森林冠层食叶昆虫取食水平的定量方法与研究进展*

王晓伟¹ 姬兰柱^{1**} 王绪高¹ 安琳莉¹ 燕丽波²

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²辽宁省大石桥市林业局, 辽宁大石桥 115100)

摘要 森林冠层叶片被取食水平具有高度的时空变异性。本文论述了定量冠层昆虫取食水平的研究意义和方法, 分析了各类取样方法和技术的优缺点, 并对国内相关研究案例进行了评述。本文将定量冠层食叶昆虫取食水平的研究方法区分为针对绿叶样品的方法和针对落叶样品的方法。对冠层内绿叶的取样包括破坏性采叶法和原位连续观测法, 依据取样技术又可分为基于地面的取样技术和基于冠层的取样技术。针对落叶样品的研究方法是指通过对林分内的凋落叶进行系统性采样、测定叶面积缺失比例、继而评估林分尺度上冠层昆虫取食水平的方法。文末提出了与森林昆虫取食相关的 3 个重点研究领域。

关键词 森林生态系统; 植食性昆虫; 冠层起重机; 取食; 叶面积

中图分类号 Q968.1 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)7-1403-08

Feeding level of folivorous insects in forest canopy: Quantitative methods and research advances. WANG Xiao-wei¹, JI Lan-zhu^{1**}, WANG Xu-gao¹, AN Lin-li¹, YAN Li-bo² (¹*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ²*Forestry Bureau of Dashiqiao City, Dashiqiao 115100, Liaoning, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(7): 1403-1410.

Abstract: There is a great spatiotemporal variability in the feeding level of folivorous insects in forest canopy. This paper discussed the significance of quantitatively determining the feeding level of folivorous insects in forest canopy, introduced the related approaches, including sampling design and leaf area analysis, and analyzed the advantages and disadvantages of each of the approaches. Comments were given to the related researches in China. The research approaches for quantitatively estimating this feeding level were categorized as the approaches based on green leaf samples and those based on fallen leaf samples, and the sampling techniques were classified as canopy-based and ground-based. The approaches based on green leaf samples included destructive leaf sampling and *in situ* continuous observation; while those based on fallen leaf samples were to collect the fallen leaves within forest stand, measure the percentage of leaf area lost, and then, estimate the feeding level at forest stand scale. Three key research areas related to the feeding level of folivorous insects in forest canopy were proposed.

Key words: forest ecosystem; herbivorous insect; canopy crane; herbivory; leaf area.

森林冠层是指森林上层或上部生境, 它由成熟树木的树冠和其中的生物(附生植物、藤本和树栖动物等)所组成(Parker, 1995)。地面以上 2 m 范围内的绿叶大约只占林分叶片总量的 10% (Lowman, 1997), 这部分空间即是人们在不借助工具的情况下通常可以观察到的范围。整个森林冠层支撑着复

杂的生物群落, 迄今, 冠层(尤其是热带森林冠层)中的许多物种和生物关系对人们来说仍是神秘的。冠层研究需要首先解决如何进入冠层的问题, 由于技术上的限制, 20 世纪 80 年代中期, 全球的冠层科学家仅有 10 余位(Lowman, 2004), 其中女性生态学家 Margaret D. Lowman(玛格丽特·罗曼)因其在本领域内先驱性的工作和杰出的成就而为人所尊敬。20 余年来, 冠层研究有了长足的进步, 其间出现了多种冠层进入技术(canopy access techniques)。目前, 公认的有效手段包括: 单绳技术(single-rope

* 国家自然科学基金项目(30970515)、中国科学院沈阳应用生态研究所青年创新研究群体基金项目和质检公益性行业科研专项项目(200910205)资助。

** 通讯作者 E-mail: ji.lanzhu@iae.ac.cn

收稿日期: 2010-12-02 接受日期: 2011-03-14

technique)、升降机、热气球、冠层起重机 (canopy crane 略加改造的建筑起重机) 和冠层通道 (canopy walkway)。安全、有效的冠层进入技术使得冠层研究进入了崭新的阶段,全球冠层项目 (Global Canopy Programme) 和国际冠层起重机网络 (International Canopy Crane Network) 等国际研究计划 (Mitchell *et al.*, 2002; Basset *et al.*, 2003) 的开展,使得被誉为“最后的生物学前沿”(Erwin, 1983; Wilson, 1992) 的森林冠层研究显示出欣欣向荣之势。目前的冠层研究不仅包括对冠层生物的描述,也拓展到对冠层结构、微气象、光合、生理、化感、养分循环、传粉和取食等众多领域 (Lowman, 2004)。

