

# 浙江天童国家森林公园5种常绿阔叶植物的一次和二次抽枝进程

夏洋洁<sup>1</sup> 唐坚强<sup>1</sup> 张光富<sup>1\*</sup> 黄超<sup>1</sup> 蒙凤群<sup>2</sup> 孙书存<sup>2</sup>

<sup>1</sup>南京师范大学生命科学学院, 江苏省生物多样性与生物技术重点实验室, 南京 210023; <sup>2</sup>南京大学生物系, 南京 210093

**摘要** 中国东部亚热带常绿阔叶林中, 部分常绿木本物种具有明显的二次抽枝现象, 即在春天完成第一次抽枝, 间隔一定的时间后又开始新一轮抽枝。但是关于这些植物第二次抽枝的进程, 迄今鲜有报道, 限制了人们对这些植物生活史对策的理解。该文以浙江天童常绿阔叶林中有二次抽枝的5种植物光叶山矾(*Symplocos lancifolia*)、欆木(*Loropetalum chinense*)、窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*)、杨梅(*Myrica rubra*)和栲树(*Castanopsis fargesii*)为研究对象, 调查并比较了第一次抽枝和第二次抽枝在昆虫取食压力、展叶动态和小枝投资大小3个方面的差异, 探讨第二次抽枝动态的主要特点。结果表明: 1) 昆虫取食压力上, 杨梅、栲树2种植物第二次抽枝的叶片虫食率显著高于第一次抽枝, 光叶山矾、欆木和窄基红褐柃3种植物第一、二次抽枝的叶片虫食率没有差异; 2) 在现叶速率(叶片数量的增加速率)上, 同一物种第一、二次抽枝的叶片数量增长模式相同, 光叶山矾、欆木、窄基红褐柃和杨梅4个物种呈持续式增长, 栲树则呈爆发式增长, 但是完成现叶所需时间并不完全相同, 光叶山矾、窄基红褐柃和杨梅第二次抽枝完成现叶比第一次少6–9天, 欆木和栲树第一、二次抽枝完成现叶所需时间则无差异; 3) 在展叶速率上, 光叶山矾、欆木和窄基红褐柃第二次抽枝显著高于第一次抽枝, 但第一次抽枝较晚的杨梅和栲树第一、二次抽枝之间没有差异; 4) 调查的5种植物, 第二次抽枝的投资总量均小于第一次抽枝, 光叶山矾、窄基红褐柃、杨梅和栲树4种植物, 第二次抽枝形成的小枝在叶片数量、单叶面积、小枝长度和小枝直径上都显著小于第一次抽枝, 欆木第二次抽枝形成的小枝在叶片数量和小枝长度上没有差异, 单叶面积和小枝直径则显著小于第一次抽枝。总体上看, 所研究物种第二次抽枝中的叶片虫食率、现叶速率和展叶速率都不小于第一次抽枝, 而第二次抽枝小枝投资总量较小, 这些可能是物种对相对较大的昆虫取食压力和即将来临的冬天不利条件等的适应。

**关键词** 第一次抽枝, 虫食, 展叶速率, 叶群体动态, 第二次抽枝, 亚热带常绿阔叶林

## First and second sets of shoots in five evergreen woody species from Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China

XIA Yang-Jie<sup>1</sup>, TANG Jian-Qiang<sup>1</sup>, ZHANG Guang-Fu<sup>1\*</sup>, HUANG Chao<sup>1</sup>, MENG Feng-Qun<sup>2</sup>, and SUN Shu-Cun<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Jiangsu Key Laboratory of Biodiversity and Biotechnology, School of Life Sciences, Nanjing Normal University, Nanjing 210023, China; and <sup>2</sup>Department of Biology, Nanjing University, Nanjing 210093, China

### Abstract

**Aims** Some woody species of subtropical evergreen broad-leaved forests in Eastern China form a second set of shoots in late summer or autumn after a first set in spring. Our objective is to elucidate features of this second set of shoots, including their adaptive significance.

**Methods** We investigated differences between the first and second sets of shoots for five evergreen woody species (*Symplocos lancifolia*, *Loropetalum chinense*, *Eurya rubiginosa* var. *attenuata*, *Myrica rubra*, and *Castanopsis fargesii*) from an evergreen broad-leaved forest in Tiantong National Forest Park of Zhejiang, China. Herbivore damage of leaves was estimated, leaf emergence rate, leaf expansion rate and duration were calculated, and twig investment (leaf number and individual leaf area within twigs, twig stem length and diameter) was measured for both sets of shoots.

**Important findings** Leaves of *M. rubra* and *C. fargesii* suffered greater herbivore damage to the second shoots compared with the first, and no significant difference was found in damage between the two sets of shoots for *S. lancifolia*, *L. chinense* and *E. rubiginosa* var. *attenuata*. The first and second sets of shoots shared the same leaf emergence pattern. *Symplocos lancifolia*, *L. chinense*, *E. rubiginosa* var. *attenuata*, and *M. rubra* showed a

succeeding type of leaf emergence, and *C. fargesii* showed a flushing type of leaf emergence. However, duration of leaf emergence was much shorter in the second set of shoots for *S. lancifolia*, *E. rubiginosa* var. *attenuata* and *M. rubra* than in the first but not for the other two species. Leaf expansion rate was significantly higher for the second set of shoots for *S. lancifolia*, *L. chinense* and *E. rubiginosa* var. *attenuata* and was indistinguishable for *M. rubra*, *C. fargesii* leafed out late in the first set of shoots. Moreover, leaf number (except for *L. chinense*), individual leaf area, twig stem length (except for *L. chinense*) and diameter were significantly smaller in the second than in the first set of shoots for four species, indicating lower twig investment in the second shoots for all the sampled species. In general, leaf herbivory damage, rates of leaf emergence and expansion were not smaller (sometimes significantly greater), but the total investment on twigs was significantly lower in the second shoots compared to the first. We speculate that these differences might result from the selective force of heavy herbivory pressure and adverse climate conditions of coming winter for the leaves produced during the second set of shoots.

