

亚热带阔叶林植物叶片虫食特征研究

刘志国^{1, 2, 3}, 景军¹, 李恺¹, 蔡永立²

1. 华东师范大学生命科学学院, 上海 200062; 2. 华东师范大学资源与环境学院, 上海 200062;
3. 国家海洋局东海环境监测中心, 上海 200137

摘要: 植物与昆虫是森林生态系统的重要组成成分, 两者通过长期的协同进化形成了密切的相互关系, 在森林生态系统中发挥着承上启下的作用, 连接了初级生产和高级消费, 是森林生态系统中重要的动态中心。植物叶片的虫食特征是植物与昆虫相互作用关系的重要表征。选取福建梅花山和浙江天童两地 76 种常绿阔叶林植物为研究对象, 采用野外调查与室内统计分析相结合的方式对植物叶片的虫食率和虫食频度进行了研究, 以期了解亚热带常绿阔叶林植物叶片所面临的食叶昆虫取食压力。结果表明: 76 种植物平均虫食率为 7.21%, 虫食频度为 32.95%。多数植物的叶片虫食率低于 10%, 叶片虫食频度主要分布在 10%~60% 之间。乔木种与灌木种、优势植物与伴生植物之间的叶片虫食率和虫食频度均不存在显著差异 ($P>0.05$)。超过 60% 的叶片虫食率和虫食频度发生在展叶期。福建梅花山常绿阔叶林植物的叶片虫食率 ($P=0.012$) 和虫食频度 ($P=0.74$) 均高于浙江天童。植物幼叶的虫食率随着海拔的升高而下降。以上结果表明, 常绿阔叶林植物的叶片虫食强度介于热带雨林 (11.1%) 和温带森林 (7.1%) 之间, 展叶期是叶片虫食发生的主要阶段, 表现出过渡性特征; 叶片的虫食在不同生活型和优势程度的植物间存在差异; 叶片虫食率随纬度的升高和海拔的上升而降低。

关键词: 常绿阔叶林; 虫食率; 虫食频度; 展叶

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1674-5906 (2013) 01-0078-07

引用格式: 刘志国, 景军, 李恺, 蔡永立. 亚热带阔叶林植物叶片虫食特征研究[J]. 生态环境学报, 2013, 22(1): 78-84.

LIU Zhiguo, JING Jun, LI Kai, CAI Yongli. Insect herbivory characteristic on leaves of plant species in the evergreen broad-leaved forests [J]. Ecology and Environmental Sciences, 2013, 22(1): 78-84.

在陆生群落中几乎所有植物种类都很难幸免于植食性动物的取食, 其中植食性昆虫的取食尤为明显^[1]。昆虫取食叶片不仅直接导致叶面积缺失或叶组织损伤, 影响到植物的光合作用, 进而对植物的生长、竞争和生殖分配产生影响, 并最终导致植物适合度的下降; 而且也可能对群落的生物多样性和植物的进化产生影响^[2-6]。

在热带森林中, 叶片的年平均虫食率达 11.1%, 一些位于林窗中种类的虫食率可能更高 ($>15\%$)^[7-8]。郑征等对我国西双版纳热带次生林的研究发现, 6 种林窗内幼树的虫食损失率超过 30%^[9]。尽管温带落叶阔叶林的虫食率与热带雨林相比的虫食率相对较低 (平均 7.1%)^[7], 但是这种比例的虫食率仍然会对植物产生严重的影响^[2, 10-12]。有研究甚至认为植物虫食的损失大约与植物在生殖上的投入相当^[13]。

我国常绿阔叶林分布最广、面积最大, 类型复杂多样, 是全球常绿阔叶林的主体。目前对植物与食叶昆虫相互作用的认识主要来自于对温带落叶植物和热带雨林植物的研究, 而对常绿阔叶林中植

物与昆虫关系的了解还不多, 目前仅有一些常绿阔叶林采用不连续的随机取样调查方法研究虫食及一些植物叶片虫食状的报道^[14-15]。亚热带常绿阔叶林是热带和温带之间重要的过渡植被类型, 夏季炎热多雨, 冬季少雨寒冷, 其生物组成与群落结构与常年高温的热带和具有寒冷冬季的温带和寒带地区均有较大差别, 这将导致亚热带常绿阔叶林群落可能呈现出与热带和温带地区截然不同的叶片虫食特征。

