

热带森林植物幼叶抗虫食防卫 方式研究的现状及进展

蔡志全, 曹坤芳

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 综述了热带森林植物幼叶抗虫食的研究概况, 包括(1)幼叶抗虫食的多元防卫方式, 主要有生长发育防卫、化学防卫、生物防卫和物候防卫等;(2)多元防卫方式的成本收益;(3)各种防卫方式之间的生理和生态调节, 并对当前的研究状况提出了简要评述。

关键词: 热带森林植物幼叶; 抗虫食; 防卫方式; 成本收益; 生理生态调节

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2002)05-0474-07

Advances in the studies on anti-herbivore defenses of tropical forest plant young leaves

CAI Zhi-quan, CAO Kun-fang

(*Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Academic Sinica, Mengla 666303, China*)

Abstract: Advances in the studies on anti-herbivore defense were reviewed, including mechanisms of developmental, chemical, biological and phenological defenses. The costs and benefits of defenses were analyzed and the physiological and ecological regulations of several defense mechanisms were also simply introduced.

Key words: tropical forest plants; young leaves; mechanisms of anti-herbivore defense; cost and benefits; physiological and ecological regulations

植物叶片被虫食对植物个体生长和发育有着显著和深远的影响^(1,2),并能影响植物竞争的结果和群落的组成⁽³⁾。在热带森林,每年叶产量的11%左右被虫食(被完全吃光的叶没有计算在内)⁽⁴⁾。在我国西双版纳热带次生林中,林分叶的虫食损失量占总生物量的20%以上⁽⁵⁾。有人认为热带森林植物虫食的损失大约与植物在生殖上的投入相当⁽⁶⁾。多年来,关于植物成熟叶防卫食草动物的投入和收益以及防卫和捕食的相互作用已有较多的研究,而热带植物的大多数幼叶是处于最敏感和脆弱的时期,幼

叶比成熟叶的虫食损失率大。在叶的一个生命周期中,70%的被食率发生在幼叶这个时期⁽⁴⁾。因此,在长期进化选择过程中,许多叶子防卫虫食而表现出物理、化学、物候和生物发育的防卫特征。每个适应的防卫特征是受到生态环境或自身生理机制的约束,而与其它防卫特征并不一定同时出现在一个植物种上。数十年来,科学家对热带植物幼叶抗虫食这一有趣现象进行了广泛研究,并取得了长足进展。本文主要介绍热带植物幼叶的防卫特征和成本收益、植物与抗虫食性的相互关系及其生理约束和

收稿日期: 2001-04-18

作者简介: 蔡志全(1973-),男,硕士,主要从事植物生理生态学的研究。

基金项目: 中国科学院“百人计划”和西南知识创新工程资助

生态调节。

1 幼叶高虫食的原因

近十多年来,研究者对幼叶比成熟叶有更高的虫食率有 2 个解释。一是:幼叶的硬度低和较少的纤维,因而更易被虫食和消化^(7,8)。Kursar(1992)等在巴拿马 Barro Colorado 岛上的研究发现,对于大多数植物种,幼叶的虫食性在伸展期的最后 3~5 d 急剧下降,硬度增加可能是最主要的原因之一⁽⁹⁾。然而这并不是叶伸展的唯一结果,因为这时木质化细胞壁的形成与细胞分化和扩展是不一致的。另一种解释是幼叶常有高的水分含量和有成熟叶 2~4 倍的单位重量的氮含量^(4,10),高氮含量和水分增强了植物的可食性,这个特性常常与食草动物的食物选择呈正相关。幼叶伸展时,任何氮浓度的减少都可能减少虫食率⁽¹⁰⁾。因此认为幼叶具有高营养是高虫食的主要原因。

2 幼叶抗虫食的防卫方式及成本收益的研究

由于幼叶有更高的营养价值和组织脆弱性,为了抵御食草动物的捕食,热带植物幼叶长期以来形成了相当多的防卫特征。以下主要从防卫方式及其防卫的成本收益上总结一下这些特征及研究近况。