**Key words** first set of shoots, herbivory, leaf expansion rate, leaf population dynamics, second set of shoots, subtropical evergreen broad-leaved forest

植物抽枝(shooting)是指新枝条发生和伸长的过程;植物出叶(leafing)包括现叶(leaf emergence)、展叶(leaf expansion)和叶的增厚等阶段(Dale, 1982)。因为叶片着生在枝条上,抽枝和展叶过程在时间和空间上总是相互联系的(因此本研究仅以抽枝表示这两个过程)。植物抽枝不仅受到植物自身遗传因子的制约,还受到水分、光照强度和CO<sub>2</sub>浓度等环境因子,以及动物等生物因子的影响(van Volkenburgh, 1999; Moles & Westoby, 2000),所以不同植物群落间抽枝模式存在差别。温带地区植物多在春季抽枝出叶,秋季落叶(朱旭斌和孙书存, 2006)。热带地区因其气候条件常年稳定,加之植物种类极为丰富,因此发生在热带雨林内的抽枝模式类型较多。例如Lowman (1992)将澳大利亚热带雨林的抽枝模式分为3种:爆发式、间断式和连续式。Sundarapandian等(2005)在研究印度热带雨林42个树种的物候时也发现,通常大多数物种每年只抽枝一次,但阔叶黄檀(*Dalbergia latifolia*)和花榈木(*Pterocarpus marsupium*)则一年两次。因此抽枝模式(抽枝和出叶发生的次数和速率)既与物种自身属性有关,也与其所处的气候环境有关。

亚热带常绿阔叶林的季节性强,冬季低温限制了植物的生长,植物一般一年只抽枝一次。然而,也有研究发现一些植物能发生二次抽枝,即植物在春天完成第一次抽枝,间隔一定的时间后,又开始新一轮抽枝。例如,王宏伟(2007)研究亚热带常绿阔叶林中动、植物之间的关系时发现,部分植物在一年中有初春和夏末两次抽枝的现象;Nitta和Ohsawa (1997)在研究日本的11种常绿树种的小枝物候时发

现,柃木(*Eurya japonica*)一年中存在多次抽枝现象,而其余物种每年只抽枝一次。Lu等(2012)对我国台湾凤凰山硬叶林15个优势种的现叶、落叶和叶寿命的研究发现,日本杜英(*Elaeocarpus japonicus*)和树参(*Dendropanax dentiger*)一年中出现两次抽枝。然而这些研究只提及了二次抽枝的现象,迄今未见第二次抽枝进程的详细报道,人们对第二次抽枝进程的特点及其影响因素尚不清楚。

常绿阔叶林的常绿木本植物第一次抽枝与第二次抽枝所处的环境条件不同。首先,第一次抽枝主要发生在春季,展叶开始时温度较低,展叶初期虫食压力较小;第二次抽枝则一般发生在夏末秋初,展叶初期温度较高。前期研究表明,植物叶片的损失绝大部分是发生在展叶期间(Coley & Barone, 1996);取食叶片的昆虫多度和活动强度与温度密切正相关,较高的温度通常意味着对植物有较大的虫食压力(Zvereva & Kozlov, 2006)。例如,Lowman (1992)对澳大利亚雨林中一种巨刺树 *Dendrocnide excelsa* 的研究发现,该物种虽然全年持续性长新叶,并且均受到昆虫的取食,但是在夏季温度较高时长出来的叶片受到的昆虫取食压力最大。前期研究也发现,温度较高、降水较为充沛的季节,昆虫的多样性和多度也较高(Lowman, 1982; 解晶等, 2008)。因此,植物二次抽枝时可能承受较大的昆虫取食压力。在温度较高、昆虫活动旺盛的情况下,植物可以采用两种途径缩短叶片对昆虫暴露的时间以规避或降低这种取食压力(Moles & Westoby, 2000),即: 1)通过快速现叶和快速展叶从整体上缩短展叶周期; 2)通过降低叶片大小以缩短

展叶周期。其次,植物第一次抽枝结束后,就进入一个良好的生长季(温度较高、雨量充沛、光照较好),利用这一段时间能很好地进行形态建成和碳获取;然而,第二次抽枝后,可能很快就进入温度较低、降水较少的冬天。而且中国东部冬季寒潮来临的早晚和强度在年际间有很大差异(季致建等, 2008),常绿阔叶林地区植物的有利生长季节长短,以及第二次抽枝后所遭受的损失存在很大的不确定性。在这种情况下,除了快速完成出叶和展叶过程使叶片尽快进入成熟状态外,二次抽枝的物种还可能需降低叶片和小枝的投资,降低过早或过强的寒潮带来的损失(例如叶片或枝条的凋落等)。由此我们可以假设:与第一次抽枝相比,植物的第二次抽枝将具有较快的现叶速率、展叶速率和具有较小的新生枝条和叶片投资。

本文以浙江天童国家森林公园具有二次抽枝现象的5种常绿木本植物为研究对象,调查每个物种的第一次和第二次抽枝的叶片大小和叶片数量增长的动态过程、成熟叶片被昆虫取食的情况,以及最终形成的叶片大小和数量。并在此基础上,量化了不同物种的叶片数量和大小的相对增长速率,最后,比较分析了这些植物在两次抽枝过程中的现叶速率和展叶速率,以及小枝投资等方面的差异,以检验上述假设,并探讨了森林植物的资源利用策略。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究地区位于浙江省天童国家森林公园,地理位置为29°48' N、121°47' E。该区属于典型的亚热带气候,全年温暖湿润,四季分明,年平均气温为16.2 °C,最热月7月平均气温28.1 °C,最冷月1月平均气温4.2 °C,无霜期为237.8天。年降水量为1 374.7 mm, 35%–40%集中在夏季6–8月,冬季(12–2月)降水量占全年降水量的10%–15%。公园内的土壤主要为山地黄红壤,有机质含量较高。地带性植被是以栲树(*Castanopsis fargesii*)、木荷(*Schima superba*)等为优势种的常绿阔叶林(宋永昌和王祥荣, 1995)。

