

2011 届研究生博士学位论文

学校代码：10269

学 号：52070801019

# 華東師範大學

## 亞熱帶常綠闊葉林植物幼葉蟲食 防禦對策研究

院 系：資源與環境科學學院 地理系

專 業：生 态 学

研究 方向：恢復生態學

指導 教師：蔡永立教授, 李愷教授

博士研究生：劉 志 國

2011 年 5 月完成

Ph.D Thesis in 2011

University Code: 10269

Student ID: 52070801019

# East China Normal University

## Defense syndromes of young leaves against insect herbivores in subtropical evergreen broad-leaved forests

Department: Geography

Subject: Ecology

Research Field: Restoration Ecology

Supervisor: Professor Yongli Cai

Professor Kai Li

PhD Student: Zhiguo Liu

Finished Date: May, 2011

本研究得到国家自然科学基金项目（30570329）、上海市自然科学基金项目（06ZR14129）和上海市启明星跟踪项目（10QH1400700）联合资助

## 华东师范大学学位论文原创性声明

郑重声明：本人呈交的学位论文《亚热带常绿阔叶林植物幼叶虫食防御对策研究》，是在华东师范大学攻读硕士/博士（请勾选）学位期间，在导师的指导下进行的研究工作及取得的研究成果。除文中已经注明引用的内容外，本论文不包含其他个人已经发表或撰写过的研究成果。对本文的研究做出重要贡献的个人和集体，均已在文中作了明确说明并表示谢意。

作者签名：\_\_\_\_\_

日期： 年 月 日

## 华东师范大学学位论文著作权使用声明

《亚热带常绿阔叶林植物幼叶虫食防御对策研究》系本人在华东师范大学攻读学位期间在导师指导下完成的硕士/博士（请勾选）学位论文，本论文的研究成果归华东师范大学所有。本人同意华东师范大学根据相关规定保留和使用此学位论文，并向主管部门和相关机构如国家图书馆、中信所和“知网”送交学位论文的印刷版和电子版；允许学位论文进入华东师范大学图书馆及数据库被查阅、借阅；同意学校将学位论文加入全国博士、硕士学位论文共建单位数据库进行检索，将学位论文的标题和摘要汇编出版，采用影印、缩印或者其它方式合理复制学位论文。

本学位论文属于（请勾选）

1. 经华东师范大学相关部门审查核定的“内部”或“涉密”学位论文\*，于 年 月 日解密，解密后适用上述授权。

2. 不保密，适用上述授权。

导师签名\_\_\_\_\_

本人签名\_\_\_\_\_

年 月 日

\* “涉密”学位论文应是已经华东师范大学学位评定委员会办公室或保密委员会审定过的学位论文（需附获批的《华东师范大学研究生申请学位论文“涉密”审批表》方为有效），未经上述部门审定的学位论文均为公开学位论文。此声明栏不填写的，默认为公开学位论文，均适用上述授权）。

## 刘志国 博士学位论文答辩委员会成员名单

姓名	职称	单位	备注
宋永昌	教授	华东师范大学	主席
李道季	教授	华东师范大学	委员
李秀珍	教授	华东师范大学	委员
车生泉	教授	上海交通大学	委员
张浪	教授	上海市绿化和市容 管理局	委员

## 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。由于营养丰富且较为脆弱,幼叶受到了食叶昆虫的广泛取食,面临巨大的取食压力,是植物叶片受损的主要时期。因此,幼叶期虽然短暂,却是了解植物与食叶昆虫相互关系的关键时期。**植物的幼叶如何应对食叶昆虫的取食压力**,一直是进化生物学和生态学研究关注的热点问题。

要解决这一关键问题,主要取决于下几个方面问题的回答:1)植物的幼叶面临怎样的虫食压力?2)面对虫食压力,植物幼叶又是如何进行防御,形成了怎样的防御对策?3)幼叶对虫食的防御对策受到哪些因素的影响?4)幼叶质量对食叶昆虫产生了怎样的影响,食叶昆虫如何与之适应?

常绿阔叶林是我国亚热带地区的地带性植被,具有与热带森林和温带森林明显不同的种类组成和群落结构。论文选择位于我国亚热带南部的福建梅花山(116°45'25"~116°57'24",25°15'24"~25°35'44")和中北部的浙江天童(29°48'N,121°47'E)两地常绿阔叶林中代表植物作为研究对象,通过野外跟踪观测、室内属性分析、人工控制模拟、食叶昆虫调查和饲养等多种手段,研究了幼叶的物候特征、营养物质含量、物理特性、防御物质含量、叶片虫食强度以及食叶昆虫的多样性、生长发育和防御特征,以探讨亚热带常绿阔叶林中植物叶片的虫食特征、幼叶的综合防御对策、幼叶防御对策的影响因素以及幼叶质量对食叶昆虫的影响。主要研究结果如下:

### **1. 常绿阔叶林植物表现出介于热带雨林与温带落叶阔叶林之间的过渡性的叶片虫食特征,幼叶期是虫食发生的主要时期**

为了解亚热带常绿阔叶林植物面临怎样的虫食压力,本文对福建梅花山和浙江天童两地76种常绿阔叶林植物的叶片的虫食进行了调查,结果显示: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和温带森林之间，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。

## 2. 幼叶的不同属性之间存在相互关系，具有防御功能的属性共同作用，形成了三种综合防御对策

为明确亚热带常绿阔叶林植物如何应对昆虫的取食压力，本文以浙江天童地区 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性和虫食数据为基础，开展了幼叶对食叶昆虫的防御对策研究。结果显示，幼叶的物候、营养和次生代谢物含量等具有防御功能的属性之间存在相互关联，不同的属性常共同发生变化，形成固定的防御属性组合。亚热带常绿阔叶林植物幼叶的综合防御对策可以分为以下三种：小叶片植物出叶时间早，叶片含氮量和含水量均很低，符合“低营养质量”对策；大叶片的植物出叶时间晚，但展叶速度快，叶片营养质量高，防御能力不强，采取“逃避”对策；较大叶面积的植物叶片营养质量虽然也很高但物理和化学防御能力明显较高，采用“高营养且防御”的对策。

以上结果表明，亚热带常绿阔叶林植物幼叶中多种具有防御功能的属性之间存在相互关联，这些防御属性共同变化，形成集中的综合防御对策。不同的植物在面对类似的昆虫取食压力时形成了“低营养质量”、“逃避”和“高营养且防御”三种综合防御对策。

## 3. 幼叶的防御对策受到发育阶段、展叶阶段和早期虫食诱导的影响

幼叶对食叶昆虫的防御能力受到多种因素的影响，本文以亚热带常绿阔叶林中的典型代表植物木荷 (*Schima superba*) 和栲树 (*Castanopsis fargesii*) 为研究对象，通过对不同发育阶段、不同展叶阶段和不同早期昆虫取食状况的幼叶属性和虫食的比较分析，探讨幼叶防御对策的影响因素。

(1) 植物的发育阶段会影响叶片的质量，从而造成植物在不同的发育阶段受到不同的虫食压力。为了解植物发育阶段对叶片质量的影响，本项研究对木荷幼树和成树叶片的营养和防御属性进行了测定。研究结果显示，幼树的食叶昆虫密度为成树的 1.52 倍，幼树的叶片虫食率 ( $F_{1,29}=6.7, p<0.01$ ) 和虫食频度 ( $F_{1,29}=8.2, p<0.01$ ) 均明显高于成树叶片。造成不同发育阶段叶片虫食不同的主要原因是由于叶片属性之间的差异，虽然两个发育阶段植株的叶片硬度、含水量和含氮量不

存在显著差异，但是成熟植株叶片的出叶同步性 ( $p=0.005$ ) 和总酚含量明显高于幼树 (44%-4月; 29.7%-8月)。研究结果表明，植物的发育阶段对植物的防御能力产生了影响：随着树龄的增加，木荷叶片的防御能力逐渐增强，从而导致成树受到的虫食率和虫食频度均明显低于幼树 ( $p<0.01$ )。

(2) 栲树叶片展叶期虫食频度 50.72%，叶片虫食率 8.25%，展叶过程可分为折叠期和打开期两个阶段，不同展叶阶段的栲叶片属性和虫食格局存在较大的差异：打开阶段的日虫食频度和日虫食率显著高于折叠阶段 ( $F_{1,32}=8.97, p=0.0054$ ;  $F_{1,32}=12.38, p=0.0014$ )。折叠期叶片主要受到低强度的虫食，打开期叶片虫食则以较大强度的虫食为主。展叶期间，昆虫对叶片的取食主要发生在夜间，夜间虫食率显著高于日间虫食率 ( $t=2.51, p=0.017$ )，变化趋势与每日平均虫食率一致。研究结果表明，栲树的展叶阶段可能影响植物的防御对策，栲树叶片在展叶的两个阶段分别采用“防御”和“逃避”两种不同的防御对策以应对植食性昆虫的取食。

(3) 诱导防御是植物用来降低昆虫取食偏好性和取食行为的普遍对策。昆虫的取食可以改变植物的物理属性、营养物质含量和化学防御属性，以降低未来可能受到的虫食伤害。研究结果显示：展叶阶段早期受到思茅新木蛾 (*Neospastosisimaona*) 幼虫取食的木荷叶片，与对照组幼叶相比，表现出更高的硬度和单宁含量，但含水量和含氮量低于对照组叶片；同时，受早期虫食伤害的叶片在试验期间的虫食率也明显低于对照组。以上研究结果表明，食叶昆虫在展叶早期对木荷叶片的取食减低了叶片的营养含量并提高了叶片的防御能力，降低了叶片作为昆虫食物的质量并影响了昆虫的取食行为，从而降低了昆虫的进一步取食。

#### 4. 叶片的营养和防御属性限制了食叶昆虫的多样性、生长和发育，并影响到食叶昆虫对天敌的防御

通过对福建梅花山及浙江天童常绿阔叶林植物上食叶昆虫的多样性、取食行为、生活史过程和对天敌防御属性的研究，探讨了幼叶质量对食叶昆虫的影响及两者的相互适应关系。研究结果显示：1) 昆虫与植物存在时空一致性，春季植物叶片昆虫密度最高，夏季密度虽然有所降低，但仍保持较高水平，进入秋季后由于昆虫密度快速降低，明显低于春、夏两季；2) 植物叶片的营养和防御属性会影响到食叶昆虫幼虫的取食偏好性和生长率，以幼叶为食的幼虫生长率高于以成熟叶为食的幼虫 ( $F_{1,43}=13.50, p<0.001$ )。由于快速展叶植物叶片的高含氮量和含水量，幼虫生长速率与叶片展叶速率呈正相关 ( $r^2=0.64, p<0.001$ )。专食性幼

虫的相对生长速率相对于广食性昆虫在以幼叶和成熟叶为食时分别提高了 1.8 倍和 4.2 倍；3) 幼虫的防御属性与叶片质量相关，生长速度较慢的广食性昆虫由于发育历期长增加了暴露给天敌的风险，对天敌的防御能力比专食性昆虫更强。

以上研究结果表明，食叶昆虫的多样性、生长和发育受到了叶片质量的限制，食叶昆虫为了获得最优的食物资源其发生的时间要与寄主植物物候保持一致，叶片的营养含量会对幼虫的生长速度和发育历期产生影响，进而影响到食叶昆虫对天敌的防御能力。

### **本论文主要创新：**

(1) 亚热带常绿阔叶林分布地区不仅气候条件和变化格局不同于温带与热带地区，植物的物种组成和群落结构具有明显的多样性和自身特点，本论文从时间和空间尺度上研究了亚热带常绿阔叶林植物叶片虫食规律。

(2) 研究综合野外跟踪观测、叶属性测定、室内培养、人工控制模拟等多种手段，系统研究了植物与食叶昆虫之间的相互关系，这种综合多种方法的系统研究尚不多见。

(3) 从群落水平总结归纳出亚热带常绿阔叶林植物幼叶对食叶昆虫的防御对策，是对现有植物防御对策理论的发展和补充。

(4) 本论文以常绿阔叶林代表植物木荷和栲树为研究对象，研究植物防御对策的影响因素，从而对亚热带常绿阔叶林植物的防御对策能够较为全面的认识和了解。

(5) 本论文结合植物叶片的营养和防御属性，分析测定食叶昆虫在多样性、取食行为、生长发育等方面与植物的相互适应，能够对亚热带常绿阔叶林种植物和食叶昆虫的关系有更为深刻的理解。

**关键词：**常绿阔叶林，幼叶，食叶昆虫，叶属性，虫食，防御对策

## Abstract

Plants and insect herbivores are integral to the forest ecosystem. They formed close relationships through a long term evolution process. They connect with primary production and consumption and play a major role on nutrient cycling and energy transfer in forest ecosystem. Young leaves are preferred by herbivores because they are more nutritious and tender in comparison with the mature leaves. The majority of damage occurs during the short window when leaves are young and expanding. Although young leaves are ephemeral, they are key for understanding the interaction relationship between plant and herbivore. We ask how the young leaves protect themselves from feeding by leaf-feeding insects?

Before answering this problem, we need to address the following questions: (1) What are the herbivory patterns of young leaves? (2) Facing herbivory pressure, do young leaves present similar suits of traits that characterize defense syndromes and what are these syndromes? (3) What factors influence plant defense? (4) How do leaf defense syndromes affect insect herbivores? And how the insect herbivores adapt to it?

Evergreen broad-leaved forest is the regional vegetation of subtropical area in eastern China, and differs from tropical and temperate forests in both species diversity and community structure. To understand the plant-insect interactions, the study was conducted in Mt. Meihuashan, Fujian province (116°45'25"~116°57'24", 25°15'24"~25°35'44") and Tiantong National Forest Park, Zhejiang province (29°48'N, 121°47'E). Through field monitoring, traits analyzing, artificial simulating and leaf-feeding insect larvae feeding, herbivory pattern diversity, leaf phenology, leaf traits, insect diversity, larvae growth and defense traits were record. We analyzed the characteristics of leaf herbivory, plant defense syndromes and the effects of plant quality on leaf-feeding insects. The results and conclusions were as follows:

**1. The leaf damage of leaves in evergreen broad-leaved forest is between those in tropical rain forest and temperate deciduous forest. The majority of damage occurs during the short window when leaves are young and expanding.**

To 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%. Leaf herbivory rate in shrub species (7.52%) was significantly higher than that of tree species (7.02%). With herbivory frequency between 10% and 60%, herbivory rates of most species were less than 10%. Herbivory rate on leaves of companion species (7.23%) was higher than dominant species (6.94%), there were no significant difference between them ( $p>0.05$ ). Over 60% of the lifetime damage occurs during the few weeks that leaves are expanding. More herbivory occurs at lower latitudes. The herbivory rate of young leaves in the same specie decrease along latitudinal gradient.

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.

## **2. Young leaves have traits against herbivory that may occur together and increase defense efficiency. The plant defense traits grouped into three syndromes for plants.**

To test whether there are defense syndomes in evergreen broad-leaved forest, we measured defense traits and leaf herbivory on 38 plants in Tiantong, Zhejiang province. Our research showed that most pairwise correlations of traits were complementary. The defense syndromes of these species clusters in evergreen broad-leaved forest are associated with either low nutritional quality, or a balance of higher nutritional quality coupled with defense or escape: (1) The small area species with lower leaf nutrients content and water content might employ ‘low nutritional quality’ strategy to reduce leaf losses. (2) The large area species that leafed out later with higher leaf nutrients content, low chemical defense and toughness but high leaf expansion rate might employ ‘escape’ strategy to reduce insect attack. (3) The species

that leafed out with larger area, higher leaf nutrients content and higher defense material and lower leaf expansion rate, might employ 'nutrition and defense' strategy to reduce leaf losses.

The results suggested that, plant defense are composed of multiple traits, they might be organized into coadapted complexes. The defense syndromes of these species clusters in evergreen broad-leaved forest are associated with 'low nutritional quality', 'nutrition and defense' or 'escape'.

### **3. Defense strategies of young leaves were influenced by ontogenetic stages, expansion stages and early-season insect attack.**

Many factors may influence the defense of young leaves against leaf-feeding insects. We carried out studies on the typical evergreen broad-leaved forest plants—*Schima superba* and *Castanopsis fargesii* to understand the effect factors of plant defense.

(1) Leaf traits influencing plant quality as food and/or shelter for herbivores may change during plant ontogeny, and as a consequence, influence the amount of herbivory that plants receive as they develop. To assess plant ontogenetic differences in foliage quality as food for herbivores, nutritional and defensive traits were evaluated in saplings and reproductive trees of *S. superba*. Herbivore density was 1.52 times higher and herbivory was significantly greater in saplings than in reproductive trees ( $p < 0.01$ ). Accordingly, concentrations of total foliar phenols were higher in reproductive trees than in saplings (44%-April; 29.7%-August), whereas leaf toughness, water and nitrogen concentration did not vary between ontogenetic stages. The results indicated that ontogenetic changes in traits influencing plant defense capability. With increasing defense capability, leaf damage was lower for reproductive trees than for saplings ( $p < 0.01$ ).

(2) In this study, we measured damage throughout the whole leaf expansion to understand the herbivory pattern and the defense strategy on young leaves of *C. fargesii*. Leaf herbivory frequency and herbivory rate on young leaves in unfolded stage were significantly higher than in folded stage ( $F_{1,32}=8.97$ ,  $p=0.0054$ ;  $F_{1,32}=12.38$ ,  $p=0.0014$ ). The herbivory of leaves in folded stage consisted with large amount of low

proportion herbivory, while the leaves in folded stage were mainly occupied by high proportion herbivory. Leaves were intensively grazed in the nighttime ( $t=2.51$ ,  $p=0.017$ ), which accounted for about 85% of the total leaf herbivory. Young leaves of *C. fargesii* might follow different strategies in the two expansion stages.

(3) Induced defense is a principal response of plants to herbivory. Induced responses to herbivory are physical, nutritional, and chemical traits that change in plants following damage or stress, and that reduce the performance of herbivores. The result showed that young leaves that were damaged by *Neospastis simaona* in the beginning of the leaf expansion had higher toughness and concentration of tannins, but lower water content and nitrogen content when compared with the control leaves. As a result, the damaged shoots had lower rates of herbivory than control shoots. The results may imply that early-season herbivory on the leaves of *S. superba* reduced the nutritional quality of leaves and increased the amount of secondary compounds, therefore influencing later-season herbivory through the induction of plant responses that may act to reduce plant quality as food for herbivores.

#### **4. Diversity, growth and defensive traits of caterpillars were correlated with the nutritional and defensive traits of their hosts.**

A survey of leaf-feeding insect larvae feeding on plants was carried out in Tiantong, Zhejiang province. The results showed that: (1) There were temporal and spatial consistence on insects and young leaves. The greatest caterpillar density related to high leaf quality on spring, and maintained high density during summer. Then insect density decreased rapidly form autumn. (2) Growth and defensive traits of caterpillars were correlated with the nutritional and defensive traits of their hosts. Growth rates were faster on young than mature leaves ( $F_{1, 43}=13.50$ ,  $p<0.001$ ), reflecting the higher nitrogen and water content of the former. Growth was also positively correlated with leaf expansion rate ( $r^2=0.51$ ,  $p<0.001$ ), because of higher nitrogen and water contents of fast-expanding young leaves. Specialists grew faster than generalists, with average growth of 1.8 times on young leaves and 4.2 on mature leaves. Generalists with low growth rate had more defense traits than specialists. Because slow growth for caterpillars increased their risk to natural enemies, generalists had more defense traits than specialists.

These results suggested that diversity, growth and defensive traits of caterpillars were limited by leaf quality of host plants. For getting appropriate food resource, it is crucial for caterpillars to be synchronized with their host plants phenology. Growth and larva period of caterpillars were correlated with the nutritional and defensive traits of their hosts, which influenced the defensive traits against natural enemies indirectly.

**Innovations of this PhD dissertation are mainly:**

(1) Evergreen broad-leaved forest is the regional vegetation of subtropical area in eastern China, and differs from tropical and temperate forest in both species composition and community structure. We summarized the patterns of leaf herbivory in subtropical evergreen broad-leaved forest from space and time level.

(2) Interactions between plant and leaf-feeding insects were studied systemically by field investigating, leaf traits analyzing, insects rearing and artificial simulating. The research system of multiple methods is rare.

(3) Defense syndromes of young leaves were studied at the community level. It could be useful to add further insights to defense syndrome theory.

(4) The factors which affect defense syndromes of young leaves were evaluated in the two typical evergreen broad-leaved forest plants — *Schima superba* and *Castanopsis fargesii*. Thus defense syndromes of young leaves in subtropical evergreen broad-leaved forests can be comprehensive known and understood.

(5) The relationships how host nutrition and defense traits affect in herbivore diversity, growth rates and defenses against natural enemies were determined. It is capable of deeper understanding on the interaction relationship between plant and leaf feeding insects

**Key words:** Evergreen broad-leaved forest, young leaves, leaf-feeding insect, leaf traits, herbivory, defense syndromes

# 目 录

摘 要.....	I
ABSTRACT.....	V
目 录.....	I
第一章 前 言.....	1
1. 研究背景.....	1
2. 研究进展.....	2
2.1 植物的防御对策.....	2
2.2 幼叶对食叶昆虫的防御.....	6
第二章 研究地区概况及研究方法.....	18
1. 研究地区概况.....	18
1.1 浙江天童.....	18
1.2 福建梅花山.....	19
2. 研究目的和意义.....	19
3. 技术路线.....	20
4. 拟解决的关键问题和本研究的特色.....	21
4.1 拟解决的关键问题.....	21
4.2 本研究的特色.....	21
5. 实验方法.....	22
5.1 植物叶片属性.....	22
5.2 食叶昆虫属性.....	24
第三章 亚热带阔叶林植物的叶片虫食.....	26
1. 研究区概况.....	26
2. 材料与方法.....	27
2.1 研究对象.....	27
2.2 叶片虫食率与虫食频度.....	27
2.3 数据处理与统计分析.....	27
3. 结果.....	27
3.1 叶片虫食的分布格局.....	27
3.2 不同类型植物的叶片虫食.....	32
3.3 叶片虫食的时间格局.....	33
3.4 海拔对幼叶虫食的影响.....	35

4. 讨论.....	36
4.1 虫食的分布格局.....	36
4.2 生长型和优势度对虫食的影响.....	36
4.3 虫食的时间格局.....	37
4.4 虫食的空间格局.....	37
<b>第四章 植物幼叶的综合防御对策.....</b>	<b>39</b>
1. 研究区概况.....	40
2. 研究材料与方法.....	40
2.1 研究对象.....	40
2.2 叶片属性.....	40
2.3 叶片虫食.....	40
2.4 数据处理与统计分析.....	41
3. 结果.....	41
3.1 幼叶属性之间的关系.....	41
3.2 幼叶综合防御对策.....	44
3.3 不同对策植物的虫食.....	46
4. 讨论.....	46
4.1 叶属性之间的相互关系.....	47
4.2 幼叶的综合防御对策.....	48
4.3 防御对策的进化机制.....	49
<b>第五章 发育阶段对木荷幼叶防御的影响.....</b>	<b>50</b>
1. 研究区概况.....	50
2. 研究材料及方法.....	51
2.1 昆虫密度和虫食.....	51
2.2 叶片属性.....	51
2.3 数据处理与统计分析.....	51
3. 结果与分析.....	51
3.1 不同发育阶段木荷的叶片物候.....	51
3.2 不同发育阶段木荷的叶片质量.....	52
3.3 不同发育阶段木荷的昆虫密度.....	53
3.4 不同发育阶段木荷的叶片虫食.....	54
4. 讨论.....	56
4.1 不同发育阶段的叶片属性差异.....	56
4.2 发育阶段对食叶昆虫天敌的影响.....	57
4.3 发育阶段对食叶昆虫取食偏好性的影响.....	57
<b>第六章 展叶阶段对栲树幼叶防御的影响.....</b>	<b>59</b>
1. 研究区概况.....	60

2. 研究材料和方法.....	60
2.1 研究对象和标定方法.....	60
2.2 叶片属性和虫食.....	61
2.3 数据处理与统计分析.....	62
3. 结果.....	62
3.1 栲树叶片的展叶动态.....	62
3.2 叶片虫食动态.....	63
3.3 叶片虫食构成.....	64
3.4 叶片虫食的昼夜差异.....	65
4. 讨论.....	66
4.1 虫食格局的成因.....	66
4.2 不同展叶阶段的防御对策.....	67
<b>第七章 木荷幼叶对早期虫食的诱导响应 .....</b>	<b>68</b>
1. 研究区概况.....	69
2. 研究材料和方法.....	69
2.1 研究对象和处理.....	69
2.2 叶片属性与叶片虫食.....	69
2.3 幼虫的取食偏好性.....	70
2.4 数据处理与统计分析.....	70
3. 结果.....	70
3.1 早期虫食对叶片属性的影响.....	70
3.2 诱导响应对幼虫的取食偏好性的影响.....	72
3.3 诱导响应对叶片虫食率的影响.....	73
4. 讨论.....	73
4.1 叶片属性的变化.....	73
4.2 叶属性变化对幼虫取食的影响.....	74
<b>第八章 叶片质量对食叶昆虫的影响 .....</b>	<b>76</b>
1. 研究区概况.....	77
2. 研究材料及方法.....	77
2.1 植物和昆虫的种类.....	77
2.2 昆虫的采集和饲养.....	77
2.3 昆虫的取食偏好性.....	77
2.4 昆虫的防御.....	78
2.5 数据处理与统计分析.....	78
3. 结果.....	78
3.1 食叶昆虫的种类与数量.....	78
3.2 幼虫生长过程与展叶过程的关系.....	79
3.3 叶片质量对幼虫发育历期和取食偏好性的影响.....	80

3.4 叶片质量对幼虫生长速率和对天敌防御的影响.....	83
4. 讨论.....	84
4.1 食叶昆虫与植物叶片生长的时空一致性.....	84
4.2 幼虫的生长速度.....	86
4.3 食叶昆虫的食性.....	87
<b>第九章 总结与展望.....</b>	<b>93</b>
1. 研究总结.....	93
2. 论文主要创新点.....	95
3. 不足与展望.....	95
<b>附录.....</b>	<b>97</b>
附录一 论文涉及的植物名录.....	97
附录二 本论文所涉及的部分植物幼叶虫食状.....	100
附录三 本论文所涉及的部分植物幼叶图片.....	101
附录四 本论文所涉及部分食叶昆虫图片.....	103
附录五 参加主要科研项目和研究成果.....	104
<b>参考文献.....</b>	<b>106</b>
<b>后记.....</b>	<b>123</b>

## 图名目录

图 1-1 植物之间的相互作用关系 .....	11
图 1-2 植物防御和忍耐随发育阶段的变化模式.....	13
图 2-1 浙江天童和福建梅花山地理位置.....	18
图 2-2 技术路线图 .....	20
图 2-3 硬度计 .....	23
图 3-1 常绿阔叶植物叶片虫食率分布格局.....	28
图 3-2 常绿阔叶植物叶片虫食频度分布格局.....	28
图 3-3 浙江天童 38 种植物虫食构成.....	32
图 4-1 浙江天童常绿阔叶林植物幼叶防御属性主成分分析.....	44
图 4-2 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶分类树状图.....	45
图 5-1 木荷幼树和成树的叶片属性 .....	53
图 5-2 木荷幼树和成树的昆虫密度 .....	54
图 5-3 木荷幼树、成树不同季节叶片虫食率和虫食频度.....	55
图 6-1 栲树展叶的两个阶段 .....	61
图 6-2 栲树展叶期叶面积动态 .....	62
图 6-3 栲树展叶期含氮量变化动态 .....	62
图 6-4 栲树展叶期比叶重变化动态 .....	63
图 6-5 栲树展叶期含水量变化动态 .....	63
图 6-6 栲树展叶期叶片日虫食频度 .....	64
图 6-7 栲树展叶期叶片日虫食率 .....	64
图 6-8 栲树展叶期昼夜虫食率变化动态.....	65
图 7-1 不同处理叶片的含氮量变化 .....	70
图 7-2 不同处理叶片的硬度的变化 .....	71
图 7-3 不同处理叶片含水量的变化 .....	71
图 7-4 不同处理叶片的单宁含量变化.....	72
图 7-5 幼虫对不同处理叶片的取食面积.....	72
图 7-6 木荷不同处理叶片的累积虫食率变化.....	73

图 8-1 2007 年福建梅花山木荷上昆虫种类组成.....	78
图 8-2 2007 年福建梅花山木荷上昆虫密度.....	79
图 8-3 2009~2010 年浙江天童四种常绿植物上昆虫密度.....	79
图 8-5 食物质量对叉带黄毒蛾幼虫体重的影响.....	81
图 8-6 幼虫对不同叶片的取食面积比较.....	82
图 8-7 展叶速率与幼虫相对生长率之间的关系.....	83
图 8-8 叶片含氮量与幼虫相对生长率之间的关系.....	83
图 8-9 取食幼叶和成熟叶片的不同食性昆虫幼虫相对生长率.....	84

## 表名目录

表 1-1 植物防御对策的发展 .....	3
表 1-2 资源可用性和防御属性 .....	5
表 3-1 不同类型植物叶片虫食 .....	32
表 3-2 常绿阔叶林植物虫食特征 .....	33
表 3-3 福建梅花山不同海拔高度 6 种植物叶片虫食率.....	35
表 4-1 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性及虫食.....	42
表 4-2 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性之间的关系.....	43
表 4-3 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性的因子载荷矩阵和贡献值.....	45
表 4-4 不同防御对策植物的虫食率和虫食频度.....	46
表 5-1 木荷幼树与成树的出叶物候 .....	52
表 5-2 木荷不同发育阶段叶片虫食构成.....	55
表 6-1 栲树不同展叶阶段叶片虫食构成.....	65
表 8-1 2007 年福建梅花山木荷昆虫结构.....	88
表 8-2 2010 浙江天童食叶昆虫属性 .....	91
表 8-3 叶片质量对叉带黄毒蛾幼虫发育历期、生长率的影响.....	81
表 8-4 幼虫对天敌的防御属性 .....	84

# 第一章 前 言

## 1. 研究背景

种间相互作用是适应辐射的重要生态因素之一 (Pellmyr & Leebens-mack, 2000), 植食作用是其中作用最为激烈的关系之一, 植物与植食性动物两者之间的界面可能是产生陆生生物相互作用多样性的主要区域 (Ehrlich & Reven, 1964)。植物和植食性昆虫都是地球上起源很早的生物类群, 至少在三亿年前两者就已经生活在一起, 并建立起关系密切的生物群落 (钦俊德, 1996)。在森林生态系统中, 两者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。在漫长的进化过程中, 双方为了营养、繁殖、保护、防卫、扩散等需要而发生了密切的相互关系。植物与昆虫在种类和相互关系上的多样性是两者协同进化和相互适应的重要基础。在植物与昆虫的诸多关系当中, 植食性昆虫与植物之间的取食与防御关系是两者最为原始和基本的, 同时也是相互作用最为直接的一组种间关系 (钦俊德, 1987; 钦俊德 & 王琛柱, 2001; 徐汝梅 & 成新跃, 2005)。

叶片是植物地上部分最易被昆虫取食的器官之一, 也是昆虫取食和植物防御作用最为强烈的部位。叶片作为植物的光合器官, 昆虫对植物叶片的取食作用必然影响叶片的光合作用能力, 影响到植物的生长、竞争和生殖分配等各个方面, 进而影响整个生态系统的物质循环和能量流动 (Marquis, 1984; van Asch & Visser, 2007)。幼叶期是植物叶片最敏感和脆弱的时期, 幼叶的虫食损失远高于成熟叶, 是叶片损失的主要时期。作为回应, 植物也将更多的资源投入到幼叶的防御当中, 使幼叶表现出比成熟叶更为多样的防御手段。因此, 幼叶期虽然短暂, 却被认为是了解植物与食叶昆虫相互作用的关键 (Kursar & Coley, 2003)。

植物对食叶昆虫的防御不仅涉及复杂的物理结构和化学物质的合成、转移、分泌等过程, 还涉及植物的特异性生理反应和基因的调控与表达, 是生活史对策的一个重要方面 (Tiffin, 2000; Pavia *et al.*, 2002), 防御不仅塑造了植物的基本生理特性, 甚至会对植食性动物乃至第三营养级的捕食性动物的生活史产生重要影响 (Zangerl & Nitao, 1998; Leather & Awmack, 2002; Stinchcombe, 2002), 因此近年来植物的虫食特征及其对食叶昆虫的防御受到了普遍的关注 (Leather & Awmack, 2002; Stinchcombr, 2002; Dick *et al.*, 2003; Zangerl, 2003)。

目前有关植物防御对策的研究对象主要集中在热带森林和部分温带森林植物 (Lowman, 1992; Aide, 1993; Kursar & Coley, 2003), 相比较而言有关亚热带常绿阔叶林植物叶片防御的研究很少。我国所处的亚热带地区气候条件既不同于冬季寒冷的温带, 也不同于四季高温的热带。亚热带常绿阔叶林植物的幼叶与食叶昆虫的种类和发生有其自身规律, 从而可能导致两者之间的相互作用关系具有其它地区所没有的特点。为此, 本项目拟选择亚热带常绿阔叶林代表植物及其食叶昆虫为研究对象, 在王宏伟 (2007) 对常绿阔叶林植物叶片虫食动态特征调查的基础上, 通过野外跟踪观测、室内分析和培养实验, 进一步分析阐明亚热带常绿阔叶林植物幼叶对食叶昆虫的防御对策。其意义在于通过研究植物幼叶对食叶昆虫的防御对策, 揭示植物与食叶昆虫相互作用机制, 丰富人们对植物与食叶昆虫关系多样性认识, 检验并充实已有植物防御理论; 既为亚热带常绿阔叶林结构和功能的研究提供参考依据, 也为常绿阔叶林生态系统的保护和恢复的实践活动提供理论基础。

## 2. 研究进展

### 2.1 植物的防御对策

植物和昆虫是陆地生态系统的重要组成。植物作为最基本的生物组成, 通过光合作用生产了维持整个生态系统的营养物质 (王琛柱 & 钦俊德, 2007)。昆虫作为动物界种类最多的类群, 其中约 1/3~1/2 的种类取食植物。由于植物缺乏移动能力, 且具有进行光合作用制造食物的功能, 因此成为大多数昆虫生存的重要环境因素。在陆生生态系统中, 几乎没有一种植物能够免于受到昆虫的危害, 据估计每年净初级生产力的 10% 被植食性昆虫所消耗 (Bazzaz *et al.*, 1987)。为什么植物在植食性昆虫的强大取食压力下仍然有相当一部分的生物量没有被吃掉? 答案可能涉及很多方面, 但是其中一个非常重要的因素是植物对植食性昆虫的防御能力。

表 1-1 植物防御对策的发展 (Agrawal, 2007 基础上修改)

Tab. 1-1 Development of plant defense strategies (Modified from Agrawal, 2007)

理论假说	主要推论	研究实例	文献来源
Hypothesis	Reasoning	Research example	Source of reference
单一防御属性权衡	为节约防御成本, 植物只采用某一主要防御方式, 不同防御方式之间存在权衡关系	31种野生棉花 ( <i>Gossypium</i> spp.) 叶片的毒腺密度与绒毛密度存在取舍关系	Rehr <i>et al.</i> (1973); Steward & Keeler (1988); Rudgers <i>et al.</i> (2004)
抵抗-生长权衡	同一生境下的植物选择抵抗或者受损后高再生能力其中之一对抗昆虫取食	生存长在荷兰海岸边山丘上的毛蕊草 ( <i>Verbascum Thapsus</i> ) 虽然受到严重的昆虫取食, 但是具有很强的再生能力; 而千里光 ( <i>Senecio jacobaea</i> ) 抵抗能力很强, 很少受到取食, 但是一旦受损再生能力很差	van der Meijden <i>et al.</i> (1988)
显度假说	易被植食者发现的植物采用定量防御属性; 不易被发现的植物采用定性防御属性	高大的栎树主要采用酚类物质进行防御; 而一年生草本植物主要采用生物碱来防御植食性动物的取食	Feeny (1976); Silvertown & Dodd (1996); Bustamante <i>et al.</i> (2006)
可用资源对策假说	生长在类似环境(生物或非生物环境)中的植物, 由于可用资源的相似性, 将采用类似的防御属性	生长在沙地环境中的热带树木生长缓慢, 采用高抵抗的防御对策; 而生长在营养较丰富的粘土中的植物采用低抵抗但是高忍耐的防御对策	Bryant <i>et al.</i> (1983); Fine <i>et al.</i> (2004); Fine <i>et al.</i> (2006)
弥散协同防御对策假说	昆虫与其寄主植物的相互作用会产生弥散作用, 使不同植物演化具有类似的防御系统, 昆虫产生类似的适应机制	Barro Colorado的55种热带植物的幼叶的不同属性之间相互关联, 形成“逃避”和“防御”两种综合防御对策	Kursar & Coely (2003); Agrawal & Fishbein (2006); Traver-Martin & Muller (2009)

在对虫食现象和植物防御属性认识的基础上,研究者开始探索植物的防御对策,防御理论随着研究的进行不断加深(表1-1)。Rehr (1973) 首先提出单一防御属性权衡假说,这种假说认为在某一种防御方式已经足够的情况下,植物不会浪费多余的资源再选择其它类型的防御方式。但是这种假说受到了广泛的质疑,主要有以下原因:首先大多数植物属性具有多重功能(如茸毛除防御昆虫取食还是防御紫外线的屏障),并不能单纯的仅从防御角度认为某一属性是多余的

