

植物与草食动物之间的协同适应及进化

王德利

(东北师范大学草地研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 长春 130024)

**摘要:**通常协同进化是指一个物种(或种群)的遗传结构由于回应于另一个物种(或种群)遗传结构的变化而发生的相应改变。广义的理解,协同进化是相互作用的物种之间的互惠进化。生物之间、特别是植物与草食动物之间的协同适应与进化,已经成为生物进化、生态、遗传等学科十分关注的问题,可能成为生物学中各学科研究的交汇点或结点。作者具体阐述了:(1)生物之间协同进化的研究意义,包括对生物学与生态学的价值;(2)生物之间协同进化研究的限制或困难,诸如时间、研究对象、进化等级尺度和研究方法的限制;(3)植物与草食动物之间协同进化的主要研究对象(系统),即昆虫传粉系统、昆虫诱导植物反应系统、种子散布系统、以及大型草食动物采食与植物反应系统;(4)植物与草食动物之间协同进化的主要研究内容,包括适应特征(性状)——物种的可塑性,以及适应机制——物种适应过程与策略两个方面;(5)植物与草食动物之间协同进化研究的存在问题及研究方向。

**关键词:**协同进化;协同适应;植物;草食动物

Progress in the coadaptation and coevolution between plants and herbivores

WANG De-Li (Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Changchun 130024 China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2641~2648.

**Abstract:** Many evolutionary biologists, ecologists, and geneticists etc. are focusing on the biological phenomenon derived from evolutionary relationships and past interactions—the coadaptation and coevolution between plants and herbivores in the natural world. It was assumed that this phenomenon or problem would be the study endpoint (crossing point) of many biological science branches such as evolution, ecology, and genetics etc. though unifying all branches under an evolutionary theme is still difficult. The purpose of this paper is to bring together some prevailing knowledge and ideas about the coadaptation and coevolution between plants and herbivores, and also comment on the theoretical meaning and constraints of this field. Coevolution is defined as evolutionary changes in one or more species in response to changes in other species in the communities or ecosystems. The author explained that coevolution could be given a good understanding as the predator-prey relationships and organism-habitat (environment) relationships in a broader sense. In this field, the substantially observed or studied biological objects with coevolution relationships are classified into the five systems: insect pollination system, induced response system of plant by insect, seed dispersal system, and large herbivore foraging-plant response system. The central contents of the coadaptation and coevolution between plants and herbivores are to determine and compare phenotypic plasticity and elucidate the coadaptation and coevolution mechanisms. Phenotypic plasticity is described as morphological, physiological or ecological plasticity by evolutionary biologists. Development plasticity was also put forward. Variations in phenotypic plasticity could be explained from genetic differentiation of species. Recent decade has seen intense interests in the study of plant-herbivore coevolution mechanisms including the induced plant responses to herbivores such as most insects, the foraging behavior strategies of herbivores on heterogeneous habitats such as food and landscape, compensation or overcompensation growth of plants responding to herbivore foraging, and changes in the fitness and ecological costs (including investments of resistance, tolerance, growth and reproduction) of plants and animals. The foraging behavior framework includes foraging

**基金项目:**国家自然科学基金资助(30070545,30270251)  
**收稿日期:**2003-11-04;**修订日期:**2004-09-20  
**作者简介:**王德利(1963~),男,辽宁锦州人,博士,教授,主要从事进化生态学与草地生态学研究。E-mail:wangd@nenu.edu.cn  
**Foundation item:** The National Natural Science Foundation of China (30070545,30270251)  
**Received date:** 2003-11-04;**Accepted date:** 2004-09-20  
**Biography:** WANG De-Li, Ph. D., Professor, mainly engaged in evolutionary ecology and grassland ecology. E-mail:wangd@nenu.edu.cn

theories such as Rule of Thumb, Marginal Value Theorem, and Optimal Foraging Theory. The author discussed the key limitations to the study of coadaptation and coevolution between plants and herbivores such as the parameters describing effective fitness of plants and animals.

**Key words:** coevolution; coadaptation; plant; herbivore

文章编号:1000-0933(2004)11-2641-08 中图分类号:S812 文献标识码:A

### 1 协同进化的概念与研究意义

自然界中,作为生态系统中主要生物成分的动物与植物之间的关系,体现于它们之间相互制约与相互依存的协同进化(coevolution)<sup>[1,2]</sup>。一方面,植物为了逃避各类草食动物的采食而形成防卫性的形态结构,以及生理生态适应机制;另一方面,动物为了获取最大净营养(食物),通过优化采食、增大解剖与生理特征的可塑性,以提高其适合度(fitness)<sup>[3]</sup>。大量野外观察与实验都已表明,动植物之间所表现的相互拮抗与互惠特征(antagonistic and mutualistic traits)是同时出现的,而且随着自然历史的发展,它们之间可能达到一定程度的“默契”,以维系生态系统的稳定与进化<sup>[2]</sup>。

协同进化这一概念最早是 Ehrlich 和 Raven 在研究蝶类与植物之间的作用关系时提出的<sup>[3]</sup>。Janzen 曾给以定义,一个物种的某一特性反应于另一个物种的某一特性而进化,后者的特征同样回应于前者的特征而进化<sup>[4]</sup>。进一步理解,协同进化是指一个物种(或种群)的遗传结构由于回应于另一个物种(或种群)遗传结构的变化而发生的相应改变。近年来人们对协同进化概念的外延又有扩展理解,即不仅存在物种之间的协同,也有生物与环境之间的协同,那么协同进化又是在生态上密切相关联的进化<sup>[5]</sup>。