1 研究区概况

本研究分别在中国福建梅花山国家级自然保护区 (2007—2008) 和浙江天童国家森林公园内进行 (2009—2010)。

福建梅花山国家级自然保护区, 地处福建省西南部, 东经 116°45'25"—116°57'24", 北纬 25°15'24"—25°35'44", 位于福建西南部, 是武夷山脉南段与博平岭之间的玳瑁山麓, 上杭、连城、新罗 3 县 (区) 交界的毗连地带, 总面积 22 168.5 hm^2 , 其中核心区面积 1 268.3 hm^2 。保护区位于中亚热带的南缘, 气候具有从南亚热带向中亚热带过渡的特点。年平

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30570329); 上海市科委项目 (06ZR14129); 上海市启明星跟踪项目 (10QH1400700)

作者简介: 刘志国 (1982 年生), 男, 工程师, 博士, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: liuzhiguo150@163.com

收稿日期: 2012-10-10

均气温 13~18℃, 1 月平均气温 7.5~8.3℃, 7 月平均气温 22.9~23.8℃, 极端最低气温-5.5℃, 极端最高气温 35℃; 日均气温 $\geq 10^\circ\text{C}$ 的活动积温 4500~5100℃; 年平均降水量 1700~2200 mm; 全年无霜期 290 d; 年平均相对湿度 70%~96%。年平均蒸发量在 1000 mm 左右。保护区内土壤具有明显的垂直地带性, 从山麓到山顶依次为红壤、黄红壤、黄壤, 自然保护区地带性植被为常绿阔叶林, 但目前多为次生林, 且以常绿针阔叶混交林和常绿阔叶与毛竹混交林为主。

天童国家森林公园位于浙江省宁波市鄞县东南部, 地理位置 29°48'N, 121°47'E, 属于典型亚热带气候, 全年温暖湿润。该地森林植被保存良好, 是浙江省东部丘陵地区地带性植被类型一块难得的代表性地段。年平均气温为 16.2℃; 最热月出现在 7 月, 平均温度为 28.1℃; 最冷月出现在 1 月, 平均气温为 4.2℃; 大于 10℃的年积温为 5166.2℃, Kira 温暖指数为 135℃·月, 寒冷指数是-0.8℃·月, 无霜期 237.8 d。年平均降水量为 1374.7 mm, 多集中在夏季 (6-8 月), 占全年降水量的 35%~40%, 冬季 (12-2 月) 冷而干燥, 雨量仅占全年的 10%~15%, 春季雨量一般大于秋季。因受梅雨峰系和台风影响, 年内降水主要有两个高峰, 各在 5、6 月和 7、8 月。年平均相对湿度达 82%, 变率不大, 各季之间最大变率在 5% 以下。年蒸发量为 1320.1 mm, 小于降水量, 只有 7-10 月蒸发量稍大于降水量。雨量充沛, 热量充足, 雨热同季有利于植物生长。土壤主要为山地黄红壤, 成土母质主要是中生代的沉积岩和部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩残积风化物。土壤厚薄不一, 一般在 1 m 左右, 质地以中壤至重壤为主, 全氮和有机质含量较高, 一般在 0.2%~0.4% 和 3%~5% 之间, 土壤 pH 值多为 4.5~5.0。

2 材料与方法

2.1 研究对象

本文分别研究了梅花山 14 科的 38 种植物, 包括 16 种乔木和 22 种灌木。浙江天童 18 科 38 种植物, 包括 20 种乔木和 18 种灌木。为便于调查, 所选择的灌木为成年植株, 乔木种均为生长于林下的高 2~5 m 的幼树。

2008 年 3 月和 2010 年 4 月起, 分别在福建梅花山和浙江天童国家森林公园进行试验, 每种植物选择 6~10 棵健壮植株。在爆芽前, 每株随机标定不同方位的 5~7 个叶芽, 每个叶芽出叶后均抽生为一个新生枝条, 待爆芽出叶后, 自新生枝条基部向上编号标记枝条所有叶片。通过这种方法可以确定叶片是否完全损失, 减少由于叶片完全被食造成的

误差, 每种植物调查叶片不少于 200 片。

2.2 叶片虫食率与虫食频度

展叶期间, 每 3 天测定一次植物叶片虫食率和虫食频度, 每 3 天以带网格的透明塑料片 (10 格·cm²) 测量叶片虫食面积 (在塑料片上依据叶片剩余部分描绘后测得) 和潜在完整叶片面积 (剩余面积与虫食面积之和)。虫食频度 (%) = (虫食叶片个数/总叶片数) × 100%; 叶片虫食率 (%) = (叶片虫食面积/完整叶片面积) × 100%, 消失的叶片记为 100%。叶片的虫食损失以损失比例来表示。当叶片被昆虫卷起时, 将叶片展开后再进行测量, 明显由于风吹、枝条掉落等其他非虫食原因造成的叶片损失不计入。植物展叶完成后, 每月进行一次虫食调查。植物展叶完成后, 每月进行一次虫食调查。