(Close & McArthur, 2002), 而应当结合植物所处生境的生物和非生物的各种选择压力综合考虑;其次,植物在整个生长周期当中要面临多种不同植食者的攻击,不同的植食者的取食特点存在很大差异,单一的防御属性并不能达到最佳的御效果(Silva & Batalha, 2011)。因此将植物的防御当做某种单一属性来看待,虽然比较简便,但并不准确。实际上植物运用了一系列防御属性来对抗植食性动物;即使某种植物仅通过某一类防御属性进行防御,这些防御物质也通常包括很多种类。虽然单一防御模型存在不足,但并不完全错误的,只是这种权衡比较不应该只发生在某些防御属性间,而应当在更高的组织层次上进行比较,即防御属性形成防御对策,防御对策间存在权衡比较关系。

在这种思想的引导下,研究者进一步发展和完善了植物的防御对策理论。Feeny (1976) 提出了“植物显度假说”,认为植物采用的防御对策与植物被植食性动物的发现机率相关:多年生的木本植物由于容易被植食性动物发现,其防御多为中等水平,以定量防御的方式应对长期存在的取食压力;而草本植物可能长期不易被植食性动物发现,其防御手段则多为能量消耗不大的防御毒素,或者采用诱导抵抗和补偿生长。可用性资源假说认为(Coley *et al.*, 1985)植物的防御能力与植物的内禀生长能力负相关,而植物内禀生长能力则受到植物生境的资源丰富度限制(表1-2):在资源丰富生境中生长的植物,其内禀增长能力大,植物可以通过快速的生长来逃避或者忍耐植食伤害;而在资源贫瘠环境当中,植物内禀增长能力较低,植物主要通过抵抗的方式应对植食伤害。因为植物在资源丰富的环境中更容易恢复;植物在贫瘠的环境中受到资源的限制,生长速度缓慢,要恢复植物的伤害必须付出很大的代价,因此贫瘠环境中生长的植物往往将资源投入预防性的抵抗当中。其次,相同的植食压力下,慢速生长植物的响度净生产力损失更高,抵抗是一种更为明智的选择;而对于资源丰富条件下的植物,如果降低相同比例的生长速度而将节省的资源用于防御,而意味着要损失更多的绝对生产量,与其将资源冒险投入防御,不如专注于生长。根据具体生境的不同,可用

性资源假说又包括对土壤环境资源利用研究中提出的“集中对策假说”和对光资源利用研究中提出的“碳营养平衡假说”。“集中对策假说”(Fine *et al.*, 2004; Fine *et al.*, 2006)认为生长在相同土壤中的植物种类由于可用资源的类似性,对植食动物的取食将产生类似的防御对策。“碳营养平衡假说”认为当植物的资源满足生长需要后,多余的资源就被投入到产生次生防御物质的当中(Bryant *et al.*, 1983)。因此,当植物处于高光但低营养环境中时,植物将这些“多余”的碳用于产生碳基的防御物质如酚类。同样的如果在营养高营养但低光环境中,植物将主要产生氮基的防御物质,如生物碱等。

表 1-2 资源可用性和防御属性 (引自张大勇, 2004)

Tab. 1-2 Resource availability and plant antiherbivore defense (From Zhang, 2004)

变量 Variables	快速生长物种 Fast-growing species	慢速生长物种 Slow-growing species
<b>生长特征</b>		
资源丰富度	高	低
植物最大生长率	高	低
最大光合速率	高	低
暗呼吸速率	高	低
蛋白质含量	高	低
对资源脉冲反应	灵活	不灵活
叶片寿命	短	长
演替阶段	早期	后期
<b>防御特征</b>		
植食率	高	低
化学防御物质含量	低	高
防御类型	定性	定量
防御物质周转率	高	低
防御物质表达灵活性	灵活	不灵活

随后,研究者逐渐认识到植物与植食性昆虫并不仅是某一种植物与取食者之间相互作用,而且还会波及到群落中其它的昆虫与植物,由此产生弥散性的影响,于是弥散协同进化理论被提出。该理论认为群落中的不同种类的相互作用非常密

切,其中之一发生变化必然影响其它种类,因此不同的植物可能演化出相同的防御系统,而昆虫也会产生相似的适应机制。Agrawal & Fishbein (2006) 在对 23 种牛奶草属性的研究基础上提出综合防御对策假说,认为植物的防御应当被认为是由一系列的防御属性组成的,这些属性可以包括植物的物候(出叶时间、展叶速度、同步性程度)、营养质量(如含氮量、蛋白质和可溶性糖)、物理特征(毛、刺、和叶片硬度和叶片、枝条结构)、毒性(如氰化物、浓缩单宁、总酚和生物碱)、再生能力(忍耐)、间接防御(挥发物、天敌昆虫数量等)等植物的各个方面的表现。植物不同防御属性之间存在相互的关联,共同发生变化,这些属性之间的相互补充和增效关系尤为重要,往往可以使植物拥有比某一属性独立发挥更高的防御水平,如化学防御和物理防御共同发挥作用时会产生更为明显的防御效果(Berenbaum *et al.*, 1991)。Agrawal & Fishbein (2006) 虽然提出了综合防御对策的理论,但是认为这种防御对策只存在于亲缘关系很近的植物之间。Kursar & Coely (2003) 对热带植物的研究发现植物的这种综合防御对策不仅存在于同种或者亲缘关系密切的植物之间,生活在同一群落中亲缘关系相差很远的植物之间也会产生类似的综合防御对策,并提出了热带植物幼叶的“防御——逃避”防御综合体假说,虽然他们的研究将植物的防御对策研究扩展至种间水平,但其提出的防御对策并不完善,不能包括所有的植物防御类型。

从以上研究综述可以看出,对植物防御对策的研究仍在不断的深化,目前的研究对象也主要集中在热带和温带地区,但是由于气候条件、植物种类、取食昆虫等方面的差异,亚热带常绿阔叶林植物所采用的防御对策可能和热带或温带地区有很大不同,而关于常绿阔叶林植物这方面的研究目前开展的还不多,特别是从群落的尺度对植物防御对策的研究还未见报道,因此还应在这个方面进行更多的研究工作,以更加全面的了解植物对植食性昆虫的防御对策。

## 2.2 幼叶对食叶昆虫的防御

多年来,关于植物成熟叶防御植食性动物取食的投入和收益以及防御和捕食的相互作用已经有较多的研究(Kursar & Coley, 2003),而关于植物幼叶防御的研究还相对较少。幼叶期是植物叶片最敏感和脆弱的时期,幼叶的虫食损失远大于成熟叶。在叶片的整个生命周期中,约70%的虫食率都发生在幼叶阶段(Coley & Barone, 1996)。如:Coley等对巴拿马热带雨林植物的研究发现,70%的植物种类的幼叶比成熟叶受到更大的虫食压力,幼叶的日虫食率是成熟叶的20倍以上

(Coley, 1983; Coley & Barone, 1996)。澳大利亚温带雨林 (Warm-temperate rain forest) 中的植物尽管在出叶时间、出叶方式和叶寿命之间存在很大的差异, 但叶片虫食也主要发生在幼叶 (Lowman & Box, 1983; Lowman & Heatwole, 1987; Lowman, 1992a; 1992b)。于晓东等 (2001) 对辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 的虫食研究发现, 优势的鳞翅目幼虫和甲虫的取食, 集中在叶片完全革质化前的叶片幼嫩期。郑征等 (2001) 的研究报告我国西双版纳热带季雨林植物幼叶的虫食量占总叶片虫食量的72.9%。可见, 尽管许多热带、亚热带植物叶片寿命较长, 有的可达数年之久, 甚至更长时间 (Coley & Barone, 1996), 但叶片的损失主要发生在短短的展叶期内。因此, 幼叶的虫食与植物的防御成为关注的焦点, 幼叶期被认为是了解动植物相互关系的关键时期 (Kursar & Coley, 2003)。

### 2.2.1 幼叶的虫食特征

在森林生态系统当中, 虫食是一种普遍现象, 但是不同气候地区的植物叶片的虫食表现出各自的特征。已有的研究显示, 温带地区植物的叶片年均虫食率为7.1%, 而热带地区则高达 11.1%, 部分林窗中植物的叶片虫食率甚至高达 48% (Coley & Brone, 1996)。此外, 在虫食发生的主要时间上, 不同气候地区也存在明显差异, 热带地区的常绿植物由于幼叶的高营养质量, 导致其幼叶受到的日虫食率明显高于成熟叶片 (Kursar & Coley, 2003), 约 70%的虫食都发生在幼叶阶段; 而温带地区则明显不同, 在欧洲的栎树林中, 大概只有 27%的虫食发生在幼叶阶段, 大多数的虫食发生在成熟叶时期 (Coley & Barone, 1996)。

植物幼叶的虫食除了具有时间特征外, 还有一定的空间分布特点。Lowman (1985) 在对澳大利亚热带季雨林的研究中发现冠层的阳生叶片受到的昆虫取食比例明显低于林下的阴生叶片。随后的一些其他研究也发现了类似的虫食模式 (Gilbert, 1995), 这可能是由于阳生叶片比阴生叶片更小且硬度更大, 所含次生防御物质也更高 (Lowman & Box, 1983; Lowman, 1985; Givnish, 1988)。另外树冠处更热、且风更大的, 更容易受到鸟类的捕食, 这都会对许多食叶昆虫产生很大的影响 (Lowman, 1985)。

在国内研究方面, 于晓东等 (2001) 在对东灵山辽东栎研究时发现, 辽东栎的叶片虫食状可分为 9 类, 总体食率约 5%, 虫食频度约 90%。郑征等 (2001) 在对西双版纳热带季雨林的研究发现, 6 种乔木幼树的平均虫食率为 8.9%, 其中幼叶的虫食量占总虫食量的比例超过 7 成。此后, 江红等 (2001) 对浙江天童地

区石栎 (*Lithocarpus glabra*) 叶片的虫食研究发现, 石栎叶片存在 15 种昆虫取食状, 虫食率虽然高达 13.6%, 但是虫食频度 (64%) 却低于辽东栎, 表现出不同的虫食格局。随后, 王宏伟 (2007) 开展了进一步研究, 发现幼叶是常绿阔叶林植物虫食发生的主要阶段, 不同植物幼叶的虫食呈现不同的格局特征。虽然目前已经对部分植物叶片的虫食特征有了一些了解, 但是缺乏对我国常绿阔叶林植物叶片虫食水平的整体认识, 特别是对常绿阔叶林植物叶片虫食在时间和空间上的格局特征有待进一步研究。

## 2.2.2 幼叶的防御方式

### 2.2.2.1 物候防御

昆虫必须与寄主植物物候保持时空一致性才能保证其生存。食叶昆虫特别是一些以幼叶作为主要食物资源的鳞翅目昆虫, 每年卵孵化时间与其取食的寄主植物抽生新叶的时间基本同步, 提早和延迟发育的幼虫因取食不到合适的幼叶, 造成幼虫发育不良, 死亡率大大增加。而植物则常常通过调整物候避免受到食叶昆虫的取食, 主要通过以下三种方式: 第一, 幼叶在昆虫虫丰富度最低时开始出叶发育, 在干季时很多热带森林中的植物都存在这种现象 (Aide, 1992; Murali & Sukumar, 1993); 第二, 群落中植物幼叶通过同步性生长可以使植食动物产生饱食现象, 从而减少叶片的平均受损率 (Feener & Schupp, 1995), 如 Aide (1991, 1993) 的研究发现 Barro Colorado 岛的 12 种植物, 在种群同步生长时幼叶的平均虫食率只有其它时间出生叶片虫食率的一半; 第三, 植物幼叶可以通过提高伸展速度减少植食动物的取食时间。由于幼叶期是虫食发生的主要时期, 叶片尽快展开并硬化将缩短暴露时间, 从而减少损失率, 如 Ernest (1989) 发现 *Pentagonia* spp. 根据叶片生长速度快慢可分为两种类型, 生长缓慢叶片的虫食损失是其生长快速叶片的 2 倍多。但 Kursar & Coley (2003) 的研究发现, 幼叶生长速度越快, 植物的虫食率反而越高, 因此快速展叶是否能减少叶片损失率尚存争议。

### 2.2.2.2 物理防御

植物叶片具有多种能有效地防御昆虫的取食的物理特性, 如叶片上的角质

层、蜡质、茸毛等均能阻挡病菌及小型昆虫的伤害。坚硬的刺和特化的叶片或者小枝也是植物中常采用的物理防御方式，能够有效地防止植食动物接近，阻止植食性动物对植物的伤害。处于展叶过程中的幼叶，无法长坚硬的刺，外形也很难特化，常常是植物各个器官中最易受到伤害的部位。茸毛和香毛簇是幼叶经常采用的防御措施，细密的茸毛和香毛簇可以缓冲压力，阻碍鳞翅目幼虫的移动。此外，叶缘上的硬齿也是防御植食性昆虫的侵入的有效手段（张大勇, 2004）。

特别值得注意的物理防御类型是叶片的硬度，叶片变硬是植物最理想的防御方式之一（蔡志权 & 曹坤芳, 2002）。叶片的硬度对昆虫的取食、发育以及其他生理活动有重要的影响，因此很早就为研究动植物关系的研究者所了解（Feeny, 1970）。幼叶在展叶的过程中，叶片很柔软，这些柔软的叶片是昆虫取食的主要的对象，而一旦叶片完成展叶，叶片的硬度会在短暂的几天里快速增加，叶片的虫食率迅速下降。尽管幼叶普遍比成熟叶更加柔软，但不同植物硬度仍然存在较大差异。高硬度幼叶的植物由于细胞壁硬化程度较高，叶片伸展速率较慢，但这种硬度的差别对于大型昆虫或者脊椎动物取食者来说防御作用不明显，因此硬度的防御具有一定的局限性，处于展叶阶段的幼叶还必须依赖其它的防御方式。

### 2.2.2.3 低营养防御

昆虫取食植物叶片主要是为了提供满足自身各项生理活动需要的各种物质。植物叶片为昆虫的生长发育提供碳水化合物、蛋白质与氨基酸、脂类物质、维生素和矿物质等营养物质。由于碳是组成叶片的主要成分，只要昆虫取食足够的叶片，碳水化合物一般不会成为限制昆虫生长的主要因素。脂类物质是某些昆虫，如鳞翅目、直翅目和鞘翅目，迁飞中需要的能源物质，昆虫可以由蛋白质和碳水化合物合成脂肪，因此脂类物质一般也不会制约昆虫的生长和发育。蛋白质是多数昆虫维持正常生理的必需物质，而叶片中氮的含量通常很低，所以含氮量往往是限制昆虫生长和发育的最主要因素（钦俊德, 1987）。

幼叶为满足自身的展叶需要，相对于成熟叶片中含有相对较高的含氮量，而且由于幼叶的硬度较低，所以对昆虫的吸引力极大。Aide（1993）比较了热带地区不同植物成熟叶与幼叶被昆虫取食率的大小，结果表明幼叶受到虫食率比成熟叶受到的虫食率要高的多。Coley & Barone（1996）认为，幼叶中较高的含氮量是吸引昆虫取食的主要因素，较高的含氮量可以满足昆虫生理上发育的需要。此外，叶片中水分的含量对昆虫的取食也有一定的吸引作用，水分含量高是幼叶受

到较高昆虫取食的另一个重要原因。因此一些植物常常降低幼叶含氮量，甚至在采用延迟变绿的方式推迟叶绿素的合成，降低幼叶含氮量（Kursar & Coley, 2003），以减少对植食性昆虫的吸引。此外，有些植物在叶片完成展叶后才开始变绿也是降低虫食造成的资源消耗，提高资源利用率的一种有效方式。但是低氮含量会造成植物展叶速度变慢而增加暴露给植食性昆虫的时间，并且严重降低了幼叶光合作用效率和作用时间，因此植物是否采用该种防御方式存在权衡比较（Coley & Kursar, 1997）。

#### 2.2.2.4 化学防御

化学防御主要是植物体内分泌的次生物质，是影响昆虫的取食的一种主要防御方式。Feeny（1970）在研究尺蠖与栎树之间关系时最早发现植物叶片中含有单宁，认为单宁的含量高低影响昆虫对叶片的取食。此后，对单宁的研究逐渐深入，有些研究认为单宁通过与消化蛋白质和消化酶结合抑制昆虫对叶片的消化（Cooper *et al.*, 1988; Hagerman & Robbins, 1993）；有的研究则认为单宁不是通过抑制消化来影响昆虫的取食，而是因为具有毒性（Thomas *et al.*, 1988; Karowe, 1989; Mole, 1990; Hagerman & Robbins, 1993）。此外，还有学者认为叶片单宁的含量与食叶昆虫的取食并不相关（Scriber & Ayres, 1988; Schultz, 1989; Clausen *et al.*, 1992; Feeny, 1992）。近年来，一些研究证明展叶慢的植物的叶片确实对昆虫的取食作用存在抑制作用，但其中的单宁含量与植物展叶速率并不直接相关（Kursar & Coley, 2003）。这表明植物叶片中确实含有某种或某些物质抑制昆虫取食，但可能是几种次生物质相互作用，甚至不同类型防御属性共同作用的结果。

除了研究单宁对昆虫取食植物的影响外，还有研究者研究了其它次生物质在植物防御昆虫取食中的作用。植物的化学防御物质总体上可以分为含氮的次生物质和以碳为基础形成的次生物质，次生防御性物质按其化学成分一般可以分为如下几类：生物碱、非蛋白氨基酸、苷类、萜类、类黄酮、酚类物质等（Miller & Feeny, 1983; 钦俊德, 1996; Kursar & Coley, 2003; Arguedas, 2006）。碳氮平衡理论认为，次生物质的类型主要是由植物生长的环境决定的，位于光照充足的地方的植物，往往形成以含碳为主的次生物质，如单宁；当环境中的氮含量比较多而光照条件不足，则主要形成含氮的次生物质，如生物碱等（Coley *et al.*, 1985）。

植物的次生代谢物质除了作为防御昆虫取食的一种手段外，可能还有其它的作用，如吸引传粉者、防紫外线伤害、生长调节、信息传导、基因表达控制、他

感作用、营养循环控制等 (Hartley & Jones, 1997), 甚至可能代表着植物对其他逆境的适应。如 Close & McArthur (2002) 发现, 被认为是防御植食昆虫的酚类物质在植物体中的作用也许是为了避免光伤害。如果真的是这样, 那么在考虑次生防御物质的作用时不应只将其当作一种防御物质, 还应综合考虑植物对所处的环境条件的适应。

### 2.2.2.5 生态防御

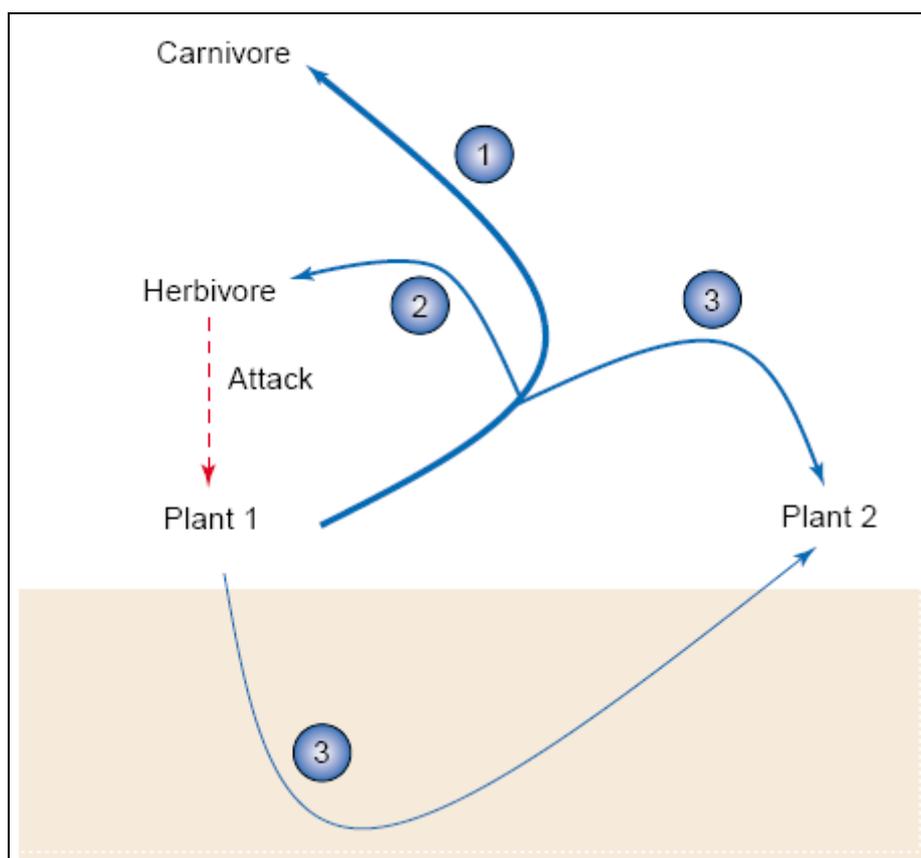


图 1-1 植物之间的相互作用关系, 包括同种和异种。植物之间的化学物质联系不仅局限于地上, 也有可能发生在地下, 植物的地上活地下部可以释放化学物质, 引起 ① 植食动物天敌 ② 植食动物和 ③ 临近植株产生响应的反应 (Dicke, 2003)

**Fig.1-1 The plant-plant interactions comprise interactions among conspecifics and heterospecifics. Plants respond to herbivory with the emission of chemical cues above and below ground, which can elicit responses in ①carnivorous enemies of the herbivores, ② herbivores and ③ neighbouring plants (Dicke, 2003)**

生态防御是植物产生某种挥发物(或营养物)招引昆虫的天敌来捕食昆虫的一种防御方式。这种防御方式主要是吸引处于食物链上更高一营养级的捕食性动物, 来为植物提供保卫作用(图 1-1)。这种防御策略在自然界当中很常见, 如在

热带地区，鳞翅目昆虫幼虫等植食性昆虫是叶片的主要取食者，而寄生蜂是食叶昆虫幼虫的主要天敌，有些植物的幼叶受到鳞翅目昆虫的幼虫取食时，叶片会释放出挥发性物质，吸引寄生蜂前来捕食昆虫的幼虫 (Kuess *et al.*, 2004)。植物的其他防御，如单宁、硬度等因素，除了能够直接阻止昆虫的取食作用，还可以延缓昆虫幼虫的生长，以使它们的天敌就有更多的时间去发现并捕食它们，成为植物防御的一种间接手段 (Coley *et al.*, 2006)。在热带雨林中，蚂蚁可以为植物提供保护作用，帮助植物消灭部分害虫、散播种子和传粉；在这个过程中，植物也可以为蚂蚁提供住处和食物，这种蚂蚁的生物防卫方式在热带中的各种植物中非常常见 (Coley & Barone, 1996)。

从以上的研究来看，目前有关幼叶各种具有防御功能的属性已经开展了很多的研究工作，对这些属性的防御功能已经有了初步的认识，但是对幼叶的防御对策的研究还不够系统深入。对于某种植物来说，其防御对策是多种防御属性共同作用的结果，不同的防御属性之间存在权衡和协作，植物将如何将资源合理的分配到不同的防御属性中以使自己的防御对策最有效？尚需进一步的研究探讨。

## 2.2.3 其它因素对幼叶防御的影响

### 2.2.3.1 发育阶段对幼叶防御的影响

对于任何一种植物的生长、生存和繁殖来说，其拥有资源都是有限的，而将有限的资源分配给不同的组织和结构，执行不同的功能，就要求植物进行最优资源配置 (Weiner, 2004)。在不同的资源条件下，面对不同的取食压力，植物采取的资源分配模式是植物发育过程的一个重要特征。由于植物在不同的发育阶段资源的分配方式不同，即使是同种植物，其防御对策也不是一成不变的，在不同的生长或者发育阶段，防御对策也存在一定的变动 (Boege, 2005)。植物在发育过程中的属性变化通常会影响到植物作为食叶昆虫食物的质量，如次生代谢物、水分、叶片硬度和营养物质含量，这些属性在植物生长过程中都可能受到植物资源获取能力、贮存和分配方式的影响。由于在不同的生长发育阶段，植物可能将资源优先分配到不同的方面，植物的防御可能受到抑制(如发育早期)或者加强(成熟期)。

已有研究发现次生代谢物随着植物的发育增加或者减少，在草本植物当中，成熟植株比幼株有更高的储存能力和光合面积，相对于成熟植株，幼株对虫食的

抵抗能力可能受到了限制 (Boege, 2004)。因此, 植物在不同的发育阶段可能采取不同的防御对策, 幼株倾向于忍耐(补偿)对策而成熟个体倾向于采用抵抗对策(图 1-1)。目前大多数的研究对象多集中在草本植物特别是一年生草本植物 (Boege & Marquis, 2005), 而木本植物的生长和繁殖过程与草本植物有很大不同, 因此开展发育阶段对木本植物的防御对策影响的研究, 对于全面了解植物的资源分配方式与对昆虫的防御对策具有重要意义。

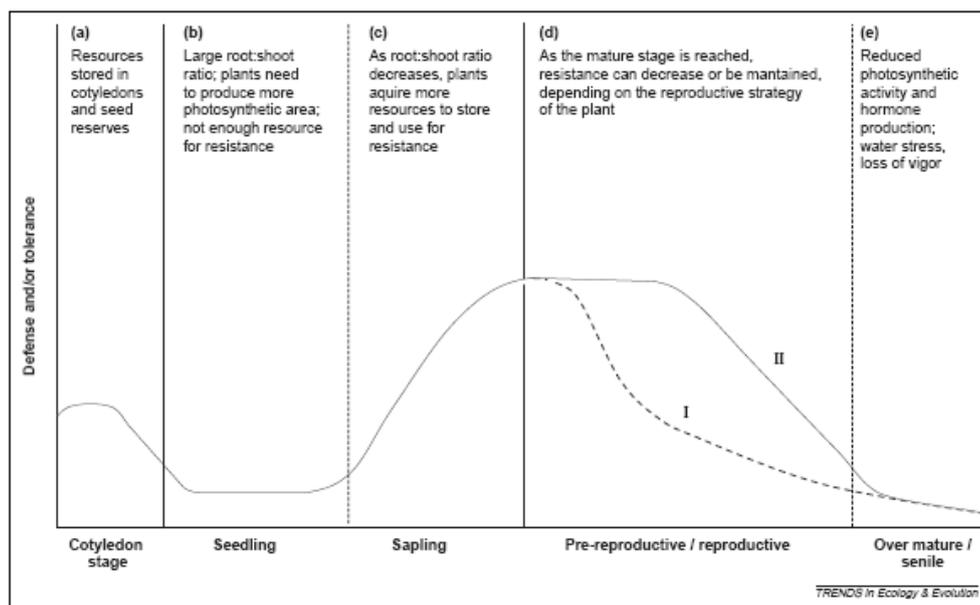


图 1-2 植物防御和忍耐随发育阶段的变化模式 (Boege & Marquis, 2005)

Fig. 1-2 Pattern of changes in defense and tolerance during plant ontogeny (Boege & Marquis, 2005).

### 2.2.3.2 早期虫食对幼叶防御的影响

长期以来, 人们一直认为植物对植食者的防御是构成性的并且总是呈现表达状态, 这种构成性防御 (Constitutive defences) 是由植物的长期进化过程形成的, 并不因植物是否当前受到损伤而发生改变 (Karban & Baldwin, 1997); 但是 70 年代以来, 越来越多的研究表明, 受到昆虫攻击后的植物会改变其叶片属性和生长过程以应对未来可能到来的取食压力 (Coenelissen & Fernandes, 2000), 即植物对于植食动物的取食存在诱导性的响应机制。这种防御方式似乎只是降低植物未来可能遭到的损失, 而不像构成性防御那样能够一直保持防御状态, 但是是防御代价最小的一种适应。

叶片受到昆虫取食后, 会引起植物形态特征的变化, 这些变化有时会影响到昆虫的取食行为。如栎树 (*Quercus rubrum*) 叶片比对照植株上的叶片变得更粗

糙，并由此而影响到下一代毒蛾的发生（Schultz & Baldwin, 1982）。Young *et al.*（2003）发现合欢荆棘树（*Acacia drepanolobium*）在受到伤害后，植物会增加刺的长度。Agrawal *et al.*（1999; 2000）在对野萝卜（*Raphanus raphanistrum*）和北美独行菜（*Lepidium virginicum*）的研究中发现，植物在受到食叶昆虫早期取食或者受到外源的茉莉酸诱导时，均能诱导植物的绒毛数量的增加，并且可以有效的降低随后发生的昆虫伤害。Traw & Dawson（2002）在对卷心菜（*Brassica oleracea*）的研究时也发现了类似的结果。

叶片受损后不仅形态上会发生变化，营养成分也常常发生改变。植物通过营养状况的改变使食叶昆虫不能获得足够的营养，从而影响昆虫的生长发育、取食行为和繁殖。但是不同植物的反应并不一致，一些研究发现植物组织中的含氮量在遭受取食后会明显上升（Piene & Percy, 1984; Ericsson *et al.*, 1985; Wagner, 1988）；另外一些研究则发现含氮量在植物遭到攻击后出现下降（Myers & Willams 1987; Coenelissen & Fernandes, 2000）。

食叶昆虫的取食对叶片生理的影响主要表现在对光合作用、呼吸作用和其它一些生理代谢过程上，有些植物在受到昆虫的取食后会通过提高光合效率和光合能力，以补偿叶面积损失造成的损失（Retuerto *et al.*, 2006），但是这种伤害后的光合作用提高可能只是一个暂时的过程，并且不是所有的植物种类都表现出这种现象（Meyer & Whitlow, 1992）。冬尺蠖的取食能够干扰白栎的水分平衡（娄永根 & 程家安, 1997）。Houle & Simard（1996）在对柳树诱导响应的研究中发现损伤后植物会提高蒸腾速率并降低气孔阻力。

叶片在遭受伤害后，产生的防御物质大体分为两类：（1）防御蛋白，属于植物的定量防御，该类物质会降低昆虫对食物的消化能力，如昆虫取食会造成番茄体内蛋白酶抑制剂含量的上升（O'Donnell *et al.*, 1996）；尺蠖能够诱导棉花酯氧合酶的活性的提高，降低棉铃虫的生长率（Kranthi *et al.*, 2003）。（2）有毒的次生化合物，属于植物的定性防御。主要通过产生酚类、生物碱和萜稀三类次生防御物质。如鳞翅目幼虫的伤害会使桦树、栎树和棉花中的单宁和总酚含量出现明显的上升（娄永根 & 程家安, 1997）。鳞翅目幼虫的取食会造成烟草中的尼古丁含量明显上升，降低幼虫的取食行为和存活率（Baldwin, 1988; Steppuhn & Baldwin, 2007）。

植物为何在存在组成性的防御的前提下仍然采用诱导响应？目前普遍的观点是：防御是一个相当耗能的过程，因此当植物不需要时不表现防御特征，只有

当必要时才加以防御是一种经济可行的策略，能够有效的减少植物的资源消耗。此外，诱导响应存在适合度代价，在没有植食者的情况下会降低植物适合度。因此，不仅要研究植物在诱导响应产生过程中的代价，同时还要研究因诱导响应产生的效益。诱导响应作为一种新的植物抗性类型，在防御植食者的取食等方面具有很大的潜力。近年来，国内对这一问题的研究有一些具体的实例研究（李镇宇等, 1999; 汤显德等, 1997; 刘勇等, 2001），这些研究代表了我国关于诱导抗性研究的概况。虽然，国内外已经在很多植物系统上进行了植物诱导防御的研究（Karban & Baldwin, 1997），但是由于条件的限制，在自然生态系统中开展这个方面的研究并不多见（Agrawal, 1998; Boege, 2004），特别是对亚热带常绿阔叶林植物，这方面的研究目前尚未开展。由于目前的研究多采用人工损伤模拟的形式，所获得的结论必然与实际情况存在偏差，因此需要进一步加强在自然条件下，昆虫取食对植物叶片防御影响的实验研究。

## 2.2.4 昆虫的适应

森林生态系统中，植食性昆虫种类多样，是主要的消费者，例如哥斯达黎加的热带雨林当中就存在至少 171 科的植食性昆虫，仅灌木层的一种植物上就发现了 95 种不同的取食昆虫（Marquis, 1991; Marquis & Braker, 1994）。于晓东等（2001）发现辽东栎叶片的取食昆虫超过 30 种。虽然森林当中植食性的脊椎动物的生物量是无脊椎取食者生物量的两倍（Coley & Brone, 1996），但是无脊椎动物特别是食叶昆虫造成了绝大多数的取食伤害，在热带雨林中昆虫的取食量可达  $680 \text{ kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ ，而脊椎动物仅为  $300 \text{ kg ha}^{-1}\text{y}^{-1}$ （Dajoz, 2000）。

食叶昆虫的数量随着季节的变化表现出一定的规律。一般来说在热带季雨林当中，旱季的昆虫数量最低，随着雨季的开始种群数量出现反弹，随后逐渐上升直至下一个旱季开始（Lowman, 1985; Murali & Sukumar, 1993; Marquis & Braker, 1994）。叶片虫食率也同样反映了这种变化趋势，旱季最低而雨季最高。温带落叶阔叶林中，早春昆虫数量较低，随着温度的升高，昆虫种群数量逐渐上升达到高峰，至晚春夏初时达到最高峰，随后开始下降直至秋季叶片凋落（Murakami *et al.*, 2005）。

昆虫在对植物取食时表现出不同的专性，有些种类的昆虫只取食某一种或一类的植物，而另一些昆虫则具有很宽的食谱。造成这种现象的原因主要有两方面的原因——植物防御和天敌控制。植物的防御特别是化学防御要求植食性昆虫必

须消耗能量以具有排毒和解毒能力。专食性的昆虫由于食物对象单一能够更有效的选择食物资源并应对其寄住植物的防御 (Ehrlich & Raven, 1964; Gilbert & Singer, 1975; 钦俊德 & 王琛柱, 2001)。同样, 天敌的压力也更有利于专食性的种类, 迫使昆虫偏向于选择最低死亡率的寄主植物 (Prince *et al.*, 1980)。然而广食性的昆虫对寄主的依赖程度更低, 虽然取食和防御的效率不如狭食性昆虫, 但是能够适应更多样的环境。由于热带雨林当中植物防御和天敌的选择压力更加强大, 因此植食性昆虫的专性程度比温带地区更高。目前, 多数的研究集中在昆虫的种类、数量或者取食生长对植物的适应上, 而叶片质量通过对幼虫的生长的影响会影响幼虫暴露给的天敌时间, 昆虫对天敌的防御也将产生适应, 这方面的研究工作还开展的很少。此外, 在常绿阔叶林当中, 昆虫的发生和取食与热带和温带地区存在明显不同, 植食性昆虫对植物的适应也会有其自身规律和特点, 而目前国内在这些方面的研究还很缺乏。

### 2.2.5 幼叶的最优防御对策

对于植物的幼叶来说, 最为理想的防御对策是采用所有可能的防御方式进行防御。但是在单一种的植物中很少见到全面的防御方式, 植物只会采用其中部分防卫方式进行防卫, 这表明植物的防御存在生理性的制约。比如, 幼叶快速展叶和低含氮量均可减少虫食破坏, 但这两者之间存在矛盾。因为幼叶的快速伸展不可避免的需要高大量合成蛋白质, 以满足叶片伸展的需要, 导致幼叶中不可避免的出现高含氮量; 而低含氮量虽然会降低对食叶昆虫的吸引力, 但是由于物质合成速度缓慢, 必然会延长展叶时间。

与之类似, 快速伸展和次生代谢物的化学防卫之间也存在权衡关系, 叶片展叶率和化学防卫之间的调节将对食叶昆虫种群动态和生活史对策有重要意义。快速展叶的植物更能逃避专食性昆虫的取食, 但叶片中的高含氮量使其对食叶昆虫有更高的吸引力, 会被广食性的昆虫大量取食; 相反, 展叶速度慢的幼叶中通常含有很多次生防御物质, 只有产生高度特异性适应的专食性昆虫才能将其作为取食对象 (Gershenson & Murtagh, 1993)。另外, 展叶速度慢的幼叶中高含量的次生防御物质也意味着食叶昆虫幼虫发育的减慢, 使其天敌有更多控制食叶昆虫种群的可能性。但是实际上, 高含量的次生代谢物防卫与叶片的快速伸展同样不可能同时出现 (Mckey, 1992)。主要由以下原因造成: 第一, 由于生长所需的资源和能量竞争, 产生具有防御功能的化学物质可能降低叶发育速率。第二, 在快速

伸展的幼叶中，细胞器需要消耗很大的代价产生次生代谢物，所以很难同时发生（Coley *et al.*, 1985）。再者，次生防御物质还有可能会导致的植物产生自毒现象。因此，植物在展叶和次生代谢物合成间的协调要有利于防卫虫食的同时又不影响自身的生长发育。

植物究竟采用何种综合防卫策略则是一个复杂的问题（Rausher, 1992）。植物最终采取何种对策防御昆虫的取食伤害是植物与其所处的特定环境和昆虫之间长期适应进化的结果。不同种植物对昆虫侵害的敏感程度不同（Polis, 1999; Chase *et al.*, 2000），不同防御对策对不同形式的损伤的防御效果不同，不同防御对策所需的资源投资亦有所不同；除此之外，植物的防御还会受该植物所处环境条件、生长阶段及其它植物的竞争等影响。