2.1 生长发育的防卫

2.1.1 快速展叶 热带植物幼叶可以通过伸展的速度来抵御食草动物的捕食。在热带森林中,不同植物叶的伸展率有很大差别。从 Borneo、中美、非洲四个低山雨林中 200 多种最常见的耐阴木本植物来看,正伸展的幼叶叶面积平均每 5 d 增加 1 倍,其中有 4% 调查种的幼叶每 1 d 展叶面积增加 1 倍⁽¹¹⁾。叶快速展开并尽早硬化将缩短幼叶被食的时间,从而减少总的损失率。Ernest(1989)发现 *Pentagonia* spp. (Rubiaceae) 慢展叶比快展叶的虫食率和总损失高两倍多⁽¹²⁾。Aide 和 Londone(1989)研究表明由于玉蕊(*Gustavia superba*)的快速展叶,如果害虫出现在适宜的叶中,大部分虫食也仅持续 3 d 的时间,且由于叶片的硬度增加和质量下降,害虫在几天后孵化的幼虫死亡率较高⁽¹³⁾。

2.1.2 有效资源输入延缓 除了叶生长速率的变异,研究者还发现植物幼叶发育过程中延缓有价值

资源的输入也可减少不可避免的虫食损失量^(11,13)。在外观上,它常常以延缓变绿的形式表达,这种防卫方式在世界各雨林中非常普遍。

数十年来,热带植物幼叶醒目的红色已经引起科学家的兴趣,但关于这些植物幼叶不绿是由于叶绿体发育延缓的研究很少。Kursar 和 Coley(1992, 1995)的研究发现叶绿素、光合蛋白和光合酶延缓直至叶完全伸展并有硬度的有效保护作用时才形成,延缓变绿幼叶的叶绿素和 1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco)含量仅是普通绿叶的 10%~20%^(14,15)。富含脂类叶绿体膜的发育延缓意味着能量也比正常幼叶少,延缓变绿导致更低的氮和能量投入到叶绿体上。

对于一定数量的食草动物,延缓变绿的叶将丢失更少的资源,但延缓变绿的代价是在叶发育中减少了光合作用。在伸展期间的一般光合通量密度下,延缓变绿叶的光合利用率只有普通幼叶的一半。而且,在 2 个月的叶伸展期,延缓叶只吸收绿叶 65% 的辐射⁽¹⁴⁾。延缓变绿叶减少的光吸收和光合量导致更低的碳获得;因此只有通过比较普通叶和延缓叶在不同环境下的耗费和利益,才能决定延缓变绿是否有利^(9,15)。光合作用输入、呼吸作用和组织的损失必须考虑到消耗,并能通过果胶平衡测定。在一定的光强,能计算出延缓变绿的消耗。对于浅绿色叶来讲,因食草动物消耗减少的得益超过减少光合作用的代价。在强光的林窗,减少光合作用的代价高而不能补偿减少食性资源浪费的损失。而在低光环境的林下,延缓变绿的得益超过了代价⁽¹⁵⁾。

以上消费分析表明在低光和高虫食的环境下延缓变绿的植物才有得益。实际上,在光合量子流量密度小于 $20 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (1% 的全光)的环境下才能找到有延缓变绿的植物种,这个环境仅可能在热带低山雨林中,在光线较强的森林则很少见。在 Barro Colorado 岛低山雨林中,175 种最常见植物的资料表明延缓变绿几乎全在耐阴种才有出现⁽¹⁴⁾。在东南亚、非洲、巴拿马低山森林 150 种植物的调查中也仅有 1/3 的植物延缓变绿(叶绿素 $< 0.5 \text{ mg dm}^{-2}$)。延缓变绿在牛栓藤科(Connaraceae)、苏木科(Caesalpinaceae)、无患子科(Sapindaceae)中最常见,在石松科(Lycopodsaceae)和蕨类也可见到⁽¹¹⁾,且在耐阴植物中,延缓变绿的程度与叶寿命没有相关

