

浙江天童常绿阔叶林栲树爆芽物候格局研究

孙灿^{1,2}, 蔡永立^{1,2*}, 刘志国^{1,2}, 杨乐^{1,2}

(1. 华东师范大学资源与环境学院, 上海 200062; 2. 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

摘要: 芽的活动和芽库动态反映了植物对环境的适应方式以及生活史对策。为了研究栲树 (*Castanopsis fargesii*) 爆芽物候特征及其生活史对策, 在 2008 年 3~6 月间对栲树自然种群的爆芽物候及芽变化进行了观察, 定期记录了栲树的爆芽情况, 包括被标记标准枝的芽数、芽所处阶段等参数, 分析研究了栲树的爆芽物候特征。结果表明: 栲树芽的发育集中在 3~4 月下旬, 芽发育过程依其形态可分为: 休眠期 (第一阶段 B_0)、萌动期 (第二阶段 B_1)、爆芽期 (第三~第五阶段 B_2 ~ B_4) 3 个时期。爆芽各阶段种群、个体、小枝的物候参数基本相同。爆芽物候进程在第三阶段为双峰曲线, 在第四阶段和第五阶段呈单峰曲线。在林下和林窗两种生境下第三阶段爆芽物候在时间上基本相同, 而第四、第五阶段在时间上林下比林窗滞后。栲树在爆芽阶段并不存在早开始早结束的关系, 虽然芽进入各阶段的时间不同, 但最终出叶时间相对集中。作为亚热带常绿阔叶树种栲树, 爆芽物候受气候等多方面因素的影响, 其中春季温度为最重要的影响因素, 长期适应的结果使得栲树爆芽物候与环境条件的变化相协调。

关键词: 栲树; 爆芽; 物候; 种群统计

中图分类号: Q948.112⁺.4

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2010)02-0179-07

The Pattern of Budburst Phenology for *Castanopsis fargesii* in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

SUN Can^{1,2}, CAI Yongli^{1,2*}, LIU Zhiguo^{1,2}, YANG Le^{1,2}

(1. School of Resources and Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Shanghai Key Laboratory for Ecology of Urbanization Process and Eco-restoration, Shanghai 200062, China)

Abstract: Bud growth and bud resource development are a reflection of a plant's adaptation to the environment and its life history strategy. To investigate budburst phenology and life history strategies of *Castanopsis fargesii*, observations on the number of buds, growth phases of the marked standard branch, and analysis of its characteristics were recorded. Results showed that *C. fargesii* generally bud from March to late April. Bud growth can be divided into three phases: bud dormancy phase (the first phase), bud swelling phase (the second phase), and budburst phase (the third to fifth phase). The phenological parameter difference among population, individual, and twig in each phase was not significant. Budburst phenology appeared in a curve of two major peaks in the third phase and one major peak in the fourth and fifth phase. Budburst phenology displayed similar changes in both understory and canopy gap surroundings during the same period in the third phase; while in the fourth and fifth phase, budburst phenology lagged among understory plants compared to those in the canopy gap. As to *C. fargesii*, no relationship existed in regards to early growth and first completion in the budburst phase. Although in various phases, bud growth in different periods developed into leaf almost at the same time. As a subtropical evergreen broad-leaved forest, the budburst phenology of *C. fargesii* is affected by various environmental factors, among which temperature in spring was the most influential. The long-term adaptation of plants results in synchronization between budburst phenology and its environment.

Key words: *Castanopsis fargesii*; Budburst; Phenology; Population statistics

收稿日期: 2009-03-05, 修回日期: 2010-02-28。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30570329); 上海市科委项目 (06ZR14129)。

作者简介: 孙灿 (1981 -), 女, 硕士研究生, 主要从事植被生态和恢复生态研究 (E-mail: suncan1085@126.com)。

* 通讯作者 (Author for correspondence. E-mail: ykai@geo.ecnu.edu.cn)。

植物物候是指植物受生物因子和非生物因子如气候、水文、土壤等影响而出现的以年为周期的自然现象,它包括植物的发芽、展叶、开花、叶变色、落叶等现象^[1]。芽的发育是决定植物在生长季节生长和发展的重要物候事件^[2],是植物物候研究的重要内容之一,芽生长的结果直接影响到植物的发育和竞争,并且直接影响到生态系统的净生产量^[3]。因此,芽的研究不仅有助于了解植物对环境的适应方式以及特殊的生活史对策^[4],而且有助于理解植物属性对生态系统功能的影响^[5]。