植食性动物取食 (herbivory) 可被定义为物质或能量进入生态系统中植食性动物组分中的比率 (Oosterheld & McNaughton, 2000)。与之相近的两个术语是 defoliation (非自然落叶) 和 folivory (食叶) (Lowman, 1997)。Hairston 等 (1960) 提出绿色世界假说 (green world hypothesis)、Fraenkel (1959) 提出植物化学防御概念 (plant chemical defense)、Feeny (1970) 对橡树-冬尺蛾 (*Operophtera brumata*) 关系的研究、Mattson (1980) 对取食和植物氮含量关系的综述等都是取食研究中的经典。20 世纪 80 年代以来,有关取食过程和植物-昆虫关系的研究剧增 (Schowalter *et al.*, 1986), 几十年来,从个体到生态系统水平的取食研究不胜枚举。

生态系统中植食性动物的取食过程具有重大经济意义和生物学重要性。取食的影响可表现在对植物个体、群落组成、养分循环和生态系统生产力等多个层面上。在个体水平,植食者取食叶片组织不仅降低植物光合作用表面积和组织的光合速率,也会降低养分的可移动性,增加水分损失,从而降低植物生长率和种子产量、影响幼苗的存活或增加树木的枯死率 (Cincotta *et al.*, 2009)。在生态系统水平, Schmitz (2008) 再次阐述了生态系统中植食者及其取食的影响因素,以及植食性动物和食肉动物如何直接和间接的与植物相互作用、从而塑造了生态系统功能。

1 森林冠层食叶昆虫取食的研究意义

昆虫作为调控者 (cybernetic regulator) 能够稳定生态系统特征的假说 (Mattson & Addy, 1975; Schowalter, 1981; Hunter, 2001) 是昆虫生态学中最重要也是最有争议的概念 (Schowalter, 2006)。支持昆

虫是生态系统过程调控者的一个有力证据是:初级生产在低至中度取食水平下可达最大,而在重度取食水平下则降低,这一现象在水生生态系统和一系列陆地生态系统中均被证实,并由此产生了植食者优化假说 (herbivore optimization hypothesis) (McNaughton, 1979)。有关植食性昆虫对生态系统结构、功能和过程的影响已被系统的总结,例如可以影响碳储量、元素循环、物种组成以及食物网内物种的相互关系等 (Weisser & Siemann, 2004)。昆虫暴发期的影响尤其严重,甚至会成为促进、阻碍或逆转森林演替的重要因素 (Schowalter & Lowman, 1999), 例如曾在美国东北部大发生的舞毒蛾 (*Lymantria dispar*) 在很大程度上改变了原始森林的组成 (Barbosa & Schultz, 1987)。

20 世纪 80 年代后期,生态学家开始认识到取食作为一个冠层过程 (canopy process) 的重要性,此前大多数有关取食的研究都以 1 年生植物或其他矮小植物为研究对象 (Lowman, 1997)。英文文献中常以 canopy herbivory 表达“冠层内植食性节肢动物的取食水平”或“冠层叶片的被取食水平”之意。开展 canopy herbivory 研究隐含的前提条件是:被研究系统内的植食性动物是以节肢动物为主体的。这一条件通常可以满足,因为在大多数森林生态系统中,昆虫无论是在数量上还是在影响上都是最占优势的植食者,鸟类和哺乳动物对植物的取食仅在一些特定的森林类型中起着关键作用 (Lowman, 1995, 1997)。通常所说的食叶昆虫 (folivorous insects) 单指那些有咀嚼式口器的植食性昆虫,多属于鳞翅目、膜翅目、鞘翅目和直翅目,其幼虫或成虫取食叶片,常将叶片咬成缺刻、孔洞,或仅取食叶肉、残留叶脉 (刘元福, 1997)。Coley 和 Barone (1996) 的文献综述显示,温带森林每年总叶面积生产量的 7.1% 被取食 (基于 13 项研究);对于热带湿润森林中的耐阴树种,这一比例为 11.1% (基于 21 项研究)。

非暴发期内的昆虫取食水平通常较低,其影响也不易被察觉,但一些实验研究显示这类低水平取食也会通过多种方式影响树木、植物群落和生态系统过程。低水平的叶面积损失会降低幼苗的生长和存活率 (Jackson & Bach, 1999)、抑制树木生长 (Whittaker & Warrington, 1985)、减少种子产量并降低种子成活力 (Marquis, 1984)。有趣的是,在良好的环境条件下,低水平取食也可能导致对植物生长和繁殖的补偿 (compensatory) 甚至是超补偿 (over-

compensatory) (Dyer & Bokhari, 1976; McNaughton, 1983; Díaz *et al.*, 2004)。此外,低水平取食也被证明可以显著影响植物群落结构 (Doyle *et al.*, 2007) 和生态系统中的元素和养分循环 (Seastedt *et al.*, 1983; Hunter *et al.*, 2003)。

2 定量生态系统中植食性动物取食水平的主要途径

定量生态系统中的取食水平通常有两种主要途径:一是基于动物的方法,该方法需要对植食性动物的密度及其个体的平均取食量进行估计,两个变量的乘积为群体水平的取食;二是基于植物的方法,即通过对植食性动物造成的植物生物量或叶面积的缺损进行估计 (Oesterheld & McNaughton, 2000)。