## 第二章 研究地区概况及研究方法

### 1. 研究地区概况

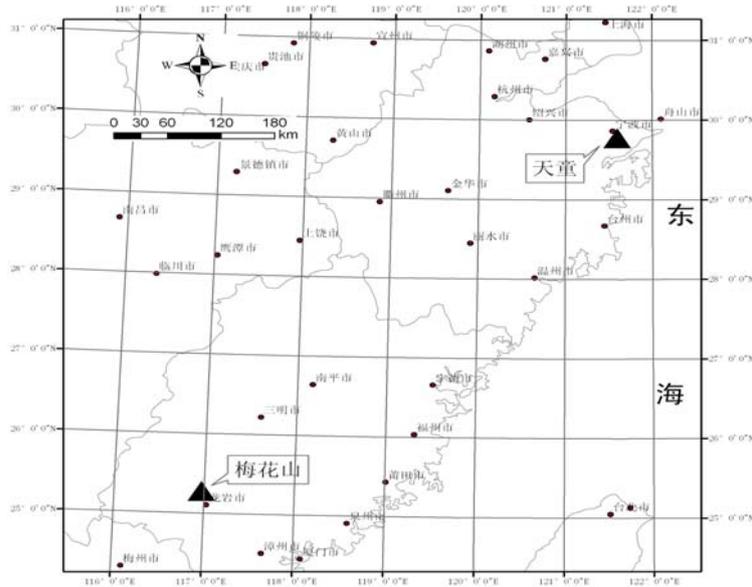


图 2-1 浙江天童和福建梅花山地理位置

Fig. 2-1 The location of Tiantong area, Zhejiang Province and Mt Meihuashan, Fujian Province

#### 1.1 浙江天童

研究区所在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 $29^{\circ}48'N$ ， $121^{\circ}47'E$ （图 2-1），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 $16.2^{\circ}C$ ；最热月出现在 7 月，平均温度为 $28.1^{\circ}C$ ；最冷月出现在 1 月，平均气温为 $4.2^{\circ}C$ ；大于 $10^{\circ}C$ 的年积温为 $5166.2^{\circ}C$ ，Kira 温暖指数为 $135^{\circ}C\cdot月$ ，寒冷指数是 $-0.8^{\circ}C\cdot月$ ，无霜期 237.8 天。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 1320.1mm，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 1m 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 (宋永昌 & 王祥荣, 1995)。

## 1.2 福建梅花山

研究区位于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 (图 2-1)，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 22168.5hm<sup>2</sup>，其中核心区面积 12683hm<sup>2</sup>。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 ≥10℃ 的活动积温 4500~5100℃；年平均降水量 1700~2200mm；全年无霜期 290d；年平均相对湿度 70%~96%。年平均蒸发量在 1000mm 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。

## 2. 研究目的和意义

植物的防御对策决定了植物在植物-植食性动物系统中的生态学功能，是理解植物分布和适应的重要基础。植物在防御植食性动物取食的同时也对植食性动物施加了巨大的选择压力，造成了植食性动物生活史特征的变化，植物对植食动物的防御以及植食性动物对植物适应对策的作用也许正是产生陆生生物相互作用多样性的主要来源。由于植物和植食性昆虫的物种总数超过了地球生命的一半，理解这两大生态系统重要组分的相互作用关系是认识整个地球生命系统的基础。

我国亚热带地区气候温暖湿润、生物多样性高，地带性植被为常绿阔叶林，该地区的气候条件既不同于冬季寒冷的温带，也不同于四季高温的热带。亚热带

地区植物的幼叶与食叶昆虫的发生有其自身的规律和特点。为此，本项目拟选择亚热带常绿阔叶林代表植物和食叶昆虫为研究对象，在王宏伟（2007）对常绿阔叶林植物叶片虫食动态特征调查的基础上，通过野外跟踪观测、室内分析和培养实验，进一步分析阐明亚热带常绿阔叶林植物对食叶昆虫的防御对策。其意义在于通过研究植物幼叶对食叶昆虫的防御对策，揭示植物-食叶昆虫相互作用机制，丰富人们对植物-食叶昆虫关系多样性的认识，检验并充实已有植物防御理论；既为亚热带常绿阔叶林结构和功能的研究提供参考依据，也为常绿阔叶林生态系统的保护和恢复的实践活动提供理论基础。

### 3. 技术路线

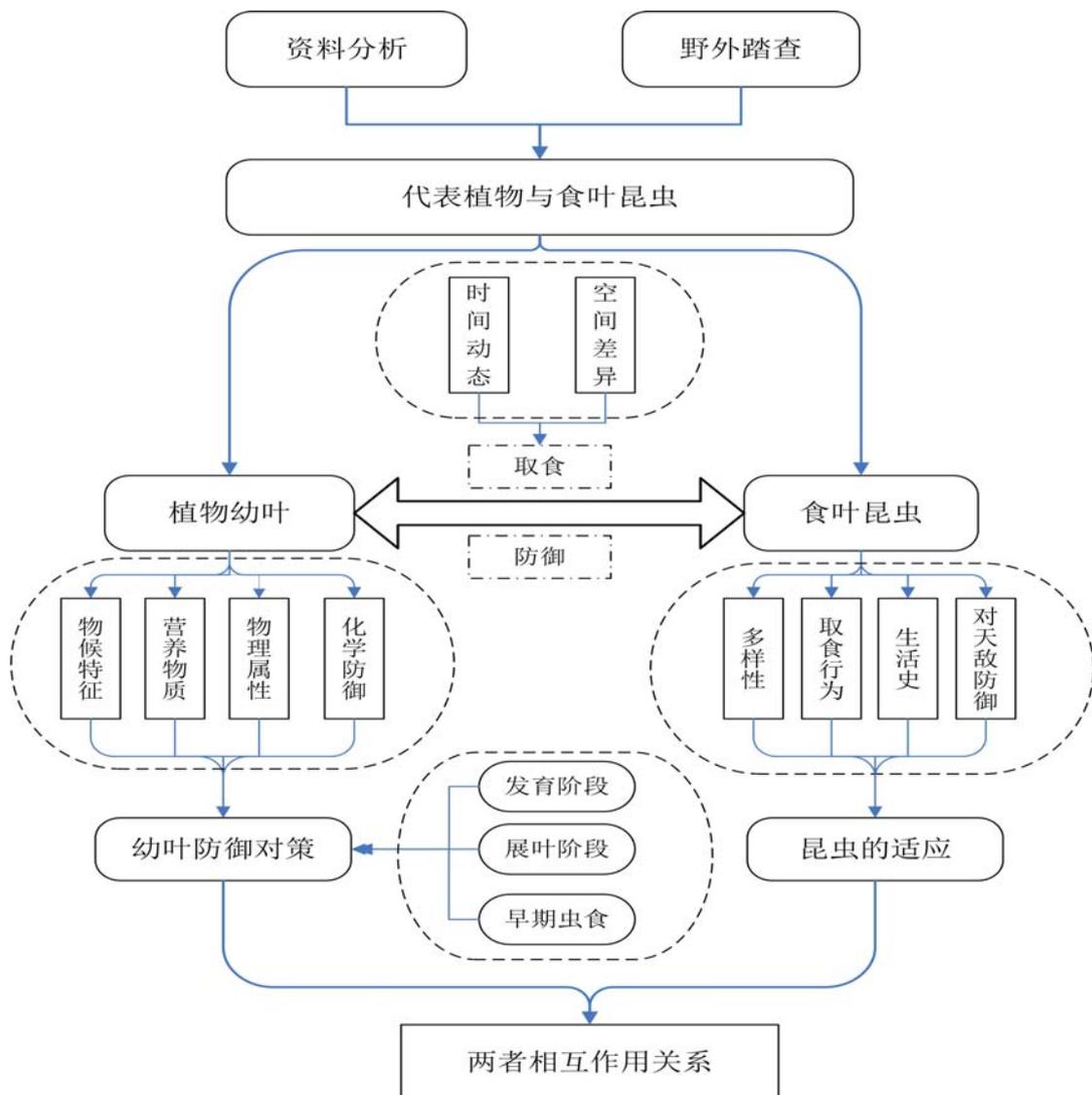


图 2-2 技术路线图

Fig.2-2 The flow chart of the research

## 4. 拟解决的关键问题和本研究的特色

### 4.1 拟解决的关键问题

本项研究选择浙江天童和福建梅花山常绿阔叶林中常见的乔灌木,采用野外调查和定点观察的方法,探明常绿阔叶林植物的虫食特征在时间和空间尺度上的变化特征;结合虫食特征与植物叶片的物候特征、营养成分、物理特征和次生防御物质,分析总结常绿阔叶林植物幼叶的防御对策;比较代表植物木荷和栲树在不同展叶阶段、不同发育阶段和不同早期虫食状况下叶片属性和虫食的差异,探讨防御对策的影响因素;通过分析植物的叶片发育过程与食叶昆虫的生长发育过程在时间和频度等方面的相互关系,研究植物叶片质量对昆虫多样性、取食行为和生长发育的影响,以期了解**亚热带常绿阔叶林植物是如何应对食叶昆虫的取食压力?**

要回答好这个关键问题,就需要解决以下几个方面的问题:1)亚热带常绿阔叶林植物叶片面临了怎样的虫食压力?2)面对虫食压力,常绿阔叶林植物幼叶采用了怎样的防御对策?3)幼叶的防御对策又受到那些因素的影响?4)植物幼叶的质量对食叶昆虫产生了怎样的影响,食叶昆虫又是如何进行适应?

### 4.2 本研究的特色

从研究对象上,亚热带常绿阔叶林分布地区不仅气候条件和变化格局不同于温带与热带地区,植物的爆芽和叶片生长方式具有明显的多样性和自身特点,而目前对该地区植物与食叶昆虫相互作用关系方面的研究开展的还不多,本项研究通过对亚热带地区两个实验地点常绿阔叶林植物的研究,有可能揭示出植物叶片虫食特征和防御对策的新特点。

从研究方法上来看,本项研究综合野外跟踪观测、叶属性测定、室内培养、人工控制模拟等多种手段,系统研究了植物与食叶昆虫之间的相互关系,这种综合多种方法的系统研究尚不多见。

在研究的内容上,现有的研究大多是对某种或者亲缘关系密切的植物防御能力的研究,而针对群落水平上植物防御对策的研究,国内外尚未有学者开展相关研究。同时本研究还以常绿阔叶林代表植物为研究对象,研究植物不同发育阶段、展叶阶段及早期虫食对植物防御的影响,从而对亚热带常绿阔叶林植物的防御对

策能够全面的认识和了解。

此外，目前这方面的研究大多关注植物的防御或者食叶昆虫的多样性、取食行为研究，而缺乏对二者相互作用过程及适应的认识，本研究结合植物叶片属性，分析测定食叶昆虫在各个方面与植物的相互适应，使我们能够对亚热带常绿阔叶林种植物和食叶昆虫的关系有更为深刻的认识。

## 5. 实验方法

### 5.1 植物叶片属性

#### 5.1.1 虫食率与虫食频度

展叶期间，每 3 天以带网格的透明塑料片（10 格·cm<sup>-2</sup>）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而非虫食面积来表示，这种表示方法已经证明是一种有效的虫食比较方法，因为不同叶片大小并不完全相同，以叶片的损失面积作为衡量指标可能会造成错误的估计（Lowman & Heatwole, 1987）。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。

#### 5.1.2 叶片物候

当所观测物种 50%以上的个体开始展叶，叶片长度达到 0.5cm 时，即可认为该种植物展叶开始。由于本次研究的植物种叶片抽生均发生在 3 月 1 日以后，故规定 3 月 1 日为第 1 天，每种植物的出叶时间距离 3 月 1 日的天数记为该种植物的出叶时间。至连续 2 次观测该种植物的叶长、叶宽均不再增加，即认为展叶过程完成。展叶时间为该种植物出叶时间与展叶结束时间之间的天数。展叶速率为叶面积除以展叶天数。

以 CV 值表示叶片的出叶同步性程度根据每个观察周期调查出叶数目的差异，计算出每种植物出叶的变异系数（CV）。

$$CV = \frac{SD}{\bar{X}}$$

式中  $\bar{X}$  是某植物在出叶期间，各次观测完成出叶的平均出叶数目，SD 是各次观测出叶数的标准差。

CV 值越小，说明这种植物每个观测周期出叶数目相差不大，是一个不同步的过程；而 CV 的值越大，则说明这种植物主要集中在一段时间内完成出叶过程，是一个较同步的过程。

### 5.1.3 叶片成分

#### 1) 叶面积

为了测量植物的平均叶面积，每个观测周期以游标卡尺测量标定枝条上 5 片随机叶片的长度和宽度，精确至 0.1mm。随后从每种植物上随机收集不同生长时期 200 片完整叶片通过叶面积仪器 (Li3000) 计算叶面积，获得叶片长宽与叶面积的回归模型 ( $0.942 < r^2 < 0.986$ )，由此可通过叶片长、宽推算各生长时间植物叶面积。

#### 2) 含水量和比叶重

通过对比鲜叶和干叶 (70°C 48h) 的重量计算得到叶片含水量及单位面积的叶干重——比叶重 (Leaf mass per area, LMA)。

#### 3) 叶片硬度

叶片硬度用自制硬度计 (制作方法参照 Feeny, 1970, 图 2-3) 测定。叶片硬度用将叶片 (避开叶脉) 打穿的时候缓慢添加到单位叶面积 ( $\phi=4\text{mm}$ ) 上的重量 (g) 表示。

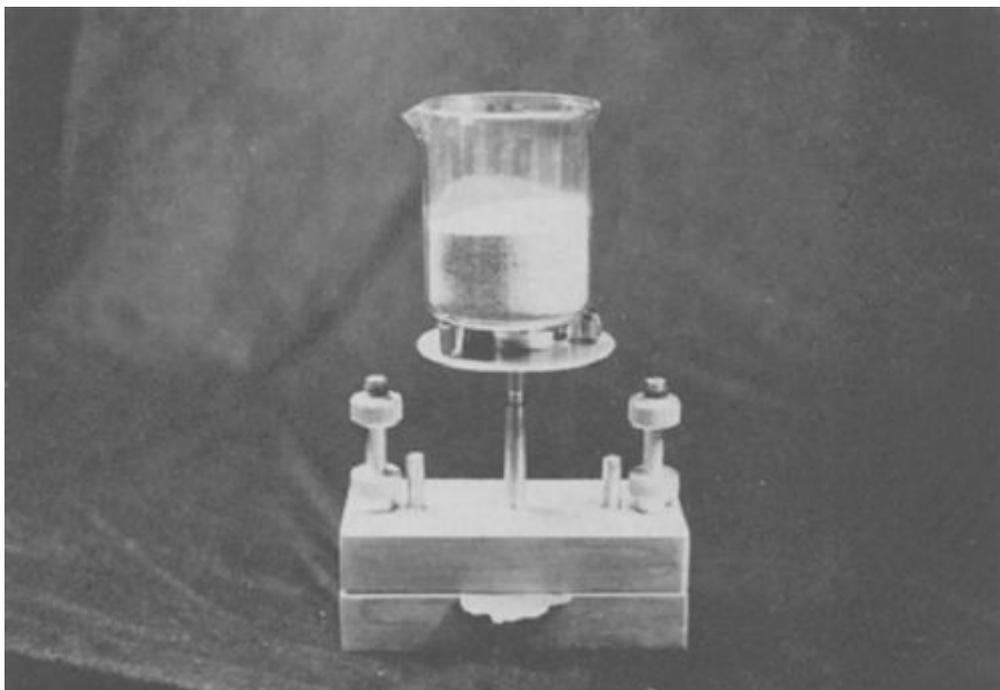


图 2-3 硬度计

Fig. 2-3 Device for estimating toughness of leaves

#### 4) 含氮量和缩合单宁含量

叶片烘干研磨后采用德国 Elementar 公司 Liqui TOC II 总有机碳总氮分析仪测定叶片含氮量。

缩合单宁的测定采用香草醛比色法 (袁红娥等, 2009)。首先以儿茶素 (SIGMA) 为标准样品绘制标准曲线: 取 1.0g/L 儿茶素溶液配置浓度梯度标准溶液, 分别用 721 型分光光度计在 510nm 处测定吸光值, 以儿茶素浓度为横轴, 吸光度为纵轴绘制标准曲线。用冷冻干燥机将叶片鲜样于-57℃冷冻干燥 24h, 随后冰浴研磨至粉末, 过 60 目筛后于-20℃温度下保存备用。测量时称取样品冻干粉 50mg, 放入具塞试管中, 加入 70%甲醇 5ml, 封口摇匀, 室温放置 24h, 于 4℃下 5000r/min 离心 10min, 取上清液作为待测提取液。分别取 4%香草醛甲醇溶液 3ml、浓盐酸 1.5ml 和 0.5ml 待测提取液 0.5ml, 加入铝箔遮光的具塞试管种摇匀, 20℃水浴 20min。以 4%香草醛甲醇溶液 3ml、浓盐酸 1.5ml 和 70%的甲醇 0.5ml 作空白对照, 510nm 下比色重复三次, 记录吸光值, 根据标准曲线计算浓缩单宁含量。

## 5.2 食叶昆虫属性

### 5.2.1 食性和生长速率

对每个所采集的鳞翅食叶昆虫幼虫记录发现的植物种类和叶片发育阶段。通过幼虫和成虫对昆虫进行最低限度的分类 (大多到科, 部分到种)。基于当地的食物广度, 利用食性试验确定昆虫是否专食。并尽可能利用已发表的相关昆虫数据进行验证。如果幼虫取食超过两个科的植物, 将之定为广食种; 如果仅取食某一科的植物则定为专食种 (Janzen, 1984; DeVries, 1987; Marquis, 1991; Barone 1998)。

所有昆虫个体在室温条件下置于饲养, 并避免阳光直射。每只昆虫根据个体大小分别以培养皿 (9×1.5cm) 或昆虫盒 (12×9cm) 单独饲养。各昆虫以发现时相同生长阶段和同种植物的叶片饲养。广食性种类虽然从不同植物上采集, 但每个个体均以发现植物种的叶片饲养。每 24h 更换一次叶片以保证叶片新鲜, 每个饲养容器中放置一小块棉花以保持湿度。每 48h 称量一次幼虫体重, 以幼虫的相对生长率表示幼虫的生长速度 ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ )。

### 5.2.2 昆虫的取食偏好性

选取饲养幼虫中生长较为一致的相同龄期龄幼虫进行实验, 饥饿 24h 放入盛

有叶片（叶片剪成 1.5cm×3cm 的矩形）的遮阴培养皿中，测定幼虫的取食偏好性。试验进行两组处理：1）每只幼虫被分别喂养不同处理的三种叶片的食物块各 2 片；2）将三种不同处理的叶片各一片混合在一起喂养幼虫。保证每次取食后，各种投喂叶片均有剩余。取食 24h 后，将幼虫取出，测量叶片剩余面积，计算幼虫的取食面积。

### **5.2.3 昆虫对天敌的防御属性**

野外发现食叶昆虫后，对所有食叶昆虫幼虫具有对天敌防御功能的属性进行区分记录。体色上根据颜色浅到深分别记为 0-2，表示幼虫颜色从较浅的隐蔽色到鲜艳的警戒色；群居性上，独居为 0，群居为 1；毛或刺，无记为 0，疏为 1，密为 2；隐蔽性上，如果昆虫有隐蔽所或折叠叶片则记为 1，无为 0；行为上，如果在非取食时隐蔽或者拟态为 0，如果一直不隐藏为 1。而对昆虫在受到捕食后采用的如假死等防御行为，未做记录。

### 第三章 亚热带阔叶林植物的叶片虫食

几乎所有植物种类都很难幸免于植食性动物的取食，在陆生群落中昆虫的取食尤为明显 (Futuyma, 2000)。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 (Marquis, 1984; Belsky, 1986; McNaughton, 1986; Bigger & Marvier, 1998; Lehtila & Strauss, 1999)。

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%) (Coley & Barone, 1996; Coley & Aide, 1991)。郑征等 (2001) 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%。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%，Coley & Barone, 1996)，但是这种比例的虫食率仍然会对植物产生严重的影响 (Marquis, 1984)。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 (Bazzaz, 1987)。

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 (江红等, 2005; 王宏伟等, 2006)。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虫食规律和特征。

#### 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)，研究地详情参见第二章。

## 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（种类见附录 1）。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 米的幼树。

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，测定方法详见第二章。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（455m、672m、902m、1200m、1400m）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：格药柃（*Eurya muricata*）、毛冬青（*Ilex pubescens*）、米槠（*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（25.87%），最小为浙江天童的皱柄冬青（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%）（ $p=0.012$ ）。

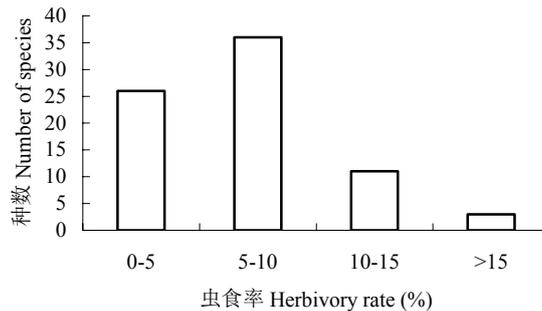


图 3-1 常绿阔叶植物叶片虫食率分布格局

Fig. 3-1 Distribution of insect herbivory rate of evergreen broad-leaved plants

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（75.00%），最小为绒毛润楠（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（89.74%，图 3-2）。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（ $p=0.74$ ）。

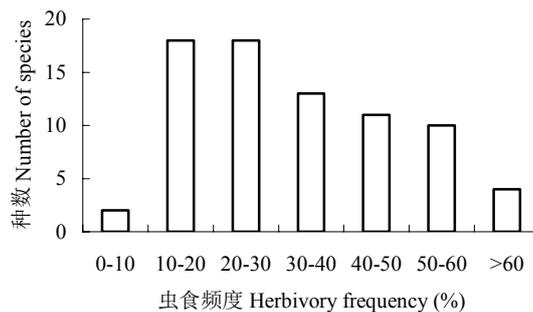


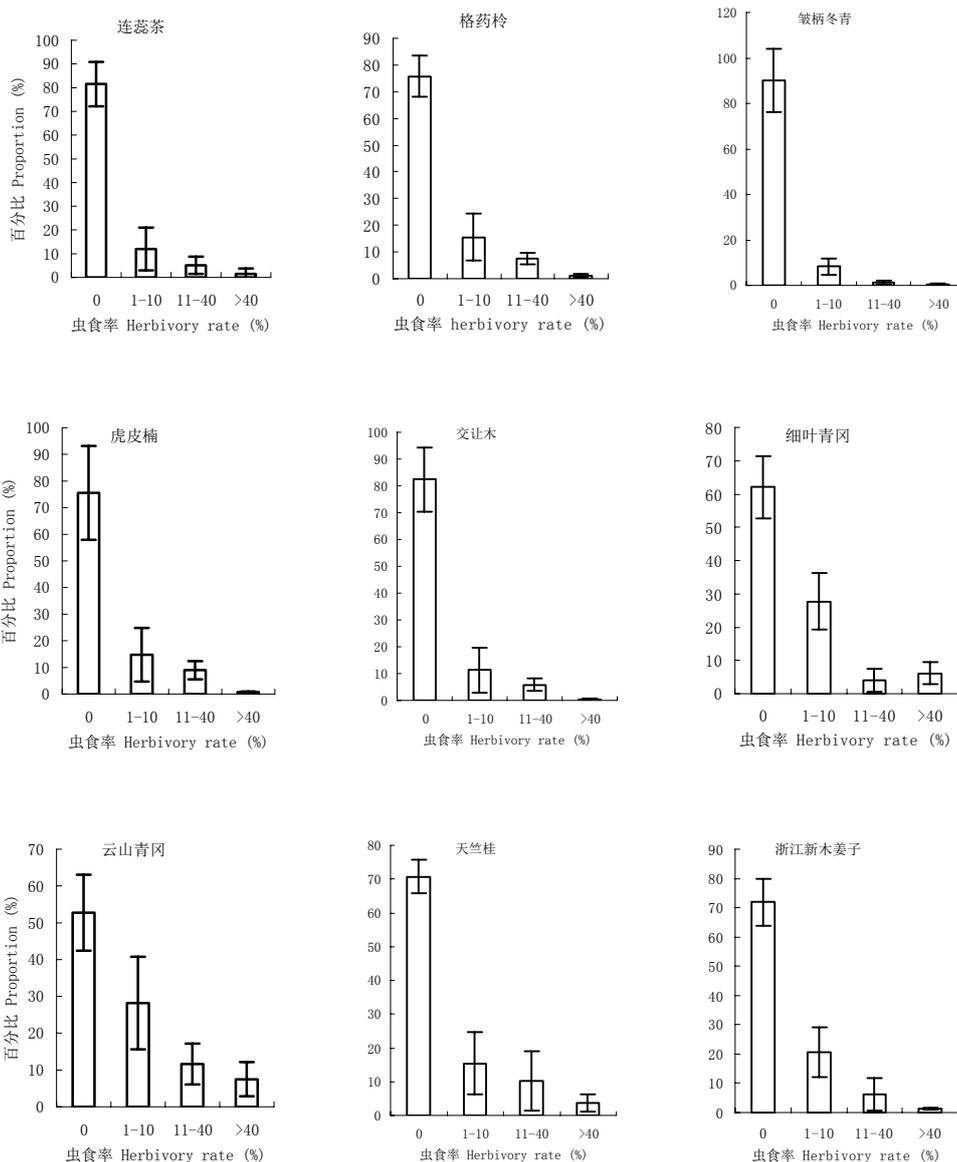
图 3-2 常绿阔叶植物叶片虫食频度分布格局

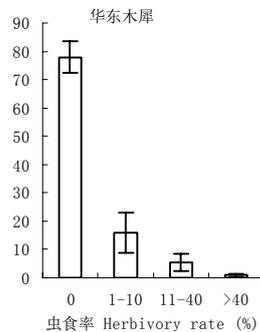
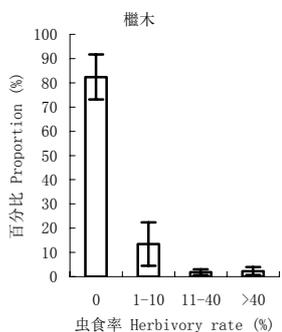
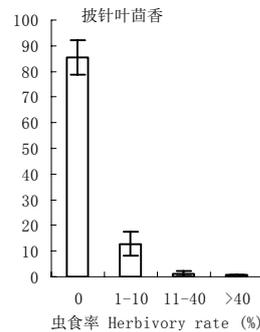
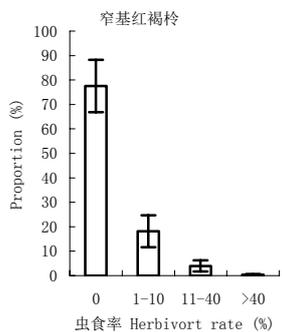
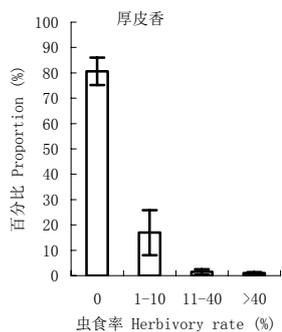
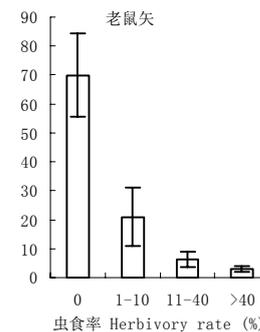
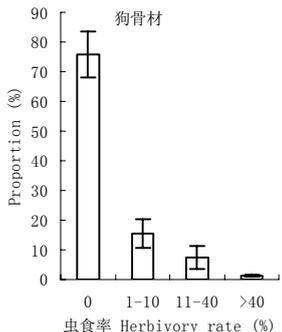
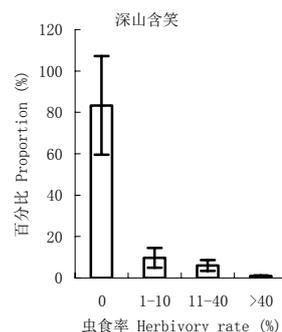
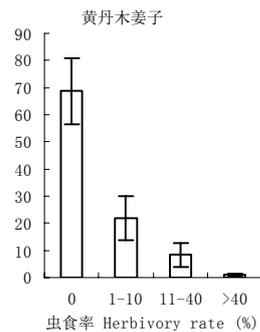
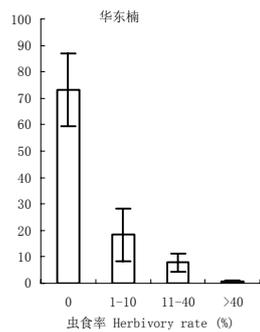
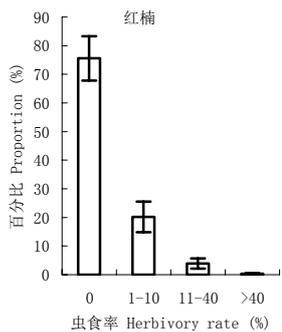
Fig. 3-2 Distribution of insect herbivory frequency of evergreen broad-leaved plants

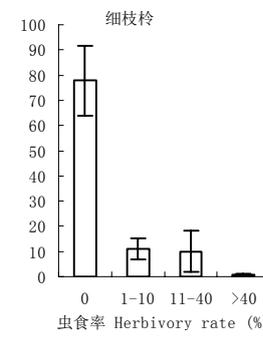
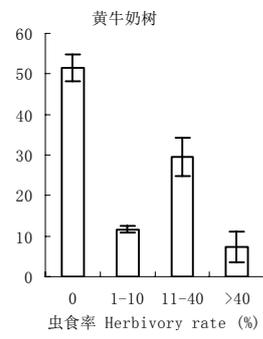
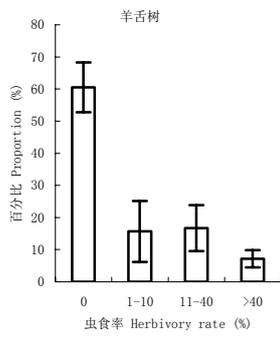
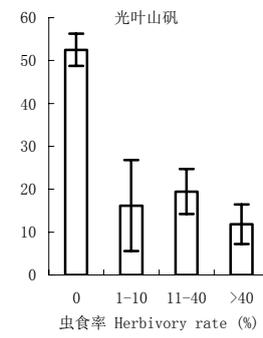
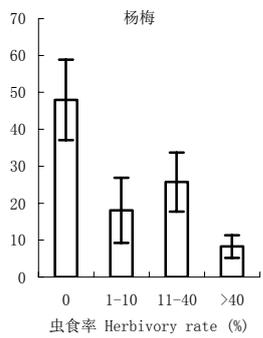
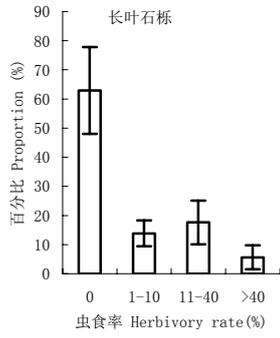
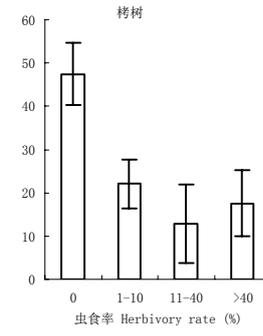
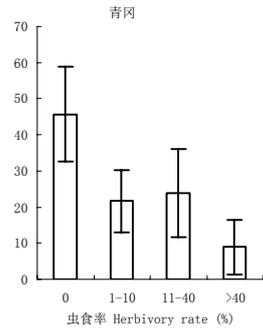
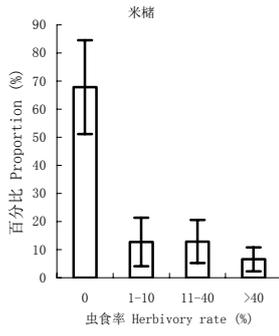
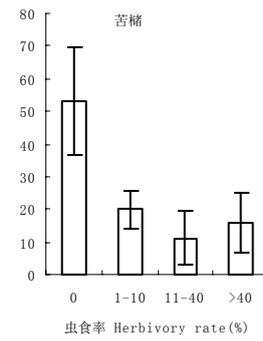
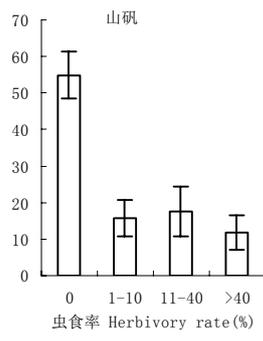
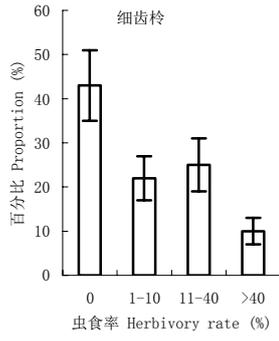
虽然植物受到了食叶昆虫的取食，但是多数叶片仍然保持完整（图 3-3）。而对于受到昆虫取食伤害的叶片，叶片损失以中低比例为主，虫食率超过 40% 的叶片数目较少，根据叶片虫食结构的不同，浙江天童 38 种植物可以分为两种类型：(1) 连蕊茶等 20 种植物，叶片虫食频度较低（大多低于 30%），受损叶片的虫食

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（杨梅、光叶山矾、杜英、薯豆）在展叶完成后仍受到昆虫的反复取食。







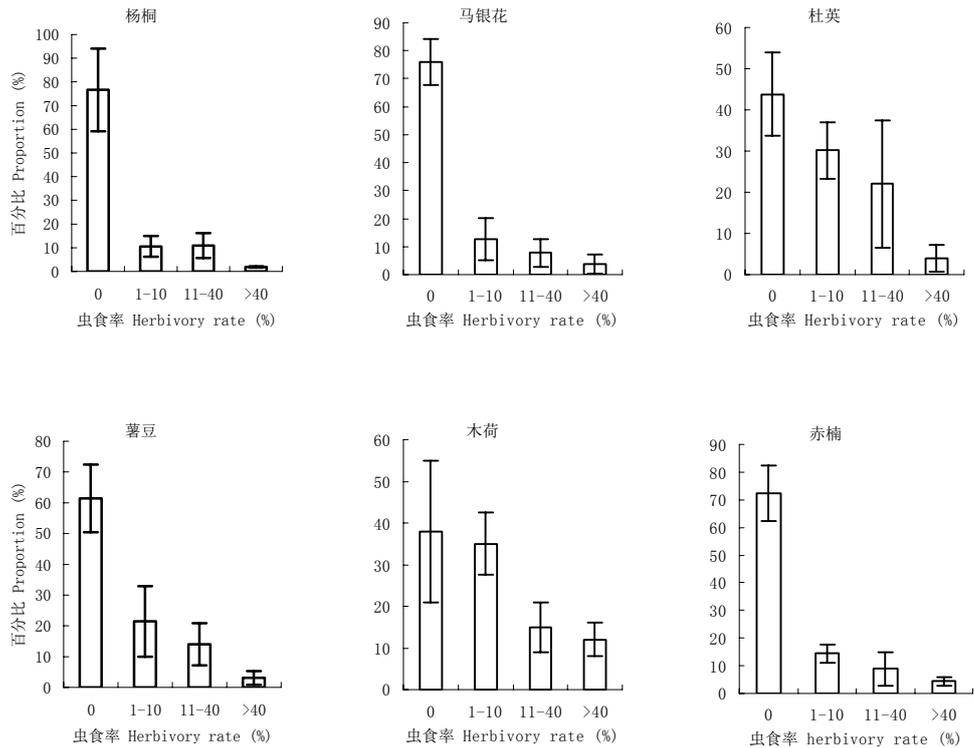


图 3-3 浙江天童 38 种植物虫食构成

Fig. 3-3 Comparison of leaf herbivory of 38 species in Tiantong, Zhejiang Province

### 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 3-1）。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 3-1）。

表 3-1 不同类型植物叶片虫食

Tab. 3-1 The leaf herbivory of different style plants

	Ds		Cs	
	虫食率 (%)	虫食频度 (%)	虫食率 (%)	虫食频度 (%)
乔木 Trees	8.10±6.39	32.31±14.85	5.27±3.28	46.82±15.54
灌木 Shrubs	6.42±3.77	30.14±16.19	9.04±2.26	30.56±15.33
平均 Average	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，Ds:优势种；Cs:伴生种。Note: Values shown are mean±standard deviation, Ds: Dominant species; Cs: Companion species

### 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 3-2），表明展叶期是叶片发生虫食的高峰时间，只有杨梅、杜英、光叶山矾和薯豆四种植物的主要虫食阶段发生在叶片展叶完成后。

表 3-2 常绿阔叶林植物虫食特征

Fig. 3-2 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			12.03	
红楠	T	C		1.48			16.41	
水团花	T	C		3.29			11.31	
建润楠	T	C		3.70			61.90	
深山含笑	T	D		4.38			8.33	
黄樟	T	C		6.95			37.41	
甜槠	T	C		7.60			43.40	
木荷	T	D		7.90			50.80	
罗浮锥	T	C		7.97			41.32	
厚皮香	T	D		8.97			50.00	
栲树	T	D		9.00			50.11	
上杭锥	T	D		9.70			49.10	
杨梅	T	C		9.78			20.96	
少叶黄杞	T	C		12.11			16.67	
乳源木莲	T	C		12.5			16.66	
猴欢喜	T	D		12.81			36.66	
单耳柃	S	D		1.06			14.29	
绒毛润楠	S	D		1.92			9.76	
黄瑞木	S	C		2.36			32.34	
交让木	S	C		2.67			19.47	
辣汁树	S	C		3.37			16.98	
鹿角杜鹃	S	C		4.56			20.37	
狗骨材	S	C		5.75			75.01	
油茶	S	C		6.51			38.93	
山矾	S	C		6.67			20.00	
赤楠	S	C		6.95			11.46	
格药柃	S	D		7.67			29.18	
毛冬青	S	C		7.72			20.99	
小叶乌饭树	S	C		8.20			20.44	
黄栀子	S	C		9.74			15.56	

大萼两广黄瑞木	S	C		9.90				49.60	
乌饭树	S	C		11.43				31.23	
连蕊茶	S	D		11.59				60.24	
老鼠矢	S	C		13.8				52.77	
石斑木	S	C		14.64				51.67	
石笔木	S	C		21.71				45.44	
冬青	S	C		22.71				51.55	
三花冬青	S	C		25.87				54.80	
格药柃	S	D	3.50	5.52	63.41	19.19		27.28	70.34
连蕊茶	S	D	3.08	5.4	57.04	25.31		32.66	77.50
细齿柃	S	C	2.88	4.71	61.15	9.13		16.72	54.61
山矾	S	D	4.95	6.67	74.21	28.52		46.62	61.18
苦槠	T	C	5.64	10.15	55.56	28.34		45.60	62.15
米槠	T	D	6.59	10.85	60.74	28.12		38.59	72.87
青冈	T	C	4.29	7.25	59.17	32.34		54.18	59.69
皱柄冬青	T	C	0.60	0.82	73.17	8.79		9.84	89.33
虎皮楠	T	C	3.26	3.32	98.19	11.01		24.47	44.99
交让木	T	C	2.39	3.37	70.92	7.97		17.59	45.31
细叶青冈	T	C	4.39	6.88	63.81	32.60		39.61	82.30
云山青冈	T	C	5.17	6.94	74.50	42.94		47.77	89.89
栲树	T	D	4.78	7.90	60.51	32.18		49.54	64.96
长叶石栎	T	C	3.80	4.57	83.15	32.25		38.52	83.72
天竺桂	T	C	4.90	5.61	87.34	26.43		30.73	86.01
浙江新木姜子	T	C	1.99	2.81	70.82	20.47		28.17	72.67
红楠	T	C	5.26	8.26	63.68	21.24		24.94	85.16
华东楠	T	C	5.13	8.99	57.06	8.46		23.38	36.18
黄丹木姜子	T	C	3.90	5.29	73.53	23.47		33.28	70.52
深山含笑	T	C	6.22	7.28	85.43	4.23		17.11	24.72
杨梅	T	C	4.28	14.08	30.40	17.39		51.59	33.71
赤楠	S	C	1.56	2.60	60.00	6.04		28.17	21.44
狗骨柴	S	C	3.95	5.35	73.83	12.11		25.99	46.59
老鼠矢	S	C	5.72	6.62	86.40	21.01		30.09	69.82
光叶山矾	S	C	2.85	6.84	41.67	12.96		26.27	49.33
羊舌树	T	C	5.84	10.51	55.57	30.70		41.39	74.17
黄牛奶树	T	C	5.76	8.25	69.82	39.97		47.78	83.65
厚皮香	S	C	1.07	1.84	58.15	10.63		16.50	64.42
窄基红褐柃	S	D	1.88	2.17	86.64	22.28		25.51	87.34
细枝柃	S	C	1.86	2.32	80.17	14.00		16.84	83.14
杨桐	S	C	1.79	2.02	88.61	10.79		14.33	75.30
马银花	S	D	4.36	5.49	79.42	25.38		29.53	85.95
披针叶茴香	S	C	4.52	6.52	69.33	16.35		17.33	94.35
欏木	S	C	2.61	3.40	76.76	11.52		23.35	49.34
华东木犀	T	C	2.17	2.44	88.93	17.68		22.91	77.17
杜英	T	C	2.93	9.35	31.34	22.45		57.34	39.15

薯豆	T	C	1.06	4.97	21.33	4.85	34.99	13.86
木荷	T	D	6.56	8.90	73.71	45.67	72.46	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)

Note: Plant species are classified into Tree (T) and Shrub (S) by life form and dominant species (D) and Companion species (C) by dominance index.