已有研究表明,芽的生长发育受到多方面因素的影响^[6],环境因素能够影响植物芽的发育进程^[2],植物长期进化的结果使得植物爆芽和展叶等物候因子与环境变化相协调^[7],温度、光周期、氮含量、水分等环境因子是影响树木爆芽的重要因素^[2,8-12],昆虫取食和真菌等生物因素也是影响芽生长和叶片萌发的重要原因^[13,14]。Katanor等在对温带落叶阔叶树种研究中发现,春季温度会影响植物爆芽的时间^[15-17];而 Aide 等在对热带植物的研究时发现降水是影响植物叶片发育的重要因子^[18]。亚热带常绿阔叶林是我国面积最大的森林类型^[19],冬季温和湿润,夏季高温多雨,雨热同期,这与冬季寒冷的温带地区和全年高温的热带地区有明显不同,从而可能导致该区植物的爆芽物候与温带和热带地区存在差异,但目前我国关于常绿阔叶林有关爆芽物候的研究还很少。栲树(*Castanopsis fargesii*)属壳斗科栲属常绿树种,是亚热带常绿阔叶林中的主要建群种和优势种,广泛分布于我国亚热带区域,不少学者对以栲树为建群种或优势种的植物群落进行了较为详尽的研究^[20-22],但对栲树爆芽物候的研究未见报道。我们对栲树自然种群爆芽过程的特点和栲树爆芽物候特征在不同生境条件下的变化,以及栲树芽萌动早晚与萌动期的关系进行了研究,并运用爆芽进程等爆芽物候指数分析了爆芽物候特征,为了解栲树生活史对策和建立发芽期与气候因子模型提供基础依据。

1 研究地区概况与研究方法

1.1 研究地区概况

本研究于 2008 年在浙江省宁波市天童国家森林公园内展开,此地属于中亚热带地区,华东师范大学在此建有野外观测站。这里气候为温暖湿润的亚

热带季风气候,全年温和多雨,四季分明。此地年均温度为 16.2 ;最热月为 7 月,平均温度为 28.1 ;最冷月为 1 月,平均温度为 4.2 ;无霜期 237.8 d。年平均降雨量为 1374.7 mm,多集中在夏季(6~8月),占全年雨量的 35%~40%,冬季冷而干燥,雨量仅占全年的 10%~15%,春季雨量一般大于秋季。受梅雨锋系和台风影响,年内降水主要有两个高峰期,各在 5、6 月和 7、8 月。地带性植被是以栲树、米槠(*Castanopsis carlesii*)和木荷(*Schinusuperba*)为优势种的常绿阔叶林^[20]。

1.2 观测方法

于 2008 年 3 月至 6 月,在浙江天童山选取株高 3~4 m 栲树 40 株,记录每株植物生境,在每株植株上选取不同方位的当年新生枝条 3~5 个为标准枝,用标记牌标记。在栲树开始出芽到展叶结束时期内,每隔 3 d 观察记录芽的生长状况。对于高大的植株用 2 m 铝梯达到枝条位置进行观测。参照 Alan 和 John (1996) 的划分标准,结合芽在生长发育阶段的形态特征将出芽物候分为 5 个阶段,具体划分标准如下:第一阶段(B₀阶段)是指休眠芽;第二阶段(B₁阶段)是萌发期,指芽开始膨大到第一片叶开始爆出时期内;第三阶段(B₂阶段)是指第一片叶开始爆出到第一片叶完全脱离芽轴时期内;第四阶段(B₃阶段)是指第一片叶脱离芽轴到所有叶脱离芽轴时期内;第五阶段(B₄阶段)是指所有叶脱离芽轴到叶完全展开时期内(即出叶阶段)。爆芽阶段是芽从 B₂ 阶段开始到 B₄ 阶段结束的过程,且外界因素对芽物候的影响主要是从 B₂ 阶段开始的^[23]。

