

# 植食性哺乳动物与植物协同进化研究进展

李俊年, 刘季科\*

(浙江大学生命科学院, 杭州 310012)

**摘要:**从动物-植物协同进化模式、植物对动物采食反应及动物对植物防卫的适应对策等方面综述了以植物次生化合物为媒介的植食性哺乳动物-植物协同进化的研究进展。动物与植物的协同进化模式包括成对协同进化、扩散协同进化、躲避-辐射协同进化、多样性的协同进化、平行分枝进化、互惠进化等模式。植物不仅以超补偿反应、物理防卫作为对植食性动物采食的应答, 延长植食性动物的觅食时间, 降低植食性动物的觅食效率, 更能以其派生的次生化合物抑制动物的摄食, 进而影响其消化、代谢及生长等生理生态特征。动物通过改变觅食行为, 调整对各食物项目的相对摄入量, 减少次生化合物的摄入量; 动物还通过氧化、还原、络合、改变消化道内环境、形成相应的降解酶、改变代谢率等途径降低次生化合物对其的负作用。

**关键词:**植物次生化合物; 植食性哺乳动物; 植物; 协同进化

## Proceeding of Coevolution of Mammalian Herbivores and Plant Mediated by Plant Seondary Compounds

LI Jun-Nian, LIU Ji-Ke\* (College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(12): 2186~2193.

**Abstract:** The proceeding of coevolution of mammalian herbivores and plant mediated by plant secondary compounds was reviewed, based on the modes of coevoluton of animal-plant. Coevolution is viewed as "evolution of a trait of one species in response to a trait of another species, which trait itself has evolved in response to a trait in the first species". The modes of coevolution of animal-plant includes pairwise coevolution, diffuse coevolution, escape-radical coevolution, diversifying coevolution, parallel cladogenesis (cospeciation), reciprocal evolution et al. Pairewise coevolution requires that the participants exhibit evolutionary interactions over long periods of time. Diffuse coevolution and herbivore adaptation to plant metabolites may occur over long or relatively short periods depending on the intensity of interaction. Coevolution may or may not involve cospeciation. Possibly the only consistent aspect of definitions for evolution is the requirement for some form of reciprocity of evolutionary change.

Many plants increase their growth and canopy photosynthetic to overcompensation the grazing of herbivores. The density of prickles, thorns and production of secondary compounds in plants can be increased by the browsing of mammalian herbivores. Herbivores must carefully manipulate the plant in their mouths to avoid the thorns and spines. This may reduces the rate at which the plant can be harvested in two ways. First, to avoid spines, herbivores must spend more time plucking and chewing plant. Second, the thorns and spines force the herbivores to pluck smaller items from the plant, which reduces the amount of food the herbivore ingests per unit time.

Plant chemical defense is one of ways that plants avoid from mammalian herbivory. Such chemical defense involves the elaboration and accumulation of organic substances. The substances may be bitter-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(39970133); 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站资助项目

收稿日期: 2001-04-06; 修订日期: 2002-02-10

作者简介: 李俊年, 男, 甘肃民乐人, 博士, 副研究员。主要从事动物营养生态学与进化生态学研究。方数据

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liujike-228@163.com

tasting, poisonous, offensive odor. Plant secondary compounds affect digestibility, metabolism or toxic to mammalian herbivores, and reducing the preference for herbivores.

If plant poisons are defense mechanisms, it would be logical to assume that coevolution has occurred in herbivores to prevent their being poisoned by plants. Some of possible evolutionary strategies in herbivores used to deal with plant secondary compounds are made up two parts: the animal's behavior and its physiological capability. Herbivores may avoid plants containing chemical defenses; limited consumption of secondary chemicals, or select the plants containing particular chemicals. Feeding behavior of mammalian herbivores depends on the individual mammal's capability of detoxifying and /or tolerating the biological effects of particular individual or combinations of plant secondary compounds. There are at least six physiological mechanisms for diminishing the activity of plant secondary compounds: (1) formation of a less reactive complex, (2) modification of the environment to inhibit reactions, (3) degradation, (4) addition of functional groups, (5) conjugation to change solubility, (6) alteration of metabolic rate.

Energy of mammalian herbivores evolve as a last line of defense against the extensive array of toxic substances that exist in the environment in the form of secondary compounds and venoms.