性。尽管正常变绿种趋向于有更短叶寿命,研究者认为这种趋势是由于高光强有利于缩短叶寿命和正常变绿。另一种解释是更长寿命允许更长的周期去偿还叶建成的消耗。然而,绿叶和浅绿色叶主要在投资的时间上有区别,而在叶建成的消耗相似^[15],且事实上一般认为浅绿色叶的生长消耗比绿叶少^[9]。

有趣的是,延缓变绿不仅在世界热带雨林中常见,在热带海洋藻类也发生。当夜晚珊瑚鱼食性相对较低时,绿藻(*Halimeda*)展现出新的部分^[16],藻类在黎明变绿。陆地和海洋植物的这种巧合是在低光和高被捕食的环境下延缓变绿适应功能强有力的证据。在礁石上,光线随时间变化(即白天和黑夜),在雨林随空间变化(林窗和林下)。尽管有这些差别,在两个根本不同的生态系统里高被捕食性和低光的结合似乎同样选择延缓变绿。

2.2 化学防卫

2.2.1 次生代谢物防卫 起先,对于热带植物幼叶的次生代谢物防卫研究工作大多集中于普遍存在的酚和萜的化合物。研究者们推测植物幼叶不可能通过酚防卫,因为细胞器不可能产生酚的化合物。然而事实却相反,Coley等(1991)在81种热带植物幼叶中测定总酚和丹宁的含量几乎是成熟叶的2倍^[4]。Cranshaw(1981)也发现幼叶中的单萜和双萜的含量普遍比成熟叶高^[17]。

酚和萜的化合物是含碳而不含氮的次生代谢物,从资源分配的观点来看,当植物碳库比营养库高时,“多余”的碳一般进入以碳化合物为基础合成的次生物质防卫^[19],这是生长资源不平衡时表现可塑性的一种,也是由遗传差异决定的一种防卫方式。

除酚和萜外,热带植物幼叶含有大量其它的化学防卫物,如:皂角苷、生物碱、氨基酸、氰化物等,但这些次生代谢物研究很少。一般认为幼叶中存在的多种低分子化合物可以被重新利用或成为其它目的的资源。当幼叶变硬而受保护,不再需要高含量的防卫化合物时,这些化合物被重新利用是有益的^[19]。其次,这些低分子物质在幼叶中可能有较高的周转率^[20,21]。高周转率的物质需要不断合成以维持其正常库的规模,在短的叶伸展期内,这种合成的代价是经济的。因而,与成熟叶依赖硬化和丹

宁防卫不一样,研究者认为低分子有机物的高周转使植物的投入少,幼叶伸展过程中这种防卫化合物的合成是一种有效耗费。然而,不同物质的实际周转率研究极少。生物碱的研究一直有相互矛盾的结论,一些研究者测定它几天内有一半的周转^[21],另一些研究者在1个月多里仅测到有33%的周转^[22]。单萜被认为是以小时或天来计算周转,但这样高的周转率最近被质疑^[22,23]。因此,在精确评估植物的防卫消费之前,收集次生代谢物周转的大量证据是很有必要的。

2.2.2 花青素苷防卫 很多热带森林整个林冠绽出红、紫红、白、或淡绿色的幼叶,有人认为醒目的红色是由于植物花青素苷(Anthocyanins)的存在^[24]。自二十世纪初以来,花青素苷的作用一直是争论的热点话题,并先后出现2个假设。其一,植物花青素苷有屏蔽紫外线辐射和能吸收多余的光能而使PSII免受强光的伤害^[24,25]。然而,植物的花青素苷主要与耐荫植物有关,并仅于叶伸展时存在,紫外线屏蔽在林冠中很重要,对阴暗的林下植物并不实用^[26]。其二,最近,从食叶蚂蚁的生物分析中发现植物花青素苷有防卫真菌的作用,能保护幼叶免受真菌病原体的侵害^[27]。同时食叶者可能被它的颜色所吓住,研究者们还是认为花青素苷的发育是对病原体侵害的响应。伸展幼叶角质层很少发育,特别易于受病原体侵害。当幼叶停止伸展和角质层发育时,花青素苷在叶上消失。