### 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 3-3 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 400m<1 200m> 902m< 672m< 455m, 特别是海拔 1200m 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 3-3 福建梅花山不同海拔高度 6 种植物叶片虫食率

Tab. 3-3 The leaf herbivory rate of 6 species at different altitudes in Mt. Meihuashan, Fujian Province

植物名称 Species	海拔 Altitude (m)				
	455m	672m	902m	1200m	1400m
格药柃 <i>Eurya muricata</i>	7.56±1.54 <sup>a</sup>	7.01±1.86 <sup>a</sup>	6.69±1.07 <sup>a</sup>	5.67±1.44 <sup>b</sup>	5.23±0.56 <sup>b</sup>
毛冬青 <i>Ilex pubescens</i>	4.21±0.65 <sup>a</sup>	4.26±0.51 <sup>a</sup>	4.04±0.87 <sup>a</sup>	2.72±0.34 <sup>b</sup>	2.67±0.22 <sup>b</sup>
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	8.54±1.83 <sup>a</sup>	7.63±1.22 <sup>a</sup>	7.39±1.03 <sup>a</sup>	/	/
木荷 <i>Schima superba</i>	12.94±3.03 <sup>a</sup>	13.73±2.14 <sup>a</sup>	10.67±3.31 <sup>a</sup>	7.91±2.34 <sup>b</sup>	4.66±1.83 <sup>c</sup>
南岭栲 <i>Castanopsis fordii</i>	10.78±3.14 <sup>a</sup>	8.16±2.87 <sup>a,b</sup>	7.32±2.83 <sup>b</sup>	/	/
乳源木莲 <i>Manglietia yuyuanensis</i>	8.92±2.23 <sup>a</sup>	/	/	13.67±8.34 <sup>b</sup>	/
平均虫食率 Mean herbivory rate	8.83	8.16	7.22	7.49	4.19

注: 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。

Note: Values shown are mean±standard edeviation. The different letter indicate significant difference at  $p<0.05$  level.

## 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(王宏伟, 2007)。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%) (Coley & Barone, 1996), 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, 如檫木、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 (1985) 对澳大利亚热带雨林的研究所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 (Gilbert, 1995)。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 (Lowman, 1985)。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（[田玉鹏, 2007](#)），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 \(2003\)](#)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 年之间，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（[Coley & Barone, 1996](#)）。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、杜鹃、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对虫食最有效的防御手段（[Lowman & Box, 1983](#); [Coley & Barone, 1996](#); [刘志国等, 2009](#)），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（图 3-3）。

### 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，[Coley & Aide \(1991\)](#)在分析总结 23 片森林的虫食数据后，发现低纬度地区的热带森林的虫食率（10.9%）要明显高于高纬度地区温带森林（7.5%）。[Coley & Barone \(1996\)](#)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 1200m 处的幼叶虫食率明显高于 455m，这是由于该年在 1200m 处的乳源木莲植株出现了食叶昆虫的集中爆发的现象（个人观察结果）。

综上，研究结果表明两地 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（虫食率 7.1%，虫食频度 22%）和热带雨林之间（虫食率 11.1%，虫食频度 48%）(Coley & Barone, 1996)。虽然同为亚热带常绿阔叶林，但是位于较低纬度的福建梅花山的常绿阔叶林植物平均虫食率和虫食频度均高于浙江天童。乔木种与灌木种、优势植物与伴生植物之间的虫食率和虫食强度不存在显著的差异。常绿阔叶林植物的展叶期是虫食发生的主要时间阶段，同种植物叶片的虫食率随着海拔的升高而下降。

## 第四章 植物幼叶的综合防御对策

虽然相对于成熟叶片来说，幼叶受到的虫食压力更大，但是也表现出了更加多样的防御手段 (Coley & Barone, 1996; Kursar & Coley, 2003)。有些植物的幼叶中次生防御物质的含量更高甚至可能出现一些成熟叶中没有的防御物质 (Kursar *et al.*, 1999)，很多植物在幼叶期长有更高密度的毛、刺等 (Schupp & Feener, 1991)，有些植物的幼叶还可以通过快速展叶，缩短暴露给取食昆虫的时间 (Kursar & Coley, 1991; Moles & Westoby, 2000)。叶片的发育过程是一个相当复杂的过程，不仅涉及到植物的定性防御和定量防御的分配比例等问题，还要在植物的生长和防御间进行权衡 (Herms & Mattson, 1992; Jones & Hartley, 1999)。

植物的防御属性可以是结构性的 (如绒毛、刺、硬度)、营养性的、或者是化学性的 (Agrawal & Fishbein, 2006; Hanley *et al.*, 2007)。结构防御是植物通过形态和结构学属性的变化避免植物受到取食，如产生突起或者增加细胞壁的厚度 (Hanley *et al.*, 2007)；营养防御则能够降低对植食者的吸引力，特别是作为昆虫生长限制性因素的含氮量，较低的含氮量能够明显降低昆虫的选择性 (Agrawal & Fishbein, 2006; Craine, 2009)；化学防御则包括有毒化合物或者消化酶抑制剂 (Thaler *et al.*, 1999; Craine, 2009)。不同类型的防御属性之间存在资源投入与防御收益的权衡，因此存在取舍关系。植物的不同防御属性可能共同发生或变化，防御属性之间的互相补充往往能够提高防御效果；比如化学和物理属性共同作用能够产生比二者分别作用更高的防御能力 (Stapley, 1998; Berenbaum, 2001)。

对植物来说，这些同时变化的成系列防御属性在面对某些种类的食叶昆虫时更为有利，因为这样可以有效的降低防御投入。当两种或更多的防御属性相关并共同发生变化时，就可以将其称为“综合防御对策”(Defense syndromes) (Agrawal & Fishbein, 2006)。由于在群落当中，不同的植物可能面对类似的几种昆虫类群或者取食方式，那么可以推测不同植物之间就可能形成几种集中的防御属性的组合，即存在几种共同的综合防御对策。

虽然，目前对于植物对植食昆虫防御对策的研究已经很多 (Coley & Barone, 1996; Kursar & Coley, 1991; Kursar & Coley, 2003)，但是研究对象多为某种或某些具有亲缘关系植物之间不同防御方式的权衡比较，实际上不同植物种之间可能存在类似的群体综合防御对策特征，而目前关于植物综合防御对策的研究还非常

有限 (Feeny, 1976; Kursar & Coley, 2003), 并且目前研究的对象和范围也只局限在热带地区, 缺乏广泛的证据支持。本项研究测定了亚热带常绿阔叶林植物在展叶期间的虫食特征和叶片属性, 旨在通过比较不同植物之间的关系, 分析亚热带常绿阔叶林植物幼叶是否具有综合防御对策? 如果存在, 那么将采用怎样的综合防御对策?

## 1. 研究区概况

本研究于 2010 年在浙江天童国家森林公园内进行, 研究地详情参见第二章。

## 2. 研究材料与方法

### 2.1 研究对象

本项研究共选取浙江天童国家森林公园的18科38种植物, 其中包括20种乔木和18种灌木。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3~5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所有叶片。

### 2.2 叶片属性

测量天童地区38种常绿阔叶林植物幼叶的叶面积、出叶时间、展叶时间、展叶速度。于每种植物幼叶展开50%时, 从所观测植株的其他未标定的5个枝条上各选取5~10枚叶片带回实验室, 测定叶片属性, 指标包括含水量、比叶重、含量和缩合单宁含量, 指标的测量方法详见第二章。

### 2.3 叶片虫食

叶片虫食率和虫食频度调查方法详见第二章。

## 2.4 数据处理与统计分析

通过数理统计，大多数叶属性数据的数据不符合正态分布，所以本章中使用的统计方法为非参数统计，不同属性之间的相关性使用Spearman (SPSS 16.0) 等级相关的非参数相关分析。

植物防御对策的划分采用聚类分析的方法，基于每种植物各属性均值进行聚类分析，植物所有属性进行Z-值转换 (mean=0, SD=1)。聚类时首先构建基于欧式距离矩阵，采用基于Ward's方法的K-平均优化算法以确定植物属性的分组情况。数据的分析处理通过R软件完成 (R 软件开发组, 2009)。

## 3. 结果

### 3.1 幼叶属性之间的关系

虽然不同植物叶片属性之间存在很大差异 (表 4-1)，但是幼叶的不同属性之间存在一定的相互联系，很多属性常常共同发生变化 (表 4-2)。具体表现为植物叶片越小，出叶时间越早，展叶速率越低，含氮量和含水量越低 (表 4-2)。幼叶展叶速率与含氮量、含水量、叶面积和出叶时间均表现出正相关 (表 4-2)，说明小叶片植物虽然出叶时间早，但展叶速率低叶片营养含量较低；而大叶片植物出叶虽然较晚但是展叶速率高叶片营养质量较高。此外，幼叶的比叶重与含水量呈负相关而与单宁含量表现出正相关关系。

表 4-1 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性及虫食

Tab. 4-1 Leaf traits and herbivory of young leaves of 38 evergreen broad-leaved species in Tiantong, Zhejiang Province.

	叶面积 (mm <sup>2</sup> )	出叶时间 (day)	展叶期 (day)	展叶速度 (mm <sup>2</sup> d <sup>-1</sup> )	含氮量 (%)	含水量 (%)	单宁含 量 (%)	比叶重 (gm <sup>-2</sup> )	虫食率 (%)
格药柃	1040	40	33	31.52	2.02	74.78	1.97	0.53	3.50
连蕊茶	787	40	27	29.15	1.83	75.81	1.89	0.46	3.08
细齿柃	1058	37	30	35.27	2.24	76.32	1.21	0.44	2.88
山矾	860	35	38	22.63	2.61	76.54	0.68	0.42	4.95
苦槠	2761	52	37	74.62	3.14	77.72	0.38	0.40	5.24
米槠	1010	47	32	31.56	2.54	67.39	0.68	0.32	6.59
青冈	1437	42	23	62.48	3.38	76.1	0.54	0.39	4.29
皱柄冬青	838	47	29	28.90	1.93	76.13	1.67	0.43	0.60
虎皮楠	2384	41	40	59.60	2.59	80.8	1.36	0.26	3.26
交让木	3023	41	43	70.30	2.17	82.59	1.59	0.28	2.39
细叶青冈	1337	32	29	46.10	2.72	72.69	2.65	0.30	4.39
云山青冈	1528	54	22	69.45	3.08	62.03	5.46	1.59	5.17
栲树	1196	45	33	36.24	2.36	71.23	0.53	0.42	4.78
长叶石栎	3319	59	15	221.27	3.37	82.27	0.37	0.52	3.80
天竺桂	1320	58	29	45.52	2.49	79.67	2.95	0.32	4.90
浙江新木姜									
子	1123	34	30	37.43	3.40	74.48	0.32	0.32	1.99
红楠	1779	48	24	74.13	2.98	77.58	1.52	0.41	5.26
华东楠	6379	68	21	303.76	4.45	78.03	2.19	0.45	5.13
黄丹木姜子	2644	55	12	220.33	3.89	75.33	0.45	0.37	5.90
深山含笑	6727	50	15	448.47	4.21	82.92	0.53	0.57	6.22
杨梅	1057	58	28	37.75	1.98	74.61	23.20	0.62	4.28
赤楠	334	48	28	11.93	1.47	70.59	2.57	0.81	1.56
狗骨柴	5378	45	41	131.17	3.05	80.4	1.44	0.45	3.95
老鼠矢	1050	34	31	33.87	2.86	82.32	2.95	0.64	5.72
光叶山矾	898	48	28	32.07	2.66	75.36	2.85	0.33	2.85
羊舌树	1845	47	31	59.52	3.07	74.79	0	0.43	5.84
黄牛奶树	5664	52	30	188.80	3.70	85.28	0	0.56	5.76
厚皮香	1287	55	22	58.50	1.41	84.12	0.60	0.61	1.07
窄基红褐柃	1359	35	31	43.84	2.10	75.34	0.38	0.42	1.88
细枝柃	1058	41	33	32.06	2.06	67.14	1.21	0.43	1.86
杨桐	1254	39	36	34.83	1.90	83.02	3.10	0.46	1.79
马银花	723	40	23	31.43	2.13	74.49	8.49	0.35	4.36
披针叶茴香	1685	48	39	43.21	3.76	84.26	0.07	0.43	4.52
檫木	825	37	36	22.92	2.03	65.32	2.35	0.45	2.61
华东木犀	1630	48	30	54.33	2.67	76.32	2.88	0.51	2.17
杜英	1540	45	34	45.29	3.26	75.17	1.59	0.34	2.93
薯豆	1373	48	42	32.69	2.09	75.17	1.21	0.40	2.06
木荷	2225	52	24	92.71	2.83	77.73	2.80	0.46	5.56

表 4-2 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性之间的关系

Tab. 4-2 Cross-species correlations among young leaf traits of 38 evergreen broad-leaved species in Tiantong, Zhejiang Province.

	叶面积 LA	出叶时间 TLE	展叶期 DLE <sub>x</sub>	展叶速度 LER	含氮量 NL	含水量 WL	单宁含量 TL
出叶时间 TLE	0.460 <sup>**</sup>						
展叶期 DLE <sub>x</sub>	-0.212 <sup>ns</sup>	-0.461 <sup>**</sup>					
展叶速率 LER	0.884 <sup>***</sup>	0.508 <sup>**</sup>	-0.556 <sup>ns</sup>				
含氮量 NL	0.696 <sup>***</sup>	0.363 <sup>*</sup>	-0.347 <sup>*</sup>	0.712 <sup>***</sup>			
含水量 WL	0.468 <sup>**</sup>	0.157 <sup>ns</sup>	0.022 <sup>ns</sup>	0.364 <sup>*</sup>	0.258 <sup>ns</sup>		
单宁含量 TL	-0.191 <sup>ns</sup>	0.199 <sup>ns</sup>	-0.09 <sup>ns</sup>	-0.158 <sup>ns</sup>	-0.256 <sup>ns</sup>	-0.169 <sup>ns</sup>	
比叶重 LMA	-0.0129 <sup>ns</sup>	0.257 <sup>ns</sup>	-0.282 <sup>ns</sup>	0.067 <sup>ns</sup>	-0.0129 <sup>ns</sup>	-0.326 <sup>*</sup>	0.33 <sup>*</sup>

注: LA: 叶面积, TLE: 出叶时间, DLE: 展叶期, LER: 展叶速度, NL: 叶片含氮量, WL: 含水量, TL: 单宁含量, LHR: 叶片虫食率. 显著水平: \*\*\* $p < 0.001$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ ; and ns:  $p > 0.05$ .

Note: LA: leaf area, TLE: timing of leaf emergence, DLE: duration of leaf expansion, LER: leaf expansion rate, NL: Nitrogen content of leaf, WL: Water content of leaf, TL: Tannin content of leaf, LMA: Leaf mass per area and LHR: leaf herbivory rate. Significance level: \*\*\* $p < 0.001$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ ; and ns:  $p > 0.05$ .



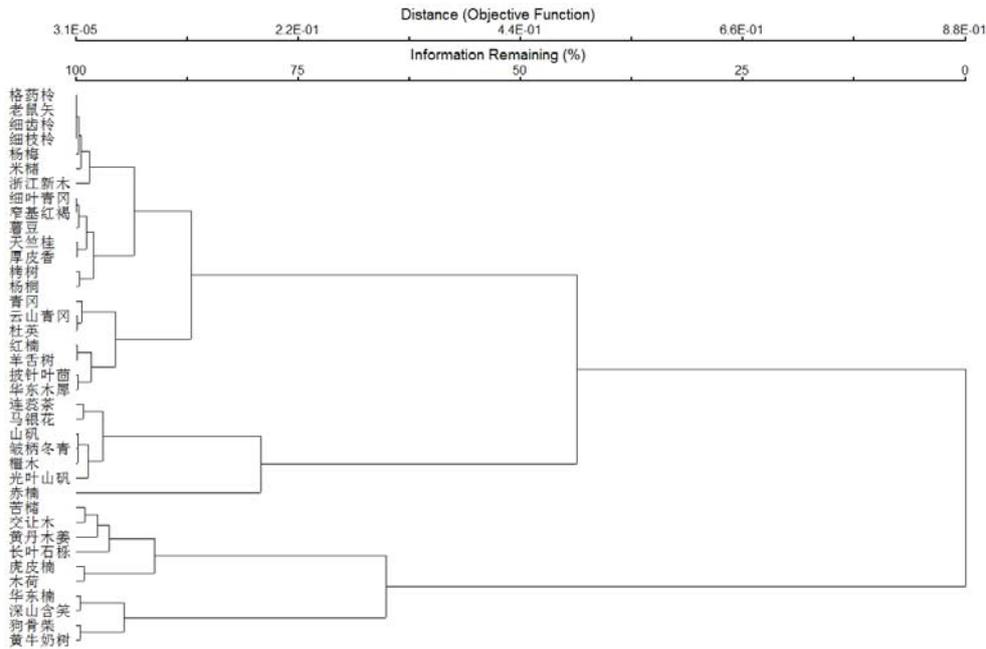


图 4-2 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶分类树状图

Fig. 4-2 Dendrogram of defense traits of young leaves of 38 evergreen broad-leaved species in Tiantong, Zhejiang Province

表 4-3 浙江天童 38 种常绿阔叶林植物幼叶属性的因子载荷矩阵和贡献值

Tab. 4-3 Coefficients of discriminant function analysis of clustering results using mean plant traits of young leaves of 38 evergreen broad-leaved species in evergreen broad-leaved forest in Tiantong, Zhejiang Province

植物属性 Plant trait	功能 Function			
	1	2	3	4
叶面积 Leaf area	-0.8896	-0.1930	0.0596	-0.2863
出叶时间 Timing of leaf emergence	-0.6459	0.4383	0.2935	-0.0125
展叶期 Duration of leaf expansion	0.5562	-0.5192	0.1668	-0.5739
展叶速度 Leaf expansion rate	-0.9482	0.0031	-0.0572	0.0268
含氮量 Nitrogen content of lea	-0.8112	-0.1320	-0.2392	-0.0367
含水量 Water content of leaf	-0.4580	-0.5429	0.5106	-0.0279
单宁含量 Tannin content of leaf	0.1753	0.6183	0.6569	0.0017
比叶重 Leaf mass per area	-0.0804	0.7587	-0.2516	-0.4862
贡献率 Explained variability (%)	41.525	22.113	11.669	8.134
累积贡献率 Cumulative explained variability (%)	41.525	63.638	75.307	83.441

38 种常绿阔叶林植物叶片属性之间的相关系数可以揭示出各个属性之间的相关性。结果显示，大多数幼叶属性之间存在一定的相关性。从表 4-3 可以看出，前 4 个主成分对总体方差的贡献率分别为 41.525%、22.113%、11.669%、8.134%，总值达到了 83.441%，即前四个主成分能够反映所有特征信息的 83.441%。

根据植物幼叶属性的不同，通过聚类 and 主成分分析，可以分为三种综合防御对策（图 4-2，图 4-3）：1）赤楠、欆木等 8 种小叶片植物、出叶时间早但展叶速度慢、含氮量和含水量低，以“低营养质量”的叶片降低对食叶昆虫的吸引力；2）格药柃等 19 种植物，叶片大小、出叶时间和展叶速度介于前两者之间，叶片营养质量较高但是比叶重和单宁含量也较高，采取了“高营养且防御”的对策以应对食叶昆虫的取食；3）深山含笑、华东楠等 11 种植物叶面积大、但是出叶时间晚、展叶速度快、含氮量和含水量高，采取“逃避”对策。

### 3.3 不同对策植物的虫食

虽然在展叶期间植物叶片受到昆虫的取食普遍较高，但是采用不同综合防御对策的植物之间仍表现出很大的差异（表4-4）。采用“低营养”对策的植物受到的虫食率最低（2.77%），“高营养且高防御”对策的植物次之（3.79%），而采用“逃避”对策的植物受到的虫食率最高（4.72%）。但是采用三种不同防御对策的植物受到的虫食频度间均无显著差异，表明植物综合防御对策的作用主要体现在降低单叶平均虫食率而非虫食频度上。

表 4-4 不同防御对策植物的虫食率和虫食频度

Tab. 4-3 Herbivory rate and herbivory frequency of plants in different defense

	syndromes		
	低营养 Low nutritional quality	高营养且防御 Nutrition and defence	逃避 Escape
虫食率 Herbivory rate (%)	2.77 <sup>a</sup>	3.79 <sup>a,b</sup>	4.72 <sup>b</sup>
虫食频度 Herbivory frequency (%)	17.03 <sup>a</sup>	21.75 <sup>a</sup>	21.35 <sup>a</sup>

## 4. 讨论

虽然植物可以采用多种多样的物理、化学和物候的方式防御昆虫的取食（Moles & Westoby, 2000），但某种特定的植物由于其生理上的限制只能采用其

中的一部分属性 (Agrawal & Fishbein, 2006), 而这些具有防御功能的属性由于其内在的相互联系具有一定的组合方式, 即存在综合防御对策。本项研究的结果表明, 小叶片的物种通常通过早出叶、慢展叶、低营养、高化学防御能力的“低营养”方式防卫食叶昆虫的取食; 大叶片的植物种则通过晚出叶、快展叶、高营养、低化学防御能力的方式“逃避”食叶昆虫的取食; 较大叶片的植物叶片营养质量较高但是比叶重和单宁含量也较高, 采取了“高营养且防御”的对策。

#### 4.1 叶属性之间的相互关系

叶片的展叶速率是影响幼叶虫食率的一个重要因素, 由于植物在未完成展叶前无法通过硬度来对抗虫食, 因此快速的展叶以缩短展叶窗口是减低虫食的有效手段 (Aide & Lindono, 1989)。研究结果显示, 采用“逃避”对策的快速展叶物种反而遭受了更高的虫食, 说明与展叶相关的其它属性影响了叶片的虫食。研究结果发现, 叶片含氮量与叶片的展叶速率呈显著正相关, 这是由于植物出于细胞壁伸长、分裂的需要要合成大量蛋白质, 展叶速度越快的植物含有的含氮量也就越高, 而对大多数植食性昆虫来说, 蛋白质是生长的一个主要限制因素之一 (Mattson, 1980)。因此高含氮量吸引了食叶昆虫的取食, 特别是展叶速度快的植物由于含氮量高, 不可避免的受到了较高的取食压力。

叶片展叶期的长短不仅与植物的展叶速度有关还和叶片展叶的最终面积有关, 在相同的展叶速率下, 小叶片的展叶时间无疑更短, 暴露给植食性动物的时间也就更短。Moles & Westoby (2000) 在对澳大利亚 51 种植物的研究时曾发现小叶片植物的虫食率较低, 并认为这是由于小叶片植物所需的展叶时间更短, 因此能够缩短暴露给食叶昆虫的时间。但是本项研究发现, 虽然小叶片植物表现出较低的虫食率, 小叶片植物并未表现出更短的展叶时间 (表 4-2), 因此小叶片植物的低虫食率并不是由于展叶期时间较短造成的。决定植物展叶时间的因素除了叶面积外还受到展叶速率的影响, 小叶片的植物虽然最终所需完成的叶面积较小, 但是展叶速度较低 (表 4-2), 因此导致展叶时间并不明显缩短。由于叶片展叶速度与叶片含氮量显著相关, 而含氮量又是吸引食叶昆虫的主要原因, 这才是造成小叶片植物叶片虫食率较低的主要原因。

## 4.2 幼叶的综合防御对策

早期的对植物防御对策的研究认为植物的防御是某种防御属性，往往对某些属性进行单一的权衡比较，多余的防御方式均被认为是无谓消耗了资源，是一种冗余，并将叶片的虫食情况与某一叶片防御属性的关系进行简单的回归分析（[王宏伟, 2007](#)），这样虽然能够了解叶片某种防御属性的防御效果，但是实际上植物的防御应当包括多种属性，这些属性被按照一定的方式组织起来，同时变化并发挥防御作用。

植物的防御属性可以是物候的、结构性的、化学性的或者营养性的（[Agrawal & Fishbein, 2006](#); [Hanley et al., 2007](#)）。植物的防御属性是在长期自然选择的压力下平衡防御收益和防御投资的结果（[Hanley et al., 2007](#)）。这些属性可能会同时出现并互相补充以增强防御效果，如化学防御和物理属性共同作用时会产生更高的防御效果（[Berenbaum et al., 1991](#)），因此植物的一些防御属性总是同时出现（[Danilo & Marco, 2011](#)）。两个及其两个以上的相关防御属性共同发生变化，就形成了“综合防御对策”。植物采用成套的防御属性的综合防御对策应对虫食是有利的，因为这样可以有效的降低植物用于防御的资源消耗。

[Kursar & Coley \(2003\)](#) 在对 51 热带植物幼叶属性研究的基础上提出了“逃避——防御”连续防御体理论，对热带雨林植物幼叶的防御对策进行了划分，但其划分的对策不能包括幼叶所有的防御类型。在本次研究中，通过对浙江天童亚热带常绿阔叶林植物幼叶属性的分析，发现植物在面对食叶昆虫的取食压力时，并非多种属性协同作用，这进一步证明植物对昆虫的防御不仅是某一种防御属性而是形成了综合防御对策。研究发现的三种防御对策支持 [Agrawal & Fishbein \(2006\)](#) 所提出的“防御对策三角”理论。小叶片植物叶片含氮量和含水量均很低，符合“低营养质量”，幼叶采取的这种对策与 [Feeny \(1976\)](#) 根据植物显著程度划分的显性植物的“防御”对策以及 [Coley et al \(1985; Kursar & Coley, 2003\)](#) 提出植物在低营养环境中产生的“防御”对策相似，植物通过降低自己的可食性，降低自己受到伤害的可能性。大叶片的植物出叶晚，展叶速度很快，叶片营养质量高，但是防御能力不强，采取“逃避对策”，这种对策与此前 [Kursar & Coley \(2003\)](#) 对热带植物幼叶防御对策研究时提出的“逃避”对策类似，可能是生长快速植物在营养较丰富环境中并缺乏有效防御属性时所采用的一种防御对策。其它一些植物的叶片叶面积较大营养质量也较高，但是物理和化学防御能力明显也

较高，采用了“高营养且防御”的对策，采用这种对策的幼叶虽然叶片的可食性较高但是昆虫取食者的取食障碍也很大，由于幼叶在防御上的资源投入，其增长速度低于采用逃避对策的植物。

### 4.3 防御对策的进化机制

从叶片的损失来看，采用“逃避”对策的物种遭受了较高的叶片损失，防御效率不如采用其它两种综合防御对策的植物。植物同植食性动物之间是一个不断相互适应的过程，植食性动物通过产生排毒、解毒机制不断的适应植物的防御物质；而植物则不断的进化出更有效的防御物质造成二者间的“军备竞赛”

(Thompson, 1999; Futuyma, 2000; Rausher, 2001)。植物在这种不停的进化过程中如果产生了有效的防御属性明显的降低虫食，那么就采用“低营养”或者“高营养且防御”的防御对策；如果当防御属性无法有效的防御取食行为，将导致植物面临巨大的虫食压力，植物被迫将资源转而投入到提升展叶速度，以尽量减少面对植食动物的时间，“逃避”对策可能是植物在次生防御物质进化失败情况下采用的一种防御对策 (Kursar & Coley, 2003)。

对植物来说幼叶拥有快速的展叶速率以缩短展叶期时间，很低的含氮量来降低对植食性动物的吸引和有效的次生防御物质以有效的防御植食性动物的取食，这种组合方式无疑是最为有效的，但是由于在生理上的限制和适合度上的权衡，植物只能采用一定的综合防御对策，由于植物的各种防御属性之间存在一定的相互关联，植物防御的属性就存在一些固定的组合方式。植物在一定的环境条件或者取食压力下采用的综合防御对策是各个属性协同作用的结果。

## 第五章 发育阶段对木荷幼叶防御的影响

面对昆虫的取食压力，植物采用了多种防御方式降低昆虫取食对适合度的影响，如降低叶片的营养物质含量，产生次生防御物质，长有浓密的毛或刺，或者通过改变出叶物候和同步性等（Agrawal, 1999; Heil *et al.*, 2001）。而食叶昆虫发现和取食植物的能力受到这些防御性属性的影响，影响到它们对植物的取食选择（Boege, 2005）。然而，植物防御属性的表达可能受到植物发育阶段的限制（Boege & Marquis, 2005），这会导致食叶昆虫对某一生长阶段的植物有更高的取食偏好性。

资源分配理论认为，植物在某一发育阶段可以调用的资源是有限的，资源被分配到一种功能或结构（不包括储存）后就不能被其他的功能或结构使用（Weiner, 2004）。随着植物的生长发育，由于发育各阶段需求的不同，资源在不同功能（如生长、储存、防御和繁殖等）之间的分配比例也会随之发生改变，从而导致即使是同种植物的叶片属性在不同发育阶段之间也会存在差异。植物的这些变化会影响其作为食叶昆虫食物的质量，因此即使是同种植物在不同的发育阶段，其面临的虫食压力以及对食叶昆虫的防御对策也可能有所不同。根据植物各发育阶段侧重方面的不同，植物的防御能力可能会受到生长（如生长早期）或者繁殖（成熟期）等方面的限制（Boege & Marquis, 2005）。对于木本植物来说，成熟植株比幼树的光合面积和储存物质的总量更大，因此相对于成熟植株来说幼树因为要将更多的资源投入生长和储存，其防御功能就可能受到限制。

为了检验发育阶段对植物防御能力的影响，本研究以浙江天童常绿阔叶林的主要代表性优势植物木荷（*Schima superba*）为研究对象，分析调查其发育阶段对植物叶片属性和叶片虫食的影响。其具体目的在于检验：1）木荷幼树与成熟植株的叶片属性是否存在差异？2）并且是否由于叶片属性的差异而影响昆虫对不同生长阶段的植株选择存在差异，从而导致植物受到不同的虫食伤害？

### 1. 研究区概况

本研究于 2010 年在浙江天童国家森林公园内进行，研究地详情参见第二章。

## 2. 研究材料及方法

2010年4月，在常绿阔叶林选取木荷幼树和成树各15株。在爆芽前，每株随机标定不同方位的3~5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所有叶片。共标定幼树叶片632枚，成树叶片598枚。在本次研究中，将株高0.5~1.5m的未繁殖植株划分为“幼树”；将株高5m以上且在春季能够开花的植株划分为“成树”。

### 2.1 昆虫密度和虫食

实验期间，记录每棵植株标定枝条上所有昆虫的数量，同时记录所有标定枝条的（总叶面积叶片数量×平均叶面积），昆虫的密度以单位叶面积的昆虫密度（inds·m<sup>-2</sup>）来表示。叶片虫食率和虫食调查方法详见第二章。

### 2.2 叶片属性

测量木荷幼树和成树的出叶同步性，幼叶展开50%时，从所观测植株的其他未标定的5个枝条上各选取5~10枚叶片带回实验室测定叶片硬度、叶片含水量、含氮量和单宁含量，测定方法详见第二章。

### 2.3 数据处理与统计分析

实验数据采用ORIGIN8.0分析处理，不同发育阶段的叶片虫食率和食叶昆虫密度采用方差分析(ANOVA)首先判断各组数据是否方差齐及满足正态分布，必要时进行对数转换，以满足方差分析条件。采用重复测量方差分析(Repeated-measure ANOVA)比较发育阶段对木荷叶片属性、昆虫密度和叶片虫食的影响，

## 3. 结果与分析

### 3.1 不同发育阶段木荷的叶片物候

如表5-1所示，在浙江天童地区，木荷于4月初开始抽生新叶，但不同发育阶段的植株幼叶的发生时间和展叶时间有所不同：幼树新叶的出叶时间早于成树

( $F_{1,29}=6.08$ ,  $p<0.01$ ); 幼树的新叶抽生后 23 天完成展叶过程, 而成树的展叶过程则需要更长 (27d), 但幼树新叶发生的同步程度低于成树 ( $F_{1,29}=9.921$ ,  $p=0.005$ )。

表 5-1 木荷幼树与成树出叶物候

Tab. 5-1 Leaf phenology of sapling and reproductive trees of *S. superba*.