不同的植物-植食性动物系统、不同的研究目的和尺度决定了研究取食所适用的方法。对于大多数以草本植物和脊椎动物为主的植物-植食者系统而言,估计取食的常用方法是比较有围栏和无围栏样地内植物生物量的差异 (McNaughton *et al.*, 1996)。但对于植食者营养级是由节肢动物占主导的生态系统而言,通常不采取排除节肢动物的方法评估取食,原因可能是由于这类系统内的取食水平通常较低,难以通过该方法准确定量 (Oesterheld & McNaughton, 2000)。然而,植食性节肢动物、尤其是有咀嚼式口器的食叶昆虫会在叶片上留下取食状,因此可以通过计算叶面上各种损伤(孔洞、潜道、虫瘿等)所占的比例,实现对取食水平的估算。

3 基于叶片的缺损比例评估取食水平

对冠层内绿叶进行破坏性采集的方法被 Lowman (1997) 称为非连续取样法 (discrete sampling method)。叶片样品被带回实验室后,可通过目视估计法 (例如 Wint, 1983; 郑征等, 1990; Nuckols & Connor, 1995)、重量法 (例如 Nugent & Wagner, 1995)、方格法 (例如 Lowman, 1984; Ernest, 1989) 或求积仪法 (例如 Seastedt *et al.*, 1983) 测定现存叶面积并计算缺损叶面积。随着计算机和图像处理技术的发展,使用数码相机或扫描仪采集叶片图像、继而运用叶片图像处理系统定量取食的更简便、准确的技术已占据主导 (例如 Hamilton *et al.*, 2004)。

相对于破坏性采叶法的另一种方法是:在展叶期即对一定量的叶片进行标记,此后定期在原位观测被标记的叶片,可称这种方法为原位连续观测法, Lowman (1997) 称之为长期采样法 (long-term sam-

pling method)。早期研究中采用这一方法,需要在冠层原位将被标记叶片的轮廓及其取食状描摹在描图纸或塑料膜上,而后在实验室中通过对描图纸或塑料膜的测定实现对现存叶面积和缺损叶面积的定量 (例如 Lowman, 1984; Lowman & Heatwole, 1992; Abbott *et al.*, 1993)。如今,可以通过数码相机或便携式扫描仪在冠层原位采集被标记叶片的图像,随后在实验室内使用图像处理系统测定取食比例 (例如 Yamasaki & Kikuzawa, 2003), 因此,技术的发展在很大程度上提高了测定效率和准确性。目前,一些公司推出的图像分析系统具有较强的功能,这些图像分析系统可分析多种叶片参数,可进行病害和昆虫损害的定量分析,例如加拿大 Regent 仪器公司 (Regent Instruments Inc.) 推出的 WinFOLIA 叶片分析系统,英国 Delta-T 公司 (Delta-T Devices Ltd.) 推出的 WINDIAS 彩色图像分析系统,以及英国 Skye 仪器有限公司 (Skye Instruments Ltd.) 推出的 SKYe 叶面积和根长图像分析系统。

破坏性采叶法的弊端在于无法计量“完全失叶”所造成的叶面积损失,也存在叶片生长过程中孔洞扩大 (hole expansion) 所带来的误差。具体而言,破坏性采叶法忽略了整个叶片均被取食或叶片因取食而脱离树枝的情况,因此会低估取食;而“孔洞扩大导致的误差”是指,如果损伤发生在叶片生长阶段,而定量损伤是在生长季后期,由于叶片的不断生长和孔洞增大,会导致测定结果失真、取食水平被高估 (Reichle *et al.*, 1973)。Robertson 和 Duke (1987) 曾采取以下步骤降低“孔洞扩大导致的误差”,首先通过额外的实验评价孔洞扩大对取食测定结果的影响,继而通过孔洞扩大校正系数 (correction factor for hole expansion) 修正结果。然而这一校正处理是假设绝大部分取食发生在叶片成熟以前,虽然在 Robertson 和 Duke (1987) 的研究案例中这是符合实际的,但是这一校正方法可能不具有普遍的适用性。此外,也有研究显示随着叶片的生长、伸长 (同时孔洞也在膨大),孔洞所占的比例却保持不变 (Lowman, 1984),意味着在这种情况下根本不需要修正“孔洞扩大导致的误差”。

原位连续观测法可以有针对性的消除破坏性采叶法的这两项误差,但其自身的弊端在于冠层原位的工作量巨大,而且相比之下,不容易保证很大的样本量。

在合理的采样设计的基础上,当测定了林分内

大多数树种(或重要值排在前列的树种)的被取食水平后,可估算出林分尺度的平均取食强度。但计算时,必须用所有树种叶片样品的总缺失面积除以其被取食前的总叶面积,而不是单叶或每一树种被取食率的平均值,因为不同树种之间、以及相同树种的单叶之间,叶片的尺寸相差很大,用这两种方法计算得出的结果是不同的(Williams & Abbott,1991)。