其实,花青素苷紫外线保护和防卫害虫的两个假设并不互相排斥。虽然缺少关于病原体侵害相对率的证据,由于林冠成熟叶的寿命短且处于比林下较干的环境,研究者推测林冠受病原体侵害的可能性低些。

2.3 生物防卫方式——蚂蚁防卫

在热带森林里,蚂蚁与植物的互助互利关系是很普遍的现象^[4]。蚂蚁帮助植物消灭部分害虫、散播种子和传粉,植物为蚂蚁提供住处和食物。植物主动提供给蚂蚁食物的回报是为了蚂蚁防卫食草动物而得到部分保护,这种回报的“奖赏”却几乎唯一在幼叶中找到^[28],主要包括糖、脂和蛋白质。Schupp和Feener(1991)在243种植物调查中发现32%的植物幼叶对蚂蚁有回报,并具有强烈系统发育的成分^[29],大多数属有蚂蚁防卫的植物种。研究者还发

现林窗植物的蚂蚁回报是林下耐阴植物的 2 倍。对这种现象先后有 2 种假设解释, 一是认为在森林林窗中蚂蚁更普遍^[30]。但有研究发现, 蚂蚁群落的丰富度和组成在林下和林窗之间没有区别^[31], 这表明蚂蚁的存在并不增加回报。另一种假设认为林窗植物的蚂蚁回报与叶生长的物候差异有关^[8]。林窗植物幼叶比林下植物幼叶有更高连续的产量, 从而导致高蚂蚁防卫的可能性, 这增长了蚂蚁防卫食草动物的有效性^[8, 16, 32]。除了物候的差异, 林窗和林下植物在蚂蚁防卫的总投资上也有区别。林窗植物在物理化学防卫的投资少, 而在给蚂蚁回报的投资相对较大。尽管缺乏确凿的证据, 但普遍认为林窗植物蚂蚁防卫的投资相对便宜, 因为在光隙里较高的碳积累使糖和脂的合成相对容易些。

虽然目前对蚂蚁—植物相互作用的潜在机理仍缺乏认识, 研究结论大多由所得资料的推论得出, 但蚂蚁防卫为理解生物间互利作用提供了一个新的领域, 近年来一直是研究的热点内容^[33, 34]。

2.4 物候防卫

热带植物避免虫食的另一对策是改变幼叶的生长发育物候。这有 2 种方式, 一是幼叶发育转换到害虫丰富度最低时, 在干季时大多数热带森林有这个对策^[35, 36]。第二, 一个群落中, 植物幼叶生长同步可能满足食草动物的食量, 从而减少每叶的平均受损率^[31]。Lierman 等(1984)发现在非洲的一个干性森林, 伸展时间较长的叶和靠近顶端预先抽叶的个体遭受虫破坏明显高^[37]。Aide(1991, 1995)的研究同样得出在 Barro Colorado 岛 12 种与种群同步生长的植物叶平均只有在其它时间生长叶的一半被食率^[7, 38]。

尽管在虫食上有所减少, 但植物叶同步生长的损失相当大。1 年只抽叶 1~2 次, 因此资源必须存贮在抽叶的间歇期。这种贮存防卫资源是一种直接浪费, 它直接延缓叶的光合作用。

植物叶同步性生长的选择是否由于食草动物的压力一直有激烈的争论^[4, 39], 但非生物因子在同步性中也有很重要的作用。因为在热带森林, 抽叶的主要阶段常常与雨的开始联系一起的。当然, 对这个规律仍缺少统一的认识。