**Key words:**coevolution; herbivore mammalian; plant secondary compounds

文章编号:1000-0933(2002)12-2186-08 中图分类号:Q958.12 文献标识码:A

植物与植食性动物在长期协同进化(coevolution)过程中,植物形成一系列的防卫机制,植食性动物则进化形成相应的适应对策<sup>[1]</sup>。一些研究表明,以植物次生化合物为媒介,探讨植物与植食性哺乳动物的协同进化模式为进化生态学及营养生态学极为活跃的研究领域<sup>[2,3]</sup>。

有关动物-植物系统相互作用的早期研究,主要集中于授粉生物学和植物-植食性昆虫的相互作用<sup>[4]</sup>。植物次生化合物对昆虫的觅食<sup>[5]</sup>、生长、繁殖及存活均有显著的抑制作用<sup>[6,7]</sup>。同时,又为昆虫种群动态的重要调节因子<sup>[8,9]</sup>。而以次生化合物为媒介,探讨植物-植食性哺乳动物系统相互作用研究则甚少<sup>[10,11]</sup>。本文试图论述以植物次生化合物为媒介,植物与植食性哺乳动物的协同进化模式,及该领域的最新研究进展,以期对我国动物-植物系统相互作用的研究有所裨益。亦为草地生态系统有毒植物控制,濒危物种的保护,提供可靠的生态学理论基础。

### 1 植食性动物-植物系统的协同进化模式

自 Mode<sup>[12]</sup>在研究植物与真菌病原体基因相互作用的种群遗传学模型中首次提出协同进化(coevolution)的概念以来,特别是 Ehrich 和 Raven<sup>[13]</sup>发表在 Science 上的“蝴蝶与植物:协同进化研究”一文,使这一概念倍受生态学家的关注,尤其是在植食性昆虫与植物相互关系的研究中,经常涉及到协同进化。同时,这一概念也广泛用于其它物种间相互作用的研究中。Thompson<sup>[14]</sup>指出,拮抗相互作用(antagonistic interactions)可促进植食性昆虫与植物的适应辐射(adaptive radiation)。然而,Ehrich 和 Raven<sup>[13]</sup>论述的协同进化较 Mode<sup>[12]</sup>提出的协同进化意义更为广泛。在现代生态领域,有关协同进化的概念和模式甚为复杂。

Thompson<sup>[15]</sup>提出成对协同进化(pairwise coevolution)的概念。这种进化意指相互作用的两个,或多个物种的相互适应反应;或一个物种的性状作为对另一物种性状的反应而进化,而后一物种的这一性状本身又是作为前一物种性状反应而进化。描述捕食者与猎物,植食性动物与植物以及寄生者与宿主的协同进化大都属于此类模式,此类模式亦称谓专性协同进化(specific coevolution),相似的还有协同进化军备竞赛(coevolutionary arms race)<sup>[16]</sup>。

Futuyma<sup>[17]</sup>建立了扩散协同进化(diffuse coevolution)的概念。扩散协同进化为在生态学特征相近的两类动物中,万类数据另一类物种选择的互惠适应(reciprocal adaptation)。在长期的协同进化过程中,许多植食性昆虫的食物选择使禾本科植物产生次生化合物,而一些昆虫则通过进化,适应禾本科植物形成的

次生化合物,选择摄食此类植物。尽管,扩散协同进化普遍存在于自然界。但尚未对其进行详尽的描述。

躲避-辐射协同进化(escape-radical coevolution)这一概念是由 Thompson<sup>[14]</sup>提出的,它的含义是一种植物新防卫性状的进化使其免受以前植食性动物的摄食,而只有适应这种防卫性状的植食性动物才能利用这种植物,从而,使物种数增多(表 1),蝴蝶与植物之间的协同进化即属于这种类型<sup>[13]</sup>。

表 1 以植物次生化物为媒介的植食性哺乳动物-植物系统协同进化\*

Table 1 Coevolution of mammalian herbivore-plant system mediated by plant secondary compounds*		
协同进化次序	植物反应	动物反应
Coevolution order	Plant response	Animal response
1	毒素 1 的合成与积累 Synthesis and accumulation of toxin 1	所有物种回避 Avoidance by all species
2	继续合成 Continual synthesis	少数物种适应,大多数物种回避 Adaptation by few species Avoidance by most species
3	仅在有限的捕食压力条件下存活 Survival with only limited predation pressure	毒素 1 成为适应物种的觅食诱食剂 Toxin 1 become feeding attractant to adapted species
4	—	大多数物种适应,引起觅食压力 Most species become adapted, causing herbivore pressure
5	毒素 2 合成和积累 Synthesis and accumulation of toxin 2	所有物种回避 Avoiding by all species
6	继续合成毒素 1 和毒素 2 Continued synthesis toxin 1 and toxin 2	少数物种适应,大多数物种回避 Adaptation by few species, Avoidance by most species