基于叶片的缺损比例评估取食水平是定量森林生态系统内节肢动物取食的常用方法,这个指标便于不同研究之间的比较,但通过这个指标并无法准确了解取食对初级生产力的影响,后者必须通过比较有取食样地和无取食样地来寻求答案,然而在森林中,采取排除取食的研究方案意味着需要进行大尺度的生态系统操控实验(ecosystem manipulation experimentation),相比草地生态系统等低矮的植物群落,这显然要难实现得多。

4 森林冠层叶片被取食水平的变异性

取食是植食性动物种群大小或生物量的函数,影响植食者出生率、死亡率和种群扩散的多种因素都可影响取食,包括非生物变量(环境因子)、植物的化学防御和物理防御、捕食者和寄生生物、森林结构等(Schowalter *et al.*,1986)。

取食研究中的一个重要发现是:无论在森林之间还是在森林内部,取食水平随时间和空间都呈现很大的变异性(Lowman,1995)。导致变异性的因素众多、且分布在不同尺度上,例如叶、枝、冠层高度、同种的不同个体、物种、林分、森林类型和大陆(Lowman,1997),而且除自然因素外,人为干扰和管理实践活动也是影响森林内植食性动物种群及其取食为害水平的重要方面。

单叶上的取食范围为0%~100%,这代表了最大的变异幅度(Lowman,1997)。叶龄是影响叶片被取食水平的重要属性,多数植食者更喜食柔软、幼嫩的叶片(Lowman,1995)。不同冠层高度的取食水平也存在显著差异,可能与光照、叶片品质、植食者的行为适应或物种的生态位有关(Lowman,1997)。不同地点的相同树种,取食的变异性也可能很大,例如在相似环境下生长的桉树个体间,昆虫的取食水平也呈现较大变化(Landsberg,1990)。而树种间展现出取食水平的巨大变异性被认为主要与其物理、化学防御特性的差异有关(Lowman,1997)。

林分间取食水平的变异性可能和森林树种组成

和林龄有关,也受立地条件和人为活动所影响。不同林龄和森林经营管理方式(Schowalter,1995)、林分结构(McCarthy & Weetman,2007)、纯林或混交林(Moore *et al.*,1991; Vehviläinen *et al.*,2006)等都会影响昆虫等节肢动物的取食水平。此外,也有研究者进行过天然林和城市森林内取食水平的比较研究(Nuckols & Connor,1995)。

不同森林类型(例如温带落叶林、热带旱林、热带雨林、亚热带雨林等)的取食水平差异性非常大,可能主要与森林生态系统本身的特征有关(Lowman,1997)。更大尺度上也有关于取食的比较,例如Cyr和Face(1993)对水生生态系统和陆生生态系统中取食格局和强度的比较。不同大陆的生态系统结构和功能的相似性和差异性也是一个最具争议的主题,例如澳大利亚森林生态系统的取食水平是否高于其他大陆的问题即有许多不同的观点和解释(Lowman,1997)。

5 定量森林冠层食叶昆虫取食水平的采样方法

5.1 采集冠层内绿叶的技术和方法

可通过基于地面的技术和基于冠层的技术(ground-based and canopy-based techniques)采集冠层内的绿叶(Ingram & Lowman,1995)。在各种基于地面的技术中,研究者常采用高枝剪或高枝锯(pruning pole or pruning saw)获取冠层内的枝条及叶片,但是通过此技术采集到的叶片样品往往缺乏对整个林冠层的代表性,尽管一些研究者使用的枝剪可达十余米的高度(例如Shure *et al.*,1998)。Lowman(1997)指出:以往的研究大多采取了相对简化的方式,以对落叶林的取食研究为例,通常仅对较低的冠层进行一次采样调查,因此所得结果仅能反映一段时间内树冠下层阴叶(通常森林内树冠上层为阳叶、下层为阴叶)的被取食水平;另外,通过破坏性采集少量叶片定量取食的传统方法也被认为是不充分的。

有效的冠层进入技术(canopy access technique)使得研究者可以进行更系统的采样,进而可以更准确的定量冠层内的取食水平。冠层研究者曾使用过多种技术进入冠层,包括单绳技术(single-rope technique)、升降台(cherry pickers)、建筑起重机(construction crane)、飞行器(例如热气球)和冠层通道(canopy walkway)等(Ingram & Lowman,1995; 孟庆繁,2007)。

