在施肥(HN)样地试验中, 雌性 ($t=-2.572, P=0.015$) 和雄性 ($t=3.715, P=0.001$) 均喜食针茅草。2012 年, 雌性 ($t=-4.254, P=0.001$) 和雄性 ($t=2.783,$

$P=0.013$) 蝗虫在取食选择性上表现出了巨大的差异性, 对于针茅的取食量明显较高。

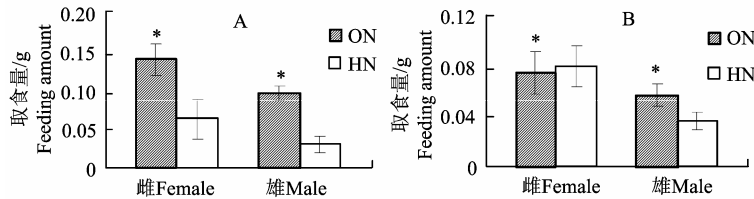
通过羊草施肥(HN)和未施肥(ON)试验的对比可以看出 (表 2 及图 5), 成虫时期, 雌性 ($t=2.922, P=0.007$) 和雄性 ($t=2.072, P=0.047$) 蝗虫明显趋向于未施肥(ON)的羊草, 而且取食量对于 ON 比 HN 也大很多, 特别是雌性蝗虫表现明显。在针茅试验中, 雄性蝗虫也趋向于 ON 针茅, 取食量也比 HN 高 ($t=2.055, P=0.049$), 但雌性蝗虫没有明显差异性 ($t=0.187, P=0.853$)。



A,B: 2011; C,D: 2012; A, C: ON; B, D: HN

图 4 亚洲小车蝗成虫对羊草-针茅取食量的对比

Figure 4 Feeding amount of adult of *O. asiaticus* on *L. chinensis* or *S. capillata*



A:羊草 *L. chinensis*; B:针茅 *S. capillata*

图 5 成虫 ON-HN 取食量的对比

Figure 5 Feeding amount of adult of *O. asiaticus* on unfertilized or fertilized *L. chinensis* and *S. capillata*

3 讨论

经测定，羊草中的 N 含量要高于针茅，而且施用 N 肥可以显著地提高羊草和针茅的 N 含量。我们通过亚洲小车蝗对不同 N 含量的选择取食性试验发现，5 龄蝗蝻期对于羊草和针茅的选择取食表现并不明显，取食量的差异也很小。2 年相同的试验中，亚洲小车蝗蝗蝻均没有表现出对于针茅或羊草显著的取食选择性。虽然蝗蝻在取食频次和取食量上都以低氮植物或针茅为高，但没有达到统计显著性的水平。这可能因为若虫时期取食量相对较小，蝗虫摄入牧草中的 N 元素相对较少，对蝗虫的生长发育影响小，因此对食物的选择没有明显差异。这种观点与传统上的认识是相悖离的，因为 5 龄蝗蝻是亚洲小车蝗体重增长最快的发育阶段，理论上蝗虫在生长发育最快的阶段需求大量的 N 元素来合成蛋白质，以满足蝗虫的需要。通过我们的试验说明，对于雌性亚洲小车蝗蝗蝻来说，N 元素不是取食选择性和食量的决定因素。

在成虫阶段，亚洲小车蝗的雌雄性个体均表现为更喜食针茅草，且取食量增大，但 2012 年的试验中，雄性蝗虫都没有表现出取食选择以及食量的差

异性。与之相比，羊草和针茅施肥样地(HN)的试验，无论 2011 年还是 2012 年的研究结果，雌性和雄性的选择性都表现明显，对于针茅的取食频率和取食量都很高。在羊草未施肥(ON)和施肥(HN)的试验中，亚洲小车蝗无论雌性还是雄性，选择未施肥(ON)羊草的频率以及取食量明显高于施肥(HN)羊草。以上结果说明了亚洲小车蝗成虫更加喜爱低 N 含量的针茅草。在针茅的未施肥(ON)和施肥(HN)的选择性试验中，雄性小车蝗表现出更喜食 ON 针茅，取食量也相对较高。但是雌性表现为更喜食 HN 针茅，食量也略大，这是因为成年雌性需要更多的 N 元素为生殖做准备，而 ON 针茅中的 N 元素含量不能满足其需要，通过选择 HN 针茅可以弥补 N 元素的不足，所以与雄性对比表现完全相反。这说明，在能满足生长发育以及繁殖的情况下，亚洲小车蝗特别是雄性蝗虫更喜欢低 N 的植物作为食物。