作为自然界生物进化的一个重要方面,物种间协同进化的研究已经成为生物学家们聚焦的新领域。协同进化的研究内容主要是在生物与生物之间的相互关系上开展,而这种相互关系始终是生态学研究的核心问题之一;同时,说明物种间相互适应、以及共同进化的机制也需要从物种(或种群)的遗传基础上分析解释,因为生物进化的本质是物种遗传结构或生物世代间基因频率随时间而改变的结果<sup>[6,7]</sup>;此外,迄今对自然界协同进化现象与过程的观察与实验都表明,物种间协同进化存在于多个生物水平(个体、种群、基因等)。因此,协同进化的研究能将生态学与遗传学有机地密切联系在一起。实际上,生物学家们已经认识到,任何单一生物学科或单层次理论都不可能充分地、有效地、客观地解释生物协同进化。协同进化的研究可能成为生物学中各学科研究的交汇点或结点(endpoint)<sup>[5]</sup>。

物种间协同进化的研究,从生态学角度看具有突出的意义。首先,自然界中的生物种通过协同进化可以导致新的协同物种形成,或者说,物种与基因多样性的形成与保持可以通过协同进化实现,由此能够深入理解和发展生物多样性理论<sup>[5,8]</sup>;其次,由于物种间协同进化的形式直接表现为生态系统中物种间生态关系(寄生、竞争、捕食等),那么通过协同进化的研究,可以在明晰物种间作用关系的基础上,分析群落与生态系统的稳定性以及生态功能过程;最后,通过对自然界协同进化过程中物种的适应特征与行为变化分析,可以解释物种在不同环境中(生物与非生物的,具有梯度选择压力的)的生态适应对策<sup>[7,9]</sup>。

### 2 协同进化的研究限制或困难

协同进化的研究极其困难而复杂。第一,协同进化过程十分漫长,人们所见的无论是动物还是植物的进化特征与表现,都是生物经过若干年的适应而产生的部分或整个种群遗传组成的系列不可逆变化的结果<sup>[10,11]</sup>,试图通过数年的操纵性实验(manipulative experiments)检验某种进化特征是十分困难的,这一领域的研究首先受到时间尺度的限制;第二,动植物之间协同进化包括植物组分与动物组分两个方面,研究时必须同时考证它们的若干特征,但是有些特征至今还难以定论(如特化)<sup>[11]</sup>;第三,动植物之间协同进化存在等级尺度(hierarchy scale)<sup>[12]</sup>,协同进化特征反映于种群、个体与遗传几个水平,协同进化既有形态、生理过程也有行为与生态过程,这些水平之间相互交织,甚至动植物协同适应与进化特征是在不同水平上的对应,由此为解释协同进化机制增加了复杂性;第四,研究方法的局限性,现在对协同进化的研究一般采用自然比较方法与操纵实验方法,前者是在自然状态的梯度环境、特别是极端环境下,通过物种的表型(phenotype)与基因型(genotype)的改变,即进化的结果推断协同进化的历史;后者是在人为控制的某种实验条件下(模拟自然),对可能协同进化的物种适应进化机制探索,而两种方法的研究效率并不能令人满意。

尽管如此,人们对动植物之间的协同进化研究仍然表现出极大的兴趣。如果自然界或生态系统中物种间协同进化是一个普遍的历史事实,那么,需要进一步研究协同进化对于生物之间是互利还是拮抗?协同进化的对称性如何(相互选择的程度)?物种协同进化对群落与生态系统的稳定性贡献如何?协同进化过程中物种表型如何适应变化,以及基因型如何与环境互作?实现物种协同进化,物种在生物学的各个水平都采取何种有效的生存策略,等。

### 3 植物与草食动物协同进化的研究对象

目前对动植物之间协同进化的研究,从研究对象来看,主要集中在下列 4 个系统(均由草食动物与植物构成):

(1) 昆虫传粉系统(insect pollination system) 自然界中80%以上被子植物的传粉是由动物、特别是昆虫完成<sup>[13]</sup>。传粉是动物获得营养,植物实现繁殖的过程。这方面研究主要是针对蜜蜂、甲虫、蝴蝶在双子叶植物之间的花粉传递作用<sup>[14~16]</sup>。

(2) 昆虫诱导植物反应系统(induced response system of plant by insect) 昆虫采食植物后,可以迅速诱导植物启动其防御机制,象蝴蝶、毛虫幼虫、蛾等昆虫采食诱导烟、萝卜、黄瓜、甘蓝、玉米、山杨等植物产生挥发性化合物或次生代谢物<sup>[17,18]</sup>。迄今已有100个以上这种诱导反应系统的研究报道<sup>[19,20]</sup>。

(3) 种子散布系统(seed dispersal system) 被子植物大多以种子进行扩散繁殖,这一过程如果有昆虫、鸟类与大型草食动物(包括啮齿动物)等动物作为媒介,就存在对种子形态、生理与数量的选择<sup>[15,21]</sup>。

(4) 大型草食动物采食与植物反应系统(large herbivore foraging-plant response system) 尽管大型草食动物与可食植物之间的相互关系受到强烈的人为生产的影响,但是它们之间相互选择与适应进化的研究仍具有很高科学价值。近年已有关于牛、马、羊等对草本与木本植物采食而引起的植物生理特征与性状可塑性(plasticity)改变、以及动物的行为适应对策的研究<sup>[22~25]</sup>。