### 1.2 抽枝进程中叶片数量、叶面积动态观测

我们选择二次抽枝率较高、且可供观测和采样的5种植物。其中,灌木物种3个:光叶山矾

(*Symplocos lancifolia*)、欏木(*Loropetalum chinense*)和窄基红褐柃(*Eurya rubiginosa* var. *attenuata*),乔木物种2个:栲树(乔木层第二次抽枝主要发生在树冠顶端,因此这里选择灌木层个体为调查对象)和杨梅(*Myrica rubra*) (以乔木层个体为研究对象)。野外定位进行长期现叶、展叶观察记录。第一次抽枝集中在4–5月,第二次抽枝主要集中在8–10月,第二次抽枝开始时第一次抽枝展叶已经结束。

2011年3月上旬,植物爆芽尚未开始之前,对每个物种在其典型生境中(例如,光叶山矾和窄基红褐柃主要生长在郁闭度较高的林下层,欏木则主要生长在光照较好的林窗或路边,栲树灌木层个体也主要生长在光照较好的林窗下,杨梅则选择没有被其他植物直接遮阴的个体)随机选取3–5个植株,每个植株选取树冠中部外层的5个枝条,每个枝条上随机选取一个当年生小枝(twig)用标牌标记。我们定义叶片长度达0.5 cm时即作为已形成的新叶,计入叶片数,并测量其长宽。展叶早期,2–3天记录1次,其后5–7天记录1次,直至叶片长宽无明显变化为止(朱旭斌等, 2005)。2011年8月第二次抽枝的观测采用与第一次抽枝相同的方法。

在第一次抽枝过程中,每次观测后每个物种采集25片与该展叶期发育相似的叶片。每个物种共选取200枚叶片(包含展叶过程各个阶段大小的叶片),用扫描仪扫描后,通过Image J软件测量每个叶片长、宽及相对应的面积,用于拟合各个物种的面积方程( $LA = a \times LL \times LW$ ,  $LA$ 为叶片面积,  $LL$ 为叶片长,  $LW$ 为叶片宽,  $a$ 为物种相关的常数),将野外观测的长宽数据转换成面积。所有观测物种的方程拟合结果均 $R^2 > 0.96$ ,  $p < 0.001$ 。

### 1.3 成熟小枝上叶片数量、小枝大小及叶片虫食率观测

2012年3月初,在第一、二次抽枝枝条发育成熟并且叶片未凋落时(新一轮抽枝开始之前),调查第一、二次抽枝小枝的形态及叶片虫食率。第二次抽枝小枝的判断,主要依据芽鳞痕及叶片的新老程度。每个物种在其典型生境中选取10株左右(包括上面抽枝过程观测的个体)二次抽枝率较高的植株,每株选取3–5个有二次抽枝的标准枝,分别记录第一次和第二次抽枝枝条的叶片数量、叶片虫食情况,并测量第一次和第二次抽枝枝条的小枝长度和直径。依据叶片上昆虫取食痕迹判断叶片是否虫食,

虫食率(%)=(某小枝上虫食叶片数/该小枝总叶片数)×100%; 肉眼估计叶面积损失20%以上, 即认为该叶片为虫食叶片。我们分别计算了总叶片数中包含掉落和不包含掉落叶片条件下的叶片虫食率, 发现两者差异不大, 这里的结果不包含掉落叶片(绝大部分小枝无叶片掉落, 少数小枝仅有1-2片掉落)。

#### 1.4 数据处理

对每个小枝, 以小枝上的最大叶片数对抽枝过程任一阶段的该小枝上叶片数进行标准化, 以描述抽枝过程叶片数量动态, 即某时期某小枝叶片数量=该时期小枝上实际叶片数/该小枝上实际最大叶片数, 则标准化后小枝上最大叶片数为1, 第一片叶片形成到最后一片叶片形成之间所需时间定义为完成现叶所需时间(现叶时间)。用Logistics方程拟合每个物种单叶叶面积动态变化, 方程为:  $A = A_{\max} / (1 + \exp(\beta - \alpha \times t))$  (见Sun & Frelich, 2011, 该方程可以很好地拟合植物生长曲线), 式中:  $A$  为单叶面积,  $A_{\max}$  为最大单叶面积,  $t$  为距离2011年1月1日的天数,  $\alpha$  为相对生长速率,  $\beta$  为物种相关的常数。我们定义单叶面积达到最大单叶面积的10%的时间为此物种的展叶开始时间(T10), 叶面积达最大面积90%

的时间为展叶结束时间(T90), T10和T90之差为展叶持续时间。

所有的性状数据先求小枝内的平均值, 然后求个体内的平均值, 最后求物种内的平均值。用双样本 $t$ 检验法分析物种间虫食率的差异, 以及每个物种第一次抽枝与第二次抽枝之间, 现叶时间、展叶速率, 以及小枝上叶片数量、单叶大小、小枝长度、小枝直径和叶片虫食率是否存在显著差异。本文数据分析和作图分别在SPSS 12.0与Excel 2007上完成。

## 2 结果

### 2.1 昆虫取食压力

叶片受损程度在不同物种间差异很大, 窄基红褐桫欓虫食率小于5%, 而栲树则接近60% (表1)。第一次抽枝时, 除了欙木与杨梅、欙木与窄基红褐桫欓之间虫食率没有差异外, 其他物种间均差异显著(表2); 第二次抽枝时, 除了欙木与窄基红褐桫欓、栲树与杨梅之间虫食率没有差异, 欙木与光叶山矾之间差异接近显著( $p = 0.095$ ), 其他物种间均差异显著(表1, 2)。

第一次抽枝和第二次抽枝的叶片虫食率无明显

表1 第一、二次抽枝叶片虫食率的比较(平均值±标准误差)

Table 1 Comparison of leaf herbivory rate between the first and second sets of shoots (mean ± SE)

物种 Species	第一次抽枝 First set shoots (%)	第二次抽枝 Second set shoots (%)	$p$
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i> (20)	20.43 ± 2.44	15.52 ± 3.01	0.209
欙木 <i>Loropetalum chinense</i> (15)	9.59 ± 2.00	5.74 ± 2.00	0.163
窄基红褐桫欓 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i> (10)	3.92 ± 2.70	4.17 ± 4.11	0.962
杨梅 <i>Myrica rubra</i> (13)	5.47 ± 1.05	44.86 ± 7.37	<0.001
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i> (13)	40.70 ± 4.03	56.79 ± 4.53	<0.050

括号内的数值表示观测的样本量。

Values in parentheses are the number of samples.