采样设计是获取真实数据的重要保障。为了降低各种误差来源的影响,必须将导致取食时空变异性的主要因素考虑到采样设计方案中去。通常,定量取食水平是在林分尺度,这需要在采样设计中考虑树种以及一系列时间因素(例如物候、叶龄和树龄)和空间因素(例如树冠高度、朝向、光照水平、树种在林分中的水平分布等),并保证针对各因素均有足够的采样量,但这并不容易实现。就各种冠层进入技术的特点而言,攀爬技术具有最好的适用性,但费时、费力且需要训练有素的专业人员执行;热气球等飞行器可直达冠顶采样,但费用昂贵;其他技术大多缺乏机动性,只适合较小范围内的研究,例如冠层起重机虽然可以在林分尺度研究森林冠层内的取食过程,并探讨导致取食强度变异性的时间因素以及大部分空间因素(例如叶、枝、冠层高度和树种),但其缺点是仅能研究吊臂范围内的林分,而且考虑到冠层起重机的成本,难以在不同立地条件、不同地区和不同类型的森林中广泛开展研究。

原位连续观测和长期取样的重要性曾被多位学者反复强调,因为它不仅可以了解取食随时间的动态变化,而且也被认为是定量取食水平更准确的方法。Lowman(1984)分别采用原位连续观测法和破坏性采叶法调查同一地点、同一树种的取食水平,发现通过不同方法得出的叶片受损率存在显著差异,破坏性采叶法未考虑完全失叶的情况,因此会低估取食。

总之,一项比较完善的、基于绿叶样品的冠层食叶昆虫取食定量研究需要满足以下条件:具备有效的冠层进入技术、进行系统的采样设计(将影响取食的时空因素考虑到采样设计中)并保证较大的样本量、进行长期的动态观测以及具备先进的叶片图像采集和处理系统。但是,同时满足这4个条件并不易实现,许多研究都退而求其次,或研究幼树和低矮的乔灌木、或基于较少的样品量测定、或以传统叶面积测定方法定量。

5.2 针对落叶样品的取食评估途径

相对于基于绿叶样品的取食评估途径而言,也有一些研究采用凋落叶样品评估取食水平。Proctor等(1983)通过测定秋季凋落叶的叶面积缺失比例评估森林冠层叶片的被取食水平,但他们当时采用的是目视法估测取食率。郑征等(1990)参照此文献的方法进行过相似研究。Cincotta等(2009)分别收集了秋季落叶和夏季绿叶用于定量取食水平。针

对落叶样品评估取食水平,还见于以下文献: Kasenene 和 Roininen(1999), Smith 和 Nufio(2004)以及 Adams等(2010)。除此之外,这种取食评估方法在很大程度上被忽视了。尽管这种针对落叶样品的取食评估方法具有非连续取样法固有的缺陷(存在误差以及无法检测季节内的动态变化),但其最大的优势在于:只要采样点的数量及其在林分内的布设合理,不仅可以避免进入冠层收集叶片,也能够保证较大的样品量以及样品在水平方向和冠层垂直方向上的空间代表性,因此适用于评价林分尺度上阔叶林冠层叶片的被取食水平。

6 国内的森林食叶昆虫取食研究现状

国内一些研究者将食叶昆虫取食简称为“叶片虫食”。孙谷畴(1990)在广东鼎湖山(亚热带季风常绿阔叶林)开展了叶片虫食的研究,比较了原始林和次生林内植物幼叶成熟叶和老叶的虫食频度。郑征等(1990)采用前文提及的针对凋落叶样品的取食评估方法分析了西双版纳湿性季雨林内的虫食水平,他们将单叶的缺损程度划分为6个等级,通过目视法评定每枚叶片的缺损等级,统计各等级内叶片的百分数,继而用加权平均计算虫食量,结果显示叶片虫食量约占总叶量的16.2%。刘元福(1997)在尖峰岭热带山地雨林中开展的昆虫食叶量研究开始使用叶面积仪测定完整叶片的叶面积和虫食叶的残存面积,这项研究的优点在于测定了50个树种的昆虫食叶率,不足之处在于对每个树种的取样株数较少(采取伐木取叶的方法,通常每树种1株)。

如果将国内的森林昆虫取食研究按时间排序,于晓东等(2001)对栎叶虫食状多样性的研究可谓起到了承上启下的作用,此后几篇有关叶片虫食状的研究都受其影响,但是这类研究关注的重点并不在于林分尺度的食叶昆虫取食水平。于晓东等(2001)的研究内容较为丰富,以北京东灵山区的辽东栎为研究对象,探讨了虫食状的多样性及其与植食性昆虫多样性的关系,也探讨了时间(一个生长季内)和坡向对叶面积、虫食叶面积和叶片虫食状的影响,采样方法是每月随机选取10株树,每株树随机采摘30枚叶片进行分析。江红等(2005)、王宏伟等(2006)和范旭东等(2007)均将研究重点放在对叶片虫食状多样性以及对各种虫食状出现频率的分析上。