小枝水平的爆芽物候参数以所标记小枝上的芽的平均值计算,个体水平的爆芽物候参数以所标记的全部个体的小枝的平均值计算,种群水平的爆芽物候参数以所标记全部个体所到达的百分比计算。参照朱旭斌等^[24]定义的出叶物候参数的划分标准,将爆芽物候参数划分为开始日期(First budburst date)、高峰日期(Peak budburst date)、持续时间(Duration)和结束日期>Last budburst date)。种群、个体和小枝的爆芽数 10% 时为该阶段的开始日期,爆芽数 50% 时为该阶段的高峰日期,爆芽数 90% 时为该阶段的结束日期,从开始日期至结束日期期间的时间为持续时间。根据植株每天爆芽的数量计算种群的爆芽物候进程。

本次对栲树芽物候的研究开始于 2008 年 3 月

2 日,故规定 3 月 2 日为第 1 d (记为 1),2008 年 3 月 3 日为第 2 d (记为 2),依此类推。

1.3 数据处理

在验证数据正态分布的基础上,应用 t 检验比较林下和林窗两种生境下的 B₂、B₃、B₄ 阶段爆芽物候差异,统计种群、个体和小枝水平爆芽物候特征,应用 Spearman 相关分析确定出芽早晚和出芽持续时间的相关性。

2 结果

2.1 种群、个体和小枝水平的爆芽物候

由表 1 可见,栲树芽发育的持续时间为 3 月中旬至 4 月下旬,各水平的爆芽物候参数在出芽的 3 个阶段基本相同,B₂ 阶段持续时间最长,B₄ 阶段持

续时间最短;且个体和种群水平的各阶段高峰期都一致。B₂ 阶段在第 35 d 达到高峰日期,B₃ 阶段在第 41 d 达到高峰,B₄ 阶段在第 44 d 达到高峰。爆芽物候进程在 B₃、B₄ 阶段基本相同,均呈单峰曲线,B₂ 阶段为双峰曲线(表 1,图 1)。栲树个体出芽的开始日期、高峰日期、持续时间、结束日期的变化规律见图 2,B₃ 和 B₄ 中有些个体出芽高峰日期和结束日期时间相同,在图中出现重合。

2.2 不同生境的爆芽物候特征

观察林下和林窗栲树出芽物候特征发现,B₂ 阶段高峰日期以及结束日期在两种生境下时间一样;B₃、B₄ 阶段开始日期、高峰日期和结束日期在时间上林下栲树晚,持续时间更长,但是林下栲树和林窗栲树各阶段的开始日期、持续时间、高峰日期和结束

表 1 浙江天童栲树幼树种群、个体和小枝水平的爆芽物候

Table 1 Budburst phenology of *Castanopsis fargesii* at the level of the population, individual and twig in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

爆芽阶段 Budburst state		种群 Population		个体 Individual		小枝 Twig	
		平均值 Means	标准偏差 SD	平均值 Means	标准偏差 SD	平均值 Means	标准偏差 SD
B ₂ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	17	-	17	8.59	19	10.26
	持续时间 Duration (d)	25	-	24	9.47	22	11.80
	高峰日期 Peak budburst date (d)	35	-	36	5.28	33	7.50
	结束日期 Last budburst date (d)	44	-	43	5.20	41	7.47
B ₃ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	35	-	36	4.60	37	6.45
	持续时间 Duration (d)	12	-	12	5.21	9	6.10
	高峰日期 Peak budburst date (d)	41	-	42	4.25	41	5.11
	结束日期 Last budburst date (d)	47	-	47	5.07	48	6.31
B ₄ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	41	-	41	2.59	43	3.83
	持续时间 Duration (d)	9	-	7	4.23	5	4.48
	高峰日期 Peak budburst date (d)	44	-	46	3.14	45	3.83
	结束日期 Last budburst date (d)	50	-	48	4.50	48	5.48

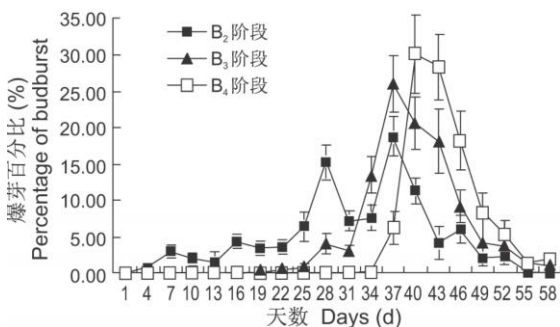


图 1 栲树幼树种群的爆芽物候进程

Fig. 1 Process of budburst phenology of *Castanopsis fargesii* population in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