实际上,进化生态学家对昆虫诱导植物反应系统的关注程度与研究兴趣是最强,对昆虫传粉系统与种子散布系统的研究越来越少;同时,对大型草食动物采食与植物反应系统和植物与菌物寄生系统的研究日趋活跃。显然,对协同进化的研究主要受到时间与方法的局限。从物种适应与进化的反应看,昆虫与寄生菌类的世代周期短,结构相对简单,其表型与基因型变化快,易于观测分析。但是,基于协同进化在自然界的普遍性与研究的科学价值,对草食动物采食与植物反应系统等更广泛的对象进行研究是必要的。

#### 4 植物与草食动物之间协同进化的主要研究问题

从动植物之间协同进化的研究内容看,主要是从它们相互作用过程中各自表现适应特征(性状)与适应机制等方面开展的。

##### 4.1 适应特征(性状)——物种可塑性研究

进化生态研究中,物种可塑性是指物种的表型可塑性(phenotypic plasticity),它被认为是有机体对环境条件或刺激的最重要反应特征,同时,这一特征是生物适应的表型基础,它与在变化环境或者选择压力的变态、发育分化以及一定时间后积累的遗传分化密切相关(图1)<sup>[26,27]</sup>。因此,物种可塑性可以作为研究协同进化的“切入点”。物种可塑性包括形态可塑性(morphological plasticity)、生理可塑性(physiological plasticity)与生态可塑性(ecological plasticity)。

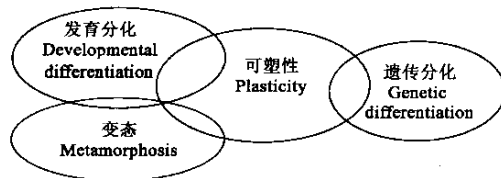


图1 物种可塑性的相关因素

Fig.1 Factors related to species plasticity

形态可塑性表现于植物与动物的形态结构特征,这方面研究相对较多。例如,植物的形态结构,由于适应动物不断采食,逐渐形成被称为“刺丝网综合征”(barbed-wire syndrome)的钩、刺、茸毛<sup>[28]</sup>,以及植物体表的角质、硅质化与木质化等<sup>[29]</sup>。研究表明,植物形态可塑性变化,不仅有体表的钩、刺、毛等<sup>[30]</sup>,还有体表粗糙度与硬度(toughness and hardness)对动物的适应性改变。动物的形态可塑性主要反映在草食动物的形态解剖特征,例如,为了能够采食大量植物,马、牛、羊等具有较高的齿冠,而为了获取植物体液等营养物,昆虫逐渐特化其口器与触角等特征<sup>[31]</sup>。

生理可塑性的研究主要体现在对植物生理生化反应特征方面,例如,动物采食刺激后,在植物体内产生一定水平、甚至大量次生代谢物与营养生长物质。次生代谢物是一些萜类、氮化物、酮酯类等,这些次生代谢物能够对采食的动物发出警示信号,或者使动物采食后直接产生不利的生理反应<sup>[6,32,33]</sup>。此外,动物采食后植物茎基部的碳水化合物含量也是生理反应的敏感性参数<sup>[34~37]</sup>。动物的生理生化适应特征是,在体内产生特殊酶系统——混合功能氧化酶(mixed-function oxidase, MFO),它可以分解植物毒素(toxin)与次生代谢物<sup>[38,39]</sup>。生理可塑性的研究相对于形态可塑性难度大,这是由于生物本身的生理生化过程复杂性决定的。

生态可塑性研究被看作为一个相对综合的进化参数。协同进化既然能表现在生物个体以上的群体水平,生态可塑性的研究就更具研究意义。植物种群(物种)由于适应动物采食而出现的生态特征,包括生长型(growth form)、分株密度,以及营养与生殖器官的比例和能量变化<sup>[20,21,40]</sup>。最近研究表明,草本植物枝条与根系比例的可塑性(plasticity of shoot-root ratio)是植物获取光与营养资源的关键因素<sup>[41,42]</sup>。动物的生态可塑性主要是指它们适应植物的行为生态特征,包括食物选择性(diet selectivity)、采食速率(intake rate)等<sup>[43~45]</sup>。

最近一些学者又提出发育可塑性(developmental plasticity)的新概念,将之定义为,生物随对环境信息的感知与整合而产生的发育改变。发育可塑性被认为是反映生理、生态与进化的“桥梁”,并能在分析动物与植物两者对异质条件的适应中发挥重要作用<sup>[46,47]</sup>。但是具体对发育可塑性的实验研究还鲜有报道。

可见,对动植物之间协同进化过程的适应特征研究,早期的工作相对重视适应的形态结构方面,因为这是协同进化过程中最易捕捉的目标。现在进化生态学家们试图更多从生理生化与生态特征去分析适应机制,特别是动植物(互作)表型可塑性的进化意义。

#### 4.2 适应机制——物种适应过程与策略研究

研究协同进化的最终目标是要揭示动植物之间相互作用的适应进化机制。迄今在这方面已经取得了一定的进展,其中最活跃的研究工作体现在以下几个方面:

**4.2.1 草食昆虫采食刺激诱导植物化学防卫反应机制** 昆虫采食植物能够刺激诱导植物体内的某些防御性的化学物质产生。许多研究已经确定了植物体中昆虫诱导生成的次生代谢物类型,诸如萜类化合物、绿叶性气体与含氮化合物等<sup>[32,48]</sup>。昆虫诱导防御性化学物质,对于植物不仅是一个由于昆虫所造成的机械损伤而导致的被动释放过程,也表现了较强的主动性<sup>[49~51]</sup>。植物防御化学物质的释放还具有不同程度的系统性和群体性<sup>[52~54]</sup>,系统性是当植物某一部位受到昆虫刺激时其整株系统性地释放化学物质;群体性是当某一植株受到昆虫刺激时其它植株也会释放化学物质。昆虫采食刺激诱导植物产生化学防卫反应的关键是化学物质的释放机制(图2),包括由于草食昆虫的取食行为导致的植物组织机械损伤、生理生化、甚至防御基因的变化<sup>[52,55]</sup>。近年的研究十分关注植物化学防卫的生态功效——启动信号系统与直接抵抗动物采食<sup>[56~59]</sup>。这种生态功效不但反映了直接采食的昆虫与诱导的植物之间的捕食关系,也同时强调植物、昆虫、天敌三者之间的生态作用过程与协同进化意义<sup>[20,46]</sup>。在植物适应于昆虫采食而形成化学防卫的研究中,初步形成了解释植物化学适应防卫机制的一些假说,例如,以植物改变其化学成分(提高次生代谢物含量,降低营养质量)为基础的营养平衡假说,通过昆虫采食、刺激诱导物质产生或启动信号的诱导防卫假说,以及通过提高植物适合度达到适应进化的最优防卫假说等<sup>[60~62]</sup>。总体看这些假说都是从单一角度对植物化学防卫机制的刻画。

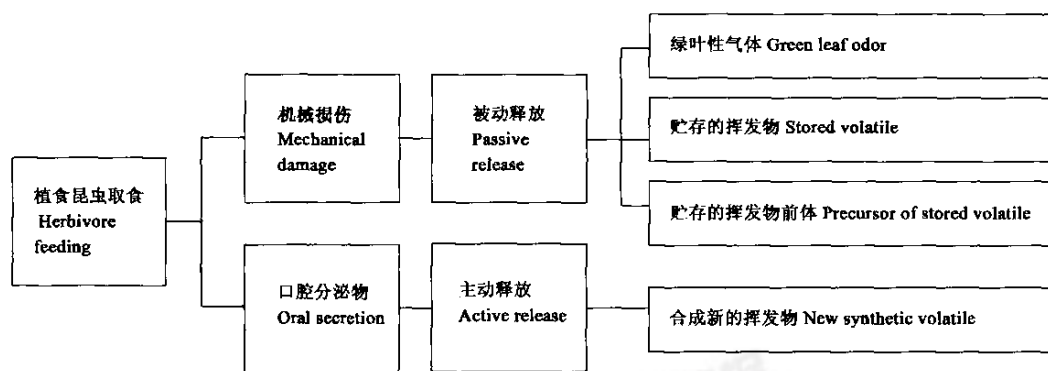


图2 昆虫诱导植物挥发物的释放途径<sup>[51]</sup>

Fig. 2 Release pathways of insect-induced plant volatiles

**4.2.2 植物耐受动物采食的生长补偿机制** 自然界中大多数植物属于以无性繁殖(克隆生长)为主的多年生植物。植物无性繁殖器官持续再生,以抵御动物的不断采食,被看作是一种植物被动适应方式。而植物产生补偿甚至超补偿生长(compensation or overcompensation growth)的确是被采食后植物的受益结果<sup>[2,63,64]</sup>。已有实验研究揭示了植物补偿生长生理生态过程,例如,补偿生长是反应于采食动物的、基于植物各部分与土壤之间碳、氮分配与循环的植物组织转化(tissue turnover)过程。补偿生长不仅依赖于植物内部的碳、氮转移与光合同化能力改变,也受到植物外部的动物采食强度的影响<sup>[36,65]</sup>。同时,植物对动物采食的耐受性与抵抗性成本权衡(trade-off for tolerance and resistance costs)亦影响补偿生长<sup>[22,50,66~68]</sup>。动物采食后植物出现补偿生长,实际上是植物种群芽库(bud bank)活化或启动过程。具体可以解释为:动物采食刺激→植物枝条减少→种群芽库活动(种子生产降低)→启动补偿生长机制。但是,进化生态学家们希望更多了解补偿生长过程中的生理基础(激素的作用),什么采食水平能够刺激芽库活化?植物补偿生长这一耐受特征的遗传结构(genetic architecture)变化,以及衡量各种状态(采食受损与未受损、补偿、超补偿、等量补偿)的适合度等,以便最终可以对动植物之间协同进化的互惠与拮抗过程给以合理的解释<sup>[8,68~72]</sup>。

**4.2.3 适应于植物性质与分布的动物采食理论** 对草食动物协同于植物性质(防卫特征)与状态(在群落中分布)的适应方式或策略研究主要侧重在两个方面:①动物采食植物后的生理适应机制;②动物采食的行为适应机制。

动物通过采食植物的茎叶或体液获得营养,除了动物有形态结构(例如牙齿、瘤胃、口器等)适应变化外,还有对所摄取食物进行破碎、消化、吸收、排泄等生理生化的适应过程与方式,特别是当植物由于抵御动物采食而产生一些生物碱、蛋白质毒素、生



甙糖苷、非蛋白质氨基酸等有毒化学物质时,动物的生理代谢方式发生适应性改变,例如,动物在混合功能氧化酶的作用下对进入体内的毒素氧化、羧化或水解,最后与体内某些物质形成共轭物<sup>[15,73]</sup>。这方面研究大多是针对大型与小型哺乳动物、爬行动物、昆虫等<sup>[74,75]</sup>,一些实验研究已经深入到脱毒过程中的蛋白质 cDNA 序列变化上<sup>[76]</sup>。