利用消耗—获利 (Cost-Benefit) 分析方法研究植物对生长繁殖和防卫的资源分配把植物生理生

态学和生物化学紧密地联系起来, 反映当代植物生理生态学取得重大进展的另一侧面。进行营养生长、繁殖和防卫食草动物时, 植物面临对资源的最佳分配选择。这种选择受植物生活史特点、环境资源、形态特征和生长速率的影响。目前大多数结论是从理论的推导得出较为合理的防卫对策。一般认为, 次生代谢物和花青素苷防卫投入少, 并在一定程度上对害虫有负面作用, 是植物积极的防卫方式, 而延缓有效资源的输入和物候防卫是躲避虫食的被动防卫方式。依赖蚂蚁的生物防卫方式投入也少, 对植物本身的利益大, 是利用生物间相互关系最为理想的防卫方式。而在实际研究过程中, 往往是通过经验方法测定生长繁殖和虫食损失的量, 估计植物在繁殖功能和防卫食草动物上的消耗。但由于被完全吃光的叶没有计算在内, 且不同植物叶子的寿命差异很大, 害虫破坏的时间尺度很难确定, 而某些植物的某些繁殖结构具有一定的光合能力, 所以这种方法有一定的误差, 常常会对虫食的损失估计过低。

3 幼叶抗虫食防卫方式的生理约束和生态调节

假如幼叶有特别高的虫食率, 一个可能的对策是适应用上述全部的防卫方法。然而, 在单一种很少见到全面的防卫方式。实际上, 只有一部分防卫方式会同时发生。描述防卫的同时, 也表明对任一植物有限制防卫可能性的生理约束和生态调节。

3.1 展叶、氮和硬化

幼叶快速扩展和低氮含量可减少虫食破坏, 但这两者之间存在矛盾。因为叶的快速伸展需要高活性的酶去完成叶的形成。从生理上看, 幼叶在低蛋白含量的条件下快速扩展是不可能的。

叶子变硬是最理想的防卫方式之一。尽管幼叶比成熟叶更柔软, 不同植物幼叶之间硬度仍有较大的变化。有高硬度叶的植物, 由于细胞壁更大程度的硬化而扩展较慢。同时, 快伸展叶和慢伸展叶虽在硬度的区别对食草动物有影响, 但这对大昆虫的影响很小。因此, 硬化防卫有一定的局限性, 幼叶必需依赖其它的防卫方式。

3.2 展叶、次生代谢物的合成和延缓变绿

快速扩展和次生代谢物的化学防卫可能是植

物幼叶两种有效的防卫方式,在扩展率和化学防卫之间的调节将对食草动物种群动态和生活史对策有重要意义。快速伸展叶的植物更能逃避专性食草动物的捕食,但由于它们有更高的可食性,主要被普通食草动物所取食。相反,慢扩展的幼叶有很多化学防卫,将更多成为能对付次生代谢物的专性食草动物的目标^[22]。另外,在慢展叶中,高含量的化学防卫物也意味着食草动物幼虫的发育减慢,它的天敌有更高控制食草动物种群的可能性。这种来自其它捕食者的压力可以阻止食草动物数量迅猛增长。

实际上,高含量的次生代谢物防卫与快速扩张是不可能同时出现的^[32]。第一,由于生长所需的资源和能量竞争,幼叶防卫物质的产生可能减少叶发育速率,即使每天幼叶加倍的简单构成也需要很多的代谢细胞器^[40]。第二,在快速扩展的幼叶中,细胞器产生次生代谢物很难,或消费较大^[19]。另外,防卫次生代谢物导致的自毒在很大程度上是不会发生,但在快速扩展的幼叶中实际测定到相当高的浓缩丹宁含量^[8],这些化学防卫物对植物的生长有负面影响。因此,植物在展叶和次生代谢物合成间的协调有利于防卫虫食的同时又不影响自身的生长发育。