日期不存在显著差异(见表 2)。

2.3 各阶段的开始日期与持续时间的关系

栲树爆芽阶段的开始日期、持续时间相关分析结果(表 3)显示,B₂、B₃ 阶段的开始日期分别与其持续时间呈极显著负相关和显著负相关,且与 B₄ 阶段的开始日期存在极显著正相关和显著正相关;B₂、B₃ 阶段的持续时间与 B₄ 阶段的持续时间存在正相关。这些关系表明,栲树芽在各阶段的发育过程中并不存在早开始早结束的关系,且越早进入 B₂、B₃ 阶段的芽该阶段的持续时间越长,说明虽然不同植株进入爆芽的时间存在差异,但是出叶开始时间(B₄ 阶段)却相对集中。

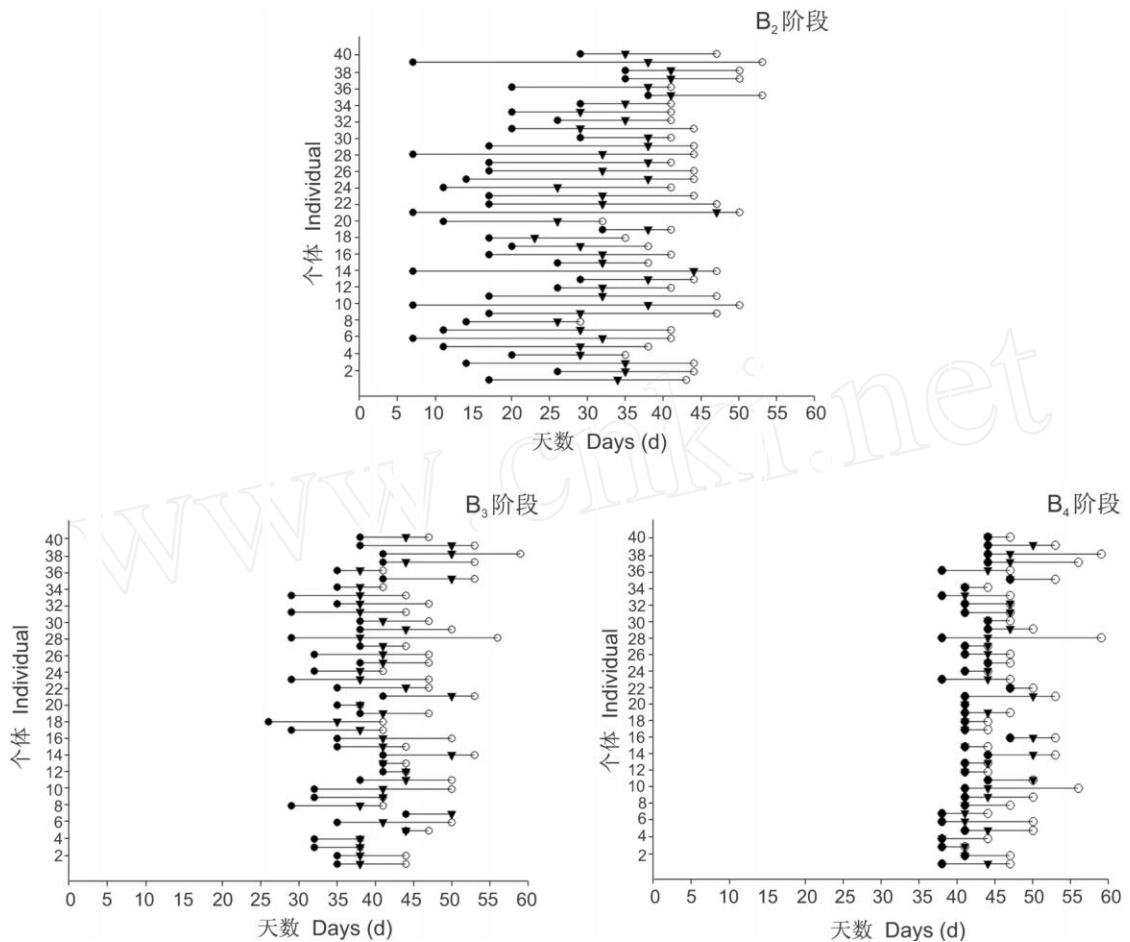


图 2 浙江天童栲树个体开始日期 (○)、高峰日期 (●)、结束日期 (▽) 和持续时间变化

Fig. 2 Variations of the first budburst day (○), peak budburst date (●), last budburst date (▽), and duration for *Castanopsis fargesii* individuals in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

