

论柔毛山核桃机械抗虫机制和两种核桃象甲的自然选择

沈伯钧

(中国科学院上海昆虫研究所)

胡桃科植物含有数种化学物质,如胡桃酮(Juglone)(Brooks, 1922; Massey, 1925; Davis, 1928; Bode, 1958; Shen, 1974),皂草甙(Saponin)(Handley, 1961; Applebaum, 1964; Applebaum *et al.*, 1965; Hutchins, 1966; Whittaker and Feeny, 1971)和鞣酸(Tannin)(Nierenstein, 1934; Wilkins *et al.*, 1953; Pridham, 1960; Dollahite *et al.*, 1962; Kingsbury, 1964; Vohra *et al.*, 1966; Feeny, 1968, 1969, 1970; Feeny *et al.*, 1968; Sondheimer and Simeone, 1970; Dement and Mooney, 1974; Lawton, 1976)等。这些物质对昆虫有一定影响,而柔毛山核桃靠这些化学物质的保护是次要的,主要靠果实外皮,种壳的厚度起机械保护作用。本文论述两种核桃象甲的自然选择和柔毛山核桃的机械抗虫机制。

一、材料和方法

本工作于1970—1973年在美国巴纳比环境研究中心(Barnebey Center of Environmental Studies, Ohio State University)进行。试验区面积约5英亩,有7种胡桃和山核桃,全部作上标记,测量每棵树的高度及胸径,树龄用树木核心取样仪钻取,在解剖镜下检查年轮数,每棵树在树冠下划出半径为3.3米的圆圈,定期收集圆圈内的落果,同时在树上随机采取同样数量的果实,将两份样品解剖,分别统计象甲的为害率。以两种样品的平均为害率作为全区当时的果实被害率。解剖检查时分别记录果实的品种,昆虫种类,数量以及幼虫钻出孔数目;果实的外皮,种壳和核仁的厚度也同时分别记录。昆虫相对密度白天是野外收集法,晚上用黑光灯诱集法来估计。搜集到的象甲标本测量其喙长度和干重。在每次取样得到的果实中选30个未被危害的全果,分别称量外皮,种壳和核仁的湿重和干重,然后放入热量测定仪测定能量(卡路里),每样品最少作7次重复测定,取其平均值。全果实干重=外皮干重+种壳干重+核仁干重 果实水分与挥发物=
$$\frac{\text{果实湿重}-\text{果实干重}}{\text{果实湿重}} \times 100\%$$
 果实总能量={ (外皮干重(克)×外皮热量值(卡/克)) + {果实干重(克)×果壳热量值(卡/克)} + {核仁干重(克)×核仁热量值(卡/克)} }

二、结果和讨论

果实的生长发育：果实的生长发育不单是大小，重量起变化，热量也成正比例增加。7月中旬是核心发育到最大的时候，约一周后，外果皮和种壳也分别达到最大厚度9毫米和5毫米。7月中旬以前，种壳是绿色而柔软，紧密地与白色的核仁胚乳组织连在一起。7月中旬开始是外果皮，种壳，核仁分化形成时期，核仁中已形成少量的油，7月中旬到8月中旬是种壳硬化时期，在大部分外果皮与种壳完全生长发育之后核仁才开始生长（图1）。外果皮和种壳是核仁的保护层，象蚬产卵于核仁中必须穿过内外保护层（表1）。