表2 5种植物第一、二次抽枝叶片虫食率的种间比较

Table 2 Comparison of leaf herbivory rates among five plant species for the first and second sets of shoots, respectively

	栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	杨梅 <i>Myrica rubra</i>	欙木 <i>Loropetalum chinense</i>	光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	窄基红褐桫欓 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>		0.000**	0.000**	0.000**	0.000**
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	0.423		0.418	0.001**	0.000**
欙木 <i>Loropetalum chinense</i>	0.000**	0.000**		0.009*	0.453
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	0.000**	0.000**	0.095		0.043*
窄基红褐桫欓 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	0.000**	0.000**	0.521	0.023*	

对角线上方为第一次抽枝, 对角线下方为第二次抽枝。\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.001$ 。

Above the diagonal is the first set of shoots, and below the diagonal is the second sets of shoots. \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.001$ .

显规律。调查的5个物种中, 杨梅和栲树昆虫取食压力较大, 其第二次抽枝叶片虫食率显著高于第一次抽枝, 其中杨梅第二次抽枝叶片虫食率是第一次的10倍。光叶山矾、欏木和窄基红褐柃第一、二次抽枝叶片虫食率均较低, 不同批次间虫食率没有差异(表1)。

## 2.2 出叶进程

### 2.2.1 现叶动态

所调查的5个物种叶片数量增长模式差异较

大。光叶山矾、欏木、窄基红褐柃、杨梅4个物种叶片数量增加相对较慢, 呈持续性增长模式(图1a、1b、1c、1d); 而栲树叶片数量增加快, 呈爆发式增长, 爆芽后的2天内(一个观察间隔期内) 95%以上的叶片已形成(图1e)。

同一物种第一次抽枝和第二次抽枝过程中叶片数量增长模式相似, 均呈爆发式或持续式增长, 但是部分物种完成出叶所需时间不同。杨梅、窄基红褐柃2个物种第二次抽枝完成出叶时间均显著小

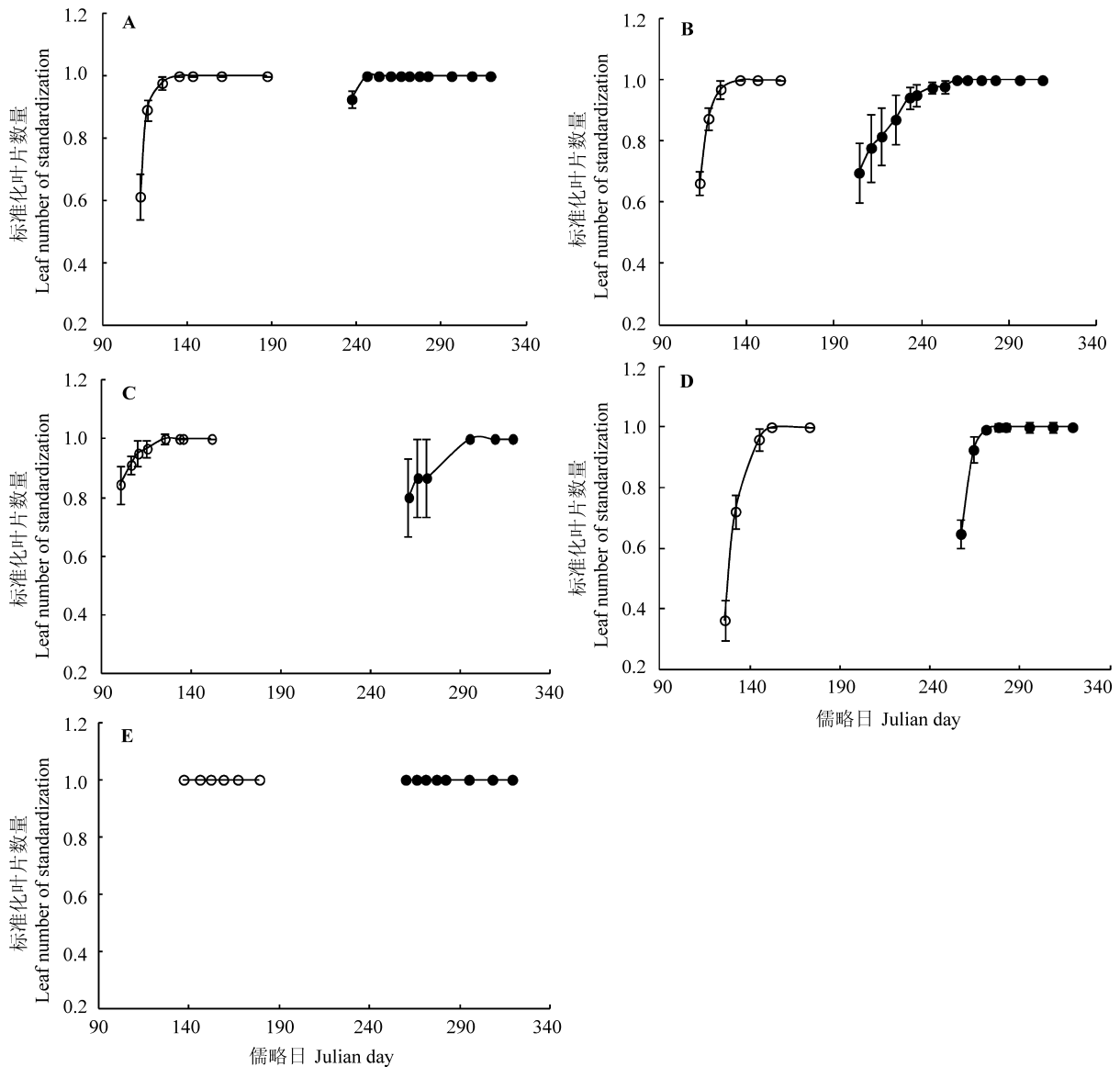


图1 第一、二次抽枝叶片数量动态(平均值±标准误差)。空心圆为第一次抽枝, 实心圆为第二次抽枝。儒略日为距离2011年1月1日的天数。A, *Symplocos lancifolia*; B, *Loropetalum chinense*; C, *Eurya rubiginosa* var. *attenuata*; D, *Myrica rubra*; E, *Castanopsis fargesii*。