表 2 浙江天童林下和林窗栲树幼树爆芽动态比较

Table 2 Comparison of budburst dynamics between the understory and canopy gap of *Castanopsis fargesii* in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

	爆芽阶段 Budburst state	林下 Understory		林窗 Canopy gap		显著性水平 P-level
		平均值 Means	标准偏差 SD	平均值 Means	标准偏差 SD	
B ₂ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	18	11.58	19	6.93	0.561
	持续时间 Duration (d)	25	11.95	24	8.25	0.828
	高峰日期 Peak budburst date (d)	34	6.61	34	4.65	0.798
	结束日期 Last budburst date (d)	43	7.20	43	4.07	0.563
B ₃ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	36	5.22	35	4.38	0.730
	持续时间 Duration (d)	12	6.82	11	4.25	0.638
	高峰日期 Peak budburst date (d)	43	5.13	41	3.72	0.18
	结束日期 Last budburst date (d)	48	6.50	46	4.19	0.459
B ₄ 阶段	开始日期 First budburst date (d)	41	2.59	42	2.64	0.502
	持续时间 Duration (d)	9	5.93	6	2.75	0.202
	高峰日期 Peak budburst date (d)	44	2.86	44	3.30	0.293
	结束日期 Last budburst date (d)	50	5.74	47	3.56	0.240

表 3 浙江天童栲树个体水平的开始日期和爆芽持续时间的相关分析

Table 3 Correlation analysis for the first budburst date and duration of *Castanopsis fargesii* at the level of individual in Tiantong Mountain, Zhejiang, China

爆芽阶段 Budburst state	B ₃ 开始日期 First budburst date of B ₃	B ₄ 开始日期 First budburst date of B ₄	B ₂ 持续时间 Duration of B ₂	B ₃ 持续时间 Duration of B ₃	B ₄ 持续时间 Duration of B ₄
B ₂ 开始日期 First budburst date of B ₂	0.163 ^{ns}	0.233 ^{ns}	-0.863 ^{**}	-0.166 ^{ns}	-0.26 ^{ns}
B ₃ 开始日期 First budburst date of B ₃		0.446 ^{**}	0.060 ^{ns}	-0.399 [*]	-0.045 ^{ns}
B ₄ 开始日期 First budburst date of B ₄			-0.074 ^{ns}	0.17 ^{ns}	-0.188 ^{ns}
B ₂ 持续时间 Duration of B ₂				0.295 ^{ns}	0.382 [*]
B ₃ 持续时间 Duration of B ₃					0.535 ^{**}

*:相关性显著(双尾检验); **:相关性极显著(双尾检验); ns:无相关(双尾检验)。

*: Correlation is significant at 0.05 level (2-tail); **: Correlation is significant at 0.01 level (2-tail); ns: Uncorrelated (2-tail).

3 讨论

3.1 爆芽物候特征

栲树芽的发育在 3 月中旬至 4 月下旬,芽的持续时间 B₂ 阶段最长, B₄ 阶段最短。由于 B₃ 和 B₄ 阶段持续时间短,使得部分个体爆芽高峰日期和结束日期相同。对于 B₂ 持续时间最长的原因,一方面根据前人的研究发现,植物的芽要经过冷却和强迫两个阶段才能爆芽,除了要经历一段时间的低温,还要经历 0 以上的强迫阶段,幼叶才能突破芽的束缚^[8],累计日照和均温在树木的萌动期有重要的作用^[25];另一方面,在本研究过程中发现,较早进入 B₃ 阶段的芽,在后来突然气温回冷时大部分都脱落死亡,因此植物可能是通过延长 B₂ 阶段的持续时间来应对突然的气候变化,这也是栲树在长期的进化过程中对气候条件的一种适应性策略。B₄ 阶段持续时间最短,可能是当时的光照、温度、水分等环境条件较好,适宜叶片发育。有关芽对气候条件的具体适应机制有待进一步研究。