\* 更进一步的 过程,包括植物中毒素 1 消失,同时,进一步合成更有效的毒素 3、4。 Further events might include the disappearance of toxin 1 from the plant and the synthesis of further more effective toxins 3、4

在以植物次生化物为媒介的条件下,植食性哺乳动物-植物系统的协同进化过程中,需要动物个体降解及排泄植物合成和积累的毒素,动物才能以该种植物为食;随之,动物进化并逐步适应毒素,动物则对植物的摄食压力增大,而植物对过度摄食压力的响应为合成第 2 种次生化合物,与第 2 种次生化合物协同保护植物免受动物摄食。新的动物种形成,适应受双重保护的植物,并以此为食。

Townsend<sup>[18]</sup>曾提出多样性的协同进化(diversifying coevolution)。此种协同进化认为,相互作用的两物种间,一物种可诱使另一物种形成新种或协同物种形成;同时形成的物种可能是物种间相互作用偶然形成的副产物。亦为协同物种形成(cospeciation)。在自然界。相互作用的植食性昆虫与植物间的协同进化即属于此种格局,某些植食性昆虫同时也是植物的专一授粉者。

在一定程度上,昆虫群体内部的遗传关系是其宿主间遗传关系的反映因此,进入 20 世纪 90 年代,Futuyma 和 Kesse<sup>[19]</sup>提出平行分枝进化(parallet cladogenesis)的概念。此种概念的意义为在平行分枝进化内,亲缘相近物种的趋异性几乎同时发生,与协同物种形成相同,平行分枝进化可能为附带性的或偶然发生的,但并非皆为协同进化的结果。

对植食性动物与植物协同进化的研究主要在植食性昆虫与植物的相互作用中进行。由于植食性哺乳动物的食性泛化,且活动能力强,因此,此类动物与其它物种之间并未显示出成对协同进化所期望的专性协同作用及和协同物种形成,从而使涉及植食性哺乳动物的此类研究甚为贫乏。Thompson<sup>[14]</sup>已报道的植食性哺乳动物和植食次生化物的互惠进化(reciprocal evolution),似乎应为扩散协同进化。对此研究较为深刻者为大型植食性哺乳动物与禾本科植物的相互作用。McNaughton<sup>[20]</sup>认为,有蹄类动物和牧草同时扩散,动物消化系统的进化有利于其以禾本科植物为食,而有蹄类动物的摄食则能促进禾本科植物的生长。

植食性动物的食性越特化,与植物的协同进化潜力越大。若以植物的根、叶、果实、种子为类别,则植食性哺乳动物为食性泛化类群。若以植物种类或所含植物次生化合物分类,则分布区重叠的哺乳动物以其对植物的特化摄食与资源分配<sup>[21]</sup>。在植物次生化物为媒介的条件下,植食性哺乳动物与植物的相互作用是决定二者协同进化的关键<sup>[22]</sup>。

## 2 植物对食草动物采食的反应

### 2.1 植物对食草动物采食的超补偿反应

某些植物在受到动物采食后所表现出的生物量、无性繁殖体或种子产量增加的现象,称为植物的超补偿反应(plant overcompensation response)。食草动物在一定程度上采食植物,不仅不危害植物的生存和生长,相反,还会对植物的生长发育有促进作用,该促进作用可以弥补植物因食草动物采食造成的营养和生殖的损失<sup>[23]</sup>。一些研究表明,取除了顶端生长点的植物产量高于未受伤害的对照植物<sup>[24,25]</sup>。烟青虫(*Chloridea assulta*)咬食烟草或棉花顶尖后,运集中心由植株顶端移向侧生叶片,从而使烟草或棉花产量得到提高,品质也有所改善<sup>[26]</sup>。食草动物的采食还可以去除植物的衰老组织。这些衰老组织不仅不能进行有效的光合作用,而且呼吸消耗植物的营养资源,并且遮荫而阻止下部枝叶的产生和生长。当这些衰老组织被食草动物采食后,即有利于植物的再生<sup>[27]</sup>。

当有动物放牧时,动物“吃割”植物地上组织被及践踏植物残体,并以粪尿形式滋养土地,把种子踩入土中。由此可见,动物的采食不仅加速土壤-植物系统的养分循环,提高土壤肥力而诱导植物的超补偿,还能调节植物种间关系,使草地生态系统的植被保持一定的稳定性<sup>[28]</sup>。