Fig. 1 Dynamics of leaf number in both the first (open circle) and second sets of shoots (filled circle) (mean ± SE). Julian day means the number of days from January 1, 2011. A, *Symplocos lancifolia*; B, *Loropetalum chinense*; C, *Eurya rubiginosa* var. *attenuata*; D, *Myrica rubra*; E, *Castanopsis fargesii*.

于第一次抽枝( $p < 0.05$ ), 光叶山矾第二次抽枝则略小于第一次抽枝( $p = 0.059$ ), 两个批次所需时间相差6–9天; 檫木和栲树完成出叶所需时间则没有差异, 檫木在爆芽后10–15天内完成出叶, 栲树在爆芽之初叶片已基本全部形成(图1)。

### 2.2.2 展叶速率与持续时间

光叶山矾、檫木和窄基红褐柃为第一次抽枝开始比较早的物种(图1a、1b、1c), 其中光叶山矾、窄基红褐柃第二次抽枝的叶片相对生长速率显著高于第一次抽枝(均为 $p < 0.05$ ), 檫木第二次抽枝的叶片相对生长速率也略高于第一次抽枝( $p = 0.065$ ), 第二次抽枝展叶的持续时间比第一次抽枝少5–9天(表3)。杨梅、栲树为第一次抽枝较晚的物种(图1d、1e), 其第一、二次抽枝的叶片相对生长速率和展叶持续时间则没有显著差异(表3)。此外, 展叶开始时间在不同批次间并不一致。例如窄基红褐柃第一次抽枝比檫木早20天开始, 第二次抽枝开始时间则较檫木晚57天。

### 2.3 小枝投资

所调查的5个物种在第一次抽枝上的投资显著高于第二次抽枝。除檫木外, 其余4种均表现为第一次抽枝小枝上单叶面积和叶片数量显著大于第二次抽枝, 第一次抽枝的小枝倾向于更长、直径更大。檫木在不同批次间叶片数量和小枝长度均无显著

差异, 第一次抽枝的单叶面积和小枝直径则显著大于第二次抽枝(表4)。假设小枝的体积由其长度和直径决定, 两次抽枝形成的小枝密度无显著差异, 则可以推测第一次抽枝的小枝投资大于第二次抽枝。

## 3 讨论

我们对5个常绿木本物种的第一次和第二次抽枝的比较分析表明, 植物的小枝投资在二次抽枝时显著较小, 与我们的预测一致; 植物的虫食率、现叶和展叶速率在二次抽枝时虽然都不小于第一次, 但种间差异明显, 并没有表现出一致的规律。这样的结果一方面可能是因为本研究中物种数量较少, 并且因为客观条件限制缺乏叶片属性(如单位叶片面积干重等)的调查所致, 另一方面也可能与不同物种的特性差异有关, 即不同物种采用不同的策略应对相同的选择压力。

植物抽枝进程主要受到气候要素和昆虫取食两方面的选择压力制约, 而两者之间是相互作用的, 例如, 植食昆虫的多度通常随温度上升而增加(Zvereva & Kozlov, 2006)。第一次抽枝始于早春, 展叶速率等受到温度限制, 并且早春的昆虫取食压力通常较小(于晓东等, 2001; 荣亮等, 2009); 然而, 第二次抽枝期间, 温度较高, 降水充沛, 昆虫的多度和多样性夏季通常较高(Lowman, 1982; 解晶等,

表3 第一、二次抽枝相对生长速率、展叶开始时间和展叶持续时间的比较(平均值±标准误差)

Table 3 Comparison of relative growth rate, beginning time of leaf expansion and duration of leaf expansion between the first and second sets of shoots (mean ± SE)

物种 Species	抽枝批次 Batch of shooting	相对生长速率 Relative growth rate (cm <sup>2</sup> ·d <sup>-1</sup> )	展叶开始时间 Beginning time of leaf expansion (d)	展叶持续时间 Duration of leaf expansion (d)	R <sup>2</sup>	p
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	I	0.155 ± 0.009 <sup>b</sup>	110 ± 2	29 ± 2 <sup>a</sup>	0.864–0.933	<0.001
	II	0.201 ± 0.009 <sup>a</sup>	231 ± 1	22 ± 2 <sup>b</sup>	0.371–0.497	<0.001
檫木 <i>Loropetalum chinense</i>	I	0.205 ± 0.015 <sup>a</sup>	113 ± 1	21 ± 1 <sup>a</sup>	0.797–0.939	<0.001
	II	0.259 ± 0.015 <sup>a</sup>	212 ± 1	17 ± 1 <sup>a</sup>	0.319–0.518	<0.001
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa var. attenuata</i>	I	0.150 ± 0.012 <sup>b</sup>	95 ± 1	29 ± 1 <sup>a</sup>	0.756–0.932	<0.001
	II	0.207 ± 0.012 <sup>a</sup>	258 ± 1	21 ± 1 <sup>b</sup>	0.443–0.847	<0.001
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	I	0.244 ± 0.019 <sup>a</sup>	129 ± 1	18 ± 2 <sup>a</sup>	0.825–0.930	<0.010
	II	0.198 ± 0.019 <sup>a</sup>	255 ± 3	22 ± 2 <sup>a</sup>	0.592–0.717	<0.001
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	I	0.274 ± 0.017 <sup>a</sup>	135 ± 3	16 ± 2 <sup>a</sup>	0.699–0.888	<0.001
	II	0.213 ± 0.017 <sup>a</sup>	263 ± 1	21 ± 2 <sup>a</sup>	0.636–0.937	<0.001

R<sup>2</sup>和p为单叶生长曲线方程( $A = A_{\max}/(1+\exp(\beta-\alpha\times t))$ )的拟合度和显著性。相同字母表示第一、二次抽枝间差异不显著( $p > 0.05$ ), 不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

R<sup>2</sup>, goodness-of-fit for the logistic function ( $A = A_{\max}/(1+\exp(\beta-\alpha\times t))$ ). p, p value for the logistic function. The same letters indicate that there is no significant difference between the first and second sets of shoots, and different letters indicate significance at  $p < 0.05$  level.