长期适应的结果使得植物爆芽和展叶等物候因子与环境变化相协调^[7]。在本研究中对出芽和出叶(B₂、B₃ 阶段和 B₄ 阶段)的相关分析显示,栲树幼树爆芽过程中并不存在早爆芽早结束的关系,并且爆芽越早其持续时间越长。栲树的这种出叶方式可以降低不同个体出叶时间的差异,使得个体出叶开始时间相对集中。叶片通过同步抽生,一方面在较短时间内产生大量新叶使昆虫饱食,达到减少虫食的目的^[26-31],Lowman^[32]也发现叶片萌发生长方式与虫食率有关,叶片同步生长是逃避昆虫取食

的一种策略。另一方面,同种植物通过集中出叶与其它植物出叶产生出叶动态上的差异,出现了生态位的分化,使得不同植物在光、温度、水分等资源有限的条件下,都能顺利完成生活史过程,从而有利于群落生物多样性的维持和结构的稳定。

3.2 不同生境的爆芽物候特征

本研究中, B₂ 阶段高峰日期和结束日期在两种生境下时间相同; B₃、B₄ 阶段开始日期、持续时间、高峰日期和结束日期在时间上林下栲树比林窗栲树晚。这是因为气候因子特别是春季温度变化对植物开始爆芽有很大的影响^[33,34],在爆芽初期由于气候条件差、温度低, B₂ 阶段一些高大落叶乔木叶片尚未展开,林下和林窗光照等物候条件并无差别;随着温度逐渐升高及各项气候条件的变化,林上层乔木叶片逐渐展开,林下光照减少甚至无光照,导致林下栲树出芽变慢,落后于林窗栲树,这也是栲树对群落环境和资源利用的一种适应方式。Hooper 等^[35]在研究一个落叶阔叶林时也发现,由于物候期的差异,不同物种通过相互作用而提高资源利用效率,增加群落生产力水平,并能维持较高的物种多样性。

4 结论

本文的研究对象为亚热带常绿树种栲树,爆芽物候受气候等多方面因素的影响,春季温度是最重要的影响因素。在栲树爆芽过程中, B₂ 阶段持续时间最长, B₄ 阶段持续时间最短;不同生境下(林窗和林下)栲树爆芽物候没有显著差异;且栲树爆芽物候不存在早出芽早结束的关系,即出叶具有同步性。

参考文献:

- [1] Roetzer T, Wittenzeller M, Haeckel H, Nekovar J. Phenology in central Europe - differences and trends of spring phenophases in urban and rural areas [J]. *Int J Biometeorol*, 2000, 44: 60 - 66.
- [2] Hänninen H. Modeling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions [J]. *Acta Forestalia Fennica*, 1990, 213: 1 - 47.
- [3] Chiang Jyh-Min, Brown Kim J. Improving the budburst phenology subroutine in the forest carbon model PnET [J]. *Ecological Modelling*, 2007, 205: 515 - 526.
- [4] Palacio S, Montserrat Mart íG. Comparison of the bud morphology and shoot growth dynamics of four species of mediterranean subshrub growing along an altitudinal gradient [J]. *Bot J Linn Soc*, 2006, 151: 527 - 539.
- [5] Veski P A, Westoby M. Funding the bud bank: a review of the costs of buds [J]. *Oikos*, 2004, 106: 200 - 208.
- [6] Fisher J B. Branching pattern and angles in trees [M] // Givnish J T eds. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1986: 493 - 518.
- [7] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及相关叶性状的生态学研究报告 [J]. *植物生态学报*, 2004, 28 (6): 844 - 852.
- [8] Pop E, Oberbauer S, Starr G. Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species *Salix pulchra* and *Betula nana* [J]. *Oecologia*, 2000, 124: 176 - 184.
- [9] 陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 植物物候对气候变化的响应 [J]. *生态学报*, 2006, 26 (3): 923 - 929.
- [10] Paus E, Niken J, Junttilä O. Bud dormancy and vegetative growth in *Salix polaris* as affected by temperature and photoperiod [J]. *PoI Biol*, 1986, 6: 91 - 95.
- [11] Fbistad IS, Kohmann K. Influence of nutrient supply on spring frost hardiness and time of bud break in Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) seedlings [J]. *New Forests*, 2004, 27: 1 - 11.
- [12] Borchert R. Induction of rehydration and bud break by irrigation or rain in deciduous trees of a tropical dry forest in costa rica [J]. *Trees-Structure and Function*, 1994, 8: 198 - 204.
- [13] Finke M D, Scriber J M. Influence on larval growth of the eastern black swallow tail butterfly *Papilio polyxenes* (Lepidoptera: Papilionidae) of seasonal changes in nutritional parameters of *Umbelliferae* species [J]. *Am Midl Nat*, 1988, 119: 45 - 62.
- [14] Kursar T A, Coley P D. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests [J]. *Biochem Syst Ecol*, 2003, 31: 929 - 949.
- [15] Doi H, Katano I. Short communication phenological timings of budburst with climate change in Japan [J]. *Agr Forest Meteorol*, 2008, 148: 512 - 516.
- [16] Schlep C, Menzel A, Dose V. Norway spruce (*Picea abies*): Bayesian analysis of the relationship between temperature and budburst [J]. *Agr Forest Meteorol*, 2008, 148: 631 - 643.
- [17] Linkosalo T, Häkkinen R, Terhivuo J, Tuomenvirta H, Hari P. The time series of flowering and budburst of trees (1846 - 2005) support the temperature observations of climatic warming [J]. *Agr Forest Meteorol*, 2009, 149: 453 - 461.
- [18] Aide TM. Pattern of leaf production and herbivory in a tropical understory community [J]. *Ecology*, 1993, 74 (2): 455 - 466.
- [19] 宋永昌, 陈小勇, 王希华. 中国常绿阔叶林研究的回顾与展望 [J]. *华东师范大学学报*, 2005, 1: 1 - 8.
- [20] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系 [M]. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1996.
- [21] 丁圣彦, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林演替系列优势种光合生理生态的比较 [J]. *生态学报*, 1999, 19 (3): 318 - 323.
- [22] 刘茂松, 洪必恭. 中国壳斗科的地理分布及其与气候条件的关系 [J]. *植物生态学报*, 1998, 22 (1): 41 - 50.
- [23] Buse A, Good J. Synchronization of larval emergence in winter moth (*Operophtera brumata* L.) and budburst in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) under simulated climate change [J]. *Ecol Entomol*, 1996, 21: 335 - 343.
- [24] 朱旭斌, 孙书存. 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30 (1): 25 - 32.
- [25] 祝宁, 江洪, 金永岩. 中国东北天然次生林主要树种的物候研究 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1990, 14 (4): 336 - 349.
- [26] Feeny P P. Plant apparency and chemical defense [M] // Wallace J, Mansell R L eds. *Biochemical In-*

- teractions between Plants and Insects. Recent Advances in Phytochemistry. New York: Plenum Press, 1976, 10: 1 - 40.
- [27] McKey D D. The distribution of secondary compounds within plants [M] // Rosenthal G A, Janzen D H eds. Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites. New York: Academic, 1979: 55 - 133.
- [28] Coley P D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest [J]. *Ecol Monogr*, 1983, 53: 209 - 234.
- [29] Aide T M. Herbivory as a selective agent on the timing of leaf production in a tropical understory community [J]. *Nature*, 1988, 336: 574 - 575.
- [30] Clark D B, Clark D A. Herbivores and plant phenology: patterns and consequences in a tropical rain-forest cycad [M] // Price P W, Lewinsohn T M, Fernandes G W, Benson W W eds. Plant-animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions. New York: John Wiley and Sons, 1991: 209 - 225.
- [31] Murali K S, Sukumar R. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest southern India [J]. *Oecologia*, 1993, 94: 114 - 119.
- [32] Lowman M D. Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees [J]. *J Ecol* 1992, 80: 433 - 447.
- [33] Beatley J C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave Desert ecosystems [J]. *Ecology*, 1974, 55: 856 - 863.
- [34] Went F W. Ecology of desert plants. . The effect of rain and temperature on germination and growth [J]. *Ecology*, 1957, 43: 1 - 13.
- [35] Hooper D U. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity [J]. *Ecology*, 1998, 79: 704 - 719.

(责任编辑: 张平)