协同进化中的动物适应还表现在它们的采食行为与策略方面。动物的实际采食行为与策略被认为是经过长期自然选择的结果<sup>[6,45]</sup>。因此研究以食性选择为核心的采食理论,可以阐释动物对植物个体与群体适应机制。目前对草食动物的采食行为机制的解释基于 3 个理论:

(1)经验法则(Rule of Thumb, RT) 动物做出采食选择是由本身的饥饿生理需求以及自身能力决定。研究表明,以动物的“离开斑块决定”(patch-leaving decisions)为判断依据的RT 分析有数量法则、时间法则、放弃时间法则与速率法则<sup>[77,78]</sup>。如果植物斑块包含同样数量的食物,数量法则将成为动物的最佳选择;当每一个斑块的食物数量有较高变异度,时间法则将是最佳选择;而斑块中食物的数量呈现随机分布,动物可能最喜欢采用时间法则。可见动物在不同植物斑块的数量、分布等特征有差异时,可能采取不同的经验法则<sup>[33,79]</sup>。

(2)边际值法则(Marginal Value Theorem, MVT) 按照MVT 预测,动物在一个斑块中采食,当采食速率低于它在整个生境的平均采食速率时,会立即离开这个斑块<sup>[45]</sup>。一些实验验证了 MVT 的正确性<sup>[80,81]</sup>。也有研究发现,动物在斑块中实际的滞留时间比 MVT 预测的长,采食速率比 MVT 预测的低<sup>[82,83]</sup>。MVT 对采食行为的分析解释相对简单。

(3)优化采食理论(Optimal Foraging Theory, OFT) OFT 提供了对动物采食行为的功能性评价方法<sup>[84,85]</sup>。OFT 解释动物的采食行为机制,其基本假设在采食过程中动物所表现的行为是经过一系列权衡的最优结果。动物采食行为的机制涉及诸多因素,既包括大尺度的生境景观因素,也包括中小尺度的植被斑块(包括植物种类、高度、营养、颜色、高度等)特征。准确解释采食行为机制需要从动物认知、本能和学习共同考虑(图 3)<sup>[86]</sup>。

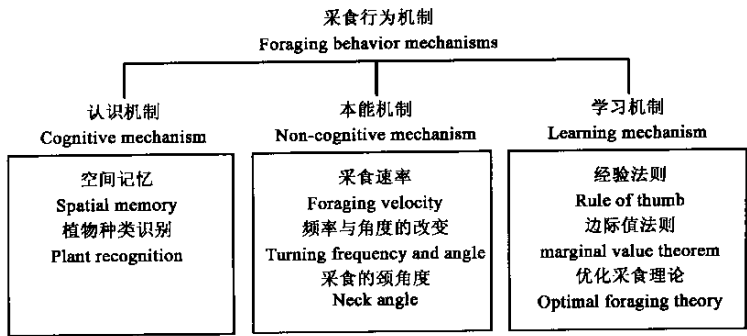


图 3 草食动物的采食行为机制概念框图  
Fig. 3 Outline of the behavior mechanisms of herbivores

迄今关于动物采食理论都具有一定的局限性,因为在研究采食行为及其对动物适合度(生产性能)的影响时,对动物消化代谢等的生理过程的限制条件还不十分清楚。另外,在动物采食过程中,无论对采食速率、还是斑块的采食停留时间都有植物方面的限制,这些限制的变化将会影响优化采食行为的特征。近年来在分析解释动物的优化采食时,通常是将优化采食理论、经验法则与边际值法则结合起来,例如,用经验法则解决限制条件下的优化采食问题<sup>[45,87,88]</sup>。

4.2.4 协同进化过程的成本与适合度 在研究动植物之间是相互适应过程与协同进化机制时,尽管已经开始从植物与动物的形态、生理、发育、遗传、生态等各个方面进行分析解释,但是最终总是希望从协同双方的成本与适合度角度阐释适应进化策略。物种在相互作用中都需要消耗能量,进行诸如形态构建、生长繁殖、抵御采食以及不良环境等方面的投资。抵抗性投资被认为是直接成本(direct cost),而源于相互作用的适合度变化投资则称作生态成本(ecological cost)。适合度是物种生长与繁殖的潜力大小的标度,它是目前作为衡量物种进化程度的综合性参数。近年对一些具有不同遗传背景物种直接成本与生态成本、以及适合度做了一些研究<sup>[25,46,89~97]</sup>,结果可见,不同遗传背景的物种直接与生态成本之间有差异,生态成本差异较大;自然与人工选择不同条件下的成本类型和抵抗性类型(诱导性与结构性)所占比例也有差异。物种在相互作用中采取不同的适应对策,而具体的适应对策体现为物种的不同成本分配,或者是基于资源的抵抗性与适合度之间的权衡<sup>[89]</sup>。

进化生态学家们特别注重两个方面的分析:(1)生态成本中各个成分或组分之间的权衡,例如,植物的抵抗性与耐受性之间、有性与无性繁殖之间、动物采食与搜寻时间之间的权衡,以及群落中一种植物对两种捕食者之间、或一种动物对多种植物之间的权衡,而最重要的是抵抗性与适合度之间权衡<sup>[89]</sup>,甚至权衡本身可能作为反映适应进化的特征。(2)适合度问题,适合度的