表4 第一、二次抽枝小枝叶片数量、单叶面积、小枝长度和小枝直径比较

Table 4 Comparison of leaf number, individual leaf area, length of twig, and diameter of twig for both the first and second sets of shoots

物种 Species	抽枝批次 Batch of shooting	叶片数量 Leaf number	单叶面积 Individual leaf area (mm <sup>2</sup> )	小枝长度 Length of twig (mm)	小枝直径 Diameter of twig (mm)
光叶山矾 <i>Symplocos lancifolia</i>	I	6.75 ± 0.26 <sup>A</sup>	778.44 ± 30.24 <sup>A</sup>	90.49 ± 3.69 <sup>A</sup>	1.34 ± 0.04 <sup>A</sup>
	II	6.02 ± 0.26 <sup>B</sup>	475.18 ± 30.24 <sup>B</sup>	58.11 ± 3.97 <sup>B</sup>	0.99 ± 0.03 <sup>B</sup>
欆木 <i>Loropetalum chinense</i>	I	5.82 ± 0.23 <sup>a</sup>	926.65 ± 26.16 <sup>A</sup>	92.60 ± 6.47 <sup>a</sup>	1.46 ± 0.05 <sup>A</sup>
	II	6.73 ± 0.53 <sup>a</sup>	464.59 ± 29.44 <sup>B</sup>	103.56 ± 13.97 <sup>a</sup>	0.96 ± 0.05 <sup>B</sup>
窄基红褐柃 <i>Eurya rubiginosa</i> var. <i>attenuata</i>	I	3.07 ± 0.12 <sup>a</sup>	1 235.96 ± 82.86 <sup>A</sup>	52.46 ± 20.19 <sup>A</sup>	1.54 ± 0.05 <sup>A</sup>
	II	2.8 ± 0.21 <sup>a</sup>	570.33 ± 82.70 <sup>B</sup>	20.19 ± 5.95 <sup>B</sup>	1.22 ± 0.05 <sup>B</sup>
杨梅 <i>Myrica rubra</i>	I	17.08 ± 0.89 <sup>A</sup>	665.91 ± 73.19 <sup>a</sup>	79.62 ± 4.71 <sup>A</sup>	2.69 ± 0.07 <sup>A</sup>
	II	10.04 ± 0.81 <sup>B</sup>	663.57 ± 80.92 <sup>a</sup>	21.18 ± 2.07 <sup>B</sup>	2.01 ± 0.07 <sup>B</sup>
栲树 <i>Castanopsis fargesii</i>	I	6.43 ± 0.35 <sup>A</sup>	1647.93 ± 95.32 <sup>A</sup>	141.28 ± 3.59 <sup>A</sup>	1.82 ± 0.04 <sup>A</sup>
	II	4.20 ± 0.24 <sup>B</sup>	1267.02 ± 75.53 <sup>B</sup>	57.25 ± 2.06 <sup>B</sup>	1.27 ± 0.03 <sup>B</sup>

相同字母表示第一、二次抽枝间差异不显著( $p > 0.05$ ); 不同大写字母表示差异极显著( $p < 0.01$ ); 不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。The same letters indicate that there is no significant difference between the first and second sets of shoots ( $p > 0.05$ ). Different capital letters indicate significance at  $p < 0.01$  level, and different lowercase letters indicate significance at  $p < 0.05$  level.

2008), 昆虫对叶片的取食强度通常较大。在所调查的5个物种中, 栲树、杨梅2个物种的第二次抽枝虫食率显著较大, 而另外3个物种(窄基红褐柃、欆木和光叶山矾)则与第一次抽枝虫食率接近, 说明较大的虫食压力并不一定导致较大的叶片损失。其原因可能在于: 我们所观测到的叶片虫食率是植物长期适应昆虫取食压力的结果, 第二次抽枝叶片虫食率较低的物种可能本身具有较强的抵御昆虫取食的机制。例如, 光叶山矾和窄基红褐柃为耐阴植物, 叶片内通常含有较多的次生代谢产物(如单宁酸), 能较好地抵御昆虫取食(柳凤娟等, 2010), 欆木幼叶含氮量较低, 不易吸引昆虫取食(刘志国, 2011), 另外, 欆木叶片表面大量星状毛的存在可能降低了昆虫适口性而同样能抵御昆虫取食, 因而这3个物种第一、二次抽枝的叶片虫食率均较低。

理论上, 植物可以采取多种手段应对气候要素与昆虫取食等方面的选择压力。除了物理和化学防御外, 植物还可以通过提高现叶速率和展叶速率、降低投资来减小损失(Moles & Westoby, 2000)。然而, 没有一种植物同时采用所有的手段。首先, 就现叶速率而言, 调查的5个物种, 虽然第一、二次抽枝的现叶方式相同, 但是部分物种第二次抽枝完成所需现叶时间显著低于第一次抽枝, 如光叶山矾、窄基红褐柃和杨梅。现叶速率的差异可能是植物对温度季节性差异的响应。植物第二次抽枝的时间差异不大, 气候条件较好, 但是第一次抽枝时不同物