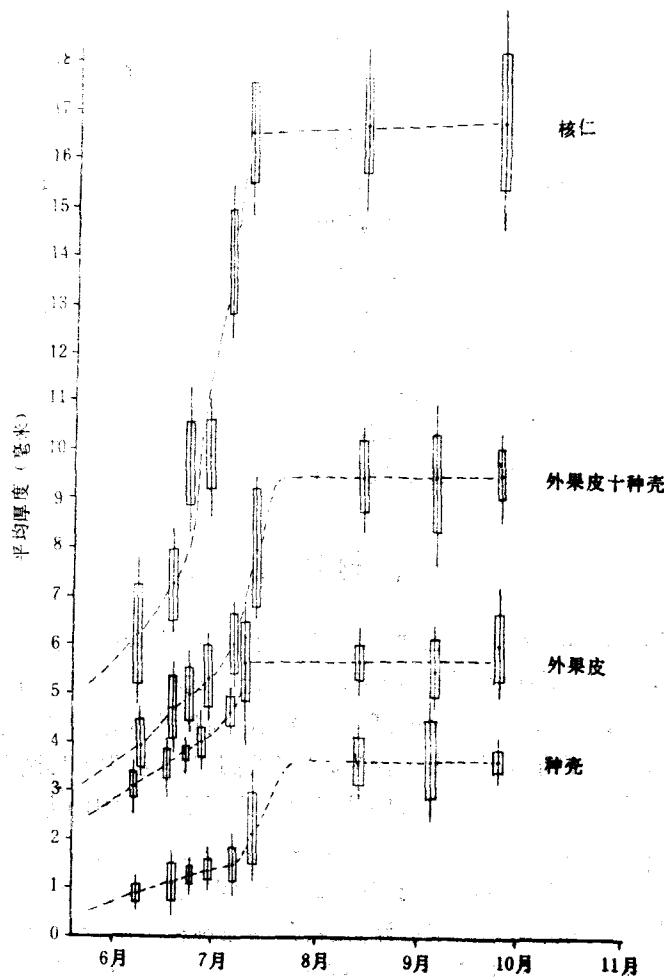


图1 柔毛山核桃果实部分的生长

果实的能量转变：图2表示出果实各部分能量变化，8月10日前后种壳能量达最高点约31,000卡，8月中旬才开始测出核仁的热量值，9月下旬到10月初核仁热量值达最高，外果皮总能量从开始到7月中旬是直线增长，以后陆续降低，似乎一部分能量被输送到其它部

分, 最后达38,000卡。虽然果实各部分能量在质和量有不同的变化, 但总能量在生长季节中的增长比例是稳定的, 果实完全成熟时总能量约80,000卡。外果皮、种壳和核仁的能量在质方面的变化并无相互关系 (图 3)。8月15日前果实各部分能量变化十分相似, 但以后核仁能量迅速增加, 9月初最高达7170卡/克, 外果皮能量于6月下旬达 5260 卡/克, 种壳能量达 440卡/克。

表 1 胡桃科植物各种化学与机械抗虫机制

胡桃/山核桃种类	果实之化学抗虫防护*	机械抗虫防护		
		外皮	种壳	外皮与种壳的总厚度
光滑山核桃 <i>Carya glabra</i>	鞣酸 (23.7% 在种壳)	薄	厚	5.18 毫米
小糙皮山核桃 <i>Carya orata</i>	鞣酸 (在核仁)	薄	厚	7.76 毫米
柔毛山核桃 <i>Carya tomentosa</i>	无	厚	厚	9.60 毫米
心果山核桃 <i>Carya cordiformis</i>	鞣酸 (在核仁中)	薄	薄	3.81 毫米
甜山核桃 <i>Carya ovalis</i>	无	薄	厚	4.20 毫米
黑胡桃 <i>Juglans nigra</i>	胡桃油 (在核仁中)	厚	厚	13.31 毫米
灰胡桃 <i>Juglans cinerea</i>	0.25% 鞣酸 (在核仁中)	薄	厚	—
	0.25% 鞣酸 (在核仁中)			
	胡桃油 (在核仁中)			