此外, 在 5 个海拔高度 (455、672、902、1200 和 1400 m) 上选择了分布较广的 6 种植物来比较海拔高度对叶片虫食率的影响。6 种植物分别为: 格药枥 *Eurya muricata*、毛冬青 *Ilex pubescens*、米槎 *Castanopsis carlesii*、木荷 *Schima superba*、南岭栲 *Castanopsis fordii*、乳源木莲 *Manglietia yuyuanensis*, 取样方法同上。

2.3 数据处理与统计分析

所有数据用 Origin 8.0 分析处理, 不同类型和优势程度植物叶片的虫食采用方差分析 (ANOVA) 进行差异显著性检验, 根据方差齐性的检验结果选择最小显著性差异 (LSD) 或是 Tamhane's T2。

3 结果

3.1 叶片虫食的分布格局

从研究结果可以看出 (图 3-1), 不同植物的叶片虫食率相差很大, 叶片年平均虫食率为 7.21%, 最高为福建梅花山的三花冬青 *Ilex triflora* (25.87%), 最小为浙江天童的皱柄冬青 *Ilex kengii* (0.82%), 在两地 76 种 (含两地重复) 被调查的常绿阔叶林植物中, 叶片虫食率小于 5% 的有 26 种, 占总数的 34.2%; 5%~10% 的共有 36 种, 占总数的 47.3%; 10%~15% 的共有 11 种, 占总数的 14.4%; 15% 以上的共有 3 种, 仅占总数的 3.9%。福建梅花山常绿阔叶林植物的平均叶片虫食率 (8.58%) 显著高于浙江天童 (5.84%) ($P=0.012$)。

76 种常绿阔叶植物叶片年平均虫食频度为 32.95%, 最高为狗骨柴 *Diplospora dubia* (75.00%), 最小为绒毛润楠 *Machilus velutina* (9.76%) 二者均出现在福建梅花山, 大多数植物叶片的虫食频度集中在 10%~60% 间 (图 2)。福建梅花山常绿阔叶林植物的平均叶片虫食频度 (33.56%) 略高于浙江天童 (32.96%), 但无显著差异 ($P=0.74$)。

虽然植物受到了食叶昆虫的取食, 但是多数叶

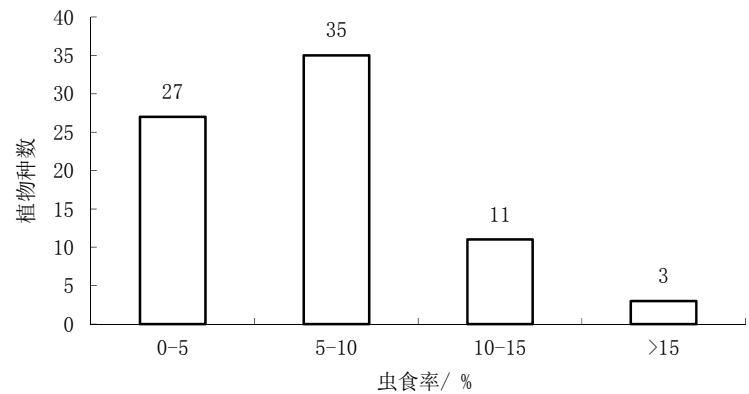


图1 常绿阔叶植物叶片虫食率分布格局

Fig. 1 Distribution of insect herbivory rate of evergreen broad-leaved plants

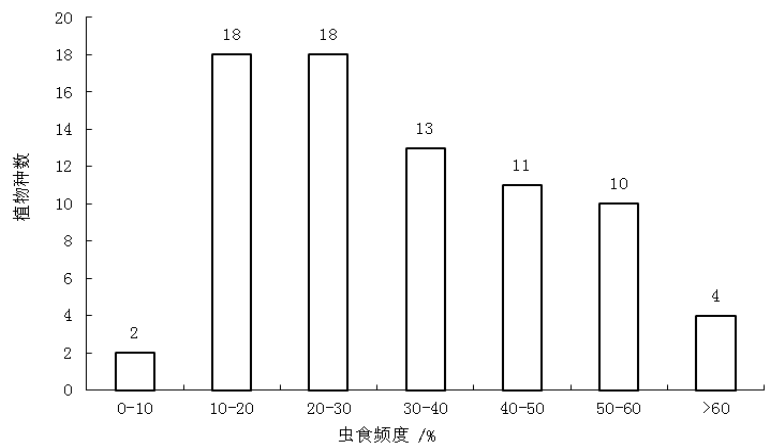


图2 常绿阔叶植物叶片虫食频度分布格局

Fig. 2 Distribution of insect herbivory frequency of evergreen broad-leaved plants