郑征等(2001)的研究也具有标志性,这项研究

以西双版纳热带季节雨林林窗内6种乔木的幼树为研究对象,进行了为期1年的观测,揭示了季节及其伴随的降水变化对叶片生长和虫食量的影响;对虫食量的测定采取原位连续观测法,即在野外用记号笔将被标记叶片的形状描摹到透明塑料膜上,然后在实验室中用坐标纸测算虫食叶面积。刘志国等(2009a,2009b)分别研究了亚热带常绿阔叶林中栲树(乔木)和鹿角杜鹃(灌木)展叶过程中虫食率(叶片被取食百分率)的动态变化,使用带网格的透明塑料片原位测定被标记叶片的虫食面积;在对鹿角杜鹃的研究中更详细探讨了展叶期叶片理化特征(氮、可溶性糖、叶绿素和单宁含量、含水量、硬度)与叶片虫食率变化的关系。

总的来说,目前国内有关森林食叶昆虫取食水平的定量研究较少,其中一些研究受限于采样方法(很大程度上受限于冠层进入技术)和研究尺度,难以与国际上有关林分尺度的取食定量研究进行有效的数据比较。这意味着我们尚不能全面准确地了解我国代表性林型内食叶昆虫的取食强度及其与同纬度其他国家相似林型的差异,也意味着难以利用国外已发表的文献分析我国同类林型中的取食问题。

7 展 望

森林昆虫取食研究,绝不限于冠层食叶昆虫取食水平的调查,但取食水平观测是许多深入研究的基础。以下几个方面可能仍将是未来森林昆虫取食研究的重点和热点:

1)森林内不同取食类群及其相互关系。食叶昆虫是生态学研究中最常被关注的植食性动物,可能是与其他取食类群相比,较容易测定其取食量的缘故(Lowman,1995)。但刺吸式昆虫的取食有时也具有严重的危害性;而且一些昆虫的幼虫阶段在地下取食树木根系、成虫则取食树木叶片。因此对某些特定生态系统或树木-昆虫关系而言,单纯研究冠层内的取食过程是远远不够的。

2)昆虫取食与森林生态过程的关系。例如探讨植食性昆虫取食对植物群落空间格局的形成和植物物种共存的影响。植物群落空间格局的形成受种子的非均匀扩散、土壤营养和水的异质性以及相邻植物不对称的相互作用等众多因素所影响,而植食性动物取食的斑块分布也是其中的一个重要因素。关于植物物种共存机制的一系列假说中,生物的作用、尤其是植食性动物的影响也被认为是一个重要

方面(侯继华和马克平,2002);检验这一假说通常需要长期、大尺度的昆虫种群操控实验,而在以草本植物为优势种的植物群落内,的确发现植食性昆虫间接地提高了植物物种丰富度、促进了植物物种的共存(Carson & Root,2000)。

3)昆虫取食与森林生态系统管理。视昆虫为导致生态系统不稳定的干扰者还是视其为对生态系统稳定性有贡献的调控者决定了人们对生态系统内昆虫的管理途径(Schowalter,2006)。生境多样性和生物多样性(例如节肢动物多样性)在控制害虫为害方面具有不可忽视的作用,因为拥有多样化的生境和物种的生态系统可以支撑多种天敌的生存。另一方面,应普及的一个知识是:健康的森林并不意味着没有害虫,而是其危害处于一个较低的水平。稳定的昆虫群落有利于维持食物链、生物多样性乃至整个森林的结构和稳定性。实践中则需要更多有关森林分类林经营方式下(生态林/商品林)各种有代表性的森林类型的害虫生态防治的成功范式。