发育阶段 Ontogeny of plants	出叶时间 Timing of leaf emergence	展叶完成时间 Full expansion date	展叶期 Expansion duration (days) ±SE	变异系数 C. V.
幼树 Saplings	5-8 Apr.	4-7 May	23±3.6	0.76
成树 Reproductive trees	11-15 Apr.	11-17 May	27±3.2	1.21

### 3.2 不同发育阶段木荷的叶片质量

木荷叶片的质量明显受到植物发育阶段的影响, 不同发育阶段植株的叶片属性存在差异。发育阶段对植物防御属性的影响尤为显著, 成树叶片的单宁含量显著高于幼树 (44%-4 月; 29.7%-8 月), 而叶片硬度也表现出类似的趋势, 成树略高于幼树, 但没有显著差异 ( $p=0.36$ )。植物的营养属性在不同生长阶段差异不大, 含水量随着叶片的生长由 4 月的 77% 下降至 8 月的 62% ( $p=0.73$ ); 叶片含氮量由 4 月的 1.4% 下降至 8 月的 1.2% ( $p=0.31$ ), 但两个生长阶段之间没有表现出显著差异。

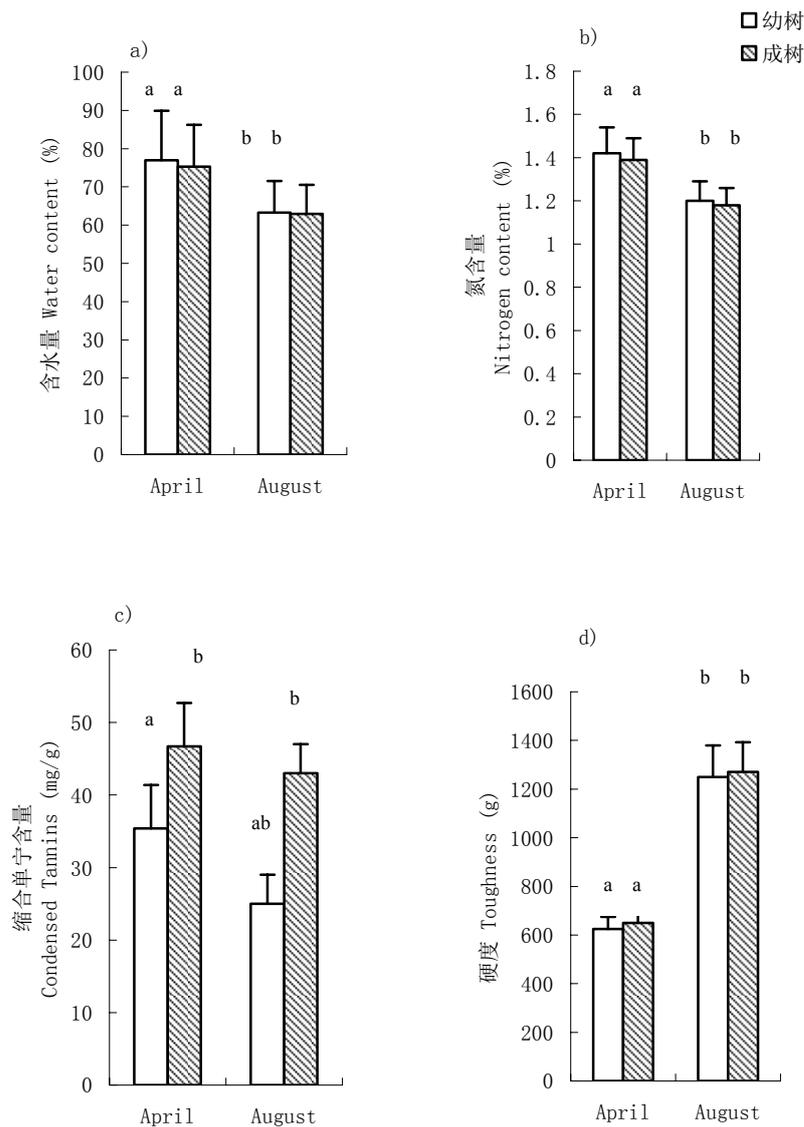


图 5-1 木荷幼树和成树的叶片属性: a 含水量、b 含氮量、c 缩合单宁含量、d 硬度;同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p<0.05$

Fig 5-1 Concentration of ( a )Water, ( b ) Nitrogen, ( c ) Condensed tannins and ( d )Toughness on saplings and reproductive trees of *S. superba*. Means with different letters are significantly different from each other at  $p<0.05$ .

### 3.3 不同发育阶段木荷的的昆虫密度

由图 5-2 可以看出, 幼树上咀嚼式昆虫两次调查计累积昆虫密度为成树的 2.11 倍 ( $F_{1,29}=13.13, p<0.01, \text{Fig.5-2}$ ), 幼树上潜叶式昆虫的数量虽然多于成树, 但未达显著 ( $F_{1,29}=0.82, p=0.42$ ), 同时幼树叶片上的捕食性昆虫的密度也显著高于成树 ( $F_{1,29}=7.78, p<0.01$ )。从食叶昆虫的组成来看, 鳞翅目昆虫的幼虫是木荷叶片的主要取食昆虫, 占调查的全部食叶昆虫的 83%, 鞘翅目和直翅目次之, 分

别占总数的 7.5%和 6.2%。

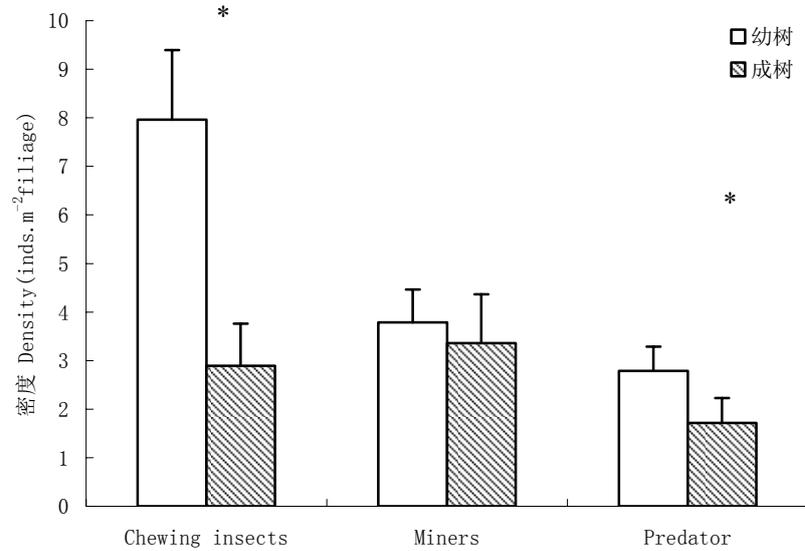


图 5-2 木荷幼树和成树的昆虫密度 (平均值±标准误), \*表示  $p < 0.05$

Fig. 5-2 Total density of chewing insects, miners and predatory insects (mean ± standard error) on saplings and reproductive trees of *S. superba*, \*  $p < 0.05$

### 3.4 不同发育阶段木荷的叶片虫食

如图 5-3 所示, 在两个采样阶段幼树的叶片虫食率 ( $F_{1,29}=6.7, p < 0.01$ ) 和虫食频度 ( $F_{1,29}=8.2, p < 0.01$ ) 均明显高于成树叶片。大多数的昆虫取食均发生在叶片展叶阶段, 叶片展叶完成后虫食率和虫食频度上升非常缓慢。从叶片虫食的构成来看, 不同生长阶段的木荷植株叶片的虫食结构类似, 主要以中低强度为主 (>60%), 但不同发育阶段之间仍存差异, 成树叶片受到中低强度虫食的叶片比例明显高于幼树叶片。

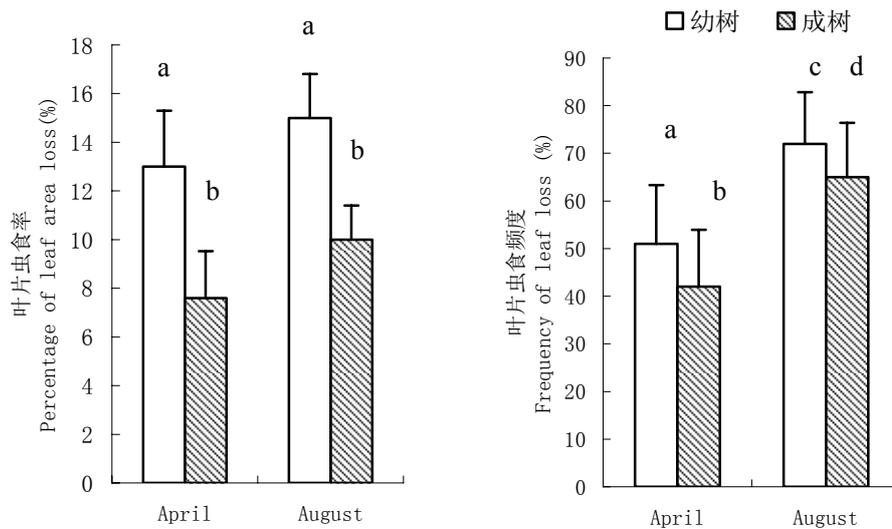


图 5-3 木荷幼树、成树不同季节叶片虫食率和虫食频度 (平均值±标准误), 同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 5-3 Percentage and frequency of leaf damage on saplings and reproductive trees of *S. superba* in April and August (mean  $\pm$  standard error) . Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$

表 5-2 木荷不同发育阶段叶片虫食构成

Tab. 5-2 Comparison of leaf herbivory between saplings and reproductive trees of *S. superba*

虫食水平 Herbivory level (%)	幼树 Saplings		成树 Reproductive trees		
	被食叶片数 No. of leaves grazed	比例 Proportion (%)	被食叶片数 No. of leaves grazed	比例 Proportion (%)	
	<25	252	53.16	230	59.13
	26~50	70	14.77	56	14.40
51~75	76	16.03	62	15.94	
>76	76	16.03	41	10.54	
合计 Total	474	100.00	389	100.00	

## 4. 讨论

在本项研究中，植物的发育阶段影响了木荷叶片上的食叶昆虫的密度，幼树叶片上昆虫的数量要大大多于成树，木荷幼树的叶片虫食率和频度均明显高于成树。已有的一些其它地区的相关研究也发现了类似的规律（Waltz & Whitham, 1997; Karban & Thaler, 1999; Basset, 2001）。这些结果表明，随着植物的发育，影响食叶昆虫取食的植物叶片属性会而发生改变，叶片质量的改变会进一步对昆虫的数量和取食产生影响。

### 4.1 不同发育阶段的叶片属性差异

研究结果显示，木荷成树的出叶时间比幼树晚一周左右，由此会造成幼树与成树的叶片质量呈现两个不同的层次，从而影响食叶昆虫幼虫的取食偏好性，这可能是造成不同发育阶段木荷植株上昆虫组成结构的原因之一。同步出叶被认为是植物减少昆虫取食的有效策略，植物可以通过同步出叶，使昆虫产生饱食现象而降低叶片的整体虫食率（Aide, 1991; Murali & Sukumar, 1993; Coley & Barone, 1996）。热带地区的研究发现，植物通过快速展叶减少暴露时间也能够有效降低植食性昆虫的攻击（Moles & Westoby, 2000; Kursar & Coley, 2003）。在本研究中，虽然木荷幼树的展叶时间虽然短于成树，但是叶片发生的同步性低，幼树的昆虫数量和叶片虫食率也高于成树，造成这种现象的原因除了幼树出叶的同步性较低外还受到叶片属性差异的影响。

植物叶片的营养含量和防御属性被认为是影响食叶昆虫取食偏好性的主要因素（Martinsen *et al.*, 1998; Valentine & Heck, 2001）。本项研究的结果显示，虽然叶片的含氮量在不同的调查时间间差异很大，但是同一调查时间的不同发育阶段的植株之间并不存在显著差异。此外，叶片硬度和含水量在不同发育阶段之间在两次调查中也没有表现出显著差异。说明不同发育阶段木荷的食叶昆虫密度和虫食的差异主要是由于植物的防御属性（主要是化学防御：单宁含量或其他未测定的化合物）差异造成的。本次研究结果也证明了这一点，在两次不同时间的调查期间，成树的单宁含量均明显高于幼树。其它木本植物的一些研究也显示，相对于幼树，成树的化学防御物质含量通常更高，如 *Alnus crispa*（Bryant & Wieland, 1983）、*Betula pendula*（Bryant & Julkunen-Tiitto, 1995）和 *Cecropia peltata*（Del-Val & Dirzo, 2003）等。

植物作为食叶昆虫食物资源的质量可能随着植物不同发育阶段的资源获取能力、储存和资源分配形式而发生变化 (Mattson, 1980)。很多研究发现植物在成年阶段的防御能力相对幼树更高 (Fowler, 1984; Fritz *et al.*, 2001; Del-Val & Dirzo, 2003; Boege, 2005)。这是因为植物对食叶昆虫的防御能力是由蛋白质、碳水化合物、营养物质和次生代谢物等成分共同决定 (Mattson, 1980)，因此其他以这些化合物作为前体或者基础的功能 (如生长、繁殖) 会影响植物在防御功能上的资源分配 (Haukioja *et al.*, 1998)。对木荷而言，幼树由于受到获取和储存能力的限制而将更多的资源资源分配到生长而非抵抗功能当中，因此叶片的营养含量与物理防御能力与成树相差不大，而化学防御能力明显较低，对于取食木荷叶片的食叶昆虫来说，幼树叶片作为食物来说质量更高，因此能够吸引更多的食叶昆虫，并且受到的叶片虫食率也更高。随着生长阶段的增加，木荷的光合面积和储存物质也随之上升，因此成树可以将更多的资源投入到防御功能当中，化学防御能力明显升高，其叶片作为食叶昆虫食物的质量也开始下降，受到的叶片虫食也低于幼树。因此，植物发育期间生长或繁殖功能的变化会导致植物防御能力的改变。

#### 4.2 发育阶段对食叶昆虫天敌的影响

此外，植物作为食叶昆虫的食物资源和隐蔽场所，某一特定阶段的属性既会影响到昆虫的取食选择，也会影响到昆虫受到的捕食和寄生，从而影响到昆虫的数量和分布，因此昆虫天敌的下行控制能力也会受到植物发育阶段的影响 (Boege, 2005)。虽然研究结果显示幼树上的捕食性昆虫的密度大于成树，但是已有的研究表明，作为森林昆虫的主要捕食者的鸟类更加倾向于捕食成树上的昆虫 (Boege, 2004)。这是由于植物的结构属性 (高度、枝条结构等) 均可能影响到植物被昆虫捕食者发现的能力。相对于幼树来说，成树更为明显，并且生长结构也更有利于捕食者的行动 (特别是对于鸟类)，在种内 (Robinson & Holmes, 1984) 和种间 (Whelan, 2001) 水平，这种观点都已经得到了研究的支持。

#### 4.3 发育阶段对食叶昆虫取食偏好性的影响

由于发育阶段的改变造成植物对植食动物取食的种种直接或者间接的影响，植食性动物也往往更适应植物某些属性，就造成某一特定的植食动物会更加偏好

取食某一发育阶段的植物。在本项研究中，食叶昆虫更偏向于取食木荷幼树，幼树上的昆虫密度明显高于成树，并且叶片受到的虫食率和虫食频度也远高于成树叶片。但是已有的研究发现，哺乳类的植食者更倾向于取食成熟植株（Jachmann, 1989; Swihart & Bryant, 2001）。虽然植物幼树/幼苗的叶片质量更高，但是成树叶片生物量明显更大，取食成树就意味着一次性获得了大量的食物，这样能够降低植食动物在觅食过程中移动的距离和被捕食的风险，对哺乳类的植食者更为有利。而植食性昆虫则更加倾向于取食幼年阶段的植物，表现出相反的趋势（Feener *et al.*, 1999），幼树上往往表现出更高的昆虫密度和取食程度。由于个体较小，对植食性昆虫来说无论幼年还是成年植株食物量都是足够的，然而植物成年阶段的叶片防御能力更强，并可能面临鸟类等更大的捕食风险。因为对于捕食者来说，之前所述的取食发现几率理论也同样适用，现有的研究发现无论鸟类（van Bael *et al.*, 2003）、捕食性的蜂（Dominguez *et al.*, 1989）还是寄生性的昆虫（Boege, 2005）在成树上的出现频率都更高。

## 第六章 展叶阶段对栲树幼叶防御的影响

叶片虫食 (Herbivory) 主要发生在植物的展叶 (Leaf expansion) 阶段或幼叶期 (Coley & Barone, 1996), 如Coley等对巴拿马热带雨林植物的研究发现, 70% 的植物种类的幼叶比成熟叶受到更大的虫食压力, 幼叶的日虫食率是成熟叶的20倍以上 (Coley, 1983; Coley & Barone, 1996)。澳大利亚温带雨林 (Warm-temperate rain forest) 中的植物尽管在出叶时间、出叶方式和叶寿命之间存在很大的差异, 但叶片虫食也主要发生在幼叶 (Lowman & Box, 1983; Lowman & Heatwole, 1987; Lowman, 1992a; 1992b)。可见, 尽管许多热带、亚热带植物叶片寿命较长, 有的可达数年之久, 甚至更长时间 (Coley & Barone, 1996), 但叶片的损失主要发生在短短几周的展叶期内。因此, 叶片展叶期内的虫食与植物的防御成为关注的焦点, 展叶期被认为是了解动植物相互关系的关键时期 (Kursar & Coley, 2003)。

早在20世纪70年代, Feeny (1976) 就发现植物可通过快速展叶来减少幼叶暴露给植食性动物取食的时间。此后, Aide等人也发现: 幼叶除了通过快速展叶的方式逃避虫食外, 还可以通过改变出叶时间和利用出叶同步性而减少昆虫的取食 (Aide & Londono, 1989; Aide, 1993)。Kursar & Coley (2003) 在前人研究的基础上, 通过对55种热带耐阴植物展叶期虫食和叶片发育之间关系的研究, 提出植物逃避/防御连续体假说, 认为植物防御的两个极端类型是采取不防御即“逃避 (Escape)”或完全“防御 (Defense)”对策, 大多数植物采取的防御措施属于中间类型, 其防御特征呈连续变化。其后, 又增加了一些案例研究, 进一步验证完善这一假说 (Coley *et al.*, 2005; Lokvman & Kursar, 2005; Brenes-Aegeds *et al.*, 2006)。但上述研究都集中在不同植物幼叶虫食防御对策异同的比较上, 关于展叶方式对叶片虫食的影响尚未见报道。据作者观察, 植物展叶的方式可以明显地区分为两种类型: 一种是植物在爆芽后叶片迅速展平, 幼叶与成熟叶只存在叶面积大小的差异, 这种类型的叶片在展叶期间叶片的属性和虫食都是一个逐渐变化的过程; 另一种类型是叶片爆芽后保持一定时间的折叠状态, 在折叠生长一定时间后才打开叶片。

栲树 (*Castanopsis fargesii*) 是亚热带常绿阔叶林中常见的优势种或伴生种之一。其展叶方式为先折叠后打开的展叶类型, 可以明显地划分为两个不同的展叶阶段, 两个阶段的叶片形态和属性表现出明显的不同, 这是否可说明栲树叶片

在不同的展叶阶段采用了两种完全不同的防御对策？本研究以分布于浙江天童常绿阔叶林的栲树种群为对象，分析探讨了栲树展叶过程中的虫食动态，以及展叶方式对叶片虫食的影响。

## 1. 研究区概况

本研究于 2008 年在浙江天童国家森林公园内进行，研究地详情参见第二章。

## 2. 研究材料和方法

### 2.1 研究对象和标定方法

栲树 (*C. fargesii*) 为壳斗科栲属 (*Castanopsis*) 的一种常绿乔木，以栲树为优势种组成的常绿阔叶林群落，是天童国家森林公园的地带性植被 (宋永昌和王祥荣,1995)。据作者 2008 年观察，栲树展叶期平均 33 d。展叶期可明显划分出两个阶段：叶片爆芽后并非立即展开，而是沿中脉呈折叠闭合状态，缓慢生长至 19 d 左右；然后打开折叠叶片，叶面积迅速增加，完成展叶，前一阶段称为折叠期，后一阶段称为打开期。栲树叶与枝条同时抽生，同一枝条内的叶片展开时间较为同步，参见图 6-1。

2008 年 4 月，在常绿阔叶林选取高 2~5 m 的栲树幼树 35 株。在爆芽前，每株随机标定不同方位的 3~5 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所有叶片。通过这种方法，可以方便地确定叶片是否完全损失。每个新枝一般着生 4~8 片新叶，共标记 168 个新生枝条、1172 枚叶片。



折叠期 (Folded stage)

打开期 (Unfolded stage)

图 6-1 栲树展叶的两个阶段

Fig. 6-1 Two stages of leaf expansion in *Castanopsis fargesii*

A: 折叠期, 叶片呈折叠状 The folded stage of *Castanopsis fargesii* leaves. The leaves fold up along main vein

B: 打开期, 叶片完全打开 The unfolded stage of *Castanopsis fargesii* leaves. The leaves are completely unfolded

## 2.2 叶片属性和虫食

每天在 6:00 和 18:00 分两次观测新生枝条上所有叶片的生长和虫食, 直至连续 3 d 观测的叶长、叶宽均不再增加, 即认为展叶过程完成。叶片展叶速度是叶片伸展的关键特征, 展叶期间每 3 d 测量一次叶面积。采用以下公式 (Kursar & Coley, 2003) 计算叶片每天的展叶速度 (Leaf expansion rate per day, LER):

$$\text{LER} (\%/d) = 100 * [e^{(\ln(\text{area2}/\text{area1})/\text{time})} - 1]$$

*area1* 和 *area2* 是两次测量时的叶片面积, *time* 为两次测量的间隔天数。展叶速度为 100% 指叶片面积每天增加一倍。

每个观测周期从所观测植株的其他未标定枝条上选取 5~10 枚叶片带回实验室, 用于分析叶片属性, 包括叶片含氮量、LMA、含水量。

叶片含氮量、LMA、含水量以及叶片虫食率、虫食频度的测定方法详见第二章。

## 2.3 数据处理与统计分析

所有数据用 ORIGIN 8.0 分析处理，不同展叶阶段的叶片虫食采用 ANOVA 进行方差分析。

## 3. 结果

### 3.1 栲树叶片的展叶动态

栲树从4月中旬开始展叶，共持续33 d，最终平均叶面积为1708 mm<sup>2</sup>。由于展叶期的两个阶段展叶的方式不同，展叶速度相差很大。在展叶前期(折叠期)，叶片保持折叠状态，叶面积增长缓慢(LER=4.16%)；当进入打开期后，叶面积迅速增大，展叶速度明显高于折叠期(LER=10.09%) (图6-2)，随着叶片展叶速度的变化，叶片含氮量在和含水量不同展叶阶段也表现出明显的不同，折叠期间虽然随着叶片的生长逐渐增高，但是含量较低上升缓慢；进入打开期后迅速上升，展叶后期开始逐渐下降(图6-3，图6-5)。由于叶片在折叠期保持折叠，LMA值明显高于折叠期( $F_{1,31}=11.19$ ,  $p=0.0074$ )，叶片展开后，LMA迅速下降为原来的50%，此后随着叶片的生长，LMA虽然逐渐升高，但仍低于折叠期(图6-4)。

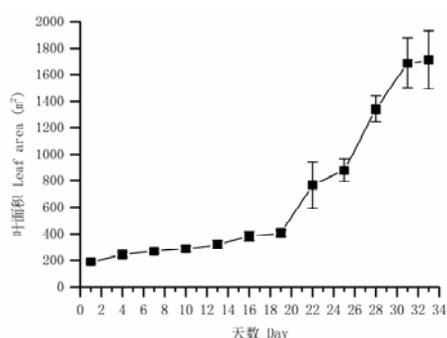


图 6-2 栲树展叶期叶面积动态 (平均值±标准差)

Fig.6-2 Dynamics of leaf growth on leaves of *Castanopsis fargesii* during expansion (mean ± standard deviation)

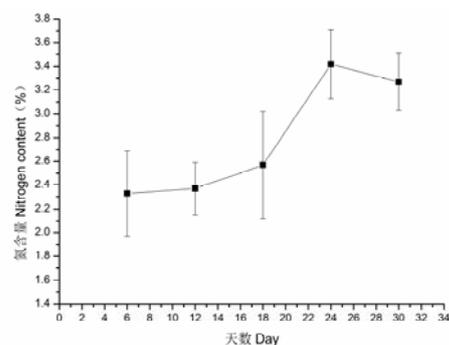


图 6-3 栲树展叶期含氮量变化动态 (平均值±标准差)

Fig. 6-3 Dynamics of nitrogen content on leaves of *Castanopsis fargesii* during expansion (mean ± standard deviation)

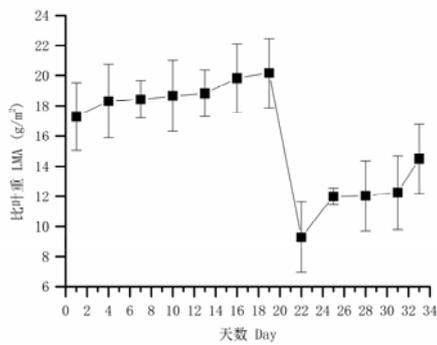


图 6-4 栲树展叶期比叶重变化动态 (平均值±标准差)

Fig. 6-4 Dynamics of the leaf mass per area (LMA) on leaves of *Castanopsis fargesii* during expansion (mean ± standard deviation)

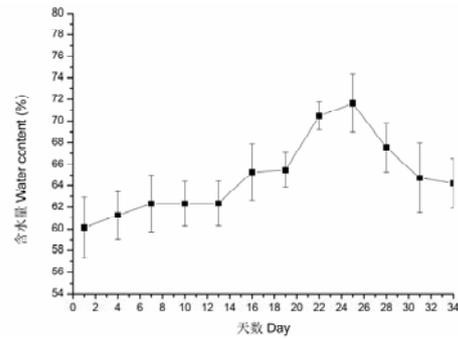


图 6-5 栲树展叶期含水量变化动态 (n=35, 平均值±标准差)

Fig. 6-5 Dynamics of the water content on leaves of *Castanopsis fargesii* during expansion (mean ± standard deviation)

### 3.2 叶片虫食动态

由图 6-6 可以看出：栲树展叶期间，叶片的虫食可分为两个阶段，第一个阶段为幼叶折叠期，叶片虫食率较低，日虫食频度小于 0.5%，日变化不大(图 6-6a)，叶片累计虫食频度在折叠期呈缓慢上升，折叠期的累积虫食频度占整个展叶期虫食频度的 39.8% (图 6-6b)。叶片进入打开期后，日虫食频度迅速上升，达 1%左右，显著高于折叠期 ( $F_{1, 31}=8.97, p=0.0054$ )，累积虫食率也快速上升，但随着叶片的发育和打开时间的延长，日虫食频度迅速下降，到展叶末期，虫食频度趋近于零。展叶期结束时，共有 25.36%的幼叶受到昆虫的取食。

叶片虫食率呈现与叶片虫食率相似的变化趋势，表现出明显的阶段性变化 (图 6-7a、6-7b)。折叠期日虫食率在 0.1%以下波动，由于日虫率很低，叶片的累计虫食率也较低，折叠期虫累积食率仅占叶片展叶期总虫食率的 26.7%。叶片进入打开期后，日虫食率迅速上升，显著高于折叠期 ( $F_{1,31}=12.38, p=0.0014$ )，随着日虫食率的增大，累积虫食率迅速上升，至展叶末期，日虫食率逐渐回落，最终展叶期叶片虫食率为 8.25%。

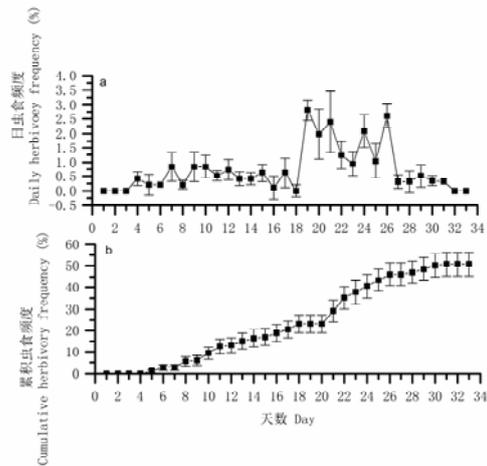


图 6-6 栲树展叶期叶片日虫食频度 (a) 和累

积虫食频度 (b) 的动态变化 (平均值±标准差)

Fig. 6 Dynamics of daily herbivory frequency (a) and cumulative herbivory frequency (b) on leaves of *Castanopsis fargesii* (mean ± standard deviation)

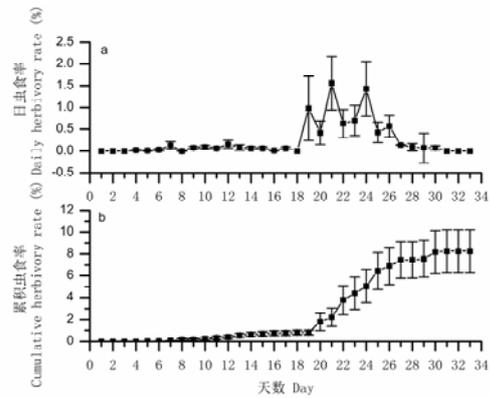


图 6-7 栲树展叶期叶片日虫食率 (a) 和累积

虫食率 (b) 的动态变化 (平均值±标准差)

Fig.6-7 Dynamics of daily herbivory rate (a) and cumulative herbivory rate (b) on leaves of *Castanopsis fargesii* (mean ± standard deviation)

### 3.3 叶片虫食构成

从表 6-1 可以看出：在展叶的两个阶段，叶片虫食的构成存在明显的不同。在折叠期，1068 枚标记叶片有 198 枚被虫食，占总叶片的 18.63%，主要为低强度的虫食。其中，受到虫食水平在 25%以下的，占被食叶片的 73.74%，26%~50%虫食水平的占 5.05%，76%以上虫食水平的占 21.21%。而进入打开期后，共有 356 片遭受虫食，占总叶片的 33.33%。其中，25%以下虫食水平的占 32.02%，26%~50%虫食水平的占 14.61%，51%~75%虫食水平的占 10.11%，76%以上的虫食占 43.26%，可见，打开期的叶片虫食水平水平高于折叠期。

表 6-1 栲树不同展叶阶段叶片虫食构成

Tab. 6-1 Comparison of leaf herbivory between two stages of *C. fargesii* during leaf expansion

虫食水平 Herbivory level (%)	折叠期		打开期	
	Folded leaf stage		Unfolded leaf stage	
	被食叶片数 No. of leaves grazed	比例 Proportion (%)	被食叶片数 No. of leaves grazed	比例 Proportion (%)
<25	146	73.74	114	32.02
26~50	10	5.05	52	14.61
51~75	0	0	36	10.11
>76	42	21.21	154	43.26
合计 Total	198	100.00	356	100.00

### 3.4 叶片虫食的昼夜差异

由图 6-8 可以看出，展叶期叶片虫食主要发生在夜间，夜间叶片虫食率占展叶期叶片虫食率的 85%。夜间叶片虫食率显著高于日间叶片虫食率 ( $t=2.51$ ,  $p=0.017$ )，与叶片虫食率呈现相同变化趋势，即在折叠期较低，而当进入打开期后，虫食率迅速上升，而日间虫食水平一直保持在 0.5% 以下，进入打开期并没有出现明显上升。

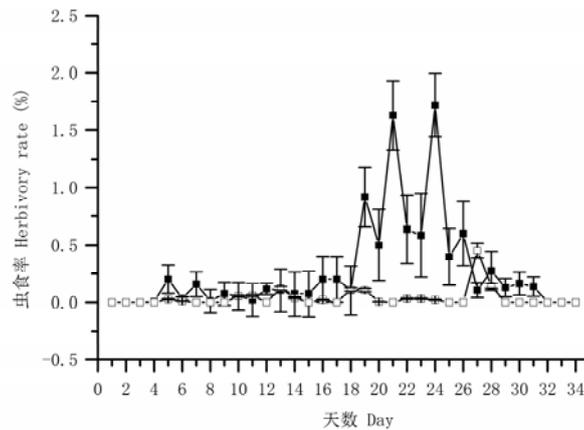


图 6-8 栲树展叶期昼夜虫食率变化动态，(□) 为日间，(■) 为夜间 (平均值±标准差)

Fig.6-8 Comparison of herbivory rate on leaves of *Castanopsis fargesii* between daytime (□) and nighttime (■) (mean ± standard deviation)

## 4. 讨论

本研究结果表明, 栲树叶片展叶期间的虫食可以明显地划分为两个阶段, 即折叠期和打开期。由于叶片属性的不同, 两个阶段叶片虫食的格局和构成存在差异, 打开期叶片的虫食率和虫食频度均明显高于折叠期, 折叠期以低水平虫食为主, 而打开期则以高水平虫食为主。

### 4.1 虫食格局的成因

形成栲树这种特殊的虫食格局的原因主要有以下几个方面: 一是与栲树特殊的展叶方式有关。在折叠期, 幼叶沿叶脉保持折叠状态, 叶片的折叠使得叶片的比叶重大大提高, 比叶重已经在多个研究中被证实与硬度呈正相关, 因而可以反映叶片的硬度变化 (Reich *et al.*, 1991; Kudo, 1996; Hattori *et al.*, 2004), 而硬度通常被认为是对虫食最有效的防御手段之一 (Coley, 1983; Lowman & Box, 1983; Langenheim *et al.*, 1986; Aide & Londono, 1989), 栲树展叶早期的折叠状态使食叶昆虫无法对幼叶大量取食; 进入打开期后, 随着叶片的展开, 叶片硬度变为原来的 1/2, 防御能力显著降低, 此时叶片由于快速伸展的需要, 叶片柔软且营养物质含量丰富, 虫食率和虫食频度迅速上升, 当接近展叶结束时, 随着叶片的成熟, 叶片所含营养物质含量开始降低, 同时, 叶片开始逐渐变硬, 防御能力得到一定程度的提升, 虫食逐渐下降。二是与取食叶片的昆虫种类组成和发育时期相关。叶片折叠期的主要取食者为豆象 (Bruchidae) 等口器较坚强的鞘翅目昆虫, 由于此类昆虫个体和数量有限, 只能对叶片造成较小的损伤, 完全损失的叶片则主要是由沫蝉 (Cercopidae)、蝽 (Pentatomidae) 等刺吸式口器的昆虫所造成 (作者观察)。当叶片进入打开期后, 食叶昆虫的种类逐渐增加, 特别是鳞翅目幼虫开始出现。随着鳞翅目幼虫龄期的增加, 取食能力逐渐增强, 叶片虫食率和虫食频度均迅速上升。在打开期, 许多叶片因为遭受严重的伤害 (>75%) 导致整个叶片的萎蔫脱落, 这就造成打开期完全损失的叶片数量有很大程度增加。由于昆虫对叶片的取食是一种随机行为, 昆虫会取食自己首先遇到的幼叶 (Lowman, 1982), 并且不同植株上的昆虫数量和种类都存在差异, 这就造成不同植株的叶片虫食频度和虫食率差异较大。

昆虫对幼叶的取食主要在夜间进行，这可能与主要取食昆虫的生活习性有关，Lowman (1992a) 在对壳斗科植物的相关研究中也曾发现类似的现象，发现阴生叶的虫食率显著高于阳生叶，并由此推测昆虫夜间取食可能是为了逃避昼间强烈的光照和天敌的捕食。

#### 4.2 不同展叶阶段的防御对策

展叶初期是叶片生长最旺盛也是最容易遭受食叶昆虫攻击的时期，此时，虫食对植物叶片的影响也远大于叶片发育的其他阶段 (Jurik & Chabot, 1986; Mendoza *et al.*, 1987)。栲树在展叶前期一直保持折叠状态，通过这种方式提高了叶片展叶初期的防御能力，有效地降低了展叶初期可能造成的高比例虫食。相对于初期就迅速展开片的种类，采用该种展叶方式的植物在展叶的初期能保存更多的叶面积，但由于新生叶在折叠期无法进行光合作用，可能会对植物的光合能力造成影响，因此这种展叶方式对植物的利弊影响还有待于进一步研究。

抵抗和逃避是植物常见的两种面对虫食压力的两种综合防御对策 (Coley & Barone, 1996; Kursar & Coley, 2003)。逃避意味着快速生长但是防御减弱从而有可能面临严峻的虫食压力，甚至导致植株死亡；抵抗意味着生长缓慢，有可能在激烈的种间竞争中处于劣势。一般来说，展叶速度快、展叶期短的植物采取逃避对策；而展叶速度慢、展叶期长的植物采取的是抵抗对策。两种对策各有利弊，植物在权衡利弊得失之后做出的选择，将可能是植物的最佳生活史对策。这种防御对策不仅仅体现在种间的差异，植物在不同生长时期也可能采取不同的对策。栲树叶片由于其特殊展叶方式，在展叶的两个时期分别体现了植物的两种防御对策：折叠期持续时间较长，叶片生长缓慢，但是叶片的折叠使硬度大大提高，幼叶以防御对策抵御昆虫的攻击；在进入打开期后，由于叶片展开后硬度迅速下降，失去了对昆虫的有效防御手段，此时叶片含氮量迅速上升，幼叶在较短的时间内迅速完成展叶，由于该阶段叶片营养丰富且防御能力较低，受到的虫食伤害迅速增加，倾向于通过快速展叶缩短展叶周期以逃避昆虫的取食。

## 第七章 木荷幼叶对早期虫食的诱导响应

植物在进化过程中对昆虫的取食作用形成了多种防御机制，一般分为构成型防御和诱导型防御。长期以来，人们一直认为植物对昆虫取食的防御是构成性的并总是呈现表达状态，这种构成性的防御是由植物的长期进化形成的，并不因植物是否当前受到损伤而发生改变 (Karban & Baldwin, 1997)；但是70年代以来，越来越多的研究表明，植物在受到昆虫攻击会后，会改变其叶片属性和生长过程以应对昆虫取食的压力 (Frazee & Marquis, 1994; Strauss *et al.*, 1996)。

通过对很多植物的实例研究，研究者发现诱导防御是植物用来降低昆虫取食偏好性和取食行为的普遍对策 (Karban & Baldwin, 1997)，至今已经报道了超过100个动物-植物系统中的诱导防御现象 (Green & Ryan, 1972; Haukioja & Neuvonen, 1985; Baldwin, 1988; Wold & Marquis, 1997)。目前的研究表明，昆虫取食可以改变植物的多种物理属性（例如改变叶片的硬度）和化学性属性，例如产生定性防御物质（产生少量高毒性的化合物，如生物碱、酚类氰化物等）；产生定量型防御物质（产生大量的难于消化的物质，如丹宁、木质素、纤维素等）；产生挥发性物质以吸引食叶昆虫的天敌；并可以降低植物的营养质量（如含氮量、含水量等）。如果这种反应发生在昆虫取食后很短的时间内出现，那么可以有效地降低当前虫食；如果发生的较为缓慢则可以作为对未来可能发生虫食的一个预警 (Karban & Myers, 1989; Karban & Baldwin, 1997)。在没有昆虫取食发生的情况下，植物不必将资源投入到这些防御属性当中，这样可以将更多的资源用于植物的生长和繁殖，因此诱导性防御比构成性的防御更加有效，可以使植物在相同的防御投入下投入最小化或效益最大化。

虽然到目前为止，国内外已经在很多植物系统上进行了诱导防御的研究 (Karban & Baldwin, 1997)，但是关于自然生态系统中这个方面的研究还不多见 (Rausher *et al.*, 1993; Ernest, 1994; Wold & Marquis, 1997; Agrawal, 1998; Boege, 2004)，而对亚热带常绿阔叶林植物，这方面的研究目前尚未开展。为了研究亚热带常绿阔叶林中木荷 (*Schima Superba*) 对早期虫食的响应，对木荷叶片在展叶早期进行了虫食诱导，并观测其诱导响应及其对食叶昆虫的响应效果。目前对于植物诱导响应的研究大多采用机械损伤模拟的方式，虽然具有易操作、定时定量的优点，但是由于机械损伤与真实的昆虫取食存在很多差异（如昆虫唾液的刺激、取食形状、伤害时间等方面），因此不能很好的反应昆虫对植物取食产生的

影响 (e.g. Haukioja & Neuvonen, 1985; van Alstyne, 1988; Barker *et al.*, 1995; Wirf, 2006)。因此, 为了避免机械损的误差, 本项研究采用自然条件下木荷的食叶昆虫进行早期虫食诱导, 其具体目的在于研究: (1) 木荷叶片是否对早期的昆虫取食产生了诱导响应从而改变了叶片属性; (2) 这些叶属性的变化是否对昆虫取食行为造成了影响, 降低了昆虫的取食。

## 1. 研究区概况

本研究于 2007 年在福建梅花山国家级自然保护区内进行, 研究地详情参见第二章。

## 2. 研究材料和方法

### 2.1 研究对象和处理

2007 年 3 月中, 在常绿阔叶林选取高 2~5 m 的木荷幼树 30 株。其中 10 株作为对照植株 (Overall control), 不做任何处理。剩余 20 株木荷幼树于爆芽前, 每株按两芽一组, 随机标定不同方位的 10 个叶芽, 叶芽出叶后均抽生为一个新生枝条, 待出叶后, 自新生枝条基部向上编号标记所有叶片。其中 5 个枝条作为对照枝条 (Control), 剩余 5 枝进行虫食诱导 (Damage)。3 月中, 从其它非实验的木荷植株上收集孵化 1~3 天后的思茅新木蛾 (*Neospastos simaona*) 带回实验室培养箱中饲养, 至幼虫生长至 3 龄体长 2~3cm。于木荷展叶第 6 天, 将 3-5 条三龄幼虫置于诱导处理叶片上, 至枝条上所有叶片取食程度达到 25%后, 取下幼虫。同时在每棵植株上对其它 8 枝未标定枝条进行相同比例的叶片损伤处理, 其叶片用于叶片属性的测定分析。于展叶后第 12、24、48 和 72 天采集叶片进行叶片成分分析。

### 2.2 叶片属性与叶片虫食

分别在木荷出叶后第 12、24、48、72 天, 采集处理后的未标定枝条的叶片进行叶片属性分析, 测定叶片含氮量、硬度、含水量、单宁含量。每 6 天测定一次所有处理叶片的叶片虫食率。

叶片含氮量、硬度、含水量、单宁含量与叶片虫食率测定方法详见第二章。

## 2.3 幼虫的取食偏好性

在野外观测的同时，选取饲养幼虫中生长较为一致的思茅新木蛾 3 龄幼虫进行取食偏好性实验，试验进行 15 个重复，方法详见第二章。

## 2.4 数据处理与统计分析

使用 Origin 8.0 软件计算各叶片属性的平均值和标准误，采用 one-way ANOVA 差异显著性分析，以 Turkey-HSD（最小显著法）检验不同处理叶片间的差异显著性。

# 3. 结果

## 3.1 早期虫食对叶片属性的影响

木荷的叶片属性随着叶片的生长过程而变化，但不同处理叶片的属性存在差异。叶片含氮量随着叶片的生长迅速下降，第一次采样时（12d）不同处理叶片 N 含量并无显著差异；自展叶 24d 后，不同处理叶片开始表现出显著差异，受到早期虫食诱导叶片的含氮量开始显著低于同株的对照枝条和对照植株叶片，并且这种差异一直保持到叶片展开后（ $df=2.0, F=7.84, p<0.05$ ）（图 7-1）。

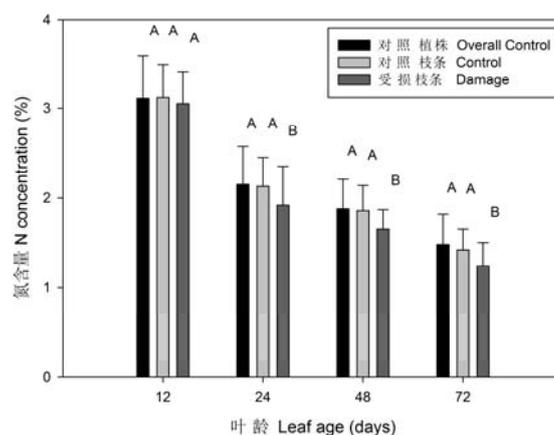


图 7-1 不同处理叶片的含氮量变化（平均值±标准误）；同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p<0.05$

Fig. 7-1 Nitrogen concentration (mean ± SE) by treatment of leaves of *S. superb.* Means with different letters are significantly different from each other at  $p<0.05$ .