植物对食草动物采食的超补偿反应的另一种解释为动物唾液促进植物生长的假说。根据 McNaughton<sup>[29]</sup>报道,塞伦盖提大草原的牧草经角马(*Connochaetes*)采食后,牧草生长速度明显加快。他用围栏的方式,把角马拒于栏外,观察有放牧和不放牧的两种情况下植物生物量的变化,结果发现,在角马原来吃过草的样地中,植物的生物量恢复得很快,长出短而茂密的牧草叶子,而未被吃过的样方内,植物的生物量反而有所下降。Dyer 和 Bokhari<sup>[30]</sup>发现,经蝗虫(*Acrididae*)采食的格兰马草(*Bouteloua gracilis*)分蘖数量较机械切割的格兰马草的分蘖数量多。而另一些研究则与此相反<sup>[31]</sup>。

### 2.2 植物对食草动物采食的防卫反应

植物不仅与周围其它植物竞争养分、水分及阳光,且还受微生物、植食性昆虫、爬行类、鸟类及食草动物的摄食。因此,植物为防止植食性动物的摄食,不仅形成坚硬的角质层,针、刺、钩、针毛等进行物理性防卫(physical defense),以延长植食性动物的觅食时间,降低植食性动物的觅食效率,更能以其派生的次生化合物抑制动物的摄食,进而影响其消化、代谢及生长等生理生态特征(图 1)<sup>[4,32]</sup>。

Karban 和 Byers<sup>[33]</sup>指出,由于食草动物的摄食作用,诱使受损植物形成或强化针、刺、钩等物理防卫及次生化合物的化学性防卫。由于食草动物的摄食作用,诱使植物防卫性化合物含量增加,从而降低植物作为动物食物的质量,防御食草动物的摄食。而蚜虫(*Aphidodae* sp.)对欧洲杨(*Populus tremula*)<sup>[34]</sup>,欧洲兔对白桦的摄食均可引起植物次生化合物的含量升高<sup>[35]</sup>。大量的研究表明,植物次生化合物对植食性哺乳动物的食物摄入量<sup>[36]</sup>、蛋白质利用率<sup>[1]</sup>、生长速率<sup>[37]</sup>均具有显著的抑制作用。Thomas 等<sup>[38]</sup>以含 6%没食子酸的食物饲喂草甸田鼠(*Microtus pennsylvanicus*),处理组较对照组的 BMR 增高 13.6%~22.6%。Freeland 等<sup>[39]</sup>以 5%的单宁酸食物饲喂小白鼠 7~9d 后,发现实验个体的肾脏盘状小球较对照组显著增大,且小肠对钠的吸收明显下降。Iason 和 Palo<sup>[4]</sup>将富含酚类化合物的白桦枝条萃取物加入美洲兔(*Lepus americanus*)的食物中,发现美洲兔的尿液中  $\text{Na}^+$  分泌量增加,严重影响实验个体的钠平衡状态。Panter 等<sup>[40]</sup>以富含生物碱的黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)饲喂怀孕母羊,并利用超声波定期检测母羊体内胚胎的发育状况,结果发现摄食棘豆的母羊,胚胎发育延迟,胎儿和子宫血管发育不良,胎儿畸形、死胎和流产现象增加。Ellis 等<sup>[41]</sup>则发现,摄食棘豆属植物的怀孕母羊,血清孕酮含量显著下降,初生羔羊的死亡率 and 畸形率增加。

## 3 植食性哺乳动物对植物化学防卫的适应对策

### 3.1 行为适应

在自然界,植食性哺乳动物在觅食过程中,选择能满足其对能量、蛋白质及水分等营养因子需求的植物,同时也摄入了一定的植物次生化合物。植物次生化合物不仅能影响动物的消化和代谢,而且还影响植食性哺乳动物的选择 and 觅食行为。