参考文献

- 范旭东,冀永生,凌旌瑾,等. 2007. 浙江千岛湖地区苦槠叶片昆虫取食状类型和取食强度研究. 生态与农村环境学报, **23**(4): 1-5.
- 侯继华,马克平. 2002. 植物群落物种共存机制的研究进展. 植物生态学报, **26**(增刊): 1-8.
- 江红,蔡永立,李恺,等. 2005. 浙江天童常绿阔叶林石栎叶片昆虫取食状类型和取食强度研究. 生态学杂志, **24**(9): 989-993.
- 刘元福. 1997. 尖峰岭热带山地雨林中食中食叶昆虫食叶量测试. 林业科学研究, **10**(1): 54-59.
- 刘志国,蔡永立,李恺,等. 2009a. 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.
- 刘志国,蔡永立,李恺,等. 2009b. 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.
- 孟庆繁. 2007. 森林冠层昆虫多样性研究方法. 昆虫知识, **44**(6): 815-820.
- 孙谷畴. 1990. 亚热带季风常绿阔叶林原始林和次生林植物虫食的研究. 广西植物, **10**(3): 256-260.
- 王宏伟. 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.
- 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**(5): 553-560.
- 郑征,刘伦辉,和爱军,等. 1990. 西双版纳湿性季节雨林凋落物和叶虫食量研究. 植物学报, **32**(7): 551-557.
- 郑征,张旭东,毛红卫,等. 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): 679–686.
- Abbott I, van Heurck P, Burbidge T, *et al.* 1993. Damage caused by insects and fungi to eucalypt foliage; Spatial and temporal patterns in Mediterranean forest of Western Australia. *Forest Ecology and Management*, **58**: 85–110.
- Adams JM, Brusa A, Soyeong A, *et al.* 2010. Present-day testing of a paleoecological pattern; Is there really a latitudinal difference in leaf-feeding insect-damage diversity? *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**: 63–70.
- Barbosa P, Schultz JC. 1987. *Insect Outbreaks*. San Diego: Academic Press.
- Basset Y, Horlyck V, Wright SJ. 2003. *Studying Forest Canopies from Above: The International Canopy Crane Network*. Panama: Smithsonian Tropical Research Institute and UNEP.
- Carson WP, Root RB. 2000. Herbivory and plant species coexistence: Community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs*, **70**: 73–99.
- Cincotta CL, Adams JM, Holzapfel C. 2009. Testing the enemy release hypothesis; A comparison of foliar insect herbivory of the exotic Norway maple (*Acer platanoides* L.) and the native sugar maple (*A. saccharum* L.). *Biological Invasions*, **11**: 379–388.
- Coley PD, Barone JA. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 305–335.
- Cyr H, Face ML. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, **361**: 148–150.
- Díaz M, Pulido F, Møller A. 2004. Herbivore effects on developmental instability and fecundity of holm oaks. *Oecologia*, **139**: 224–234.
- Doyle R, Grodowitz M, Smart M, *et al.* 2007. Separate and interactive effects of competition and herbivory on the growth, expansion, and tuber formation of *Hydrilla verticillata*. *Biological Control*, **41**: 327–338.
- Dyer MI, Bokhari UG. 1976. Plant-animal interactions: Studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology*, **57**: 762–772.
- Ernest KA. 1989. Insect herbivory on a tropical understory tree: Effects of leaf age and habitat. *Biotropica*, **21**: 194–199.
- Erwin TL. 1983. Tropical forest canopies: The last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **29**: 14–19.
- Feeny P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51**: 565–581.
- Fraenkel GS. 1959. Raison d' Etre of secondary plant substances. *Science*, **129**: 1466–1470.
- Hairston NG, Smith FE, Slobodkin LB. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, **94**: 421–425.
- Hamilton JG, Zangerl AR, Berenbaum MR, *et al.* 2004. Insect herbivory in an intact forest understory under experimental CO₂ enrichment. *Oecologia*, **138**: 566–573.
- Hunter MD, Linnen CR, Reynolds BC. 2003. Effects of endemic densities of canopy herbivores on nutrient dynamics along a gradient in elevation in the southern Appalachians. *Pedobiologia*, **47**: 231–244.
- Hunter MD. 2001. Insect population dynamics meets ecosystem ecology: Effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, **3**: 77–84.
- Ingram SW, Lowman MD. 1995. The collection and preservation of plant material from the tropical forest canopy// Lowman MD, Nadkarni N, eds. *Forest Canopies*. San Diego: Academic Press; 587–602.
- Jackson RV, Bach CE. 1999. Effects of herbivory on growth and survival of seedlings of a rainforest tree, *Alphitonia whitei* (Rhamnaceae). *Australian Journal of Ecology*, **24**: 278–286.
- Kasenene JM, Roiminen H. 1999. Seasonality of insect herbivory on the leaves of *Neoboutonia macrocalyx* in the Kibale National Park, Uganda. *African Journal of Ecology*, **37**: 61–68.
- Landsberg J. 1990. Dieback of rural eucalypts: Does insect herbivory relate to dietary quality of tree foliage. *Australian Journal of Ecology*, **15**: 73–87.
- Lowman MD, Heatwole H. 1992. Spatial and temporal variability in defoliation of Australian eucalypts. *Ecology*, **73**: 129–142.
- Lowman MD. 1984. An assessment of techniques for measuring herbivory: Is rainforest defoliation more intense than we thought? *Biotropica*, **16**: 264–268.
- Lowman MD. 1995. Herbivory as a canopy process in rain forest tree// Lowman MD, Nadkarni NM, eds. *Forest Canopies*. San Diego: Academic Press; 431–452.
- Lowman MD. 1997. Herbivory in forests: From centimeters to megameters// Watt AD, Stork NE, Hunter MD, eds. *Forests and Insects*. London, New York: Chapman & Hall; 136–148.
- Lowman MD. 2004. Tarzan or Jane? A short history of canopy biology// Lowman MD, Rinker HB, eds. *Forest Canopies*. Amsterdam, Boston: Elsevier Academic Press; 453–464.
- Marquis RJ. 1984. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. *Science*, **226**: 537–539.
- Mattson WJ, Addy ND. 1975. Phytophagous insects as regulators of forest primary production. *Science*, **190**: 515–522.
- Mattson WJ. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 119–161.
- McCarthy JW, Weetman G. 2007. Stand structure and development of an insect-mediated boreal forest landscape. *Forest Ecology and Management*, **241**: 101–114.
- McNaughton SJ, Milchunas DG, Frank DA. 1996. How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology*, **77**: 974–977.
- McNaughton SJ. 1979. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, **113**: 691–703.