涵义包括生长与生殖特性两个方面,可以用生长速率、存活率、结实率、采食速率等表征。适合度包括相对适合度(relative fitness)与绝对适合度(absolute fitness),两者在反映动植物之间的互惠和拮抗、以及补偿性的进化是不一样的<sup>[2,95]</sup>。一些研究还发现,适合度与抵抗性在遗传上呈负相关<sup>[72]</sup>。但是,在实际研究中对适合度的定量测定与表达十分困难,进而影响对协同进化过程的成本权衡分析。

## 5 协同进化研究存在的问题与展望

动植物之间协同进化研究已经奠定了初步基础,特别是在物种可塑性、昆虫诱导植物化学防卫、以及动物采食行为理论等方面有一定进展。从整体来说还存在许多问题:第一,适合度是刻画植物或动物在适应进化中的关键参数,这一参数仍没有准确的定量表达;第二,以往对动植物之间适应进化研究,主要集中在有限的对象与单一水平或尺度上,由此所获得的认识并不完整;第三,动植物之间协同进化过程中,还存在另一条进化途径—植物对生境的协同适应,实际上自然界中两种途径交织发生,至少应在研究动植物之间的协同进化时,将不同生境作为必需的研究背景。事实上,迄今在有关植物协同于生境的适应进化研究更深入,例如发现了植物对干旱与寒冷生境的基因改变<sup>[97]</sup>,然而以往的研究几乎都没有同时考虑这一问题;第四,对动植物之间协同进化的研究,还很少涉猎遗传或分子生物学的问题。物种的遗传背景、以及表型与遗传型之间关系的确定<sup>[98]</sup>,必将为解释动物、植物的适应特征与协同进化机制提供深层的解释基础。

## References:

- [1] Williams G C. *Natural Selection: Domains, Levels and Challenges*. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [2] Jaremo J, Tuomi J, Nilsson P, *et al.* Plant adaptation to herbivory: *Mutualistic versus antagonistic coevolution*. *Oikos*, 1999, **84**(2):313~321.
- [3] Ehrlich P R, Raven P H. Butterfly and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 1964, **18**:586~608.
- [4] Jazen D H. When is it coevolution. *Evolution*, 1980, **34**:611~612.
- [5] Zhang Jun. *Biology Evolution*. Beijing: Beijing University Press, 1998.
- [6] Atchley W R and woodruff D S. *Evolution and speciation*. Cambridge:Cambridge University Press, 1981.
- [7] Strickberger M W. *Evolution*. Boston: Jones and Bartlett Publishers, 2000.
- [8] Thompson J N. The evolution of species interactions. *Science*, 1999, **284**:2116~2118.
- [9] Zhang Dayong. *Resaerches on Theoretical Ecology*. Beijing: CHEP & Springer, 2000.
- [10] Dobzhansky T H, Ayala F J, Stebbins G L, *et al.* *Evolution*. San Francisco: Freeman, 1977.
- [11] Futuyma D J. *Evolutionary Biology*. Massachusetts: Sinauer, 1986.
- [12] Abrahamson W G, Weis A E. *Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels*. Princeton: Princeton University Press, 1997.
- [13] Li Shaowen. *Ecological Biological Chemistry*. Beijing: Beijing University Press, 2001.
- [14] Barth F. *Insects and Flowers*. Princeton: Princeton University Press, 1985.
- [15] Howe H F and Westly L C. Ecology of pollination and seed dispersal. In: *Plant Ecology*, London: Blackwell Scientific Publications, 1986, 185~215.
- [16] Weis A E and Campbell D R. Plant genotype: A variable factor in insect-plant interactions. In: *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. San Diego: Academic Press, 1992. 75~111.
- [17] Williams K S and Whithan T G. Premature leaf abscission and induced plant defense against gall aphid. *Ecology*, 1986, **67**:1619~1627.
- [18] Ryan A. Night moves of pregnant moths. *Nature*, 2001, **410**:530~531.
- [19] Karban I and Baldwin T. *Induced Response to Herbivory*. Chicago: University of Chicago Press, 1997.
- [20] Agrawal A A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 1998, **279**: 1201~1202.
- [21] Howe H F and Westley L C. *Ecological Relationships of Plants and Animals*. New York: Oxford University Press, 1988.
- [22] McNaughton S J. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*, 1976, **191**:92~94.
- [23] McNaughton S J. Grazing lawns: Animals in herds, plant form, and coevolution. *Am. Nat.*, 1984, **124**(6): 63~899.
- [24] Paige K N. Overcompensation in response to mammalian herbivory: From mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, 1992, **73**(6):2076~2085.
- [25] Strauss S Y, Siemens D H, Decher M B, *et al.* Ecological costs of plant resistance to herbivores in the currency of pollination. *Evolution*, 1999, **53**:1105~1113.
- [26] Agrawal A A. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, 2001, **294**:321~326.
- [27] Novoplansky A. Developmental plasticity in plants: implications of noncognitive behavior. *Evolutionary Ecology*, 2002, **16**:177~188.
- [28] Grant P and Schluter D. Interspecific competition inferred from patterns of guild structure. In: *Ecological Communities*. Princeton: Princeton University Press, 1984. 201~233.
- [29] McNaughton S J, Tarrants J L, Mcnaughton M M, *et al.* Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in Africa grasses. *Ecology*, 1985, **66**:528~535.
- [30] Gomez J M and Zamora R. Thorns as induced mechanical defense in a long-lived shrub (*Hormathophylla spinosa*, *Cruciferae*). *Ecology*, 2002, **83**(4):885~890.
- [31] Crawley M J. *Herbivory: The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983.
- [32] Abrahamson W G. *Plant-Animal Interrelations*. New York: McGraw-Hill, 1989.