Provenza 等<sup>[42]</sup>认为,动物能将食物滋味与其食物摄入后的反馈加以联系,通过觅食行为的改变,调整

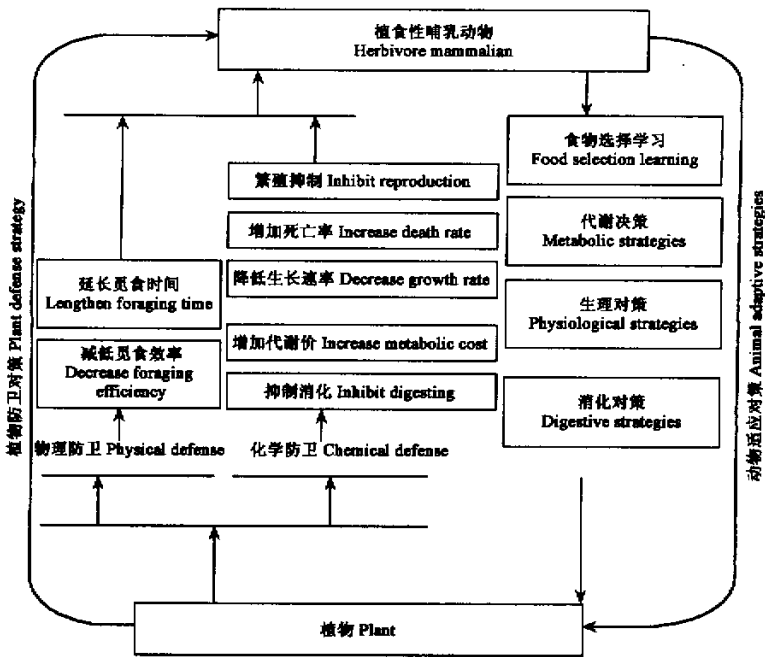


图 1 动物-植物系统协同进化模式

Fig. 1 Model of coevolution of animal-plant system

对各食物项目的相对摄入量。Lawler 和 Foley<sup>[43]</sup>发现,卷尾袋貂(*Pseudocheirus peregrinus*)对含有萜类化合物的桉树枝叶,根据枝叶的气味调整其摄入量。Wang 和 Provenza<sup>[44]</sup>的研究表明,小山羊选择未经氯化锂处理的食物,避食具有苦味的食物,还能通过改变口量大小与每口食物的处理时间,降低次生化合物的摄入量。Laycock 等<sup>[45]</sup>和 Harborne<sup>[46]</sup>认为,由于植物含有次生化合物,而使之具有特殊的滋味。单宁酸具有涩味,类黄酮和生物碱则具有苦味。因此,植食性动物可根据食物滋味调整各类食物的摄入量,从而降低植物次生化合物的相对摄入量。Tahvanainen 等<sup>[47]</sup>的研究发现,山地兔(*Lepus timidus*)喜欢摄食植物次生化合物含量低的幼嫩柳树(*Salix* spp.)枝叶,拒食次生化合物含量高的老枝条,同时,山地兔对柳树枝条的摄入量与枝条中酚类化合物的含量呈负的相关关系。

3.2 生理适应

植食性哺乳动物在其消化道能将植物次生化合物形成络合物,降低其对动物的毒害作用。Brett 等<sup>[48]</sup>指出,植物次生化合物在动物消化道内可与其他化合物形成非共价络合物,使其灭活或活性降低。由于络合的化合物活性低,难于被动物吸收,可经粪便排出体外<sup>[49,50]</sup>。Robbins 等<sup>[51]</sup>发现,驯鹿(*Ovis aries*)和美洲黑熊(*Ursus americanus*)的唾液蛋白可与食物中单宁酸络合,形成沉淀或难溶解的化合物。在这两种动物的唾液蛋白中,对单宁具有很高的亲和力的脯氨酸含量达 40%,能减少必需氨基酸与单宁酸形成络合物<sup>[52]</sup>。Freeland 等<sup>[53]</sup>的研究表明,单宁酸食物处理小家鼠 4d 后,实验个体的腮腺重量较对照组个体增大 700%,且唾液腺分泌的唾液量增加,唾液中脯氨酸含量较高。

植物次生化合物的化学活性随环境温度、pH 值和溶液极性而有差异。动物可通过改变消化道环境,使植物次生化合物的化学活性发生大的改变,以降低其作用。这种反应在植食性哺乳动物尚未被广泛研究,但植食性昆虫则广泛采用这种对策防止单宁-蛋白质络合物的形成<sup>[54]</sup>。当烟草天蛾(*Manduca sexta*)取食



富含单宁酸的桉树枝叶时,则调整其肠道 pH 值,分泌小肠表面活性物质,降低蛋白质与单宁的络合<sup>[55]</sup>。

当植物次生化合物经动物肝脏线粒体酶系统降解及络合的过程中,先将其氧化、还原、水解,降低或增加其活性;其次,将其与体内代谢物络合增加活性,并被排出体外<sup>[56,57]</sup>。Foley<sup>[36]</sup>在野外围栏的条件下,以桉树的枝叶或人工食物饲喂卷尾袋貂,发现处理组动物尿中铵态氮和葡萄糖醛酸含量分别为对照组的 10 倍及 12 倍。

植食性哺乳动物对植物次生化合物的间接适应对策是降低其 BMR 及食物的摄入,以降低对植物次生化合物的总摄入。卷尾袋貂和树袋熊(*Phascolarctos cinereus*)的 BMR 仅为相同体重有胎动物的一半<sup>[58]</sup>。