- McNaughton SJ. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, **40**: 329–336.
- Mitchell AW, Secoy K, Jackson T. 2002. The Global Canopy Handbook: Techniques of Access and Study in the Forest Roof. Oxford: Global Canopy Programme.
- Moore R, Warrington S, Whittaker JB. 1991. Herbivory by insects on oak trees in pure stands compared with paired mixtures. *Journal of Applied Ecology*, **28**: 290–304.
- Nuckols MS, Connor EF. 1995. Do trees in urban or ornamental plantings receive more damage by insects than trees in natural forests? *Ecological Entomology*, **20**: 253–260.
- Nugent SP, Wagner MR. 1995. Clone and leaf position effects on *Populus* defoliation by leaf-cutting bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Forest Ecology and Management*, **77**: 191–199.
- Oosterheld M, McNaughton SJ. 2000. Herbivory in terrestrial ecosystems// Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, eds. *Methods in Ecosystem Science*. New York: Springer: 151–157.
- Parker GG. 1995. Structure and microclimate of forest canopies// Lowman MD, Nadkarni NM, eds. *Forest Canopies*. San Diego: Academic Press: 73–106.
- Proctor J, Anderson JM, Fogden SCL, et al. 1983. Ecological studies in four contrasting lowland rain forests in Gunung Mulu National Park, Sarawak. II. Litterfall, litter standing crop and preliminary observations on herbivory. *Journal of Ecology*, **71**: 261–283.
- Reichle DE, Goldstein RA, van Hook RI, et al. 1973. Analysis of insect consumption in a forest canopy. *Ecology*, **54**: 1076–1083.
- Robertson AI, Duke NC. 1987. Insect herbivory on mangrove leaves in North Queensland. *Australian Journal of Ecology*, **12**: 1–7.
- Schmitz OJ. 2008. Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **39**: 133–152.
- Schowalter TD, Hargrove WW, Crossley DA. 1986. Herbivory in forested ecosystems. *Annual Review of Entomology*, **31**: 177–196.
- Schowalter TD, Lowman MD. 1999. Forest herbivory by insects// Walker LR, ed. *Ecosystems of the World: Ecosystems of Disturbed Ground*. New York: Elsevier: 269–285.
- Schowalter TD. 1981. Insect herbivore relationship to the state of the host plant: Biotic regulation of ecosystem nutrient cycling through ecological succession. *Oikos*, **37**: 126–130.
- Schowalter TD. 1995. Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *Forest Ecology and Management*, **78**: 115–125.
- Schowalter TD. 2006. *Insect ecology: An Ecosystem Approach* (2nd edition). Burlington: Academic Press.
- Seastedt TR, Crossley DA, Hargrove WW. 1983. The effects of low-level consumption by canopy arthropods on the growth and nutrient dynamics of black locust and red maple trees in the Southern Appalachians. *Ecology*, **64**: 1040–1048.
- Shure DJ, Mooreside PD, Ogle SM. 1998. Rainfall effects on plant-herbivore processes in an upland oak forest. *Ecology*, **79**: 604–617.
- Smith DM, Nufio CR. 2004. Levels of herbivory in two Costa Rican rain forests: Implications for studies of fossil herbivory. *Biotropica*, **36**: 318–326.
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, et al. 2006. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology*, **7**: 1–11.
- Whittaker JB, Warrington S. 1985. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on Sycamore (*Acer pseudoplatanus*). III. Effects on tree growth. *Journal of Applied Ecology*, **22**: 797–811.
- Weisser WW, Siemann E. 2004. The various effects of insects on ecosystem functioning// Weisser WW, Siemann E, eds. *Insects and Ecosystem Function*. Berlin, New York: Springer: 3–24.
- Williams MR, Abbott I. 1991. Quantifying average defoliation using leaf-level measurements. *Ecology*, **72**: 1510–1511.
- Wilson EO. 1992. *The Diversity of Life*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- Wint GRW. 1983. Leaf damage in tropical rain forest canopies// Sutton SL, Whitmore TC, Chadwick AC, eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Oxford, Boston: Blackwell Scientific Publications: 229–241.
- Yamasaki M, Kikuzawa K. 2003. Temporal and spatial variations in leaf herbivory within a canopy of *Fagus crenata*. *Oecologia*, **137**: 226–232.

作者简介 王晓伟,男,1980年生,博士,助理研究员。主要从事昆虫生态学、气候变化对植物-昆虫相互关系的影响、森林食叶昆虫取食和昆虫多样性方面的研究,发表论文12篇。
E-mail: wangxw@iae.ac.cn
责任编辑 刘丽娟