- [33] Bailey D W, Gross J E, Laca E A, *et al.* Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *J. Range Manage.*, 1996, **49**:386~400.
- [34] Boyce P J and Velenec J J. Taproot carbohydrate concentrations and stress tolerance of contrasting alfalfa genotypes. *Crop Science*, 1992, **32**:757~761.
- [35] Fulkerson W J and Slack K. Leaf number as a criterion for determining defoliation time for *Lolium perenne* 1. Effect of water- soluble carbohydrates and senescence. *Grass and Forage Science*, 1994, **49**:73~377.
- [36] Boschma S P, Hill M J, Scott J M, *et al.* Carbohydrate reserves of perennial grass: Effect of drought and defoliation intensity. Winnipeg: Proc. 18th Int. Grassl. Cong. 1997. **22**:41~42.
- [37] Olson B E and Wallander R T. Biomass and carbohydrates of spotted knapweed and Idaho fescue after repeated grazing. *J. Range Manage.*, 1997, **50**:409~412.
- [38] Brattsten L B, Holyoke C W, Leeper J R, *et al.* Insecticide resistance: Challenge to pest management and basic research. *Science*, 1986, **231**:1255~1260.
- [39] Kronberg S L, Muntifering R B, Ayers E L, *et al.* Cattle avoidance of leafy spurge: A case of conditioned aversion. *J. Range Manage.*, 1993, **46**:364~366.
- [40] Doust J L and Doust L L. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford University Press, 1988.
- [41] Aikio S, Markkola A M. Optimality and phenotypic plasticity of shoot-to-root ratio under variable light and nutrient availabilities. *Evolutionary Ecology*, 2002, **16**:67~76.
- [42] Grime J P and Mackey J M L. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, 2002, **16**:299~307.
- [43] Kendrick K M and Baldwin B A. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science*, 1987, **236**:448~450.
- [44] Johnson R A. Learning memory and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants. *Ecology*, 1991, **72**:1408~1419.
- [45] Prache S and Peyraud J L. Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. *Proc. 18th Int. Grassl. Congr.*, 2001. 309~319.
- [46] Agrawal A. A., Strauss S Y and Strout M J. Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. *Evolution*, 1999, **53**:1093~1104.
- [47] Diggle P. A developmental morphologist's perspective on plasticity. *Evolutionary Ecology*, 2002, **16**: 267~283.
- [48] Hatanaka A. The biogenesis of green odour by green leaves. *Phytochemistry*, 1993, **34**(5): 1202~1218.
- [49] Pare P W and Tumlinson J H. Induced synthesis of plant volatiles. *Nature*, 1997, **385**(2):30~31.
- [50] Karban R, Agrawal A A, Thaler J S, *et al.* Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Tree*, 1999, **14** (11):443~446.
- [51] Lou Yonggen and Cheng Jiaan. Herbivore-induced plant volatiles: primary characteristics, ecological functions and its release mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(6):1097~1106.
- [52] Shonle I and Bergelson J. Interplant communication revisited. *Ecology*, 1995, **76**:2660~2663.
- [53] Pare P W and Turmlinson J H. Cotton volatile s synthesized and released distal to the site of insect damage. *Phytopchemistry*, 1998, **47** (4):521~526.
- [54] Dicke M, Takabayashi J, Posthumus M, *et al.* Plant-phytoseiid interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: variation in production of cues and in responses of predatory mites. *Experimental & Applied Acarology*, 1998, **22**: 311~333.
- [55] Shulaev V, Silverman P and Raskin L. Airborne signaling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature*, 1997, **385**(20): 718~721
- [56] Stotz H U, Pittendrigh B R, Kroymann J, *et al.* Induced plant defense responses against chewing insects. Ethylene signaling reduces resistance of arabidopsis against Egyptian cotton worm but not diamondback moth. *Plant Physiology*, 2000, **124**:1007~1018.
- [57] Kessler A and Baldwin L T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, 2001, **291**: 212~215.
- [58] Sabelis M W, Janssen A and Kant M R. The enemy of my enemy is my ally. *Science*, 2001, **291**:204~205.
- [59] De Moraes C M, Mescher M C, Tumlinson J H. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 2001, **410**:577~580.
- [60] Rhodes D F. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: Their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *Am. Nat.*, 1985, **125**:205~238.
- [61] Karban R and Byers J H. Induced plant responses to herbivory. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1989,**20**:331~348.
- [62] Loreau M and Mazancourt C. Should plants in resource-poor environments invest more in antiherbivore defence? *Oikos*, 1999, **87**(1):195~201.
- [63] Vail S G. 1992. Selection for overcompensatory plant response to herbivory: A mechanism for the evolution of plant-herbivore mutualism. *Am. Nat.*, 1992, **139**:1~8.
- [64] Mathews J N A. The benefits of overcompensation and herbivory: The difference between coping with herbivores and linking them. *Am. Nat.*, 1994, **144**:528~533.
- [65] Hodgson J and Illius A W. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Wallingford: Cab International, 1996.
- [66] Simms E L and Triplet J. Cost and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution*, 1994, **48**:1973~1985.
- [67] Mabry C M and Wayne P W. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia*, 1991, **87**:225~232.
- [68] Strauss S Y and Agrawal A A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Tree*, 1999, **14**(5):179~185.