过敏是哺乳动物进化形成的最后一道防线,防卫以植物次生化合物和毒液形式存在于周围环境中的各类有毒化合物。然而,典型的非免疫防卫仅能防御几类毒素,免疫系统则能根据各种毒素特定的分子构型进行微调。动物对有毒物质通常都具有过敏反应。在以 IgE 抗体为媒介的典型过敏反应是机体肥大细胞释放的药理性化合物引起呕吐和腹泻、咳嗽、流泪、打喷嚏或瘙痒,这些反应有助于机体回避能触发过敏的毒素<sup>[59]</sup>。动物通常能避食引起上述过敏反应的物质。

总之,以植物次生化合物为媒介,探讨动物-植物协同进化的研究日益广泛,涉及到植物-昆虫,植物-鸟类,植物-鱼类及植物-植食性哺乳动物的协同进化模式;甚至利用分子生物学技术,探讨植物-植食性哺乳动物协同进化的研究也在进行。为揭示植物-植食性小哺乳动物间的协同进化,作者正在开展植物衍生的防卫性酚类化合物和萜类化合物对植食性小哺乳动物的生理生态学特征的作用格局,以期草地生态系统的保护和鼠害治理,提供理论依据。虽然,动物-植物协同进化的模式各异,但随着研究的深入,相信将会进一步揭示动物-植物协同进化的机理。

## 参考文献

- [1] Chung-MacCoubrey, Hagerman A E, and Kirkpatrick R L. Effects of tannins on digestion and detoxification activity in gray squirrel. *Physiol. Zool.*, 1997, **7**:270~277.
- [2] Batzli G O. Responses of arctic rodent populations to nutritional factors. *Oikos*, 1983, **40**:396~406.
- [3] Harborne J B. *Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids*. University press. Oxford. 1991.90~105.
- [4] Iason G R and Palo R T, Effects of birch phenolics on a grazing and a browsing mammal: a comparison of hares. *J. Chem. Ecol.*, 1991, **17**:1733~1743.
- [5] David E D and Robert T D. Deactivation of plant defense: correspondence between insect behavior and secretory canal architecture. *Ecol.*, 1991, **72**: 1383~1396.
- [6] Scriber J M. Sequential diets, metabolic costs and growth of *Spodoptera erdania* feeding upon dill lima bean and cabbage. *Oecologia*, 1981, **51**:175~180.
- [7] Iason G R, and Murray A H. The energy costs of ingestion of naturally occurring plant phenolics by sheep. *Physiol. Zool.*, 1996, **69**: 532~546.
- [8] Haukioja E, Kapiainan K, and Niemela P, *et al.* Plant availability hypothesis and other explanations of herbivore cycles: Complementary or exclusive alternatives. *Oikos*, 1983, **40**:419~432.
- [9] Toumi J. Toward integration of plant defense heroes. *Trend Evol. Ecol.*, 1992, **7**:365~367.
- [10] Batzli G O. Special feature: Mammal-plant interactions. *J. Mamm.*, 1994, **75**:813~815.
- [11] Thomas A H, and Robbins CT. Predicting digestible protein and digestible dry matter in tannin containing forage consumed by ruminant. *Ecol.*, 1992, **73**: 537~541.
- [12] Mode C J. A mathematical model for the coevolution of obligate parasites and their hosts. *Evol.*, 1958, **12**:158~165.
- [13] Ehrlich P R, Raven P M. Butterflies and Plants: A study in coevolution. *Evol.*, 1964, **18**: 586~608.
- [14] Thompson J N. *Interaction and coevolution*, Wiley New York, 1982.
- [15] Thompson LD, McQueen RE, and Reichardt PB, *et al.* Factors influencing choice of balsam fir. *Oecologia*, 1989, **81**:506~513.
- [16] Berenbaum M. Coumarins and Caterpillars: a case for coevolution. *Evol.*, 1983, **37**: 163~179.
- [17] Futuyma, J, and Slatkin BL. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Mass press, 1989.
- [18] Townsend B, and Peter C. *Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use*. Blackwell Scientific Press, 1992.
- [19] Futuyma DJ, and Kees MC. Evolution and coevolution of plants and phytophagous arthropods. In Rothenthal GA