片仍然保持完整。而对于受到昆虫取食伤害的叶片，叶片损失以中低比例为主，虫食率超过40%的叶片数目较少，根据叶片虫食结构的不同，浙江天童38种植物可以分为两种类型：

1) 连蕊茶 *Camellia fraterna* 等20种植物，叶片虫食频度较低(大多低于30%)，受损叶片的虫食率以10%以下为主，中、高强度的叶片取食出现的很少，虫食大多发生在展叶期间。

2) 细齿柃 *Eurya nitida* 等18种植物，叶片虫食频度较高(大多高于40%)的受损叶片虫食率以10%以上的中、高强度为主，部分种类如山矾 *Symplocos lancifolia*、薯豆 *Elaeocarpus japonicus* 等在展叶完成后仍受到昆虫的反复取食。

3.2 不同类型植物的叶片虫食

乔木种平均虫食率(7.02%)低于灌木种的平均虫食率(7.52%)，二者没有显著差异($P=0.62$)；平均虫食频度上，乔木(35.51%)高于灌木(30.25%)，没有显著差异($P=0.13$)。优势植物平均虫食率(6.94%)略低于伴生种(7.23%)；优势种平均虫食频度(37.81%)高于伴生种(31.26%)，

两者均无显著差异($P>0.05$) (表1)。虽然叶片虫食频度明显低于乔木伴生种($P=0.020$)，但优势乔木种的虫食率高于乔木伴生种($P=0.067$)；灌木优势种与灌木伴生种虫食频度相差不多，但灌木伴生种的叶片虫食率($P=0.19$)高于灌木优势种(表1)。

表1 不同类型植物叶片虫食
Table 1 The leaf herbivory of different style plants

植物	优势种		伴生种	
	虫食率/%	虫食频度/%	虫食率/%	虫食频度/%
乔木	8.10±6.39	32.31±14.85	5.27±3.28	46.82±15.54
灌木	6.42±3.77	30.14±16.19	9.04±2.26	30.56±15.33
平均	6.94±3.32	37.81±16.56	7.23±5.22	31.26±15.37

注：表中数值为平均值±标准差

3.3 叶片虫食的时间格局

从叶片虫食的发生时间来看，浙江天童38种植物叶片展叶期平均叶片虫食率3.95%，大多数植物叶片展叶期的虫食的比例超过全年的60%；展叶期平均虫食频度为20.65%，占全年虫食频度的62.67% (表2)，表明展叶期是叶片发生虫食的高峰时间，只有杨梅 *Myrica rubra*、杜英 *Elaeocarpus*

decipiens、光叶山矾 *Symplocos lancifolia* 和薯豆 *Elaeocarpus japonicus* 4 种植物的主要虫食阶段发生在叶片展叶完成后。

3.4 海拔对幼叶虫食的影响

研究比较了在不同海拔高度分布较广的 6 种常绿植物叶片的虫食率。由表 3 可看出，6 种植物叶

片虫食率的变化规律基本一致：即随着海拔的升高，叶片虫食率呈现下降趋势。在不同海拔高度上，6 种植物叶片虫食率的平均值表现为：1 400 m<1 200 m> 902 m< 672 m< 455 m，特别是海拔 1 200 m 以上除乳源木莲外，其它各常绿植物的幼叶虫食率均明显下降。

表 2 常绿阔叶林植物虫食特征
Table 2 Characters of herbivory on leaves of plants in evergreen broad-leaved forest