叶片硬度也表现出明显的差异。诱导叶片表现出更高的叶片硬度（ $df=2.0, F=$

9.87,  $p < 0.01$ )。叶片硬度自出叶后逐渐提高，特别是展叶完成后硬度快速上升。诱导叶片虽然表现出较高的硬度，但直到展叶过程完成后（24d）才表现出显著差异 ( $p < 0.01$ )。

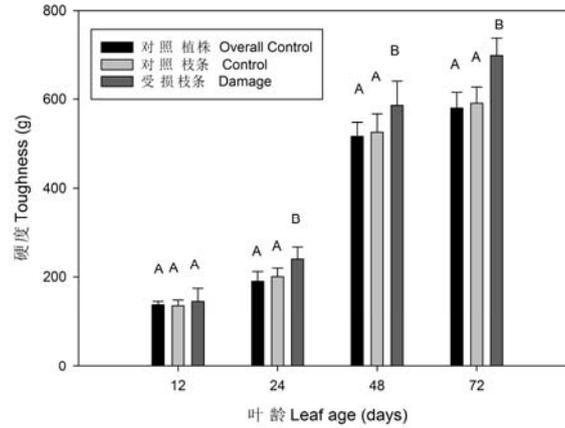


图 7-2 不同处理叶片的硬度的变化 (平均值±标准误); 同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 7-2 Toughness (mean ± SE) by treatment of leaves of *S. superb.* Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

叶片含水量展叶期间也在各处理叶片之间也表现出明显不同 ( $df=2.0$ ,  $F=8.64$ ,  $p < 0.005$ )。叶片含水量随着叶片的展开而逐渐减低。与对照叶片相比，诱导叶片的含水量更低。但自第 48d 起，诱导叶片的含水量虽然低于对照但差异已不显著 ( $p=0.79$ )。

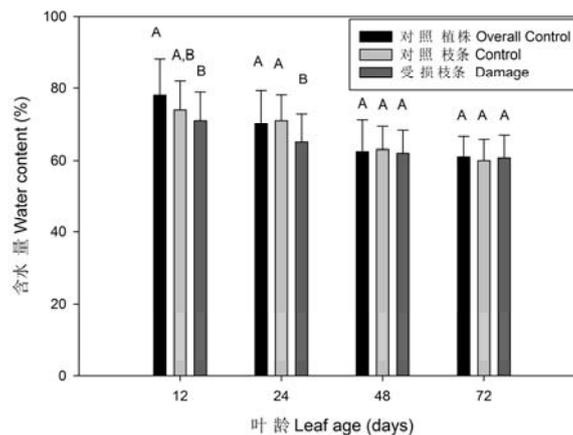


图 7-3 不同处理叶片含水量的变化 (平均值±标准误); 同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 7-3 Water content (mean ± SE) by treatment of leaves of *S. superb.* Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

叶片单宁含量同样在不同处理间表现出差异 (图 7-4)。与对照叶片相比，诱导叶片在每个采样时间均表现出较高的单宁含量。单宁含量随叶片的发育而降

低，但是诱导叶片下降的更慢，相对于第一次采样，对照叶片最后一次采样时单宁含量下降了 32.4%，而诱导叶片只下降了 25.6%。

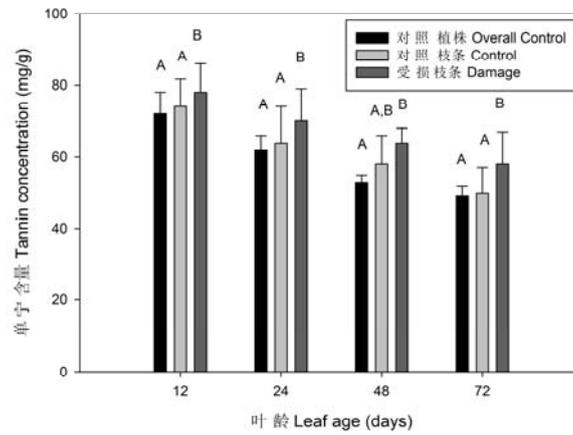


图 7-4 不同处理叶片的单宁含量变化（平均值±标准误）；同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 7-4 Tannin concentration (mean  $\pm$  SE) by treatment of leaves of *S.superb.* Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

### 3.2 诱导响应对幼虫的取食偏好性的影响

思茅新木蛾幼虫在单独喂养时对不同处理叶片表现偏好性，诱导叶片的取食面积明显低于同株的对照枝条叶片及对照植株（图 7-5a）。而采用不同处理叶片混合喂养时，这种差异更加明显，表明幼虫对不同处理叶片的取食表现有很大不同（图 7-5b）。

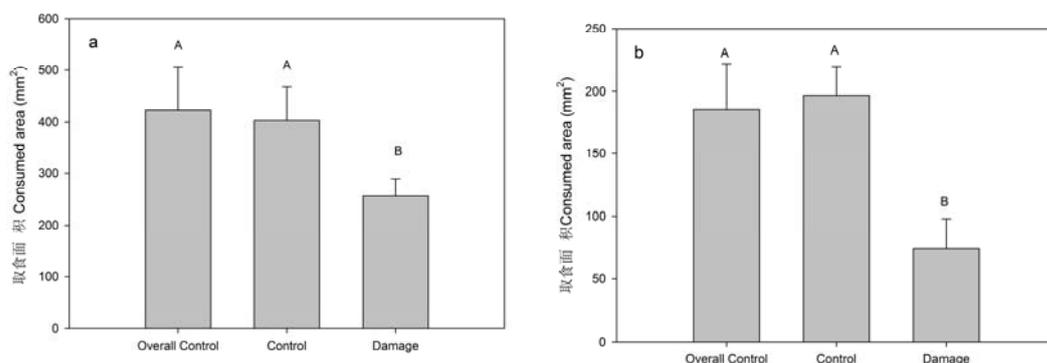


图 7-5. 幼虫对不同处理叶片的取食面积（a，叶片单独饲养；b，叶片混合饲养，平均值±标准误）；同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig.7-5. Comparison of leaf area damage by larva to different treatments (a, larvae fed with leaves from separately; b, larvae fed a mixture of leaves, mean  $\pm$  SE) . Different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

### 3.3 诱导响应对叶片虫食率的影响

木荷的叶片虫食率在展叶期 (<24d) 迅速上升, 展叶过程完成后, 虫食率的上升速度逐渐减缓 (图 7-6)。相对于对照组, 诱导叶片的累积虫食率上升较为平缓, 自展叶后 18 天虫食诱导叶片与对照叶片开始表现出显著差异。诱导叶片最终虫食率 (平均 7.11%) 显著低于对照 (对照植株=16.98%, 对照枝条=19.56%)。同种处理的不同植株之间没有表现出显著差异 ( $p=0.578$ )。

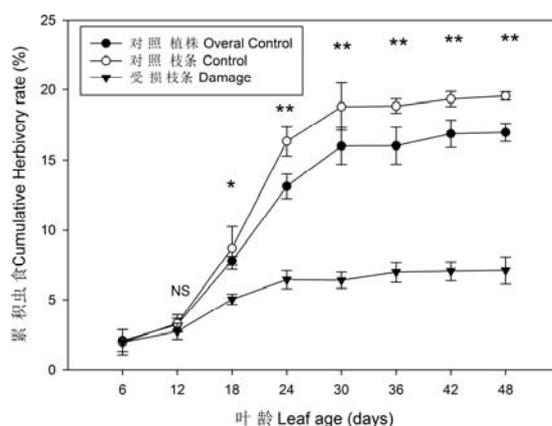


图 7-6 木荷不同处理叶片的累积虫食率变化 (平均值±标准误)

Fig.7-6 Cumulative leaf loss area (mean ± SE) by treatment of leaves of *Schima superb.*

## 4. 讨论

木荷的在爆芽后的前三十天, 叶片属性会发生剧烈的改变, 在这段时期的幼叶具有较高的营养物质含量和含水量, 并且由于叶片无法硬化, 此时的叶片的防御能力相对较为脆弱。食叶昆虫对木荷叶片的取食主要集中在春季展叶期的这个“物候窗”当中 (Coley & Barone, 1996)。随着叶片的发育, 物理防御能力逐渐增强, 叶片的损失率也快速下降。已有的很多研究都认为, 高叶片硬度, 低含量的营养物质含量和次生防御物质是植物叶片防御虫食的主要途径 (Kursar & Coley, 2003)。

### 4.1 叶片属性的变化

研究结果显示, 与对照组相比, 木荷叶片展叶早期的虫食损伤可以导致叶片产生诱导性的生物化学和物理反应, 提高叶片了对虫食的抵抗能力。目前, 有关

诱导防御提高物理防御的报导大大少于关于诱导防御提高生化反应方面的报导 (McNaughton & Tarrant, 1983; Young, 1987; Baur *et al.*, 1991)。在本次研究中我们观察到, 受到昆虫早期取食的幼叶硬度在展叶过程中高于对照叶片, 特别是展叶完成后这种差异仍然继续保持很久。Kudo (1996) 和 Kouher hattori (2004) 等在研究中也观察到受损叶片的LMA较大, 而LMA与叶片硬度显著正相关, 反应出受损叶片的高硬度 (Reich *et al.*, 1991; Wright & Westoby, 2003), 说明早期虫食会导致叶片硬度的提高, 并可以有效的降低未来的虫食。基于叶片虫食会导致叶片属性变化的假设, 通常认为叶片产生诱导防御后叶片质量会降低, 如较高的硬度和单宁含量、较低的含氮量和含水量 (Cornelissen & Fernandes, 2001)。在本次研究中, 研究结果也发现模拟损伤叶片的单宁含量高于对照叶片, 而叶片含氮量和含水量则低于对照组叶片, 支持了这一假设。植物叶片通过增强化学防御和改变叶片的适口性以降低未来可能遭遇的昆虫取食。植物营养含量的降低和防御能力的增强会使得昆虫由于消化酶和解毒能力不能很好的适应植物属性的快速变化, 而放弃当前质量较低的食物, 选择其它食物资源, 降低对当前对象的取食。

#### 4.2 叶属性变化对幼虫取食的影响

幼虫取食行为的实验结果表明, 诱导响应引起的木荷叶片质量的变化能够明显影响到思茅新木蛾的对叶片的取食趋势, 使得幼虫放弃选择诱导叶片而更多的选择取食对照组和对照植株的叶片。在有食物选择的情况下, 诱导叶片较低的食物质量促使幼虫放弃它们而去寻找其他更好的食物资源。Tang (2006) 等人的研究认为, 对植物来说分散取食对适合度的影响要大大小于集中取食, 通过这种方式, 植物可以降低昆虫取食对植物整体适合度的负面效应。但是也有一些研究持有相反的观点, 认为由于昆虫的食物质量降低, 昆虫为了满足生长的需要, 会取食更多的叶片以进行补偿 (Wolf *et al.*, 2005)。在本项研究中, 我们发现相对于对照植株, 受到早期虫食的诱导叶片的虫食率明显减低, 但与对照植株相比同株上对照枝条的叶片虫食率反而有所提高。这说明较低的食物资源确实迫使昆虫向更高的质量的叶片移动, 分散昆虫对植物的取食, 但是昆虫为了补偿移动消耗的能量会加大随后对其它幼叶的取食量, 从而造成更高的取食伤害。

总之, 对植物而言, 防御是代价巨大的 (Rhoades, 1979), 这种代价既包括直接代价也包括间接代价: 直接代价包括资源分配代价、自毒效应及机会成本等;

间接代价则常常通过其他物种的介入体现,如次生代谢物质有可能妨碍了植物的共生生物,或防御导致植物种内竞争和种间竞争能力的下降。正是由于存在这种防御的代价,诱导防御被植物作为一种特殊的属性保留下来,在防御表达时,植物会转移生长和繁殖所需的资源;但是在没有虫食出现的情况下,植物不会将资源分配到防御属性当中,从而能够为生长和繁殖提供更多的可用资源(Zanger & Bazzaz, 1992; Herms & Mattson, 1992; Rasher, 1996)。在没有天敌存在时,不防御的植物将具有更高的适合度;当天敌存在时,防御个体则具有更高的适合度,因此诱导防御是一种代价很小的防御方式。由于在伤害后植物必须较快的产生诱导防御,诱导防御这种方式通常在生长快速的植物或组织中普遍存在,而在生长缓慢的植株或者组织中很微弱或根本没有,值得注意的是即使是同种植物在不同的资源条件下其诱导防御的表现也是不同的(Herms & Mattson, 1992)。诱导防御在植物有逃脱植食性动物攻击时是一种有利的防御方式,但是如果在植物几乎不能逃避动物的攻击、或者面临持续采食的情况下,植物更倾向于采用构成性的防御(Zagerl & Bazaz, 1992; Adler & Karban, 1994; Dicke, 1999)。

此外,一些研究证据说明受损植物有时可能会对植食性昆虫有更大的吸引力和易感性(Karban & Niho, 1995; Baur *et al.*, 1996)。这可能是由于取食相同植物的昆虫往往有多种,植物产生的防御属性通常只能有效的防御某一种类昆虫,但是这些属性的改变有可能有利于其它昆虫的取食。植物只在必要时采用诱导防御可能也是为了避免在不受取食时吸引其它取食昆虫的而采取的一种措施(Agrawal & Karban, 1999)。不同植物间的诱导防御往往存在很大的差异,这可能是由于它们在被诱导时防御的时间和空间上的不同,此外生物和非生物因子也会强烈的影响到植物个体间诱导防御的表达(Agrawal & Karban, 1999)。

## 第八章 叶片质量对食叶昆虫的影响

植物为了应对食叶昆虫的取食采取了一系列的物理、化学的防御手段 (Rosenthal & Berenbaum, 1991); 并且相对于种子和果实来说, 叶片中的蛋白质含量偏低 (Mattson, 1980), 因此植食性昆虫在选择叶片作为食物资源时面临着许多风险和挑战。食叶昆虫为了应对叶片的低营养、高硬度和多种次生防御物质而采取了一系列的适应机制, 这必将会对它们的行为、生长、适合度等产生影响。对昆虫来说, 快速生长有利于增加蛹重、提高产卵的数量和质量 (Haukioja & Neuvonen, 1985; Ohmart *et al.*, 1985; Awmack & Leather, 2002)。此外, 食叶幼虫历期的长短也会影响到其受天敌的捕食风险, 通常来说生长速度慢幼虫历期长的昆虫幼虫在防御上受到其天敌的选择压力更大 (Feeny, 1976; Benrey & Denno, 1997)。因此, 植物叶片中降低幼虫生长速率的属性可能会导致幼虫被捕食的风险上升, 从而影响食叶昆虫的多样性和防御能力。

在热带雨林中, 超过 70% 的叶片损失都发生在仅有数天至数周的展叶期当中 (Kursar & Coley, 2003)。虽然幼叶的虫食率普遍较高, 但是不同植物之间叶片虫食率相差很大。这种差异主要是由于幼叶展叶速率、营养含量和次生防御物质的差异造成。由于受限的资源分配, 展叶速度快的植物将大多数资源用于投入生长, 从而导致叶片的营养含量较高而防御物质含量较低, 而叶片的快速生长能够减少叶片暴露给取食者的时间, 减低虫食 (Feeny, 1976; Aide & Londono, 1989; Kursar & Coley, 2003); 与之相反, 展叶速度慢的植物叶片营养含量较低而含有较多的防御物质。由于植物的展叶速度与叶片质量相关, 而叶片质量又影响到幼虫的生长率, 那么植物的展叶过程与幼虫的生长过程之间是否存在一定的相互关系?

食叶昆虫为了降低被捕食和寄生的影响, 它们在进化过程中形成了多种多样的防御对策, 如快速的生长、产生并储存有毒化学物质、坚硬的外壳、产生毛或刺、保护色或者拟态行为 (Gross, 1993; Gentry & Dyer, 2002)。那么食叶昆虫的防御对策是否受到其寄主植物食物质量的影响? 为了确定寄主植物的营养和防御质量如何对食叶昆虫取食偏好性和生长产生影响, 本研究调查测定了浙江天童常绿阔叶林的主要优势植物的叶片生长情况及其主要取食昆虫的生长发育情况, 以探讨植物质量与食叶昆虫之间的相互适应关系。

## 1. 研究区概况

本研究 2010 年在浙江天童国家森林公园内进行，研究地详情参见第二章。

## 2. 研究材料及方法

### 2.1 植物和昆虫的种类

在常绿阔叶林选取生长在林下的 40 种常见木本植物（附录 1）。这些常见植物包括灌木、乔木幼树，叶片的发育时间从非常慢至非常快。对每个植物种，分析与叶片生长和食叶昆虫相关的以下属性：出叶同步性、幼叶展叶速率、幼叶和叶片含氮量、含水量，测量方法详见第二章。

2007 年于福建梅花山，标定 10 棵木荷幼树，每三天进行一次昆虫调查，实验期间记录每棵植株上所有昆虫的数量和种类。2009~2010 年采用敲击震落法，并结合网捕、灯诱等方法分季节调查木荷（*Schima superb*）、栲树（*Castanopsis fargesii*）、米楮（*Castanopsis carlesii*）、云山青冈（*Quercus nubium*）上昆虫的种类和数量。

### 2.2 昆虫的采集和饲养

从 2009 年至 2010 年共饲养 39 种昆虫的 246 个昆虫个体，收集时间包括春季和夏季。对每个鳞翅目幼虫我们记录发现的植物种类和叶片发育阶段。并确定昆虫的种类、食性和相对生长速率，方法详见第二章。

### 2.3 昆虫的取食偏好性

自 2010 年 4 月起，挑选生长较均一的叉带黄毒蛾（*Euproctis angulata*）二龄幼虫 15 只随机分为三组分别以木荷（*S. superb*）新叶、木荷老叶、山莓（*Rubus corchorifolius*）叶片进行投喂，观测幼虫的取食偏好性。分别在幼虫二龄和四龄时进行，方法详见第二章。

## 2.4 昆虫的防御

在野外发现食叶昆虫后,对所有食叶昆虫幼虫具有防御功能的属性进行区分记录。方法详见第二章。

## 2.5 数据处理与统计分析

所有数据用 ORIGIN 8.0 分析处理,不同展叶阶段的叶片虫食采用 ANOVA 进行方差分析。幼虫生长率与展叶速度和叶片含氮量的关系,应用最小二乘法的线性回归分析。

# 3. 结果

## 3.1 食叶昆虫的种类与数量

2007 年从福建梅花山木荷植株上共收集到 131 种的 2425 个昆虫个体,隶属于 13 目 44 科(图 8-1)。其中,鳞翅目昆虫的种类最多,占有昆虫物种数的 35.88%,鞘翅目(23.66%)、直翅目(8.40%)和同翅目(8.40%)等也出现较多。从食叶昆虫的取食方式来看,咀嚼式昆虫是食叶昆虫的主要取食类群,占食叶昆虫种类总数的 69.16%(表 8-1)。昆虫的数量具有显著的季节性波动,从自 3 月后一直处于动态变化之中(图 8-2):3 月份昆虫数量比较低,在 4 月份急剧增加并达到全年高峰;5 月份昆虫数量开始有所下降,但仍高于 3 月份,随后昆虫数量持续下降。

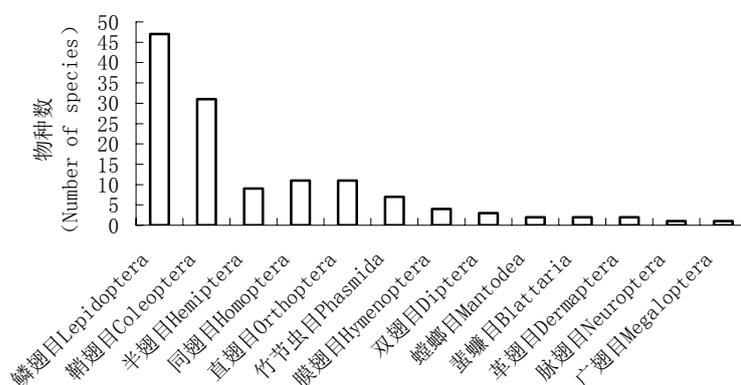


图 8-1 2007 年福建梅花山木荷上昆虫的种类组成

Fig. 8-1 Insects species composition on *S. superba* in Mt. MeiHuaShan in 2007

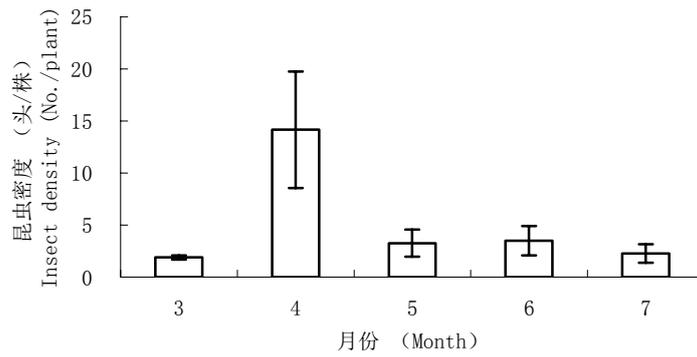


图 8-2 2007 年福建梅花山木荷上昆虫密度 (平均值±标准偏差)

Fig. 8-2 Total density of of insect on saplings of *S. superba* in Mt. MeiHuaShan in 2007 (n=10, mean ± standard deviation)

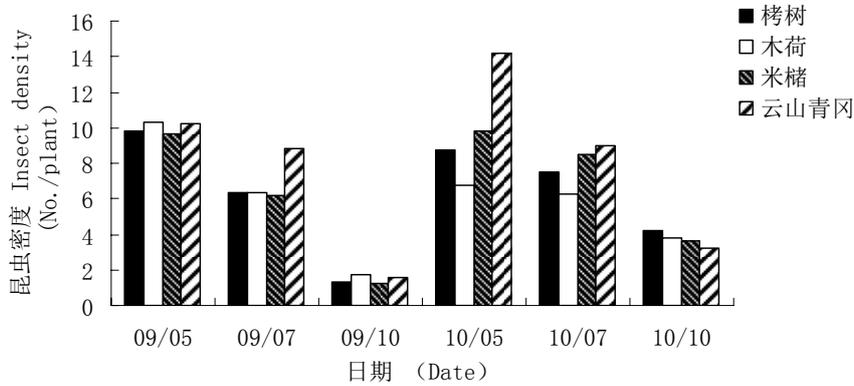


图 8-3 2009~2010 年浙江天童四种常绿植物上昆虫密度 (平均值±标准偏差)

Fig.8-3 Total density of insect on four woody plant species in Tiantong in 2009~2010 (mean ± standard deviation)

09~10 年对浙江天童四种常绿阔叶林植物的调查结果显示, 虽然昆虫密度存在年际波动, 不同植物上的昆虫密度也有所不同, 但是全年整体的昆虫密度表现出与梅花山木荷上昆虫类似的变化趋势 (图 8-3): 春季四种植物上昆虫密度为全年的最高值, 随着叶片的逐渐成熟, 夏季昆虫密度有所降低, 但仍保持有较高密度, 进入秋季后由于昆虫密度迅速降低, 密度明显低于春、夏两季。

### 3.2 幼虫生长过程与展叶过程的关系

从图 8-4 可以看出, 2010 年木荷自 4 月 6 日开始出叶, 叶面积初期增加缓慢, 随后进入快速生长期, 15d 后叶片生长开始放缓, 展叶期共持续约 23d。作为其主要取食昆虫之一的叉带黄毒蛾幼虫, 在野外最早发现时间为 3 月 28 日,

早于木荷出叶时间，但幼虫的生长时期基本与木荷新叶的展叶期吻合。幼虫体重在孵化后增加缓慢，当进入三龄后随着取食量的大幅增加，体重快速上升，幼虫体重达到最大值后进入预蛹期，体重略有下降，整个龄期持续 36d。幼虫的日取食量随幼虫的生长而增加，特别是幼虫进入三龄后，取食量大幅增加，此时野外观测的木荷新叶的虫食率也于同期达到最高峰，随后随着昆虫取食量的降低，虫食率开始下降。

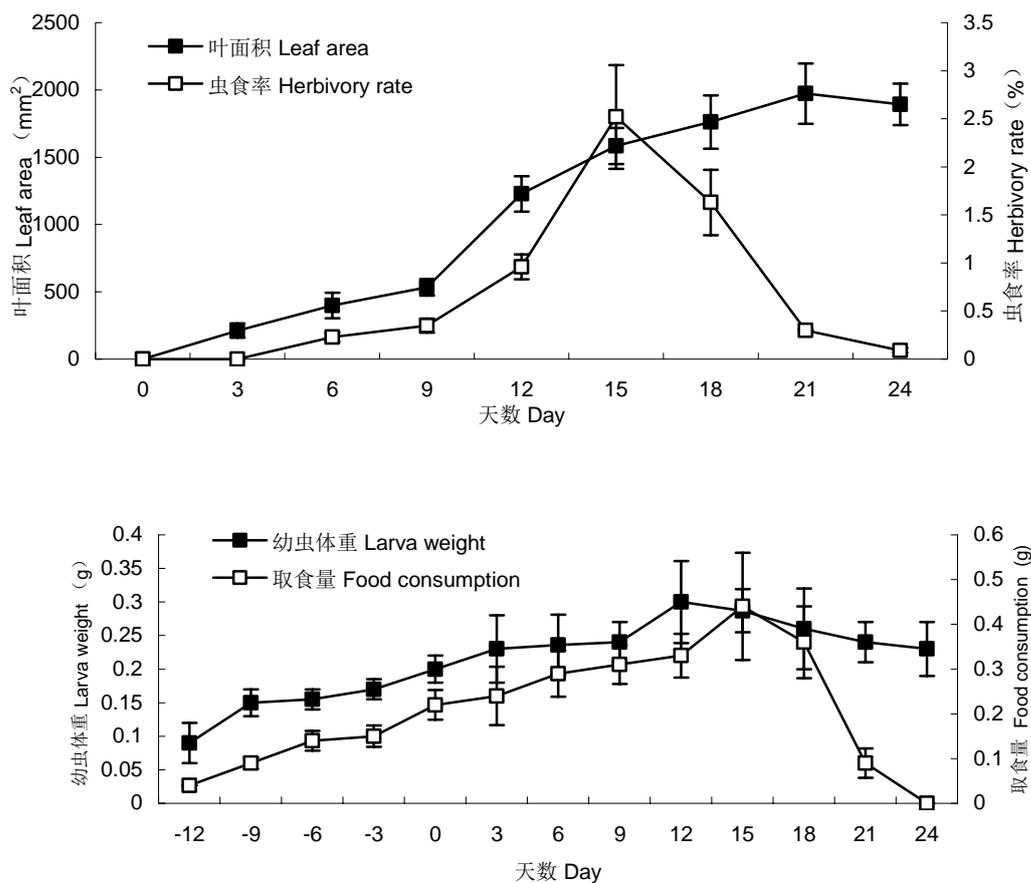


图 8-4 幼虫生长、木荷新叶生长与取食动态 (平均值±标准偏差)

Fig.8-4 Dynamics of growth of larva (n=15), *S. superba* leaf, and herbivory (n=30, mean ± standard deviation)

### 3.3 叶片质量对幼虫发育历期和取食偏好性的影响

研究结果显示，作为食物资源的叶片的质量对幼虫的生长过程产生了明显的影响，以木荷新叶和山莓叶片饲养的叉带黄毒蛾幼虫相对生长率高、发育历期短，而以木荷老叶饲养的幼虫生长速率降低，发育历期明显延长（图 8-5，表 8-3）。

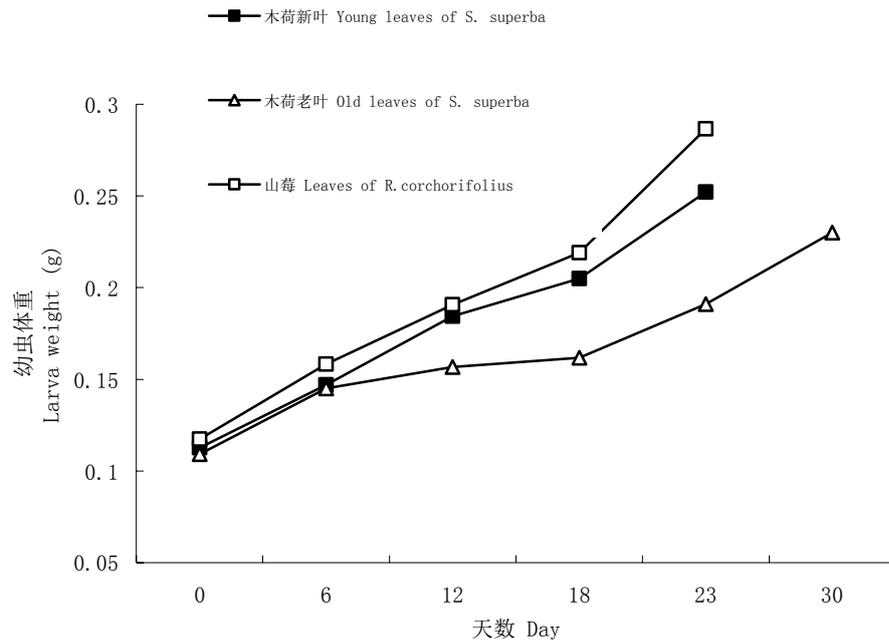


图 8-5 食物质量对叉带黄毒蛾幼虫体重的影响

Fig. 8-5 The effect of leaf quality on *E. angulata* Matsumura in larva weight

表 8-3 叶片质量对叉带黄毒蛾幼虫发育历期、生长率的影响

Tab. 8-3 The effect of leaf quality on the generation period, growth rate of *Euproctis angulata*

<i>Matsumura</i>		
	发育历期 generation period (d)	相对生长率 Relative growth rate ( $g \cdot g^{-1} \cdot day^{-1}$ )
木荷新叶 Young leaves of <i>S. superba</i>	36±2.5	0.37±0.13
木荷老叶 Old leaves of <i>S. superba</i>	45±3.1	0.25±0.21
山莓 Leaves of <i>R. corchorifolius</i>	38±2.7	0.33±0.12

注：表中数值为平均值±标准误，n=5 Note: Values shown are means±standard errors, n=5

叉带黄毒蛾幼虫低龄期（2龄）以三种叶片分别喂养时，对不同叶片表现出一定的取食偏好性，低龄幼虫对木荷老叶的取食面积明显低于木荷新叶和山莓（8-6a）；当三种叶片进行混合喂养时，幼虫的这种偏好性表现的更为明显（8-6b）。而当幼虫进入老龄（4龄）后，随着幼虫取食能力的上升和木荷新叶及山莓叶片营养的下降，幼虫对三种叶片的取食量均出现明显上升，此时虽然对木荷老叶的取食量仍然低于其他两种叶片，但相对低龄幼虫，取食的比例已经明显上升（8-6a，

8-6b)。

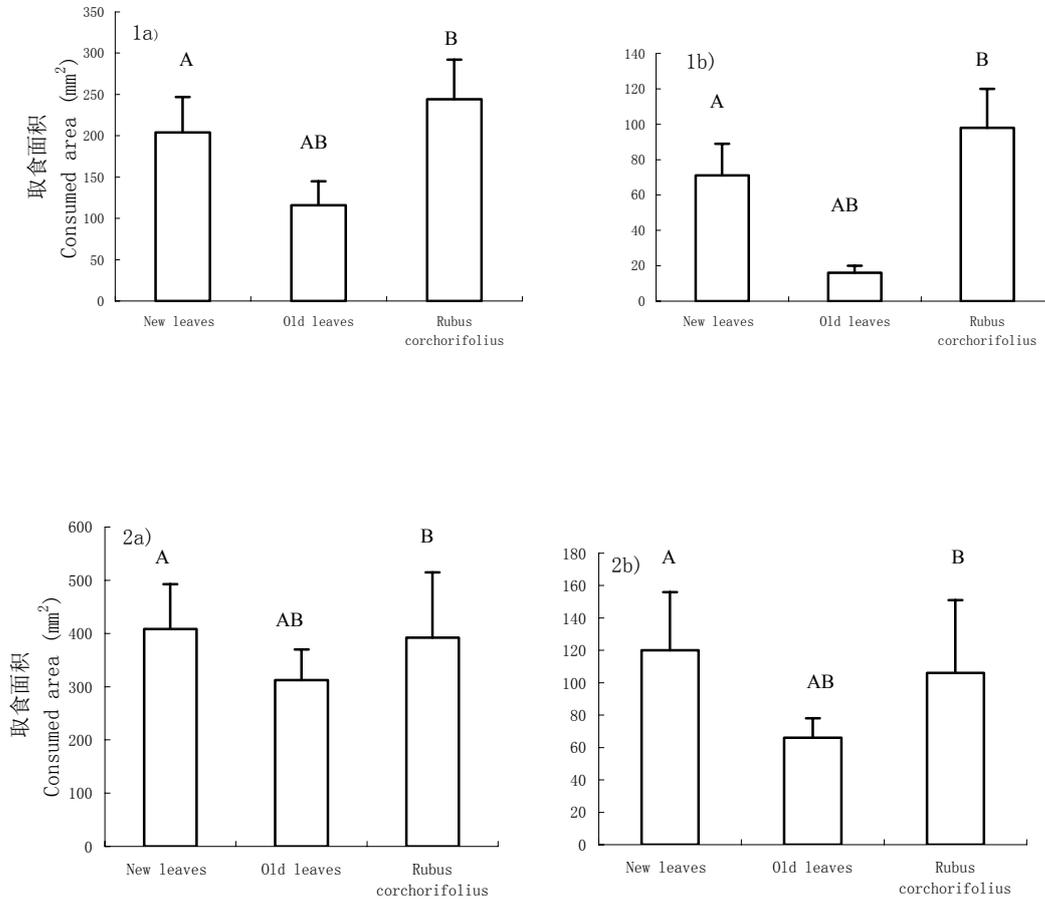


图 8-6 幼虫对不同叶片的取食面积比较 (a, 单独喂养; b, 混合喂养, 平均值±标准误); 同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 8-6 Comparison of leaf area damage among different leaves (a, larvae fed with leaves separately; b, larvae fed with a mixture of leaves, mean  $\pm$  standard error) . Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