- and Janzen DH. eds. *Herbivores: Their interactions with plant secondary metabolites*. Academic press. New York, 1992. 331~350.
- [20] McNaughton ST. Adaptation of herbivore to seasonal changes in nutrient supply. In JB Hacker and JH Ternouth (eds.) *The nutrition of herbivores*. Academic press. Sydney, 1987. 391~408.
- [21] Belvosky GE, Ritchie ME, and Moorhead J. Foraging in complex environments: When prey availability variable over time and space. *Theor. Popul. Biol.*, 1989, **36**:144~160.
- [22] Freeland W J. Plant secondary metabolite Biochemical coevolution with herbivores. In Palo RT, and Robbins CT. (eds.). *Plant defense against mammalian herbivores*. CRC press. Boca Raton, 1992.
- [23] LI Y Q (李跃强), SHENG C F (盛承发). Plant overcompensation responses. *Plant physiology communications* (in Chinese) (植物生理通讯), 1996, **3**:32457~464.
- [24] Harris D. A possible explanation of plant yield increase following insect damage. *Agroecosystems*, 1974, **1**:219~225.
- [25] Clifford DE. Source limitation of sink yield in Mung beans. *Ann. Bot.*, 1979, **43**:397~399.
- [26] Hellman M D, Manken L N, and Dilay R H. Tobacco budworm: Effect of early season terminal damage on cotton lint yield and earliness. *J. Ecom. Entomol.*, 1981, **74**: 732~736.
- [27] Belvosky A J. Does herbivores benefit plants? A review of the evidence. *Am. Nat.*, 1986, **127**:870~892.
- [28] SUN R Y (孙儒泳). *Principles of animal ecology* (in Chinese) (动物生态学原理). Beijing Normal university press, 1992. 286~293.
- [29] McNaughton SL. Seregenti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*, 1976, **191**: 92~94.
- [30] Dyer M I, and Bokhavi U G. Plant-animal interactions: studies of the effect of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecol.*, 1976. **57**:762~772.
- [31] Delting J K, and Dyer M I. Evidence for potential plant growth regulators in grasshoppers. *Ecol.*, **62**:445~488.
- [32] David GH, Nelson WL, and Roy LY. Effect of Tannins on Galliform cold Partitioning. *Physiol. Zool.*, 1997, **70**: 175~180.
- [33] Karban R, and Hbyers J. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989, **20**:331~348.
- [34] Williams KS, and Whithan TG. Premature leaf abscission and induced plant defense against gall aphids. *Ecol.*, 1986, **67**:1619~1627.
- [35] Bryant JP, Chapin FS, and Klein DR. Carbon /nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 1983, **40**:357~368.
- [36] Foley WJ, and Hume ID. Digestion and energy metabolism in a small arboreal marsupial, the greater glider (*Peratauriodes volons*) fed high terpene *eucalyptus* forliage. *J. Comp. Physiol.*, 1987, **17**: 355~362.
- [37] Lindroth RL, and Batzli GO. Plant phenolics as chemical defenses effects of natural phenolics on survival and growth of prairie voles (*Microtus ochrogaster*). *J. Chem. Ecol.*, 1984, **10**:229~244.
- [38] Thomas DW, Samson C and Bergeron JM. Metabolic costs associated with the ingestion of plant phenolics by *Microtus pennsylvanicus*. *J. Mamm.*, 1988, **69**:512~515.
- [39] Freeland WJ, Calcott PH, and Ceisis DP. Allelochemicals, minerals, and herbivore population size. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1985, **13**:195~206.
- [40] Panter KE, Bunch TD, James LF, et al. Ultrasonographic imaging to monitor fetal and placental developments in ewes fed locoweed. *Amer. J. Vet. Res.*, 1987, **48**:686~690.
- [41] Ellis LF, James LF, McMullen RW, et al. Reduced progesterone and altered cytoledonary prostagland in levels induced by locoweed in sheep. *Amer. J. Vet. Res.*, 1985, **46**:1903~1907.
- [42] Provenza FA. Acquired aversions as the basis for varied diets of ruminants foraging on rangelands. *J. Anim. Sci.*, 1996, **74**:2010~2020.
- [43] Lawler IR, and Foley WJ. Chemical ecology of *Eucalyptus essential* oil in plant-herbivore interactions, In: J. Coppen eds. *Medicinal and Armatic Plant-Industrial Profiles: Eucalyptus*. Harwood Academic Press, UK, 1998. 145~231.
- [44] Wang J, and Provenza FD. Dynamics of preference by sheep offered foods varying in flavors, nutrients and a toxin. *J. Chem. Ecol.*, 1997, **23**:275~288.
- [45] Laycock WA, Young JA, and Uerckert DN. Ecological status of Poisonous plants on rangelands. In: LF. James, MH. Ralphs and DB. Nielson eds. *The ecology of economic impact of poisonous plants on Livestock production*. Westview press. Boulder, Colorado, 1988. 27~42.
- [46] Harborne JB. *Ecological chemistry and biochemistry of plant terpenoids*. University press. Oxford, 1991.
- [47] Tahvanainen JE, Helle R, and Lavola A. Phenolic compounds of willow bark as deterrents against feeding by mountain blueberry. *Ecologia*, 1985, **65**:319~323.
- [48] Brett AD, Hagerman AE, and Barrett W. Role of condensed tannin on salivary tannin-binding proteins.

bioenergetics and nitrogen digestibility in *Mictotus pennsylvanicus*. *J. Mamm.*, 1994, **75**: 880~889.