植物种	生活型	优势度	展叶期虫食率/%	全年虫食率/%	百分比/%	展叶期虫食频度/%	全年虫食频度/%	百分比/%
细叶青冈	T	C		1.29±0.32			12.03±4.32	
红楠	T	C		1.48±0.12			16.41±6.43	
水团花	T	C		3.29±1.32			11.31±3.39	
建润楠	T	C		3.70±1.46			61.90±12.98	
深山含笑	T	D		4.38±2.01			8.33±3.23	
黄樟	T	C		6.95±2.45			37.41±10.31	
甜槠	T	C		7.60±1.90			43.40±14.32	
木荷	T	D		7.90±1.67			50.80±16.23	
罗浮锥	T	C		7.97±2.03			41.32±18.32	
厚皮香	T	D		8.97±3.01			50.00±15.23	
栲树	T	D		9.00±0.22			50.11±10.93	
上杭锥	T	D		9.70±4.23			49.10±8.32	
杨梅	T	C		9.78±3.12			20.96±7.43	
少叶黄杞	T	C		12.11±5.32			16.67±4.32	
乳源木莲	T	C		12.50±3.31			16.66±2.31	
猴欢喜	T	D		12.81±2.19			36.66±8.32	
单耳铃	S	D		1.06±0.38			14.29±1.98	
绒毛润楠	S	D		1.92±0.65			9.76±2.93	
黄瑞木	S	C		2.36±0.32			32.34±11.33	
交让木	S	C		2.67±0.76			19.47±2.32	
辣汁树	S	C		3.37±1.93			16.98±4.31	
鹿角杜鹃	S	C		4.56±2.03			20.37±4.65	
狗骨材	S	C		5.75±1.03			75.01±22.55	
油茶	S	C		6.51±1.76			38.93±7.32	
山矾	S	C		6.67±1.93			20.00±3.14	
赤楠	S	C		6.95±2.03			11.46±3.37	
格药铃	S	D		7.67±3.31			29.18±6.43	
毛冬青	S	C		7.72±2.87			20.99±8.32	
小叶乌饭树	S	C		8.20±1.98			20.44±10.32	
黄栀子	S	C		9.74±4.32			15.56±3.42	
大萼两广黄瑞木	S	C		9.90±4.33			49.60±15.43	
乌饭树	S	C		11.43±2.98			31.23±9.32	
连蕊茶	S	D		11.59±2.09			60.24±18.32	
老鼠矢	S	C		13.8±3.21			52.77±19.01	
石斑木	S	C		14.64±4.32			51.67±16.43	
石笔木	S	C		21.71±4.87			45.44±20.31	
冬青	S	C		22.71±8.32			51.55±17.47	
三花冬青	S	C		25.87±10.54			54.80±18.32	
格药铃	S	D	3.50±0.34	5.52±1.03	63.41	19.19±6.87	27.28±7.32	70.34
连蕊茶	S	D	3.08±1.01	5.40±0.77	57.04	25.31±4.62	32.66±6.32	77.50
细齿铃	S	C	2.88±0.36	4.71±1.01	61.15	9.13±3.13	16.72±7.23	54.61
山矾	S	D	4.95±0.83	6.67±1.87	74.21	28.52±8.54	46.62±12.16	61.18
苦槠	T	C	5.64±1.98	10.15±2.03	55.56	28.34±10.22	45.60±19.32	62.15
米槠	T	D	6.59±1.22	10.85±1.88	60.74	28.12±7.62	38.59±10.76	72.87
青冈	T	C	4.29±2.46	7.25±2.42	59.17	32.34±8.56	54.18±19.32	59.69