较慢伸展的叶正常变绿,而快速伸展的叶延缓变绿。至少有 2 个可能性解释这种现象。第一,在叶内有限资源的竞争意味着快展叶不可能同时发育光合作用机构,因此有约束地限制伸展叶的资源输入^[10]。同时,韧皮部的传导率受筛管大小和数量的影响,研究者认为有如此高资源传输率的植物一定有其独特的形态特点,如较大横断面^[11]。当然,对于整个植物,资源不足导致叶输入资源的限制似乎不可能。延缓变绿的叶构建要用一个稍长的时期完成,且大约 10~20 d 的时间似乎不够从当瞬间光合作用提供资源。尽管还缺少精确评估这些生理约束的证据,但还是认为叶资源输入的物理性限制对资源有效性有影响。第二,变绿和扩展的负相关性是快展叶对高捕食性的选择,延缓变绿作为使捕食影响最小化的一种方式。如果在慢展叶中没有生理约束阻止延缓变绿,可能是不利的。如果慢展叶遭受的破坏少,而植物没有得到好处而为延缓变绿付出投资则没有意义的。因此,所看到叶伸展和延缓变绿的相关可能是生理约束和生态调节共同作用

的结果。另外,植物有约束地限制伸展叶资源输入的同时也减少了次生代谢物的合成,依赖次生代谢物防卫和延缓有效资源的输入一般在一种植物不同时出现。

3.3 伸展和蚂蚁防卫

伸展叶中产生蚂蚁的回报(特别是植物的蜜腺和食物体),这种在回报的投资与快速伸展可能竞争资源。但许多研究发现,有蚂蚁防卫和没有蚂蚁防卫植物种之间没有扩展率的区别^[8,29,38],这个结论与蚂蚁回报相对便宜的观点是一致的。蚂蚁回报的投资不明显影响叶的快速伸展,有效的蚂蚁防卫依赖于蚂蚁连续的保卫作用,连续叶生长有利于蚂蚁防卫的完善进化。因此依赖蚂蚁防卫是植物相互作用中一方得到“纯”利益的典范。而在没有蚂蚁防卫的情况下,有些种甚至不能存活^[39],同时,由于蚂蚁的防卫作用,以至它几乎失去产生化学物质防卫的能力^[34,40]。

3.4 展叶和物候

在仅有短期干季的森林里,昆虫的丰富度并没有急剧下降,为避免虫食的季节转换是否是一种有效对策目前尚不清楚^[41]。不象变绿和次生代谢物合成,物候的变化不影响叶伸展率。幼叶的同步生长包括大量贮存资源的固定,但这是在整个植物水平,而在单个叶间并不产生资源分配竞争^[42]。在幼叶生长中,植物幼叶的同步程度与叶扩展速度呈高度正相关,如果快扩展叶遭受高的虫害率和化学防卫明显减少,选择同步性作为另一种保护则更为现实而并不奇怪。

4 有效资源和防卫对策

尽管不同的热带雨林在许多生物因子和非生物因子方面相似,但在有效资源的细微差别对植物虫食防卫对策产生不同的影响。Mulkey 和 Chazdon (1996)在 3 个有相对肥沃土壤的森林中,发现在较为营养缺乏的生境,幼叶明显硬些和更绿些,所遭受的捕食也低些^[11]。如果校正海拔和温度因子的影响,在不同生境的伸展率没有明显的差异。这个规律表明在营养缺乏的生境,为了最小化食草动物的影响,避免有效资源的损失,叶是依赖较好的化学保护和硬度防卫^[32,42],快速伸展和延缓变绿不是主要的防卫方式。事实上,有快速伸展叶的植物(如牛