通过试验结果可以发现，亚洲小车蝗对于羊草和针茅等不同含 N 量植物的取食选择性随发育时期（蝗蝻、成虫）和性别（雌、雄）而变化，蝗虫会根据其自身发育的需求，对不同含 N 量的植物的选择进行调整，但总体上该虫趋向于取食低 N 含量的植物。由于雌性蝗虫和雄性蝗虫的生命体征不同，

在不同的生命阶段对于 N 元素变化的反应表现出不同的需求, 实际上在多种蝗虫中也报道了蝗虫对 N 元素的需要存在着量的限制, 蝗虫对食物的选择是在高低 N 含量食物间转移, 最后趋向于一个稳定的 C:N 比值上。总体上看, 在内蒙古草原, 牧草 N 元素含量不是亚洲小车蝗取食的限制因素。

参考文献:

- [1] Robert W S, Nicolas B G. Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes[J]. *Ecology*, 2000, 81(1): 127-140.
- [2] Elser J J, Fagan W F, Denno R F. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. *Nature*, 2000, 408: 578-580.
- [3] Mattson W J. Herbivory in relation to plant nitrogen content[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1980, 11: 119-161.
- [4] Bernays E A. Regulatory mechanisms in insect feeding[J]. Chapman & Hall, 1995, 279-302.
- [5] Schoonhoven L M, Jermy T, Van Loon J J A. Insect-plant biology: from physiology to evolution[M]. London: Chapman & Hall, 1998: 330-352.
- [6] Markow T.A, Raphael B, Dobberfuhl D, et al. Elemental stoichiometry of *Drosophila* and their hosts[J]. *Functional Ecology*, 1999, 13(1): 78-84.
- [7] Fischer K, Fiedler K. Response of the copper butterfly *Lycaena tityrus* to increased leaf nitrogen in natural food plants[J]. *Oecologia*, 1999, 124: 235-241.
- [8] Jiang M, Cheng J. Feeding, oviposition and survival of overwintered rice water weevil (Coleoptera: Curculionidae) adults in response to nitrogen fertilization of rice at seedling stage[J]. *Applied Entomology and Zoology*, 2004, 38: 543-549.
- [9] Simpson S J, Raubenheimer D. The hungry locust[J]. *Adv Study Behav*, 2000, 29: 1-44.
- [10] Simpson S J, Raubenheimer D. The geometric analysis of nutrient-allelochemical interactions: a case study using locusts[J]. *Ecology*, 2001, 82: 422.
- [11] Behmer S T, Joern A. Coexisting generalist herbivores occupy unique nutritional feeding niches[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 1977.
- [12] Behmer S T. Insect herbivore nutrient regulation[J]. *Annu Rev Entomol*, 2009, 54: 165.
- [13] Berner D, Blanckenhorn W U, Koner C. Grasshoppers cope with low host plant quality by compensatory feeding and food selection: N limitation challenged[J]. *OIKOS*, 2005, 111: 525-533.
- [14] 关敬群, 魏增柱. 亚洲小车蝗食量测定[J]. *昆虫知识*, 1989, 26(1): 8-11.
- [15] 卢辉, 余鸣, 张礼生, 等. 不同龄期及密度亚洲小车蝗取食对牧草产量的影响[J]. *植物保护*, 2005, 31(4): 55-58.
- [16] 李鸿昌, 王征, 陈永林. 典型草场上三种蝗虫成虫期食物消耗量及其利用的初步研究[J]. *生态学报*, 1987, 7(4): 331-338.
- [17] 李鸿昌, 席瑞华, 陈永林. 内蒙古典型草原蝗虫食性的研究. 笼罩供食下的取食特征[J]. *生态学报*, 1983, 3(3): 214~228.
- [18] 席瑞华, 刘举鹏. 不同食料植物对亚洲小车蝗生长和生殖力的影响[J]. *昆虫知识*, 1984(4): 153-155.
- [19] Cease A J, Elser J J, Ford C F, et al. Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content [J]. *Science*, 2012, 335: 467-469.