注：植物种按生活型分为乔木（T）和灌木（S），优势种（D）和伴生种（C）

续表 2

植物种	生活型	优势度	展叶期虫食率/%	全年虫食率/%	百分比/%	展叶期虫食频度/%	全年虫食频度/%	百分比/%
皱柄冬青	T	C	0.60±0.17	0.82±0.21	73.17	8.79±2.36	9.84±4.33	89.33
虎皮楠	T	C	3.26± 1.83	3.32±2.29	98.19	11.01±5.67	24.47±3.26	44.99
交让木	T	C	2.39±1.34	3.37±1.93	70.92	7.97±5.15	17.59±3.39	45.31
细叶青冈	T	C	4.39±2.98	6.88±6.13	63.81	32.60±5.65	39.61±7.38	82.30
云山青冈	T	C	5.17±3.02	6.94±5.45	74.50	42.94±7.34	47.77±12.11	89.89
栲树	T	D	4.78± 1.03	7.90±2.90	60.51	32.18±10.82	49.54±19.81	64.96
长叶石栎	T	C	3.80±0.87	4.57±1.46	83.15	32.25±6.14	38.52±8.10	83.72
天竺桂	T	C	4.90±1.68	5.61±2.01	87.34	26.43±5.43	30.73±6.34	86.01
浙江新木姜子	T	C	1.99±0.66	2.81±1.03	70.82	20.47±3.71	28.17±7.32	72.67
红楠	T	C	5.26±1.46	8.26±3.52	63.68	21.24±10.82	24.94±10.99	85.16
华东楠	T	C	5.13±0.87	8.99±1.29	57.06	8.46±2.85	23.38±8.13	36.18
黄丹木姜子	T	C	3.90± 1.32	5.29±1.64	73.53	23.47±8.04	33.28±10.32	70.52
深山含笑	T	C	6.22±1.32	7.28±2.39	85.43	4.23±1.79	17.11±4.21	24.72
杨梅	T	C	4.28±0.97	14.08±2.43	30.40	17.39±5.53	51.59±11.43	33.71
赤楠	S	C	1.56±1.01	2.60±1.83	60.00	6.04±2.01	28.17±6.32	21.44
狗骨柴	S	C	3.95±1.87	5.35±3.86	73.83	12.11±3.15	25.99±8.43	46.59
老鼠矢	S	C	5.72±1.11	6.62±1.31	86.40	21.01±4.28	30.09±9.76	69.82
光叶山矾	S	C	2.85±0.42	6.84±2.62	41.67	12.96±4.47	26.27±11.23	49.33
羊舌树	T	C	5.84±1.07	10.51±4.28	55.57	30.70±10.03	41.39±15.32	74.17
黄牛奶树	T	C	5.76±1.04	8.25±1.52	69.82	39.97±8.91	47.78±14.83	83.65
厚皮香	S	C	1.07±0.21	1.84±0.12	58.15	10.63±1.08	16.50±5.32	64.42
窄基红褐桉	S	D	1.88±0.08	2.17±0.14	86.64	22.28±2.78	25.51±6.83	87.34
细枝桉	S	C	1.86±0.02	2.32±0.06	80.17	14.00±1.36	16.84±4.32	83.14
杨桐	S	C	1.79±0.11	2.02±0.46	88.61	10.79±2.03	14.33±4.01	75.30
马银花	S	D	4.36±1.89	5.49±3.49	79.42	25.38±9.62	29.53±7.32	85.95
披针叶茴香	S	C	4.52±2.03	6.52±3.76	69.33	16.35±1.05	17.33±3.89	94.35
欒木	S	C	2.61±0.23	3.40±0.31	76.76	11.52±2.15	23.35±6.23	49.34
华东木犀	T	C	2.17±0.31	2.44±0.46	88.93	17.68±3.47	22.91±7.98	77.17
杜英	T	C	2.93±0.90	9.35±1.04	31.34	22.45±9.60	57.34±16.32	39.15
薯豆	T	C	1.06 ±0.86	4.97±2.06	21.33	4.85±1.71	34.99±9.832	13.86
木荷	T	D	6.56±0.65	8.90±1.66	73.71	45.67±12.46	72.46±20.32	63.03

注: 植物种按生活型分为乔木 (T) 和灌木 (S), 优势种 (D) 和伴生种 (C)

表 3 福建梅花山不同海拔高度 6 种植物叶片虫食率
Table 3 The leaf herbivory rate of 6 species at different altitudes in Mt. Meihuashan, Fujian Province

植物名	海拔/m				
	455	672	902	1200	1400
格药桉	7.56±1.54 ^a	7.01±1.86 ^a	6.69±1.07 ^a	5.67±1.44 ^b	5.23±0.56 ^b
毛冬青	4.21±0.65 ^a	4.26±0.51 ^a	4.04±0.87 ^a	2.72±0.34 ^b	2.67±0.22 ^b
甜槠	8.54±1.83 ^a	7.63±1.22 ^a	7.39±1.03 ^a	/	/
木荷	12.94±3.03 ^a	13.73±2.14 ^a	10.67±3.31 ^a	7.91±2.34 ^b	4.66±1.83 ^c
南岭栲	10.78±3.14 ^a	8.16±2.87 ^{a,b}	7.32±2.83 ^b	/	/
乳源木莲	8.92±2.23 ^a	/	/	13.67±8.34 ^b	/
平均虫食率	8.83	8.16	7.22	7.49	4.19

表中数值为平均值±标准差, 不相同字母表示在 $P<0.05$ 水平存在显著性差异

4 讨论

4.1 虫食的分布格局

叶片虫食率和虫食频度反映了植物与食叶昆虫两者作用的激烈程度。研究结果显示, 两地 76 种常绿阔叶林植物叶片平均虫食率为 7.21%, 虫食频度为 32.95%, 这一虫食强度介于温带落叶阔叶林 (7.1%) 和热带雨林之间 (11.1%) [7], 也从另一个方面反映出亚热带常绿阔叶林地区的过渡性特点。

植物虫食率和虫食频度的种间差异受到植物本身和食叶昆虫的双重影响, 一方面植物属性的差异影响植物的虫食, 幼叶含氮量是影响虫食的重要原因, 如欒木、连蕊茶等由于幼叶含氮量较低, 因此不易吸引昆虫的取食。而山矾、长叶石栎等虽然成熟叶片硬度很高, 但是在叶片未完成展叶时, 叶片柔软且含氮量高, 因此反而易招致高强度的取食, 造成其虫食结构以中高强度为主。杨梅、光叶山矾