[49] Hagerman AE, and Robbins CT. Specificity of tannin-binding salivary proteins relation to diet selection by mammals. *Can. J. Zool.*, 1993,**71**: 628~633.

[50] Hagerman AE. Extraction of tannin from fresh and reserved leaves. *J. chem. ecol.*, 1988,**14**(2): 453~461.

[51] Robbins CT, Mole S, Hagerman AE,*et al.* Role of tannins in defending plants against ruminant reduction in dry matter digestibility. *Ecol.*, 1987, **68**:1606~1611.

[52] Mehansho, HL Bulter and Varlson DM. Dietary tannins and salivary proline-rich proteins: interactions induction and defense mechanisms, *Ann. Rev. Nutr.*, 1987,**7**:423~440.

[53] Freeland MJ, Calcott PH, and Geiss DP. Allelochemicals, minerals, and herbivore population size. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1985,**13**:195~206.

[54] McArthur C, Hagerman AE, and Robbins CT. Physical strategies of mammalian herbivores against plant defenses, In: RT Palo and CT Robbins, eds. *Plant defenses against mammalian herbivory*. CRC press. Boca Raton. 1991. 135~147.

[55] Martin MM, Rockolm DC, and Martin JS. Effects of surfactants, pH and certain cation on the precipitation of proteins by tannins. *J. Chem. Ecol.*, 1985,**11**:485~491.

[56] Lindroth RL, and Batzli GO. Detoxification of some natural occurring phenolics by prairie voles: a rapid assay of glucuronidation metabolism. *Biochem. Syst. Ecol.*, 1983,**11**:405~409.

[57] Christopher GG, and William HK. Nutritional costs of a plant secondary metabolites selective foraging by ruffed grouse. *Ecol.*, 1996,**77**:1103~1115.

[58] McNab BK. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecol. Monogr.*, 1986,**56**:123~134.

[59] Profet MH. The function of allergy: immunological defense against toxins. *Q. Rev. Biol.*, 1991, **66**:23~62.

=====

《生态科学》2003 年征订、征稿启事

《生态科学》是经国家科技部批准、广东省生态学会和暨南大学主办、国内外公开发行的综合性学术期刊,全文由中国自然科学期刊网收录,是中国科学引文数据库统计源期刊。本刊坚持“双百”方针,主要报道生态学、环境科学及各相关学科领域(陆地动植物生态、海洋生态、淡水生态、农业生态、森林生态、草地生态、土壤生态、系统生态、区域生态、景观生态、城市生态、污染生态等)的创新成果及动态。

《生态科学》为季刊,自 2002 年起全面改版,组建全国性编辑委员会,采用国际标准大 16 开本出版,每期 96 页,容量约 21 万字。设有研究报告、研究简报、综述等栏目。欢迎内容充实、具导向性的评论与综述,对高水平 and 具有广泛影响的研究成果、学术观点将优先刊出。同时也欢迎大家提供各种书刊评介和学术、科研动态及学科、重点实验室介绍等信息。为加快稿件的处理速度,请作者先采用 E-mail 投稿,并提供联系人电话和电子邮箱;也可将打印稿挂号寄至本刊编辑部。稿件格式请详见 2002 年第 1 期刊登的《投稿须知》。

请直接汇款至《生态科学》编辑部订阅,也可汇款至“全国非邮发报刊联合征订服务部”订阅。国内统一刊号:CN 44-1215/Q,国际标准刊号:ISSN 1008-8873。

欢迎广大作者踊跃投稿! 欢迎广大读者订阅!

本刊编辑部地址:510632 广州天河区石牌暨南大学水生生态科学研究所  
电话:(020)85228257 E-mail:ecosci@jnu.edu.cn

全国非邮发报刊联合征订服务部地址:300385 天津市大寺泉集北里别墅 17 号  
电话:(022)23962479 E-mail:lhzd@public.tpt.tj.cn

万方数据