种的抽枝时间及温度等条件相差很大。第一次抽枝较早的物种(光叶山矾和窄基红褐柃), 其第二次抽枝时所处的气候条件明显较好, 因此现叶速率较高。另外, 现叶速率的差异也可能是对昆虫取食压力的适应。例如, 栲树虫食压力大(两次抽枝叶片的虫食率均超过40%), 爆发式的现叶方式可能是一种有效的降低昆虫取食压力的方式; 相反, 杨梅第一次抽枝虫食压力较小(虫食率仅为5%左右), 但是第二次抽枝叶片虫食压力较大, 虫食率高达40%, 通过缩短第二次抽枝现叶时间也可以减缓昆虫取食压力; 而欆木虫食压力较小(两次虫食率均小于10%), 其两次抽枝的现叶速率没有差异。

其次, 改变展叶速率至少对部分物种是一个很重要的适应方式。本研究调查的5个物种中, 与现叶速率的趋势相似, 3个第一次抽枝较早的物种(光叶山矾、窄基红褐柃和欆木)的第二次抽枝展叶速率较第一次快, 展叶周期较短; 第一次抽枝较晚的物种(杨梅和栲树)第一、二次展叶速率、展叶周期没有差异, 且两次展叶速率均较高。展叶速率的差异可能是受气候条件季节性差异的影响。第一次抽枝时, 越晚抽枝温度越高, 使较高的展叶速率成为可能, 从而能保证其在最适生长期(例如7、8月份)进行最大碳获取。第二次抽枝集中在夏末秋初, 温度较高, 因此所有物种展叶速率均较高。此外, 展叶速率的差异也可能是对昆虫取食压力的适应。前期研究证实, 植物可以提高展叶速率来抵抗虫食(McKey,

1979; Kursar & Coley, 1991, 1992, 2003)。例如, Moles和Westoby (2000)对澳大利亚51种植物研究发现, 叶片暴露在植食昆虫下的时间越长, 则其承受昆虫取食的压力越大。我们研究结果中的种间差异也说明, 虫食压力大的物种具有更快的展叶速率。与现叶速率的趋势相似, 本研究中, 虫食率高的栲树两次抽枝展叶速率均较高, 而虫食率低的窄基红褐桉和光叶山矾则展叶速率均较低。

最后, 植物在第二次抽枝中通过降低最终形成的叶片大小、叶片数量和茎干大小, 以缩短抽枝周期、减缓昆虫取食压力, 同时还可以降低冬季恶劣气候可能带来的损失。我们调查的5个物种第二次抽枝形成的叶片平均面积小于第一次, 可以缩短展叶周期; 形成的小枝上的叶片数量小于第一次, 可以缩短现叶周期, 因此可降低二次抽枝时的叶片虫食率。另外, 虽然第二次抽枝开始时气候条件较好, 但展叶完成后面临着气温较低、降水较少的冬天, 不利于植物的碳获取。冬天较低的温度和偶然的降雪可能会导致新生小枝和叶片的损失, 特别是成熟较晚、不够坚硬的部分更容易丢失。因此, 减少小枝的总体投资, 可以降低植物在冬天损失的风险。第二次抽枝新投资总量较小的生理原因, 可能与养分限制有关, 抽枝过程常常伴随叶片的大量掉落。例如, 杨乐(2009)对天童常绿物种春季落叶物候研究时发现, 榿木在春季幼叶开始生长时老叶(基本为一年生)开始凋落, 展叶完成时老叶基本完全凋落, 榿木叶片凋落集中在春季并与第一次抽枝相对应。吴擢溪(2006)在福建亚热带常绿阔叶林中发现, 栲树叶片集中在5月份凋落, 而在其他月份凋落很少, 这种落叶格局与大多数常绿阔叶树种相似, 即落叶主要发生在春季, 与春季的换叶有关。这与我们野外观察到的现象是一致的, 落叶主要发生在4、5月份第一次抽枝发生时, 但是第二次抽枝发生时, 并没有伴随叶片的二次凋落, 植物可能缺少足够的养分来保证新生叶片的需求。

亚热带地区的二次抽枝现象, 在很多森林中都有发现, 这可能是一种普遍现象, 具有独特的适应价值, 体现在以下3个方面: 1)第二次抽枝增加了植物对光的截取和对碳的获取能力, 有助于植物在群落中的生态位竞争(Ozawa *et al.*, 2000); 2)第二次抽枝起补偿作用, 即植物在第一次抽枝过程受损的情况下, 可通过再次抽枝弥补其损失(Nitta & Ohsawa,

1997; Mizumachi *et al.*, 2006); 3)第二次抽枝起到对一次抽枝的保护作用。前期研究发现, 植食昆虫喜食幼嫩的叶片(刘志国等, 2009), 第二次抽枝的叶片降低了昆虫对第一次抽枝叶片的取食风险, 在一定程度上保护了第一次抽枝的叶片。但是, 亚热带常绿阔林中二次抽枝是间断的、不连续的, 与热带雨林的持续性展叶模式不同, 其适应价值与热带雨林中的物种是否相同, 值得进一步的研究。

**基金项目** 国家自然科学基金(31170382和31000-232)、国家基础科学人才培养基金(J1210025、J1103512和J1103507)和江苏高校优势学科建设工程项目。

**致谢** 感谢浙江师范大学李心诚在野外数据采集过程中的帮助以及浙江天童国家森林公园的协助。

### 参考文献

- Coley PD, Barone JA (1996). Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 305–335.
- Dale JE (1982). *The Growth of Leaves*. Edward Arnold Limited, London. 31–41.
- Ji ZJ, Li BX, He LP (2008). Spatiotemporal distribution pattern of cold current in Zhejiang Province in the recent 54 years. *Journal of Zhejiang Meteorology*, 29(3), 9–13. (in Chinese) [季致建, 李邦宪, 何丽萍 (2008). 浙江省54年寒潮气候概况及时空分布特征分析. *浙江气象*, 29(3), 9–13.]
- Kursar TA, Coley PD (1991). Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory. *Biotropica*, 23, 141–150.
- Kursar TA, Coley PD (1992). The consequences of delayed greening during leaf development for light absorption and light use efficiency. *Plant, Cell & Environment*, 15, 901–909.
- Kursar TA, Coley PD (2003). Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. *Biochemical Systematics and Ecology*, 31, 929–949.
- Liu FJ, Xiang S, Yang XC, Sun SC (2010). Comparison of leaf mass per area, photosynthetic capacity and chemical defense traits of four evergreen broad-leaved tree species under contrasting light conditions. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 16, 462–467. (in Chinese with English abstract) [柳凤娟, 向双, 阳小成, 孙书存 (2010). 两种光照生境下4种常绿阔叶树的单位叶