等植物由于叶片展叶后硬度无明显提高,叶片反复被取食也会造成很多叶片受到高比例的虫食,虫食结果也以中高强度为主。另一方面,取食植物的昆虫种类的差异也是造成不同叶片虫食结构的原因,如叶甲等仅仅造成叶片局部的损失而鳞翅目的幼虫对叶片的取食通常造成单叶 50%以上的面积损失,蝽、沫蝉等昆虫的取食往往会造成整个叶片或者枝条的死亡。

4.2 生长型和优势度对虫食的影响

乔木和灌木是森林群落的重要组成成分,两者生活型不同,在群落中所处的地位也有差异。Lowman^[16]对澳大利亚热带雨林的研究最先发现冠层植物叶片的虫食率明显低于林下植物,随后的一些研究也发现了类似的格局^[17]。这可能是由于小生境的差异造成的,植物冠层的温度更高、更干燥并且更有可能遭到强风和鸟类的袭击,这都会对昆虫的取食行为产生影响^[16]。在本次研究中乔木种的叶片虫食率和虫食频度虽然略低于灌木种,但是未表现出显著差异,这可能与实验取样时乔木种植物的取样高度有关。优势种植物叶片的虫食率高于伴生种但二者没有显著差异,表明在优势种和伴生种所面临的虫食压力相似,并不因优势种植物数量较大而受到的昆虫更多的取食。

4.3 虫食的时间格局

常绿阔叶林植物的虫食主要发生在展叶阶段,由于幼叶的高营养含量,植物的虫率明显高于成熟叶。虽然大多数常绿阔叶林植物叶片的寿命超过一年,而展叶时间只有短短数周,但是在此期间却遭受了大多数的虫食损失。这一虫食格局与热带雨林植物类似,Kursar & Coley^[18]在对热带雨林耐阴植物的研究中发现,虽然植物的叶片平均年龄在2~4 a之间,但是68%的叶片虫食发生在展叶期。这种格局与温带落叶植物有很大不同,温带落叶植物展叶期受到的虫食只占全部虫食的27%,其大多数虫食发生在成熟叶阶段^[7]。造成这种时间格局主要有以下原因:首先春季是食叶昆虫开始活动的时期,大多数以卵越冬的昆虫随着温度的升高开始孵化,作为幼虫食物资源的叶片必然受到取食伤害,叶片的这种虫食格局也反映了食叶昆虫的活动规律。其次由于展叶期内幼叶的高营养含量和低硬度,对食叶昆虫来说,这个阶段的叶片食物质量最高,取食最为容易,因此对叶片的取食量也远高于成熟叶片。但杨梅、杜英、光叶山矾和薯豆4种植物展叶期虫食率仅占全年虫食的不到30%,这主要由植物叶片属性造成的,这4种植物的叶片普遍很薄,在展叶完成后硬度亦无明显提高,无法通过叶片变硬提高对食叶昆虫的防御能力,而硬度通常被认为是昆虫

食最有效的防御手段^[19-21],因此这类植物在展叶过程完成后仍然受到昆虫的反复取食,从被食叶片的构成来看这类植物被食叶片的虫食率也普遍较高。

4.4 虫食的空间格局

关于植物虫食在空间尺度上变化的研究由来已久,如Coley & Barone^[7]对42项研究的数据进行了整合,发现热带雨林的年虫食率更高(耐阴植物平均11.1%;某些林窗植物高达48%),而温带落叶阔叶林年均虫食率大概只有7.1%,明显低于热带森林。这一点从本项研究结果有所反映,虽然两个研究地点同为亚热带常绿阔叶林,但是福建梅花山植物叶片的虫食率和虫食频度均高于纬度较高的浙江天童地区。这主要是由于低纬度地区的气候条件更为适宜,食叶昆虫无论从种类、数量还是活动时间上均高于纬度较高的天童地区。而植物虫食在不同高度上的表现也进一步印证了这一观点,随着纬度的不断升高,植物的平均虫食率及同种植物的叶片虫食率逐渐下降。但乳源木莲在1200 m处的幼叶虫食率明显高于455 m处,这是由于该年在1200 m处的乳源木莲植株出现了食叶昆虫的集中爆发的现象。

参考文献:

- [1] FUTUYMA D J. Some current approaches to the evolution of plant herbivore interactions[J]. *Plant Species Biology*, 2000, 15: 1-9.
- [2] MARQUIS R J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant[J]. *Science*, 1984, 226: 537-539.
- [3] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence[J]. *The American Naturalist*, 1986, 127: 870-892.
- [4] MCNAUGHTON S J. On plants and herbivores[J]. *American Naturalist*, 1986, 128: 765-770.
- [5] BIGGER D S, MARVIER M A. How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology[J]. *Integrative Biology*, 1998, 1: 60-67.
- [6] LEHTILA K, STRAUSS S Y. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*[J]. *Ecology*, 1999, 80: 116-124.
- [7] COLEY P D, BARONE J A. Herbivory and plant defenses in tropical forests[J]. *Annual Review Ecology System*, 1996, 27: 305-335.
- [8] 刘志国, 蔡永立, 李恺, 等. 鹿角杜鹃展叶期叶片发育与虫食动态[J]. *生态环境学报*, 2009, 18(4): 1443-1448.
- [9] 郑征, 陈旭东, 毛红卫, 等. 西双版纳热带季节雨林林窗内幼树叶生长与虫食动态[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(6): 676-686.
- [10] COLEY P D, LOKVAM J, RUDOLPH K. Divergent defensive strategies of young leaves in two species of *Inga*[J]. *Ecology*, 2005, 86: 2633-2643.
- [11] LOKVAM J, KURSAR T A. Divergence in structure and activity of phenolic defenses in young leaves of two co-occurring *Inga* species[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, 31: 2563-2580.
- [12] BRENES-ARGUEDAS T, HORTON M W, COLEY P D, et al. Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical tree species with

- different leaf expansion strategies[J]. *Oecologia*, 2006, 149: 91–100.
- [13] BAZZAZ F., CHIARIELLO N R, COLEY P D, et al. Allocating resources to reproduction and defenses[J]. *Bioscience*, 1987, 37: 57–58.
- [14] 江红, 蔡永立, 李恺, 等. 浙江天童常绿阔叶林石栎叶片昆虫食状类型和虫食强度研究[J]. *生态学杂志*, 2005, 24: 989–993.
- [15] 王宏伟, 蔡永立, 李恺, 等. 浙江天童常绿阔叶林中 11 种常绿乔灌木叶片虫食状分析[J]. *生物多样性*, 2006, 14 (2): 145–151.
- [16] LWOMAN M D. Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1985, 10: 7–24.
- [17] GILBERT G S. Rainforest plant diseases: the canopy understory connection[J]. *Selbyana*, 1995, 16: 75–77.
- [18] KURSAR T A, COLEY P D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests[J]. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2003, 31: 929–949.
- [19] 刘志国, 蔡永立, 李恺, 等. 常绿阔叶林中栲树展叶期叶片的虫食格局[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(5): 919–925.
- [20] LWOMAN M D, BOX J D. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees[J]. *Australian Journal of Ecology*, 1983, 8: 17–25.
- [21] 蔡志全, 曹坤芳. 热带森林植物幼叶抗虫食防卫方式研究的现状及进展[J]. *广西植物*, 2002, 22(5): 474–480.

Insect herbivory characteristic on leaves of plant species in the evergreen broad-leaved forests

LIU Zhiguo^{1,2,3}, JING Jun¹, LI Kai¹, CAI Yongli²

1. School of Life Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

2. School of Resources and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China;

3. East China Sea Monitoring Center, State Oceanic Administration, Shanghai 200137, China

Abstract: Plants and insect herbivores play a major role in nutrient cycling and energy transfer in forest ecosystem, who formed close relationships through a long term evolution process, and connected with primary production and consumption. For the purpose of determine the patterns of herbivory in subtropical evergreen broad-leaved forest the study investigated herbivory rate and frequency on leaves of 76 evergreen plant species in Mt. Meihuashan, Fujian province and Tiantong National Forest Park, Zhejiang province. In this study, herbivory on leaves was 7.21% and herbivory frequency was 32.95%. With herbivory frequency between 10% and 60%, herbivory rates of most species were less than 10%. No matter tree species and shrub species or companion species and dominant species, herbivory rates on leaves were no significant difference between them ($P>0.05$). Both herbivory rates ($P=0.012$) and herbivory frequency ($P=0.74$) of evergreen broad-leaved in Mt. Meihuashan, Fujian province are higher than Tiantong National Forest Park, Zhejiang province. Young plant leaves herbivory rate decreased with increasing elevation. The results indicated that the leaf damage of leaves in evergreen broad-leaved forest is between those in tropical rain forest (11.1%) and deciduous forest (7.1%). Life form and dominance affected herbivory on leaves. Rates of leaf damage reduced with the rising of latitude and altitude gradient. The majority of damage occurs during the short window when leaves are young and expanding.

Key words: evergreen broad-leaved forest; herbivory rate; herbivory frequency; leaf expansion