### 3.4 叶片质量对幼虫生长速率和对天敌防御的影响

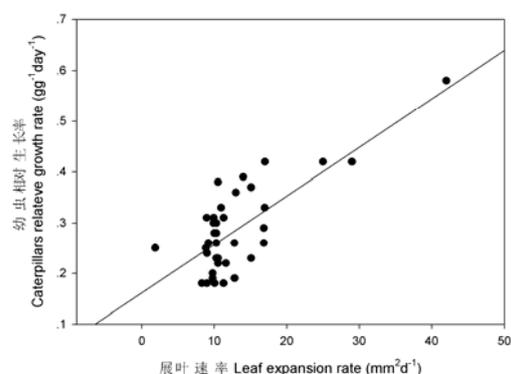


图 8-7 展叶速率与幼虫相对生长率之间的关系

Fig. 8-7 Correlation between expansion rate of young leaves (mm<sup>2</sup>·d<sup>-1</sup>) and nitrogen content (% dry weight) ( $r^2=0.51$ ,  $p<0.001$ )

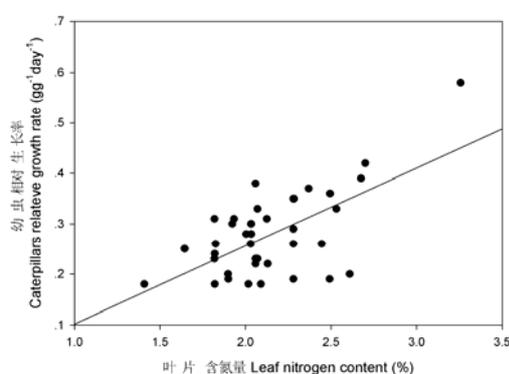


图 8-8 叶片含氮量与幼虫相对生长率之间的关系

Fig. 8-8 Effects of leaf nitrogen content (%) on relative growth rates (g g<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) of caterpillars . ( $r^2=0.38$ ,  $p<0.001$ )

不同植物幼叶的展叶速度存在较大的差异,而这种差异与不同植物的叶片含氮量呈正相关关系(图 8-7,  $r^2=0.64$ ,  $p<0.001$ )而与叶片含水量无关。幼虫的生长速率同样在不同种之间相差很大(0.18~0.58g·g<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>),但是幼虫的生长速率受到叶片营养质量的影响与叶片含氮量也呈显著正相关(图 8-8)。因此幼虫的生长速率同植物的展叶速率间也存在关联,展叶速度快的种类由于叶片的营养质量高,以其为食物的食叶昆虫的生长率也较高。

此次实验所调查的 39 种鳞翅目幼虫的生长率差异较大(0.15~0.64g·g<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>),以幼叶为食的专食和广食种类的幼虫生长率明显高于以成熟叶为取食对象的种类(图 8-9,  $F_{1,43}=13.50$ ,  $p<0.001$ )。而其中 6 种既以取食幼叶又可取食成熟叶的昆虫,在以幼叶为取食对象时,生长速率明显更高(paired t-test,  $t=3.22$ ,  $p<0.05$ ,  $n=6$ )。食叶昆虫的食性会明显影响幼虫的生长速率,专食性幼虫的生长速率相对于广食性昆虫在分别以幼叶和成熟叶为食时生长速率分别提高了 1.8 倍和 4.2 倍。

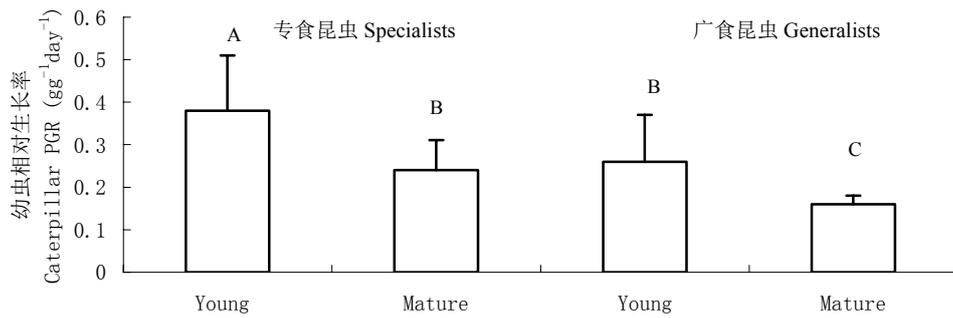


图 8-9 取食幼叶和成熟叶片的不同食性昆虫幼虫相对生长率，同组中标有不同字母表示存在显著性差异  $p < 0.05$

Fig. 8-9 Relative growth rates ( $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ ) of specialist and generalist lepidopteran caterpillars feeding on young and mature leaves of different plant species, Means with different letters are significantly different from each other at  $p < 0.05$ .

由于广食性的昆虫生长速度比专食种类慢（图 8-9，表 8-3），幼虫的暴露时间较长，因此面临天敌更大的选择压力。通过表 8-2，8-4 可以看出广食性昆虫有更加明显的警戒色、群居性（未达显著），还拥有更多的毛或刺，但是在非取食时间的隐藏性较低。

表 8-4 幼虫对天敌的防御属性

Tab. 8-4 Traits of larvae that could serve as defense against natural enemies

	颜色 Color	群居性 Gregariousness (0-1)	毛/刺密度 Hairs/spines (0-2)	是否隐藏 Hiding (0-1)	相对生长率 RGR ( $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ )
广食性昆虫 Generalists insects	1.34	0.31	0.63	0.16	0.27
专食性昆虫 Specialist insects	0.43	0.29	0.14	0.43	0.37
t 检验 t-test (p-value)	<0.001	0.89	<0.01	0.11	0.019

## 4. 讨论

### 4.1 食叶昆虫与植物叶片生长的时空一致性

咀嚼类昆虫是食叶昆虫中的主要类型，在热带森林中仅咀嚼类昆虫一年吃掉

叶片的比例就占叶片总消费量的 75%以上，是主要的取食类群 (Coley & Barone, 1996)。在研究中，鳞翅目、鞘翅目等咀嚼式口器的昆虫是种数最多的取食类群，该结果与热带地区的研究结果类似。一种昆虫要与一定的寄主植物建立相互关系，它们首先必须有吻合的发生季节，即它们的相互作用关系是建立在时空一致性的前提上。昆虫和植物为了适应环境的变化，在生活史过程中都有活动降低或者不活动以抵抗逆境的时间阶段。食叶昆虫特别是一些以幼叶作为主要食物资源的鳞翅目昆虫，每年卵孵化时间与其取食的寄主植物抽生新叶的时间基本同步，提早或者过晚孵化幼虫因取食不到合适的幼叶，会造成幼虫死亡率大大增加 (Scriber & Feeny, 1979)。叶片质量影响了昆虫的数量和密度，由于木荷展叶期主要发生在 4 月，幼叶期的叶片营养质量较高，因此以木荷叶片作为食物资源昆虫密度相应的也在 4 月出现高峰；随着展叶的结束，叶片质量的降低，昆虫数量也随之出现回落，至秋冬季节仍有一些以成熟叶为食的昆虫种类出现，但是由于成熟叶的硬度较高且营养质量较低，昆虫的数量和密度明显低于春季。09-10 年在浙江天童的观测结果也进一步印证了这种变化动态，虽然不同植物上昆虫的密度存在差异，但都表现出了类似的变化趋势。这种变化规律与温带落叶阔地区有所不同，温带落叶植物由于秋季植物落叶，9 月后食叶昆虫大多随之消失或进入休眠阶段。

昆虫与植物的时空一致性不仅表现在昆虫的数量和密度上，还表现在发育时间的一致性上。研究结果显示，作为木荷叶片主要取食昆虫之一的叉带黄毒蛾幼虫的主要发育时间与木荷的叶片展叶期表现出一致性，虽然幼虫的发生时间略早于木荷出叶时间，但其主要生长时间与木荷展叶期相吻合。这是由幼虫的发育习性所决定，幼虫孵化后会首先取食卵壳，随后聚集在产卵的老叶背后啃食叶肉，此时的幼虫并不担心食物资源短缺，随着幼虫个体逐渐发育，运动和取食能力增强，幼虫并开始群迁，与此同时木荷叶片开始逐渐伸展，幼虫开始能够获得高质量的幼叶作为食物资源，生长开始加快，当幼虫进入三龄开始分群暴食，木荷幼叶也进入了快速生长期，叶片虫食率也随之迅速上升。此后随着幼叶展叶过程结束逐渐成熟，硬度上升、营养下降，而叉带黄毒蛾也基本完成幼虫期的生长，进入蛹期，虽然二者的发生时间并不一致，但是展叶完成时间与幼虫化蛹时间基本一致，两者的这种时间对应关系可以保证幼虫在整个发育期间都能获得高营养的食物资源。

## 4.2 幼虫的生长速度

以不同寄主植物为食的食叶昆虫幼虫生长率相差很大，最大相差 8 倍。取食幼叶的幼虫的生长率远远高于以成熟叶为食的幼虫；而在以幼叶为食的幼虫当中，幼虫的生长速率与展叶速率表现出正相关的关系。这种生长速率的差异主要是由于昆虫幼虫的生长受到食物营养的影响，特别是叶片中的含氮量的限制。相对于幼叶来说，成熟叶片的含氮量相对较低，幼虫不能从食物中得到丰富的营养物质，并且叶片硬度很高，而硬度通常被认为是植物最有效的防御手段之一，不利于幼虫的取食行为 (Coley, 1983)。因此，以取食成熟叶片的幼虫的生长速率也明显低于以幼叶为食的种类，即便有能力同时取食幼叶和成熟叶的食叶昆虫幼虫在取食不同生长阶段的叶片时，其生长率也表现出差异，取食成熟叶片幼虫的生长率明显较低，同时龄期也被延长。此外，幼叶中较高的含水量也是造成幼虫生长速度快的一个重要原因，食物是昆虫获取水分的主要来源，虫体的含水量通常与取食植物的含水量呈正相关，较高的含水量有利于昆虫幼虫的消化吸收

(Scriber, 1977)。因此昆虫在有食物选择可能的情况下，会尽可能优先取食高质量的叶片，以保证较高的营养获取率，本项研究中对叉带黄毒蛾幼虫的取食偏好性实验也进一步印证了这一点。

此外，虽然取食幼叶的食叶昆虫的生长率明显较高，但是由于取食寄主植物的营养和防御属性不同，其生长率和对天敌的防御能力存在差异。幼虫生长速度的差异主要影响其暴露给捕食者的时间，因此生长速度慢的幼虫会面临天敌更大的选择压力 (Gentry & Dyer, 2002)。本项研究的结果支持了这一观点，结果显示，取食展叶速度快的叶片的食叶昆虫受惠于叶片的高营养和低防御，通常生长速度很快。由于这些生长速度快的食叶昆虫暴露给天敌动物的时间很短，那么这些种类的昆虫在对天敌动物防御上的投入就可能很少。而取食展叶速度较慢的幼叶的食叶性昆虫的食物营养质量和防御能力居中，因此生长速度和防御能力居中。以成熟叶作为食物的食叶昆虫由于其食物的营养质量最低、防御能力最强，因此生长速度最慢，投入到防御当中的资源最多。另外，Dyer (1995) 认为专食性昆虫能够更好的适应寄主植物的化学防御物质并能够有效的降低捕食，但是我们在研究中发现，虽然专食性昆虫的毛/刺密度较低，但是仍然普遍采用了拟态等躲避措施 (表 8-2)。

### 4.3 食叶昆虫的食性

根据对寄主植物的选择性差异，植食性昆虫可分为广食性（Generalist）（即杂食性）和专食性（Specialist）两大类，它们对植物种类依赖程度不同，其对植物的影响也不同（Abrahamson, 1989），专食性昆虫对植物的危害最大，却也最容易受到食物丰歉的影响（Scheidel & Bruelheide, 2003）。从研究结果来看，虽然专食性昆虫的种类不多，但生长速率明显高于广食性种类，这是由于专食性昆虫与其寄主植物适应程度通常较高，可以充分适应其寄主植物的防御属性或者充分利用寄主植物的营养。一般来说植物通过提高叶片中的防御物质含量阻止广食性昆虫的取食；而专食性昆虫由于对植物的适应程度很高，较高的防御物质含量反而可能成为专食性昆虫寻找食物的线索，甚至对专食性昆虫的产卵和取食有促进作用，一些专食昆虫可以将防御物质转化为自身对天敌的防御物质（van der Meijden, 1996）。

目前，对专食性和广食性昆虫孰优孰劣目前仍存在着争论：一种观点认为专食性昆虫比广食性昆虫有利，专食性昆虫在寻找食物及食物利用效率方面比广食性昆虫高，生长迅速而暴露在鸟类等捕食者面前的机会也少，而广食性昆虫在食物定位和解毒方面的效率相对较差，缺乏与专食种类的竞争能力；另一种观点则相反，认为广食性昆虫的生存能力比专食性昆虫高，因为专食性昆虫由于高度特化，失去了利用其它植物的能力，一旦赖以生存的植物死亡，或者昆虫没有发现其寄主植物，则该昆虫将面临灭绝的危险（Herrera & Pellmyr, 2002）。

表 8-1 2007 年福建梅花山木荷昆虫结构

Tab. 8-1 Insect composition on *Schima superb* in Mt. MeiHuaShan in 2007

目 Order	科 Family	植食性昆虫 Phytophagous insects				捕食性昆虫 Predatory insects	其它 Other insects	合计 Total
		CI	MI	SI	RLI			
鳞翅目 Lepidoptera		34			13			47
	尺蛾科 Geometridae	11						
	毒蛾科 Lymantriidae	8						
	螟蛾科 Pyralidae				13			
	枯叶蛾科 Lasiocampidae	1						
	大蚕蛾科 Saturniidae	3						
	舟蛾科 Notodontidae	2						
	刺蛾科 Limacodidae	3						
	蓑蛾科 Psychidae	2						
	夜蛾科 Noctuidae	4						
鞘翅目 Coleoptera		21			2	5	3	31
	叶甲科 Chrysomelidae	8						
	瓢虫科 Coccinellidae					3		
	象甲科 Curculionidae	5						
	卷叶象鼻虫科 Attelabidae				2			
	萤科 Lampyridae					1		
	叩甲科 Elateridae						3	
	虎甲科 Cicindelidae					1		
鳃金龟科 Melolonthidae	4							

	丽金龟科 Rutelidae	2			
	芫菁科 Meloidae	2			
半翅目 Hemiptera			6	3	9
	荔蝽科 Tessaratomidae		2		
	猎蝽科 Reduviidae			3	
	盲蝽科 Miridae		1		
	龟蝽科 Plataspidae		1		
	同椿科 Acanthosomatidae		2		
同翅目 Homoptera			11		11
	蚜科 Aphididae		2		
	沫蝉科 Cercopidae		3		
	叶蝉科 Cicadellidae		6		
直翅目 Orthoptera		11			11
	露螽科 Phaneropteridae	4			
	拟叶螽科 Pseudophyllidae	1			
	斑腿蝗科 Catantopidae	2			
	草螽科 Conocephalidae	4			
竹节虫目 Phasmida		7			7
	竹节虫科 Phasmatidae	7			
膜翅目 Hymenoptera		1		1	2
	叶蜂科 Tenthredinidae	1			
	马蜂科 Polistidae			1	
	蚁科 Formicidae				2
双翅目 Diptera		1		1	1
	潜蝇科 Agromyzidae	1			
	食虫虻科 Asilidae			1	

	毛蚊科 Bibionidae						1	
螳螂目 Mantodea						2		2
	螳科 Mantidae					2		
蜚蠊目 Blattaria							2	2
	光蠊科 Epilampridae						1	
	蜚蠊科 Blattellidae						1	
革翅目 Dermaptera							2	2
	蠹螋科 Forficulidae						2	
脉翅目 Neuroptera						1		1
	草蛉科 Chrysopidae					1		
广翅目 Megaloptera						1		1
	齿蛉科 Corydalidae					1		
总计 Total		74	1	17	15	14	10	131

注：CI: 咀嚼式昆虫、MI: 潜叶式昆虫、SI: 刺吸式昆虫、RLI: 卷叶式昆虫

Note: CI: chewing insects, MI: mining insects, SI: sucking insects, RLI: rolling or leaf-tying insects

表 8-2 2010 浙江天童食叶昆虫属性

Tab. 8-2 Leaf-feeding insect dietities and traits in Tian tong 2010

科名 Family	种名 Species	发现时间 Collecting time	食性 Diet	颜色 Color (0-2)	群居性 Gregariousness (0-1)	毛/刺密度 Hairs/spines (0-2)	是否隐藏 Hiding (0-1)	RGR (g·g <sup>-1</sup> ·d <sup>-1</sup> )
尺蛾科 Geometridae	未知 unknown	3.29	g	1	0	0	1	0.18
	未知 unknown	3.18	g	1	0	0	0	0.23
	未知 unknown	3.26	s	1	1	0	1	0.28
	未知 unknown	4.10	g	1	0	0	1	0.23
	未知 unknown	4.1	g	2	0	0	0	0.38
	点尾尺蛾 <i>Euctenuropteryx nigrociliaria</i>	4.10	g	2	0	0	1	0.33
	未知 unknown	4.10	g	1	0	0	0	0.18
	未知 unknown	4.20	g	1	1	0	0	0.31
	未知 unknown	4.23	g	1	0	0	0	0.22
	未知 unknown	4.23	g	1	0	0	0	0.29
	未知 unknown	5.1	s	0	0	0	0	0.42
	未知 unknown	5.13	g	2	1	0	0	0.29
	女贞尺蠖 <i>Naxa seriaria</i>	5.13	g	2	0	0	0	0.26
	未知 unknown	5.11	s	0	0	0	0	0.35
毒蛾科 Lymantriidae	未知 unknown	5.7	g	2	0	0	0	0.37
	未知 unknown	3.29	g	1	0	1	0	0.26
	未知 unknown	3.29	g	1	0	1	0	0.19
	叉带黄毒蛾 <i>Euproctis angulata</i>	3.29	g	2	1	2	0	0.36
	盗毒蛾 <i>Porthesia similis</i>	4.23	g	1	1	1	0	0.25
未知 unknown	4.5	g	1	0	1	0	0.33	
夜蛾科 Noctuidae	甘蓝夜蛾 <i>Barathra brassicae</i>	4.20	g	1	1	1	0	0.58

	未知 unknown	4.20	g	2	0	0	0	0.31
	未知 unknown	4.23	g	2	0	2	0	0.18
灯蛾科 Hypercompe	红缘灯蛾 <i>Amsacta lactinea</i>	4.1	s	1	0	0	0	0.31
	未知 unknown	5.11	g	2	0	1	0	0.18
	未知 unknown	5.11	s	1	0	0	0	0.36
	未知 unknown	5.06	g	2	1	2	0	0.24
舟蛾科 Notodontidae	未知 unknown	4.23	s	0	0	0	1	0.58
	未知 unknown	4.10	g	0	1	0	1	0.42
刺蛾科 Limacodidae	未知 unknown	5.11	g	2	0	2	0	0.20
	未知 unknown	5.11	g	1	0	1	0	0.19
蛱蝶科 Nymphalidae	黄帅蛱蝶 <i>Sephisia princeps</i>	4.11	g	2	0	2	0	0.31
叶蜂科 Tenthredinidae	未知 unknown	5.10	g	1	0	0	0	0.22
	未知 unknown	5.11	g	1	1	1	0	0.23
未知科 Unknown family	未知 unknown	5.1	g	1	1	1	1	0.30
	未知 unknown	5.13	g	1	1	0	0	0.31
	未知 unknown	5.7	g	1	0	0	0	0.28
	未知 unknown	4.3	s	0	1	1	1	0.28
	未知 unknown	5.8	g	1	0	1	0	0.26

s: 专食性、g: 广食性; PGR 为相对生长率 ( $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ ); 对天敌的防御属性: 颜色上根据颜色浅到分别深记为 0-2, 表示幼虫颜色从较浅的隐蔽色到鲜艳的警戒色; 群居性上, 独居为 0, 群居为 1; 毛或刺, 无记为 0, 疏为 1, 密为 2; 隐蔽性上, 如果昆虫有隐蔽所或折叠叶片则记为 1, 无为 0; 行为上, 如果在非取食时隐蔽或者拟态为 0, 如果一直不隐藏为 1。

s: specialist, g: generalist, RGR is the relative growth rate ( $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ ), and anti-predator traits: For “color” scores increase from cryptic species, to colorful to warning colored (0-2), For “gregariousness” solitary feeders received a score of 0 and gregarious feeders a score of 1. Values for “hairs/spines” ranged from 0 to 2. Behavior received a 0 if it was hiding when not feeding, versus a 1 if it was resting in an obvious position.

## 第九章 总结与展望

### 1. 研究总结

本项研究综合野外跟踪观测、室内培养、成分分析、人工模拟实验等多种手段，在对常绿阔叶林植物叶片属性和虫食特征分析研究的基础上，系统研究了昆虫与植物之间的相互关系、重点探讨了亚热带常绿阔叶林植物的虫食特征、对昆虫取食的防御策略、防御对策的影响因素及其叶片质量对食叶昆虫的影响。经过对以上研究内容的汇总分析，总结出以下主要结论：

#### 1. 常绿阔叶林植物表现出介于热带雨林与温带落叶阔叶林之间的过渡性的叶片虫食特征，幼叶期是虫食发生的主要时期。

大多数常绿阔叶林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，76 种植物平均虫食率为 7.21%，虫食频度为 32.95%，叶片虫食主要发生在展叶期。福建梅花山常绿阔叶林植物的叶片虫食强度高于浙江天童。同种植物幼叶的虫食率随着海拔的升高而下降。结果表明，常绿阔叶林植物的叶片虫食强度介于热带雨林和之温带森林之间，展叶期是叶片虫食发生的主要阶段，与热带植物类似，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。

#### 2. 幼叶的不同属性之间存在相互关系，具有防御功能的属性共同作用，形成了“低营养质量”、“逃避”和“高营养且防御”三种综合防御对策。

常绿阔叶林植物幼叶的物候、营养和次生代谢物含量等属性之间存在相互关联，共同发生变化，形成了固定的防御属性组合。根据幼叶属性，亚热带常绿阔叶林植物幼叶的综合防御对策可以分为以下三种：小叶片植物叶片出叶时间早展叶速度慢，但含氮量和含水量均很低，符合“低营养质量”对策；大叶片的植物出叶时间晚，但展叶速度快，叶片营养质量高，防御能力不强，采取“逃避”对策；较大叶片的植物叶片营养质量虽然也很高但是物理和化学防御能力也明显较高，采用了“高营养且防御”的对策。

#### 3. 幼叶的防御对策受到发育阶段、展叶阶段和早期虫食诱导的影响。

幼叶对食叶昆虫的防御能力受到植物发育阶段、展叶阶段和早期虫食的影

响:

(1) 木荷幼树的食叶昆虫数量、叶片虫食率和虫食频度均明显高于成树叶片。造成这种现象的主要原因是由于叶片属性之间的差异,两个发育阶段叶片硬度、含水量和含氮量不存在显著差异,但是成熟植株叶片的出叶同步性和总酚含量明显高于幼树。表明随着树龄的增加,木荷叶片的防御能力逐渐增强。

(2) 栲树展叶分为两个阶段(折叠期和打开期),叶片的虫食格局存在差异,打开阶段的日虫食频度和日虫食率显著高于折叠阶段。折叠期叶片主要受到低强度的虫食,打开期叶片虫食则以较大强度的虫食为主。昆虫对叶片的取食主要发生在夜间。栲树叶片在展叶的两个阶段分别采用“防御”和“逃避”两种不同的防御对策以应对食叶昆虫的取食。

(3) 展叶阶段早期受到食叶昆虫取食的木荷叶片,与对照组幼叶相比,表现出更高的硬度和单宁含量,但是含水量和含氮量低于对照组叶片;同时,受早期虫食伤害的叶片在试验期间的虫食率也明显低于对照组。表明昆虫在展叶早期对木荷叶片的取食减低了叶片的营养含量并提高了叶片的防御能力,降低了叶片作为昆虫食物的质量并影响了昆虫的取食行为,从而降低了昆虫的进一步取食。

#### **4. 叶片的营养和防御属性限制了食叶昆虫的多样性、生长和发育,并影响到食叶昆虫对天敌的防御。**

昆虫的生长和发育与植物叶片存在时空一致性,春季植物叶片上昆虫密度最高,随后逐渐下降。作为木荷主要取食昆虫的叉带黄毒蛾幼虫的发育过程与木荷叶片的生长过程存在时间上的耦合。植物的叶片的营养物质和防御属性会影响到食叶昆虫幼虫的取食偏好性和生长率。幼虫生长速率与叶片展叶速率呈正相关。专食性幼虫的生长速率高于相广食性幼虫。广食性昆虫的幼虫生长速度慢、发育其对天敌的防御能力更强。

总之,亚热带常绿阔叶林植物的叶片受到了食叶昆虫的广泛取食,幼叶是取食发生的主要时期,植物的幼叶面对食叶昆虫的取食,不同的防御属性协同作用形成了“低营养”、“高营养且防御”、“逃避”三种综合防御对策,这些防御对策还受到植物发育阶段、展叶时期以及早期虫食诱导等因素的影响。另一方面,植物幼叶的防御对策影响了食叶昆虫的种群数量、取食行为和生长和发育过程,使食叶昆虫产生了相应的适应,并影响到了食叶昆虫对天敌的防御对策。

## 2. 论文主要创新点

亚热带常绿阔叶林由于其自身的规律,植物与食叶昆虫之间的相互作用有着其自身的特点,迄今还未有完整的研究对亚热带常绿阔叶林系统中植物对昆虫的防御对策进行探讨。本项研究综合野外跟踪观测、叶属性测定、室内培养、人工控制模拟等多种手段系统研究了亚热带常绿阔叶林植物幼叶对其取食昆虫的防御对策,并对很多关键问题取得了新的认识。

- (1) 通过野外定点跟踪观测,获得大量一手数据和资料,对亚热带常绿阔叶林植物叶片受到的食叶昆虫取食程度和取食结构进行了较全面的分析,并从时间和空间尺度上总结亚热带常绿阔叶林植物叶片的虫食规律。
- (2) 在研究幼叶属性之间相互关系的基础上,从群落水平总结归纳出亚热带常绿阔叶林植物幼叶对食叶昆虫的防御对策,发展和补充现有植物防御对策理论。
- (3) 本文以常绿阔叶林代表植物木荷和栲树为例,研究了发育阶段、展叶阶段及早期虫食伤害可能对植物防御造成的影响。
- (4) 本文结合植物叶片的营养和防御属性,分析测定食叶昆虫在多样性、取食行为、生长发育、对天敌防御等方面对植物的适应。

## 3. 不足与展望

(1) 未来在实例研究的基础上,加强对防御对策理论模型的研究,从而揭示植物防御对策的形成和演化的过程和机制。

(2) 目前的研究只是对不同植物的防御对策进行了分析研究,而没有分析植物个体间的相互作用,实际上植株间的相互协同普遍存在于同种和异种个体之间,这种相互作用对各自的防御对策有很大的影响。植物的防御不仅是属性之间的协同,也可能存在于植株间,因此在未来的研究中,应当考虑植物之间的协同防御作用。

(3) 植物对食叶昆虫的防御不仅受到自身发育阶段、生长阶段等因素的影响,外界的环境条件如光照、水分、土壤营养等均会对植物及其食叶昆虫产生影响,从而影响二者之间的相互关系,而这方面的工作本研究并未开展,下一步工作可以结合环境条件的变化进行人工控制实验,对已有植物防御对策理论进行进一步的检验和扩充。

(4) 植物的防御对策不仅对食叶昆虫产生直接的影响，还会对食叶昆虫的天敌（捕食性昆虫、鸟类等）产生影响，本文仅研究了植物与食叶昆虫之间的相互作用关系，未来的研究可以将研究对象扩展到上一营养级的捕食性动物，从而能够对动植物之间的关系有更深入的理解。

## 附录

### 附录一 论文涉及的植物名录

---

冬青科	Aquifoliaceae
皱柄冬青	<i>Ilex kengii</i>
冬青	<i>Ilex chinensis</i>
三花冬青	<i>Ilex triflora</i>
毛冬青	<i>Ilex pubescens</i>
杜鹃花科	Ericaceae
马银花	<i>Rhododendron ovatum</i>
鹿角杜鹃	<i>Rhododendron latoucheae</i>
乌饭树	<i>Vaccinium bracteatum</i>
小叶乌饭树	<i>Vaccinium carlesii</i>
杜英科	Elaeocarpaceae
杜英	<i>Elaeocarpus decipiens</i>
薯豆	<i>Elaeocarpus japonicus</i>
猴欢喜	<i>Sloanea sinensis</i>
胡桃科	Juglandaceae
少叶黄杞	<i>Engelhardia fenzelii</i>
交让木科	Daphniphyllaceae
虎皮楠	<i>Daphniphyllum oldhami</i>
交让木	<i>Daphniphyllum macropodum</i>
壳斗科	Fagaceae
苦槠	<i>Castanopsis sclerophylla</i>
米槠	<i>Castanopsis carlesii</i>
罗浮锥	<i>Castanopsis fabri</i>
上杭锥	<i>Castanopsis lamontii</i>
栲树	<i>Castanopsis fargesii</i>

---

---

甜槠	<i>Castanopsis eyrei</i>
石栎	<i>Lithocarpus glaber</i>
长叶石栎	<i>Lithocarpus litseifolius</i>
青冈	<i>Cyclobalanopsis glauca</i>
细叶青冈	<i>Cyclobalanopsis myrsinifolia</i>
云山青冈	<i>Cyclobalanopsis sessilifolia</i>
木兰科	Magnoliaceae
乳源木莲	<i>Manglietia yuyuanensis</i>
深山含笑	<i>Michelia maudiae</i>
茜草科	Rubiaceae
狗骨柴	<i>Diplospora dubia</i>
黄栀子	<i>Gardenia jasminoides</i>
水团花	<i>Adina pilulifera</i>
蔷薇科	Rosaceae
石斑木	<i>Raphiolepis indica</i>
山茶科	Theaceae
窄基红褐柃	<i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>
细齿柃	<i>Eurya nitida</i>
细枝柃	<i>Eurya loquaiana</i>
单耳柃	<i>Eurya weissiae</i>
格药柃	<i>Eurya muricata</i>
大萼两广黄瑞木	<i>Adinandra glischroloma</i>
黄瑞木	<i>Adinandra millettii</i>
厚皮香	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>
连蕊茶	<i>Camellia fraterna</i>
油茶	<i>Camellia oleifera</i>
杨桐	<i>Cleyera japonica</i>
木荷	<i>Schima superba</i>
石笔木	<i>Tutcheria championi</i>
山矾科	Symplocaceae

---

---

老鼠矢	<i>Symplocos stellaris</i>
山矾	<i>Symplocos sumuntia</i>
光叶山矾	<i>Symplocos lancifolia</i>
黄牛奶树	<i>Symplocos laurina</i>
羊舌树	<i>Symplocos glauca</i>
桃金娘科	Myrtaceae
赤楠	<i>Syzygium buxifolium</i>
杨梅科	Myricaceae
杨梅	<i>Myrica rubra</i>
樟科	Lauraceae
建润楠	<i>Machilus oreophila</i>
绒毛润楠	<i>Machilus velutina</i>
红楠	<i>Machilus thunbergii</i>
华东楠	<i>Machilus leptophylla</i>
黄樟	<i>Cinnamomum porrectum</i>
辣汁树	<i>Cinnamomum tsangii</i>
香桂	<i>Cinnamomum camphora</i>
浙江新木姜子	<i>Neolitsea aurata</i> var. <i>Chekiangensis</i>
黄丹木姜子	<i>Litsea elongata</i>
金缕梅科	Hamamelidaceae
欆木	<i>Loropetalum chinense</i>
八角科	Illiciaceae
披针叶红茴香	<i>Illicium lanceolatum</i>
木犀科	Oleaceae
华东木犀	<i>Osmanthus cooperi</i>

---

## 附录二 本论文所涉及的部分植物幼叶虫食状



石栎幼叶虫食



木荷幼叶虫食



栲树幼叶虫食



红楠幼叶虫食



南岭栲幼叶虫食



山矾幼叶虫食

附录三 本论文所涉及的部分植物幼叶图片



窄基红褐柃幼叶



细枝柃幼叶



樟树幼叶



木荷幼叶



欆木幼叶



赤皮青冈幼叶



格药柃幼叶



连蕊茶幼叶



栲树幼叶



米楮幼叶



老鼠矢幼叶



红楠幼叶



马银花幼叶



青冈幼叶

附录四 本论文所涉及部分食叶昆虫图片



直翅目昆虫



膜翅目昆虫幼虫



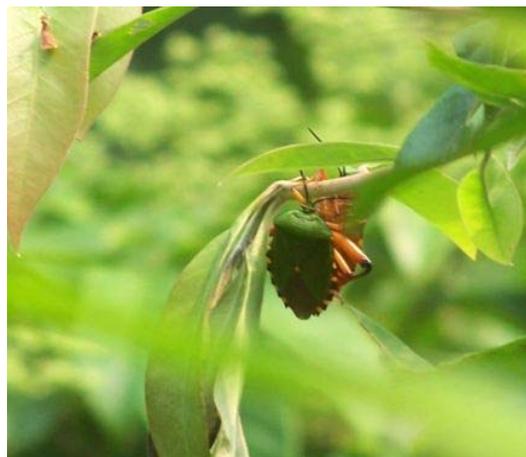
鞘翅目昆虫



鳞翅目昆虫幼虫



同翅目昆虫



半翅目昆虫

## 附录五 参加主要科研项目 and 研究成果

本人在攻读博士学位期间，除完成博士论文撰写外，还取得了一些其他研究成果。总计发表（含录用）学术论文 15 篇（SCI 4 篇，CSCD3 篇），其中博士论文的阶段性研究成果以单篇论文发表的有 3 篇。此外还参与研究课题多项，获得两次校优秀研究生奖学金。

### 一、在读期间主要科研项目参与情况：

1. 国家自然科学基金项目（30570329）：亚热带常绿阔叶林昆虫食叶动态及防御机制的研究（2006-2008）
2. 上海市启明星跟踪项目（10QH1400700）：常绿阔叶林食叶昆虫与寄主植物物候同步性格局及其对气候变化的响应（2010-今）
3. 上海市自然科学基金项目（06ZR14129）：亚热带常绿阔叶林昆虫食叶动态格局（2006-2008）
4. 上海市崇明专项课题项目（10DZ1200602）：崇明岛湿地碳通量监测和管理平台关键技术集成（2010-今）

此外，还参加其它科研项目多项。

### 二、在读期间发表论文：

1. Liu Z.G., Cai Y.L., Fang Y., Jing J. & Li K. (2010) Induced response in *Schima superba*: Effects of early season herbivory on leaf traits and subsequent insect attack. *African Journal of Biotechnology* 9 (51) : 8731-8738 (SCIE) .
2. Liu Z.G., Cai Y.L. & Li K. (2010) Effects of simulated herbivory on leaf quality and subsequent insect attack during leaf expansion in *Schima superba* (Theaceae) in subtropical China. *Phyton-international Journal of Experimental Botany* 79: 81-86 (SCIE) .
3. Liu Z.G., Cai Y.L., Li K. & Guo J.G. (2010) Studies on the leaf size-twig size spectrum of evergreen broad-leaved woody species along an altitudinal gradient. *African Journal of Biotechnology* 9 (23) : 3392-3387 (SCIE) .