栓藤科、苏木科、无患子科)在营养缺乏的生境很少见。

综上所述,热带植物幼叶抗虫食的防卫特征一直引起人们的研究兴趣,多年来对抗捕食的多种防卫方式已有初步的认识,但研究得还不够深入。主要表现在:(1)植物防卫食草动物的同时也改变了害虫的食物习性,害虫食物幅度的变化会对植物产生怎样的影响仍缺乏认识。(2)害虫的取食对森林生态系统的营养循环、群落的生物多样性、以及每个生物有机体有不可忽视的影响,这方面的研究较少。(3)昆虫的发育受降雨和温度的影响,热带雨林干季的长短往往对昆虫的数量有影响,环境因子对热带森林虫食损失的这种作用少见报道。(4)多种防卫理论及假设还没有形成明确完整的学说体系,对植物主动的防卫反应、各种防卫机制之间的协调机理了解还不够,尤其是对幼叶抗虫食和昆虫的协同进化关系研究较少。因此,随着研究的深入,这些方面研究的进一步加深将更好地形成热带植物幼叶抗虫食的完整内容。

参考文献:

- [1] Marquis R J. Selective impact of herbivores. *Plant Resistance to Herbivory and Pathogens*[M]. University of Chicago Press, Chicago. 1992. 301—325.
- [2] Marquis R J, Baraker H E. Plant-herbivore interaction: Diversity, specificity, and impact. *Ecology and Nature History of a Neotropical Rainforest*[M]. University of Chicago Press, Chicago, 1994. 263—281.
- [3] Dirzo R, Miranda A. Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory. *Plant-Animal Interactions: Evolution Ecology in Tropical and Temperate Regions*[C]. John Wiley and Sons, N. Y. 1991. 273—287.
- [4] Coley P D, Aide T M. Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. *Plant-Animal Interactions: Evolution ecology in tropical and temperate regions*[C]. John Wiley and Sons, N. Y. 1991. 25—49.
- [5] 唐建维, 张建侯, 宋启示, 等. 西双版纳热带次生林生物量的初步研究[J]. *植物生态学报*, 1998, **22**: 489—498.
- [6] Bazzaz R A, Chiariello N R, Coley P D, *et al.* Allocating resources to reproduction and defenses [J]. *Bio-science*, 1987, **37**: 57—58.
- [7] Aide T M. Synchronous leaf production and herbivory in juveniles of *Gustavia superba*[J]. *Oecologia*, 1991, **88**: 511—514.
- [8] Coley P D. Herbivory and defensive characteristics of species in a lowland tropical forest [J]. *Ecological Monographs*, 1983, **53**: 249—233.
- [9] Kursar T A, Coley P D. Delayed greening in tropical leaves: An antiherbivory defense [J]. *Biotropica*, 1992, **24**: 256—262.
- [10] Kursar T A, Coley P D. Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rainforest species: Implications for herbivory[J]. *Biotropica*, 1991, **23**: 141—150.
- [11] Mulkey S S, Chazdon R L. *Tropical Forest Plant Ecophysiology* [M]. New York: An International Thomson Publishing Company, 1996. 315—326.
- [12] Ernest K A. Insect herbivory on a tropical understory tree: Effects of leaf age and habitat[J]. *Biotropica*, 1989, **21**: 194—199.
- [13] Aide T M, Londone E C. The effects of rapid leaf expansion on the growth and survivorship of a lepidopteran herbivore[J]. *Oikos*, 1989, **55**: 66—70.
- [14] Kursar T A, Coley P D. The consequences of delayed greening during leaf development for light absorption and light use efficiency[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 901—909.
- [15] Kursar T A, Coley P D. The cost of leaf construction in shade-tolerant rainforest plants[J]. *American Naturalist*, 1995, **141**: 421—435.
- [16] Hay M, Paul V. Can tropical seaweed's reduce herbivory, by growing at night? Diel patterns of growth, nitrogen content, herbivory and chemical versus morphological defenses[J]. *Oecologia*, 1988, **75**: 233—245.
- [17] Crankshaw D R, Langenheim J H. Variation in terpenes and phenolics through leaf development in *Hymenaea* and its possible significance to herbivory [C]. *Biochemical Systematic and Ecology*, 1981. **9**: 115—124.
- [18] Denslow J S, Schultz J C, Vitousek P M, *et al.* Growth response of tropical shrub to treefall gap environment[J]. *Ecology*, 1990, **71**: 165—179.
- [19] Coley P D, Bryant J P, Chapin F S. Resource avail-