- 面积干重、光合能力与化学防御物质含量比较. 应用与环境生物学报, 16, 462–467.]
- Liu ZG (2011). *Defense Syndromes of Young Leaves Against Insect Herbivores in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forests*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [刘志国 (2011). 亚热带常绿阔叶林植物幼叶虫食防御对策研究. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Liu ZG, Cai YL, Li K, Yang L, Sun C (2009). Insect herbivory patterns on leaves of *Castanopsis fargesii* during leaf expansion in evergreen broad-leaved forest in eastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 919–925. (in Chinese with English abstract) [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, 919–925.]
- Lowman MD (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 MD (1992). Leaf growth dynamics and herbivory in five species of Australian rain-forest canopy trees. *Journal of Ecology*, 80, 433–447.
- Lu EY, Cai ZH, Lin JJ, Yang SH (2012). Leaf emergence, shedding, and lifespan of dominant hardwood species in Chitou, central Taiwan. *Botanical Studies*, 53, 255–264.
- McKey DD (1979). The distribution of secondary compounds within plants. In: Rosenthal GA, Berenbaum MR eds. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, New York. 55–134.
- Mizumachi E, Mori A, Osawa N, Akiyama R, Tokuchi N (2006). Shoot development and extension of *Quercus serrata* saplings in response to insect damage and nutrient conditions. *Annals of Botany*, 98, 219–226.
- Moles AT, Westoby M (2000). Do small leaves expand faster than large leaves, and do shorter expansion times reduce herbivore damage? *Oikos*, 90, 517–524.
- Nitta I, Ohsawa M (1997). Leaf dynamics and shoot phenology of eleven warm-temperate evergreen broad-leaved trees near their northern limit in central Japan. *Plant Ecology*, 130, 71–88.
- Ozawa H, Itoh K, Hori Y (2000). Shoot structure and dynamics of saplings and canopies of three deciduous broad-leaved trees of a coppice forest in central Japan. *Trees*, 14, 206–214.
- Rong L, Li K, Yan Y, Fang Y (2009). Insect biodiversity of different seasons in Chongming Island in Shanghai. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46, 772–777. (in Chinese with English abstract) [荣亮, 李恺, 严莹, 方燕 (2009). 上海市崇明岛不同季节的昆虫多样性. 昆虫研究, 46, 772–777.]
- Song YC, Wang XR (1995). *Vegetation and Flora of Tiantong National Forest Park of Zhejiang Province*. Shanghai Science and Technology Document Press, Shanghai. 1–3. (in Chinese with English abstract) [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. 1–3.]
- Sun SC, Frelich LE (2011). Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species. *Journal of Ecology*, 99, 991–1000.
- Sundarapandian SM, Chandrasekaran S, Swamy PS (2005). Phenological behavior of selected tree species in tropical forests at Kodayar in the Western Ghats, Tamil Nadu, India. *Current Science*, 88, 805–810.
- van Volkenburgh E (1999). Leaf expansion—an integrative plant behavior. *Plant, Cell & Environment*, 22, 1463–1473.
- Wang HW (2007). *Studies on Herbivory and Its Influencing Factors of Plants in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest*. PhD dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [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. 博士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Wu ZX (2006). Amount, component, and seasonal pattern of litterfall in secondary evergreen broad-leaved forest. *Journal of Mountain Science*, 24, 215–221. (in Chinese with English abstract) [吴擢溪 (2006). 人促常绿阔叶次生林凋落物数量、组成及动态. 山地学报, 24, 215–221.]
- Xie J, Wang Q, Jia X, Wu QH (2008). Study on seasonal dynamics of the insect community in common reed (*Phragmites australis*) community of Dongtan wetland, Chongming Island. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 47, 633–638. (in Chinese with English abstract) [解晶, 王卿, 贾昕, 吴千红 (2008). 崇明东滩芦苇 (*Phragmites australis*)群落中昆虫群落季节动态的初步研究. 复旦学报(自然科学版), 47, 633–638.]

- Yang L (2009). *Study on Leaves Phenology in Spring of Evergreen Broad-leaved Forest in Tiantong, Zhejiang*. Master dissertation, East China Normal University, Shanghai. (in Chinese with English abstract) [杨乐 (2009). 浙江天童常绿阔叶林植物春季叶物候研究. 硕士学位论文, 华东师范大学, 上海.]
- Yu XD, Zhou HZ, Luo TH (2001). Patterns of damage by phytophagous insects on leaves of *Quercus liaotungensis*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 553–560. (in Chinese with English abstract). [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.]
- Zhu XB, Liu YM, Sun SC (2005). Leaf expansion of the dominant woody species of three deciduous oak forests in Nanjing, East China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 128–136. (in Chinese with English abstract) [朱旭斌, 刘娅梅, 孙书存 (2005). 南京地区落叶栎林主要木本植物的展叶动态研究. 植物生态学报, 29, 128–136.]
- Zhu XB, Sun SC (2006). Leaf phenology of woody species in deciduous broad-leaved oak forests in Nanjing area, East China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 25–32. (in Chinese with English abstract) [朱旭斌, 孙书存 (2006). 南京地区落叶栎林木本植物叶物候研究. 植物生态学报, 30, 25–32.]
- Zvereva EL, Kozlov MV (2006). Consequences of simultaneous elevation of carbon dioxide and temperature for plant-herbivore interactions: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 12, 27–41.

责任编辑: 倪 健 责任编辑: 王 葳