4. Liu Z.G., Cai Y.L., Li K. & Fang Y. (2011) Correlations between leaf emergence and traits for woody species and the ecological significances in evergreen broad-leaved forests in subtropical China. *Polish Journal of Ecology* (2011 SCIE Accepted) .
5. 刘志国, 蔡永立, 李恺, 杨乐 & 孙灿 (2009) 常绿阔叶林中栲树展叶期叶片的虫食格局. *植物生态学报* 33 (5) : 919 – 925.
6. 刘志国, 蔡永立, 李恺 & 孙灿 (2009) 鹿角杜鹃展叶期叶片发育与虫食动态. *生态环境学报* 18 (4) : 1443 – 1448.
7. 刘志国, 蔡永立 & 李恺 (2008) 亚热常绿阔叶林植物叶-小枝异速生长研究. *植物生态学报* 32 (2) : 363 – 369.
8. 刘志国 & 蔡永立 (2007) 安徽大别山野生藤本植物区系与生活型分析. *亚热带植物科学* 36 (1) : 5 – 9.
9. 孙灿, 蔡永立, 刘志国 & 杨乐 (2010) 浙江天童亚热带常绿阔叶林栲树叶片发育动态. *农村生态环境学报* 26 (3) : 215 – 219.
10. 孙灿, 蔡永立 & 刘志国 (2010) 浙江天童常绿阔叶林栲树爆芽物候格局研究. *武汉植物学研究* 28 (2) : 179 – 185.
11. 杨乐, 蔡永立, 刘志国 & 孙灿 (2009) 浙江天童常绿阔叶林主要木本植物爆芽研究. *中南林业科技大学学报* 29 (3) : 38 – 44.
12. 郭纪光, 蔡永立, 罗坤, 左俊杰, 刘志国 & 倪静雪 (2009) 基于目标种保护的生态廊道的构建——以崇明岛为例. *生态学杂志* 28 (8) : 1668 – 1672.
13. 叶倩, 刘志国, 蔡永立, 陈凌, 王宏伟 & 田玉鹏 (2008) 福建梅花山57种常绿树叶片叶绿素特征分析. *亚热带植物科学* 37 (2) : 11 – 16.
14. 陈庆, 蔡永立, 刘志国, 左俊杰, 李华, 杨乐 & 罗坤 (2007) 三汊河湿地植物和鸟类资源现状及保护对策研究. *安徽农学通报* 13 (5) : 43 – 45.
15. 田玉鹏, 蔡永立, 王宏伟, 刘志国, 丘云兴 & 陈兆凤 (2007) 福建梅花山51种常绿阔叶植物叶片寿命特征及其影响因素. *亚热带植物科学* 36 (2) : 4 – 8.

## 参考文献

- Aide T.M. (1991) Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*. *Oecologia* 88: 511–514.
- Aide T.M. (1992) Dry season leaf production: an escape from herbivory. *Biotropica* 24: 532–537.
- Aide T.M. (1993) Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74 (2) : 455–466.
- Aide T.M. & Londono E.C. (1989) The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore. *Oikos* 55: 66–70.
- Adler F.R. & Karban R. (1994) Defended fortresses or moving targets. Another model of inducible defenses inspired by military metaphors. *American naturalist* 144: 813–832.
- Agrawal A.A. (1998) Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201–1202.
- Agrawal A.A. (1999) Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology* 80: 1713–1723.
- Agrawal A.A. (2000) Benefits and costs of induced plant defense for *Lepidium virginicum* (Brassicaceae) . *Ecology* 81: 1804–1813.
- Agrawal A.A. (2007) Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 103–109.
- Agrawal A.A. & Karban R. (1999) Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. Princeton Univ. Press, USA.
- Agrawal A.A. & Fishbein M. (2006) Plant defense syndromes. *Ecology* 87:132–149.
- Andrew N.R. & Hughes L. (2005) Arthropod community structure along a latitudinal gradient: Implications for future impacts of climate change. *Austral Ecology* 30: 281–297.
- Arguedas T.B., Horton M.W., Coley P.D., Lokvam J. & Rachel A.W. (2006) Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical trees with different leaf expansion strategies.

- Oecologia 149: 91–100.
- Awmack C.S. & Leather S. R. (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology* 47: 817–844.
- Baldwin I.T. (1988) The alkaloidal response of wild tobacco to real and simulated herbivory. *Oecologia* 77: 378–381.
- Basset Y. (2001) Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pouruma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253–260.
- Bazzaz F.A., Chiariello N.R., Coley P. D. & Pitelka L.F. (1987) Allocating resources to reproduction and defenses. *Bioscience* 37: 57–58.
- Belsky A.J. (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127: 870–892.
- Benrey B. & Denno R.F. (1997) The slow-growth high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology* 78: 987–999.
- Berenbaum M.R. (1995) Turnabout is fair play: secondary roles for primary compounds. *Journal of Chemical Ecology* 21: 925–940.
- Berenbaum M.R. (2001) Chemical mediation of coevolution: phylogenetic evidence for Apiaceae and associates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 45–59.
- Berenbaum M.R., Nitao J.K. & Zangerl A.R. (1991) Adaptive significance of furanocoumarin diversity in *Pastinaca sativa* (Apiaceae). *Journal of Chemical Ecology* 17: 207–215.
- Bergstrom R., Skarpe, C. & Danell, K. (2000) Plant responses and herbivory following simulated browsing and stem cutting of *Combretum apiculatum*. *Journal of Vegetation Science* 11: 409–414.
- Bigger D.S. & Marvier M.A. (1998) How different would a world without herbivory be? A search for generality in ecology. *Integrative Biology* 1: 60–67.
- Boege K. (2004) Induced response in three tropical dry forest plant species—direct and indirect effects on herbivory. *Oikos* 107: 541–548.
- Boege K. (2005) Herbivore attack in *Casearia nitida* influenced by plant ontogenetic variation in foliage quality and plant architecture. *Oecologia* 143: 117–125
- Boege K. & Marquis R.J. (2005) Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 441–448.

- Bowers M.D. & Stamp N.E. (1993) Effects of plant age, genotype and herbivory on *Plantago* performance and chemistry. *Ecology* 76:1778–1791.
- Berenbaum M.R., Nitao J.K., Zangerl A.R. (1991) Adaptive significance of furanocoumarin diversity in *Pastinaca sativa* (Apiaceae). *Journal of Chemical Ecology* 17:207–215.
- Brenes-Arguedas T., Horton M.W., Coley P.D., Lokvam J., Waddell R.A., Meizoso-O'Meara B.E. & Kursar T.A. (2006) Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical in two tropical tree species with different leaf expansion strategies. *Oecologia* 149: 91–100.
- Bryant J.P., Chapin III F.S. & Klein D.R. (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357–368.
- Bryant J. P. & Julkunen-Tiitto R. (1995) Ontogenetic development of chemical defense by seedling resin birch: energy cost of defense production. *Journal of Chemical Ecology* 21: 883–896.
- Bryant J. P. & Wieland G. D. (1983) Pinosylvin methyl ether deters snowshoe hare feeding on green alder. *Science* 222: 1023–1025.
- Bustamante R.O., Chacon P. & Niemeyer H.M. (2006) Patterns of chemical defences in plants: an analysis of the vascular flora of Chile. *Chemoecology* 16, 145–151.
- Craine J. (2009) Resource strategies of wild plants. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Carson W.P. & Root R.B. (2000) Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs* 70: 73–99.
- Chase T.N., Pielke R.A., Kittel T.G., Nemani R.R. & Running S.W. (2000) Simulated impacts of historical land cover changes on globe climate in northern winter. *Climate Dynamics* 16: 2–3.
- Clausen T.P., Reichardt P.B., Bryant J.P. & Provenza F. (1992) Condensed tannins in plant defense: a perspective on classical theories. Plenum Press, New York, USA.
- Coley P.D. (1983) Herbivory and defense characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209–233.

- Coley P.D. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Coley P.D. (1988) Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74: 31–536.
- Coley P.D. & Aide T.M. (1991) Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. Wiley & Sons, New York, USA.
- Coley P.D. & Barone J.A. (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review Ecology System* 27: 305–335.
- Coley P.D., Bryant J.P. & Chapin F.S. (1985) Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230 (4728) : 895–899.
- Coley P.D. & Kursar T.A. (1996) Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological tradeoffs. Chapman & Hall, New York, USA.
- Coley P.D. & Kursar T.A. (1997) Anti-herbivore defenses of young tropical leaves: physiological constraints and ecological trade-offs. Chapman & Hall, New York, USA.
- Coley P.D., Lokvam J. & Rudolph K. (2005) Divergent defensive strategies of young leaves in two species of *Inga*. *Ecology* 86: 2633–2643.
- Coley P.D., Bateman M.L. & Kursar T.A. (2006) The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos* 115: 219–228.
- Close D.C. & McArthur C. (2002) Rethinking the carbon–nutrient balance hypothesis—is herbivory the cause or a consequence? *Oikos* 99:166–172.
- Cooper S.M., Owen-Smith N. & Bryant J.P. (1988) Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of wood plants in a South African savanna. *Oecologia* 75: 336–342.
- Cornelissen J.H.C.(1993)Growth, morphology and leaf characteristics after simulated herbivory in Chinese subtropical evergreen saplings. *Ecological Research* 8: 143–150.
- Cornelissen T.G. & Fernandes G.W. (2001) Induced defenses in the neotropical tree *Bauhinia brevipes*(Vog.)to herbivory: effects of damage-induced changes on leaf quality and insect attack. *Tree* 15: 236–241.

- Danilo M. & Marco A.B. (2011) Defense syndromes against herbivory in a cerrado plant community. *Plant Ecology* (Online first) .
- Dajoz R. (2000) *Insects and Forests: The Role and Diversity of Insects in the Forest Environment*. Lavoisier, Paris.
- Dangerfield J.M. & Modukanele B. (1996) Overcompensation by *Acacia erubescens* in response to simulated browsing. *Journal of Tropical Ecology* 12: 905–908.
- Del-Val E. & Dirzo R. (2003) Does ontogeny cause changes in the defensive strategies of the myrmecophyte *Cecropia peltata* ? *Plant Ecology* 169: 35–41.
- Dicke M. & Agrawal A.A. (2003) Plant talk, but are they deaf? *Trends in plant science* 8: 403–405.
- Dick M., Agrawal A.A. & Bruin J. (2003) Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis Et Applicata* 97: 237–249.
- Domínguez C.A., Dirzo R. & Bullock S.H. (1989) On the function of floral nectar in *Croton suberosus* Euphorbiaceae. *Oikos* 56: 109–114.
- Dudt J.F. & Shure D.J. (1994) The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology* 75: 86–98.
- Dyer L.A. (1997) Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. *Journal of Research on the Lepidoptera* 34: 48–68.
- Ehrlich P.R. & Raven P.H. (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18: 586–608.
- Ericsson A., Hellqvist C., Langstrom B., Larsson S. & Tenow O. (1985) Effects on growth of simulated and induced shoot pruning by *Tomicus piniperda* as related to carbohydrate and nitrogen dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology* 22: 105–124.
- Ernest K.A. (1994) Resistance of creosote bush to mammalian herbivory: temporal consistency and browsing-induced changes. *Ecology* 75: 1684–1692.
- Faeth S.H. (1986) Indirect interactions between temporarily separated herbivores mediated by the host plant. *Ecology* 67: 479–494.
- Feener D.H. & Schupp E.E. (1995) Effect of tree fall gaps on the patchiness and species richness of neotropical ant assemblages. *Ecology* 31: 321–328.

- Feeny P.P. (1968) Effect of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operopthera brumata*. *Journal of Insect Physiology* 14: 805–807.
- Feeny P.P. (1970) Seasonal changes in Oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51 (4) : 565–581.
- Feeny P.P. (1976) Plant apparency and chemical defense. Plenum Press, New York, USA.
- Feeny P.P. (1992) The evolution of chemical ecology: contributions from the study of herbivorous insects. Academic Press, Orlando, Florida, USA.
- Fenner M., Hanley M. E. & Lawrence, R (1999) Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Functional Ecology* 13: 546–551.
- Fine P.V.A., Mesones I. & Coley P.D. (2004) Herbivores promote habitat specialization by trees in Amazonian forests. *Science* 305: 663–665
- Fine P.V.A., Muller Z.J., Mesones I., Irazuzta S., Appel H.M., Henry M., Stevens H., Saaksjarvi I., Schultz J.C. & Coley P.D. (2006) The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology* 87: S150–S162.
- Forkner R.E., Marquis R.J. & Lill J.T. (2004) Condensed tannins as anti-herbivore defences in leaf-chewing herbivore communities of *Quercus*. *Ecological Entomology* 29: 174–187.
- Fowler S.V. (1984) Foliage value, apparency and defense investment in birch seedlings and trees. *Oecologia* 62: 387–392.
- Fowler S.V. (1984) Foliage value, apparency and defence investment in birch seedlings and trees. *Oecologia* 62: 387–392.
- Fritz R.S., Hochwender C.G, Lewkiewicz D.A., Bothwell S. & Orians C.M. (2001) Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia* 129: 87–97.
- Futuyma D.J. (2000) Some current approaches to the evolution of plant herbivore interactions. *Plant Species Biology* 15: 1–9.
- Gentry G.L. & Dyer L.A. (2002) On the conditional nature of Neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology* 83: 3108–3119.
- Gershenson J. & Murtagh G. J. (1993) Absence of rapid terpene turnover in several diverse species of terpene accumulating plants. *Oecologia* 96: 583–592.

- Givnish T.J. (1988) Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. In: Evans JR, Caemmerer SV, Adams WW eds. Ecology of Photosynthesis in Sun and Shade III. Melbourne, CSIRO, AUS.
- Gilbert G.S. (1995) Rainforest plant diseases: the canopy understory connection. *Selbyana* 16: 75–77.
- Gilbert L.E. & Singer M.C. (1975) Butterfly ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6:365–97.
- Gross P. (1993) Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology* 38: 251–273.
- Hagerman A.E. (1987) Radial diffusion method for determining tannin in plant extracts. *Journal of Chemical Ecology* 13: 437–449.
- Hagerman A.E. & Robbins C.T. (1993) Specificity of tannin-binding salivary proteins relative to diet selection by mammals. *Canadian Journal of Zoology* 71: 628–633.
- Hanley M.E., Lamont B.B, Fairbanks M.M. & Rafferty C.M. (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology Evolution Systematics* 8:157–178.
- Hartley S.E & Jones C.G. (1997) Plant chemistry and herbivory, or why the world is green. In: Crawley M J. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
- Hartley S.E. & Jones T.H. (2003) Plant diversity and insect herbivores: Effects of environmental change in contrasting model systems. *Oikos* 101: 6–17.
- Hattori K., Ishida T.A., Miki K., Suzuki M. & Kimura T. (2004) Differences in response to simulated herbivory between *Quercus crispula* and *Quercus dentata*. *Ecological Research* 19: 323–329.
- Haukioja E. & Neuvonen S. (1985a) Induced long-term resistance of birch foliage against defoliators: defensive or incidental. *Ecology* 66: 1303–1308.
- Haukioja E. & Neuvonen S. (1985b) The relationship between size and reproductive potential in male and female *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae). *Ecological Entomology* 10: 267–270.
- Haukioja E., Ossipov V., Koricheva J., Honkanen T. Larsson S & Lempa K. (1998) Biosynthetic origin of carbon-based secondary compounds: cause of variable

- responses of woody plants to fertilization? *Chemoecology* 8: 133–139.
- Heil M. Koch T., Hilpert A., Fiala B., Wilhelm B. & Linsenmair K.E. (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America* 98: 1083-1088.
- Herms D.A. & Mattson W.J. (1992) The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283–335.
- Herrera C.M. & Pellmyr O. (2002) *Plant-Animal Interactions—An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Ltd., Oxford, UK.
- Hespenheide H.A. & Hartshorn G.S. (1994) *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest* Chicago/London: Univ. Chicago Press, USA.
- Holton M.K., Lindroth R.L. & Nordheim E.V. (2003) Foliar quality influences tree-herbivore-parasitoid interactions: effects of elevated CO<sub>2</sub>, O<sub>3</sub>, and plant genotype. *Oecologia* 137: 233–244.
- Honkanen T., Haukioja E. & Suomela J. (1994) Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine *Pinus sylvestris* – implications of plant source-sink relationships for plant-herbivore studies. *Functional Ecology* 8: 631–639.
- Jachmann H. (1989) Food selection by elephants in the Miombo biome, in relation to leaf chemistry. *Biochemical Systematics and Ecology* 17: 15–24.
- Jones C.G. & Hartley S.E. (1999) A protein competition model of phenolic allocation. *Oikos* 86: 27–44.
- Jurik T.W. & Chabot B.F. (1986) Leaf dynamics and profitability in wild strawberries. *Oecologia* 69: 296–304.
- Karban R. & Baldwin I.T. (1997) *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Karban R. & Thaler J. (1999) Plant phase change and resistance to herbivory. *Ecology* 80: 510–517
- Karowe D.N. (1989) Differential effect of tannic acid on two tree-feeding Lepidoptera: implications for theories of plant antiherbivore chemistry. *Oecologia* 80: 507–512.

- Kazda M., Salzer J. & Reiter I. (2000) Photosynthetic capacity in relation to N in the canopy of a *Quercus robur*, *Fraxinus angustifolia* and *Tilia cordata* flood plain forest. *Tree Physiology* 20: 1029–1037.
- Keeling C.I. & Bohlmann J. (2006) Genes, enzymes and chemicals of terpenoid diversity in the constitutive and induced defence of conifers against insects and pathogens. *New phytologist* 170: 657–675.
- Kranthi S., Krathi K.R. & Wanjari R.R. (2002) Influence of semilooper damage on cotton host-plant resistance to *Helicoverpa armigera* (Hub). *Plant science* 164: 157–163.
- Kruess A., Eber. S, Kluth. S. & Tschardtke T. (2004) Plant-Insect-Pathogen interactions on local and regional scales. *Ecological Studies* 173:155–173.
- Kudo G. (1996) Herbivory pattern and induced responses to simulated herbivory in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Ecological Research* 11: 283–289.
- Kursar T.A. & Coley P.D. (2003) Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology* 31: 929–949.
- Kursar T.A., Coley P.D., Corley D.G., Gupta M.B., Harrison L.A., Ortega-Barría E. & Windsor D.M. (1999) Ecologically guided bioprospecting in Panama. *Journal of Pharmaceutical Biology* 37: 114–126.
- Langenheim J.H., Macedo C.A., Ross M.K. & Stubblebine W.H. (1986) Leaf development in the tropical leguminous tree *Copaifera* in relation to microlepidopteran herbivory. *Biochemical Systematics and Ecology* 14: 51–59.
- Leather S.R. (2001) Herbivory, phenology, morphology and the expression of sex in trees: who is in the driver's seat? *Oikos* 90: 194–196.
- Leather S.R. & Awmack C.S. (2002) Does variation in offspring size reflect strength of preference performance index in herbivorous insects. *Oikos* 96: 192–195.
- Lehtila K. & Strauss S.Y. (1999) Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80: 116–124.
- Lokvam J. & Kursar T.A. (2005) Divergence in structure and activity of phenolic defenses in young leaves of two co-occurring *Inga* species. *Journal of Chemical Ecology* 31: 2563–2580.
- Lowman M.D. (1982) Seasonal variation in insect abundance among three Australian

- rain forests, with particular reference to phytophagous types. *Australian Journal of Ecology* 7: 353–361.
- Lowman M.D. (1985) Temporal and spatial variability in insect grazing of the canopies of five Australian rainforest tree species. *Australian Journal of Ecology*. 10:7–24.
- Lowman M.D. (1992a) Herbivory in Australian rain forests, with particular reference to the canopies of *Doryphora sassafras* (Monimiaceae). *Biotropica* 24: 263–272.
- Lowman M.D. (1992b) Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain forest canopy trees. *Journal of Ecology* 80: 433–447.
- Lowman M.D. & Box J.D. (1983) Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology*, 8: 17–25.
- Lowman M.D. & Heatwole H. (1987) The impact of defoliating insects on the growth of eucalypt sapling. *Australian Journal of Ecology* 12: 175–181.
- Macedo C.A. & Langenheim J.H. (1989) Microlepidopteran herbivory in relation to leaf sesquiterpens in *Copaifera langsdorfii* adult trees and their seedling progeny in a Brazilian woodland. *Biochemical Systematics and Ecology* 17: 217–224.
- Martin J.S. & Martin M.M. (1982) Tannin assays in ecological studies: lack of correlation between phenolics, proanthocyanidins and protein-precipitating constituents in mature and foliage. *Oecologia* 54: 205–211.
- Mattson J.W. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119–161.
- Marquis R.J. (1984) Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science* 226: 537–539.
- Marquis R.J. (1991) Herbivore fauna of *Piper* (Piperaceae) in a Costa Rican wet forest: diversity, specificity, and impact. John Wiley & Sons, London, UK
- Marquis R.J. & Braker H.E. (1994) Plantherbivore interactions: diversity, specificity, and impact. Chicago/London: Univ. Chicago Press, USA.
- Martinsen G.D., Driebe E.M. & Whitham T.G. (1998) Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: beaver browsing benefits beetles. *Ecology* 79:192–200

- Mckey D.D. (1992) Interaction between ants and leguminous plants. *Advances in Legume Biology*. Missouri Botanical Gardens, USA.
- McNaughton S.J.(1986)On plants and herbivores. *American Naturalist* 128: 765–770.
- Mendoza A., Pinero D. & Sarukhan J. (1987) Effects of experimental defoliation on growth, reproduction and survival of *Astrocaryum mexicanum*. *Journal of Ecology* 75: 545–554.
- Meyer G.A. & Whitlow T.H. (1992) Effects of leaf and sap feeding insects on photosynthetic rates of goldenrod. *Oecologia* 12: 480–489.
- Miller J.S. & Feeny P. P. (1983) Effects of benzyloquinoline alkaloids on the larvae of polyphagous Lepidoptera. *Oecologia* 85: 332–339.
- Moles A.T. & Westoby M.(2000)Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos* 90: 517–524.
- Mole S., Rogler J.C., Morell C.J. & Butler L.G (1990)Herbivore growth reduction by tannins: use of Waldbauer ratio techniques and manipulation of salivary protein production to elucidate mechanisms of action. *Biochemical Systematics and Ecology* 18: 183–97.
- Murali K.S. & Sukumar R.(1993)Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern India. *Oecologia* 94:114–119.
- Murakami M., Yoshida K., Hara H. & Toda M. (2005) Spatio-temporal variation in Lepidopteran larval assemblages associated with oak, *Quercus crispula*: the importance of leaf quality. *Ecological Entomology* 30: 521–531.
- Myers J.H. & Williams K.S. (1987) Lack of short or long term inducible defenses in the red alder-western tent caterpillar system. *Oikos* 48: 73–78.
- O'Donnell D.J. (1996) Ethylene as a signal mediating the wound response of tomato plants. *Science* 274: 1914–1917.
- Ohmart C.P., Stewart L.G. & Thomas J.R. (1985) Effects of food quality, particularly nitrogen concentrations, of *Eucalyptus blakelyi* foliage on the growth of *Paropsis atomaria* larvae (Coleoptera: Chrysomelidae) . *Oecologia* 65: 543–549.
- Osier T.L. & Lindroth R.L. (2001) Effects of genotype, nutrient availability and defoliation on aspen phytochemistry and insect performance. *Journal of Chemical Ecology* 27:1289–1313.

- Pavia H., Toth G.B. & Aberg P. (2002) Optimal defense theory: Elasticity analysis as a tool to predict intraplant variation in defense. *Ecology* 83: 891–897.
- Pellmyr O. & Leebens-Mack J. (2000) Reversal of mutualism as a mechanism for adaptive radiation in yucca moths. *American Naturalist* 156: 60–76.
- Piene, H. & Percy, K.E. (1984) Changes in needle morphology, anatomy, and mineral content during the recovery of protected balsam fir trees initially defoliated by the spruce budworm. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 238–245.
- Pimentel D. (1988) Herbivore population feeding pressure on plant hosts: feedback evolution and host conservation. *Oikos* 53: 289–302.
- Prince P.W., Bouton C.E., Gross P., McPherson B.A., Thompson J.N., & Weis A.E. (1980) Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology System* 11:41–65.
- Raffa K.F. (1991) Induced defensive reactions in conifer-bark beetle system In: Tallamy DW. Academic Press, New York, USA.
- R DevelopmentCore Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. Version 2.10.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org>.
- Rausher M.D. (1981) Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. *Ecological Monographs* 51: 1–20.
- Rausher M.D. (2001) Coevolution and plant resistance to natural enemies. *Nature* 411: 857–864.
- Rausher M. D., Iwao K., Simms E.L., Ohsaki N. & Hall D. (1993) Induced resistance in *Ipomoea purpurea*. *Ecology* 74: 20–29.
- Rehr S.S., Feeny P.P. & Jazen D.H. (1973) Chemical defence in Central American non-antacacias. *Journal of Ecology* 42: 405–416.
- Reich P.B., Uhl C., Walters M.B. & Ellsworth D.S. (1991) Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* 86: 16–24.
- Retuerto R., Fernandez-Lema B. & Obeso J.R. (2006) Changes in photochemical efficiency in response to herbivory and experimental defoliation in the dioecious

- tree *Ilex aquilium*. *International Journal of Plant Science* 167 (2) : 279–289.
- Ribeiro S.P. (2003) *Insect herbivores in the canopies of savannas and rainforests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Robinson S.K. & Holmes R.T. (1984) Effects of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds. *Auk* 101:672–684.
- Rosati A., Esparza G., De Jong T.M. & Pearcy R.W. (1999) Influence of canopy light environment and N availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiology* 19: 173–180.
- Rosenthal G.A. & Berenbaum M.R. (1991) *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*, 2nd ed. Academic Press, USA.
- Rudgers, J.A., Strauss S.Y. & Wendel J.F. (2004) Trade-offs among anti-herbivore resistance traits: insights from *Gossypieae* (Malvaceae) . *American Journal of Botany* 91: 871–880.
- Schowalter, T.D. (2000) *Insect Ecology: An Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego, USA.
- Schultz. J.C. (1989) *Tannin-insect interactions*. Plenum Press, New York, USA.
- Schultz J.C. & Baldwin I.T. (1982) Oak leaf quality declines in response to defoliation by moth larvae. *Science* 80:149–151.
- Schupp E.W. & Feener D.H. (1991) *Phylogeny, lifeform and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Scriber J.M. (1977) Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) . *Oecologia* 28: 269–287.
- Scriber J.M. & Slansky F.J. (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26: 183–211.
- Scriber J.M. & Ayres M.P. (1988) Leaf chemistry as a defense against insects. *ILI Atlas of Science, Plant and Animal Section 1*: 117–123.
- Silvertown J. & Dodd M. (1996) Comparing plants and connecting traits. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1233–1239.

- Smith C.W., McCarthy J.C., Altamiro T.P., Lege K.E., Schuster M.F., Phillips J.R. & Lopez J.D. (1992) Condensed tannins in cotton and bollworm-budworm (Lepidoptera: Noctuidae) resistance. *Journal of Economic Entomology* 85: 2211–2217.
- Stapley L. (1998) The interaction of thorns and symbiotic ants as an effective defence mechanism of swollen-thorn acacias. *Oecologia* 115: 401–405.
- Steppuhn A. & Baldwin I.T. (2007) Resistance management in a native plant: nicotine prevents herbivores from compensating for plant protease inhibitors. *Ecology Letters* 10: 499–511.
- Steward, J.L. & Keeler, K.H. (1988) Are there trade-offs among antiherbivore defenses in *Ipomoea* (Convolvulaceae)? *Oikos* 53: 79–86
- Stinchcombe J.R. (2002) Can tolerance traits impose selection on herbivores. *Evolutionary Ecology* 15: 595–602.
- Strauss S.Y. & Agrawal A.A. (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 179–185.
- Swihart R.K. & Bryant J.P. (2001) Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals. *Journal of Mammalogy* 82: 1–21.
- Tang J.Y., Zielinski R.E., Zangerl A.R., Crofts A.R., Berenbaum M.R. & Delucia E.H. (2006) The differential effects of herbivory by first and fourth instars of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of experimental Botany* 57 (3) : 527–536.
- ter Braak C.J.F. & Smilauer P. (2002) *Canoco reference manual and CanoDraw for Windows: user's guide: Software for Canonical Community Ordination* (version 4.5) . Microcomputer Power. Ithaca, New York, USA.
- Thomas D.W., Samson C. & Bergeron J.M. (1988) Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *Journal of Mammalogy* 69 (3) : 512–515.
- Thompson J.N. (1999) The evolution of species interactions. *Science* 284: 2116–2118.
- Tiffin P. (2000) Are tolerance, avoidance, and antibiosis evolutionarily and ecologically equivalent response of plants to herbivores. *American Naturalist*,

- 155: 128–138.
- Traw M.B. & Dawson T.E. (2002) Reduced performance of two specialist herbivores (Lepidoptera: pieridae, *Coleoptera chrysomelidae*) on new leaves of damaged black mustard plants. *Environmental Entomology* 31 (4) : 714–722.
- Valentine J.F. & Heck K.L. (2001) The role of leaf nitrogen concentration in determining turtlegrass (*Thalassia testudinum*) grazing by a generalized herbivore in the northeastern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 258: 65–86.
- van Alstyne K.L. (1988) Herbivore grazing increases polyphenolic defenses in the intertidal brown algae *Fucus distichus*. *Ecology* 69: 655–663.
- van Asch M. & Visser M.E. (2007) Phenology of forest caterpillar and their host tree trees: the importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* 53: 37–55.
- van Bael S.A., Brawn J.D., Robinson S.K. (2003) Birds defend trees from herbivores in a Neotropical forest canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 8304–8307.
- van der Meijden E. (1996) Plant defence, an evolutionary dilemma: contrasting effect of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 80: 307–310.
- van der Meijden E., Wijin M. & Verkaar H.J. (1988) Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355–363
- Wagner M.R. (1988) Induced defenses in ponderosa pine against defoliating insects. In: Mattson, W. J., Levieux, J. and Bernard-Dagan, C. (eds) , *Mechanisms of woody plant defenses against insects. Search for pattern.* Springer Verlag, pp. 141–155.
- Waltz A.M. & Whitham T.G. (1997) Plant development affects arthropod communities: opposing impacts of species removal. *Ecology* 78: 2133–2144.
- Weiner J. (2004) Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 207–215.
- Whalley P. & Jarzembowski E.A. (1981) A new assessment of *Rhyntella*, the earliest known insect, from the Devonian of Rhynie, Scotland. *Nature* 11: 291–317.
- Whelan C.J. (2001) Foliage structure influences foraging of insectivorous forest birds:

- an experimental study. *Ecology* 82: 219–231.
- Wirf L. (2006) Using simulated herbivory to predict the efficacy of biocontrol agent: the effect of manual defoliation and *Macaria pallidata* Warren (Lepidoptera: Geometridae) herbivory on *Mimosa pigra* seedlings. *Australian journal of entomology* 45: 324–326.
- Wold E.N. & Marquis R.J. (1997) Induced defense in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology* 78: 1356–1369.
- Wolf A., Kozlov M.V. & Callaghan T.V. (2008) Impact of non-outbreak Insect damage on vegetation in northern Europe will be greater than expected during a changing Climate. *Climatic Change* 87 (1/2) : 91–106.
- Young T.P., Stanton M.L. & Christian C.E. (2003) Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos* 101: 171–179.
- Zangerl A.R. (2003) Evolution of induced plant response to herbivores. *Basic and applied Ecology* 4: 91–103.
- Zangerl A.R. & Bazzaz F.A. (1992) Theory and pattern in plant defense allocation. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Zangerl A.R. & Nitao J.K. (1998) Optimal defense, kin conflict and the distribution of furanocoumarins among offspring of wild parsnip. *Evolutionary Ecology* 12: 443–457.
- 蔡志全 & 曹坤芳 (2002) 热带植物幼叶抗虫食防卫方式研究的现状与进展. *广西植物* 22 (5) : 474–480.
- 江红, 蔡永立, 李恺, 王红 & 王亮 (2005) 浙江天童常绿阔叶林石栎叶片昆虫虫食状类型和虫食强度研究. *生态学杂志* 24: 989–993.
- 李镇宇 & 王燕 (1999) 赤松毛虫危害对小油松针叶内物质含量的影响. *北京林业大学学报* 21 (5) : 41–45.
- 刘 勇, 陈巨莲, 倪汉祥 & 胡萃 (2001) 茉莉酸诱导小麦幼苗对麦蚜取食行为的影响. *植物保护学报* 28 (4) : 325–330.
- 刘志国, 蔡永立, 李恺, 杨乐 & 孙灿 (2009) 常绿阔叶林中栲树展叶期叶片的虫食格局. *植物生态学报* 33 (5) : 919–925.
- 娄永根 & 程家安. (1997) 植物的诱导抗虫性. *昆虫学报* 40 (3) : 320–331.

- 汤德良, 王武刚 & 谭维嘉 (1997) 棉铃虫为害诱导棉花内物质含量变化. 昆虫学报 40 (3) : 332-333.
- 钦俊德 (1987) 昆虫与植物之间的关系. 科学出版社, 北京.
- 钦俊德 (1996) 昆虫月寄主植物的适应性及协调进化. 生物学通报 31: 1-3.
- 钦俊德 & 王琛柱 (2001) 论昆虫与植物的相互作用和进化的关系. 昆虫学报, 44 (3) : 360-65.
- 宋永昌 & 王祥荣 (1995) 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海科学技术文献出版社, 上海.
- 田玉鹏, 蔡永立, 王宏伟, 刘志国, 丘云兴 & 陈兆凤 (2007) 福建梅花山 51 种常绿阔叶植物叶片寿命特征及其影响因素. 亚热带植物科学 36 (2) : 4-8.
- 王宏伟 (2007) 亚热带常绿阔叶林植物叶片虫食及其影响因素研究. 博士论文, 华东师范大学, 上海.
- 王宏伟, 蔡永立, 李恺, 江红 & 田玉鹏 (2006) 浙江天童常绿阔叶林中 11 种常绿乔灌木叶片虫食状分析. 生物多样性 14 (2) : 145-151.
- 王琛柱 & 钦俊德 (2007) 昆虫与植物的协同进化: 寄主植物-铃叶蛾-寄生蜂相互作用. 昆虫知识 44 (3) : 311-319.
- 徐汝梅 & 成新跃 (2005) 昆虫种群生态学——基础与前言. 科学出版社, 北京.
- 于晓东, 周红章 & 罗天宏 (2001) 辽东栎叶片昆虫取食形状多样性及其变化模式. 植物生态学报 25: 553-560.
- 袁红娥, 严善春, 佟丽丽, 高璐璐 & 王艳军 (2009) 剪叶损伤与昆虫取食对兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 针叶中缩合单宁诱导作用的差异. 生态学报 29: 1415-1420.
- 张大勇 (2004) 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.
- 郑征, 陈旭东, 毛红卫, 郑荃 & 俞帆 (2001) 西双版纳热带季节雨林林窗内幼树叶生长与虫食动态. 植物生态学报 25 (6) : 676-686.

## 后记

时光如逝，不知不觉已经在美丽的丽娃河畔度过了六年时光。回忆起这六年学习和生活的点点滴滴，不禁感慨良多。

首先将最崇高的谢意献给我的两位导师——蔡永立教授和李恺教授，本文是在导师蔡永立教授和李恺教授悉心指导下完成，从论文的选题构思、实验设计、数据处理、写作和修改无一不凝聚了两位恩师的心血。感谢两位导师引领我进入生态学研究的殿堂。从 2005 年起我有幸与蔡老师结缘，师从老师六年，老师渊博的学识，严谨的工作态度，独到的学术敏感性和忘我的工作精神时刻影响和感染着我，恩师不仅教我如何做学问，更让我学会了做人，学会了真诚和勤勉，使我受益终身；李老师无论在学习还是生活上，都给予了我无微不至的指导和关怀，是您在我最困惑的时刻给我指明了前进的方向，我的每一点进步和成绩都与您的谆谆教诲是分不开的，您严谨的治学态度和闪耀的人格魅力深深的影响着我。在此向两位导师表示真诚的谢意！老师的恩情，学生没齿难忘！还要特别感谢亦师亦友的方燕老师，感谢你在工作、学习和生活中的关心与帮助以及对本文的宝贵修改意见。

深深感谢南京大学孙书存教授、上海交通大学刘春江教授、北卡大学的象伟宁教授在我的学习和实验过程中给予的指导和建议。感谢王希华老师、王东启老师、毕春娟老师和杨海波老师在实验上提供的指导和便利。感谢辅导员范安康老师在学业和生活上的指导和帮助。感谢福建梅花山自然保护区和浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站提供的帮助，感谢王良衍场长、王阿昌场长、王波在野外工作和生活中给予的大力支持和热心照顾！

特别感谢师兄王宏伟、张天澍、田玉鹏、同门孙灿、王斌、陈凌、师弟景军、王满强、师妹夏灵丹在野外调查、实验测定和数据分析整理当中提供的巨大帮助！我们一起在山林中跋山涉水，一起在实验室中挥洒汗水的日子我将永远铭记。感谢资环学院商侃侃博士、田志慧博士、上海交通大学孙道博士、北卡大学盖旭初博士在研究和论文写作过程中提供的帮助。感谢同一办公室的兄弟姐妹们：左俊杰博士、李华博士、赵警卫博士、刘静宜博士、徐海顺博士、李武陵硕士、吴晶晶硕士、练熊硕士、胡添红硕士、张兴钰硕士、马凤硕士、程翊新硕士、谢长坤硕士、吕晓燕硕士、叶水送硕士、郭江莉硕士、陈颖硕士，在我求学的路上能与你们相识是我的幸运。还有我同屋的兄弟们张超、章志宏、高尚，是你们让我在学途中倍感温暖，谢谢你们，同窗之情永记于心！

最后，深深感谢我的父母和我的女友，他们在我漫漫求学生涯中的默默支持与付出，是我成功完成学业的基础和保证，二十多年的求学之路就要结束了，我希望用我的努力来回报你们的养育之恩！

谨以此文献给所有关心、帮助和支持我的家人、老师、同学和朋友们，并献上我最诚挚的谢意和祝福！

刘志国

2011年5月于丽娃河畔