- ability and plant anti-herbivore defense[J]. *Science*, 1985, **230**: 895—899.
- [20] Baldwin I T, Karv M J. Allocation of N15 from nitrate to nicotine; Production and turnover of damage-induced mobile defense[J]. *Ecology*, 1994, **75**: 1703—1713.
- [21] Ronbinson T. Metabolism and function of alkaloids in plants[J]. *Science*, 1974, **184**: 430—435.
- [22] Gershenzon J, Murtagh G J. Absence of rapid terpene turnover in several diverse species of terpene-accumulating plants[J]. *Oecologia*, 1993, **96**: 583—592.
- [23] Mihaliak C A, Gershenzon J. Lack of rapid monoterpene turnover in rooted plants: Implications for theories of plant chemical defenses[J]. *Oecologia*, 1991, **87**: 373—376.
- [24] Gould K S, Kuhn D N. Why leaves are sometimes red? [J]. *Nature*, 1995, **378**: 241—242.
- [25] Caldwell M. Plant responses to ultraviolet radiation. *Physiological Ecology*[M]. Springer-Verlag, Heidelberg. 1981. 179—197.
- [26] Lee D W, Lowry J B. Young leaf anthocyanin and solar ultraviolet[J]. *Biotropica*, 1980, **12**: 5—76.
- [27] Coley P D, Aide T M. Red coloration of tropical young leaves: A possible antifungal defense? [J]. *Journal of Tropical Ecology*, 1989, **5**: 293—300.
- [28] Huxley C R, Cutler D F. *Ant-Plant Interactions* [M]. Oxford: Oxford University Press, 1991.
- [29] Schupp E W, Feener D H. Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. *Anti-plant Interactions*[M]. Oxford: Oxford University Press, 1991. 175—197.
- [30] Bentley B. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, **8**: 407—427.
- [31] Feener D H, Schupp E W. Effects of treefall gaps on the patchiness and species richness of neotropical ant assemblages[J]. *Ecology*, 1995, **31**: 321—328.
- [32] Mckey D D. Interaction between ants and leguminous plants. *Advances in Legume Biology* [C]. Missouri Botanical Gardens, 1992.
- [33] Bronstein J L. The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism[J]. *Biotropica*, 1998, **30**(2): 150—161.
- [34] Cronin G. Between-Species and temperature variation in Acacia-Ant-Herbivore interactions[J]. *Biotropica*, 1998, **30**(1): 135—139.
- [35] Aide T M. Dry season leaf production: an escape from herbivory [J]. *Biotropica*, 1992, **24**: 532—537.
- [36] Murali K S, Sukumar R. Leaf flushing phenology and herbivory in a tropical dry deciduous forest, southern Indian [J]. *Oecologia*, 1993, **94**: 114—119.
- [37] Lierman D, Lieberman M. The causes and consequences of synchronous flushing in a dry tropical forest[J]. *Biotropica*, 1984, **16**: 193—251.
- [38] Aide T M. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community[J]. *Ecology*, 1993, **74**: 455—466.
- [39] Janzen D H. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America[J]. *Evolution*, 1973, **20**: 249—275.
- [40] Rehr S S, Feeny P P, Janzen D H. Chemical defence in Central American non-ant-Acacias[J]. *Journal of Animal Ecology*, 1983, **42**: 405—416.
- [41] Wolda H. Insect seasonality: why[J]. *Annual Review of Ecological System*, 1988, **19**: 1—18.
- [42] Coley P D. Costs and benefits of defense by trannis in a Neotropical tree[J]. *Oecologia*, 1986, **70**: 238—241.