- [69] Michod R E and Hasson O. On the evolution of reliable indicators of fitness. *Am. Nat.*, 1990, **135**(6):788~808.
- [70] Gronemeyer PA, Dilger B J, Bouzat J L, *et al.* The effects of herbivory on paternal fitness in scarlet gilia: better moms also make better pops. *Am. Nat.*, 1997, **150**(5):592~602.
- [71] Møller A P. Developmental stability and fitness: A review. *Am. Nat.*, 1997, **149**(5):916~932.
- [72] Juenger T and Lennartsson T. Tolerance in plant ecology and evolution: toward a more unified theory of plant-herbivore interaction. *Evolutionary Ecology*, 2000, **14**:283~287.
- [73] Boyd R S and Moar M J. The defensive function of Ni in plants: response of the polyphagous herbivore *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) to hyperaccumulator and accumulator species of *Streptanthus* (Brassicaceae). *Oecologia*, **118**:218~224.
- [74] Barahona R, Lascano C E, Cochran R, *et al.* Intake, digestion, and nitrogen utilization by sheep fed tropical legumes with contrasting tannin concentration and astringency. *J. Anim. Sci.*, 1997, **75**:1633~1640.
- [75] Lawler I R, Foley W J and Eschler B M. Foliar concentration of a single toxin creates habitat patchiness for a marsupial folivore. *Ecology*, 2000, **81**(5):1327~1338.
- [76] Dhainaut A and Scaps P. Immune defense and biological responses induced by toxics in Annelida. *Can. J. Zool.*, 2001, **79**:233~253.
- [77] Iwasa Y, Higashi M and Yamamura N. Pre distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. *Am. Nat.*, 1981, **117**: 710~723.
- [78] Green R F. Stopping rules for optimal foragers. *Am. Nat.*, 1984, **123**: 30~40.
- [79] Stephens D W and Krebs J R. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- [80] Demment M W and Laca E A. The grazing ruminant: models and experimental techniques to relate to sward structure and intake. *World Conf. Anim. Prod.*, 1993. 439~460.
- [81] Laca E A, Distel R A, Criggs T C, *et al.* Field test of optimal foraging with cattle: the marginal value theorem successfully predicts patch selection and utilization. *Proc. X Vth Int. Grassl. Congr.*, 1993, 709~710.
- [82] Bazely D R. Foraging behaviour of sheep (*Ovis aries* L.) grazing on swards of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.), Ph. D. Thesis Oxford University, 1988.
- [83] Roguet C, Prache S and Petit M. Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 1998, **56**:187~201.
- [84] Krebs J R. Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Functional Ecology*, 1995, **9**:255~268.
- [85] Newman J A, Parsons A J, Thornley J H M, *et al.* Optimal diet selection by generalist grazing herbivore. *Functional Ecology*, 1995, **9**: 255~268.
- [86] Wang Deli, Cheng Zhiru. Approaches to the foraging behavior theories of grazing herbivores. Progress in Modern Grassland Sciences (Proceeding of China International Grassland Congress), *Pratacultural Science*, 2002(supp.), 114~121.
- [87] Real L A. Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture. *Science*, 1991, **253**:980~986.
- [88] Ward D. The role of satisficing in foraging theory. *Oikos*, 1992, **63**:312~317.
- [89] Strauss S Y, Rudgers J A, Lau J A, *et al.* Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Tree*, 2002, **17**(6): 278~275.
- [90] Karban R. Costs and benefits of induced resistance and plant density for a native shrub, *Gossypium thurberi*. *Ecology*, 1993, **74**:9~19.
- [91] Camara M D. Physiological mechanisms underlying the costs of chemical defence in *Junonia coenia* Hubner (Nymphalidae): A gravimetric and quantitative genetic analysis. *Evolutionary Ecology*, 1997, **11**(4):451~469.
- [92] Nunez-Farfan J and Dirzo R. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central Mexico: Natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution*, 1994, **48**:423~436.
- [93] Sager C L and Coley P D. Benefits and costs of defense in a neotropical shrub. *Ecology*, 1995, **76**:1835~1843.
- [94] Gianoli E and Niemeyer H M. Lake of costs of herbivory-induced defenses in a wild wear: Integration of physiological and ecological approaches. *Oikos*, 1997, **80**:269~275.
- [95] Mauricio R. Costs of resistance to natural enemies in field populations of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *Am. Nat.*, 1998, **151**: 20~28.
- [96] Baldwin I T, Hamilton W. Jasmonate-induced responses of *Nicotiana sylvestris* results in fitness costs due to impaired competitive ability for nitrogen. *J. Chem. Ecol.*, 2000, **26**:915~952.
- [97] Seki M, Narysaka M, Abe H, *et al.* Monitoring the expression pattern of 1300 Arabidopsis genes under drought and cold stresses by using a full-length cDNA microarray. *The Plant Cell*, 2001, **13**:61~72.
- [98] Zu Y G, Sun M and Kang L. *The Application, Method, Theory of Molecular Ecology*. Beijing: CHEP & Springer, 1999.

#### 参考文献:

- [5] 张昉. 生物进化. 北京: 北京大学出版社, 1998.
- [9] 张大勇. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社与施普林格出版社, 2000.
- [13] 李绍文. 生态生物化学. 北京: 北京大学出版社, 2001.
- [51] 姜永根, 程家安. 虫害诱导的植物挥发物: 基本特性、生态功能及释放机制. 生态学报, 2000, **20**(6): 1097~1106.
- [86] 王德利, 程志茹. 放牧家畜的采食行为理论研究. 现代草业科学进展(中国国际草业发展大会论文集), 草业科学, 2002(增刊):114~121.
- [98] 祖元刚, 孙梅, 康乐. 分子生态学的理论、方法与应用. 北京: 高等教育出版社与施普林格出版社, 1999.