* 鞣酸通常存在外果皮中。

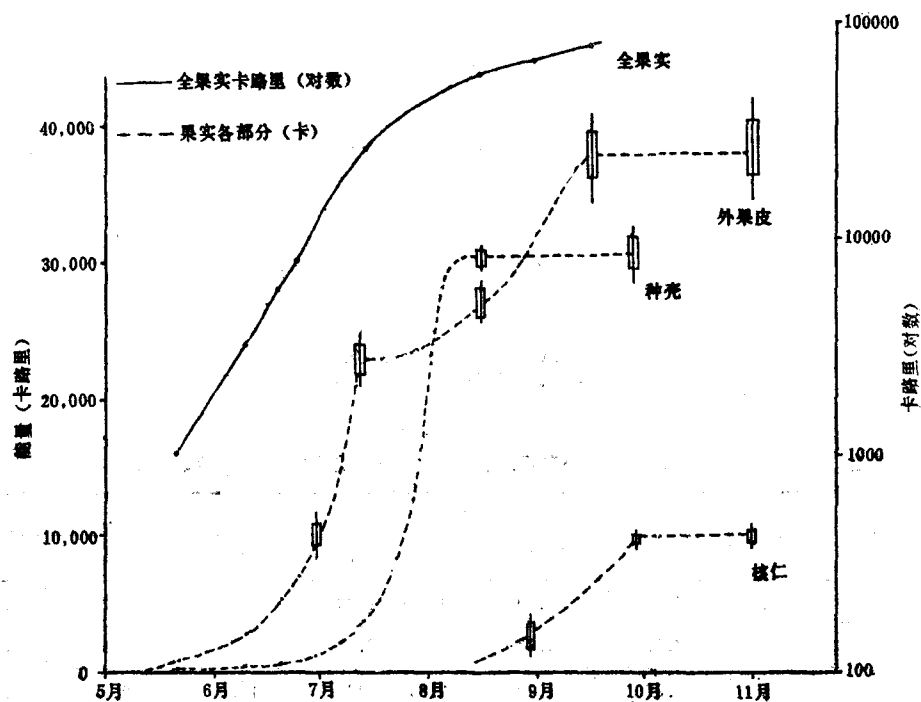


图 2 果实总能量及各部分能量的增长

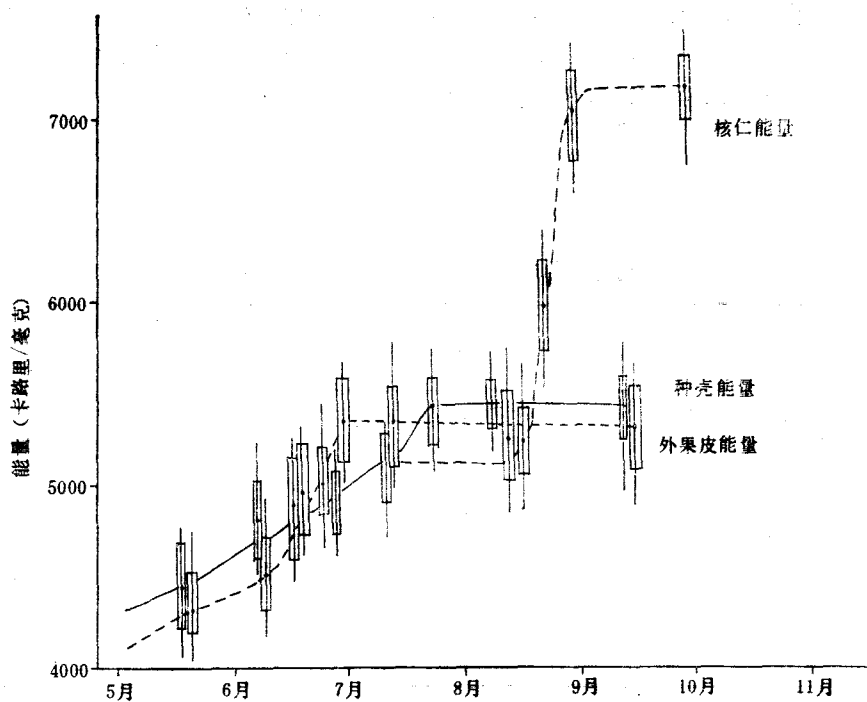


图3 柔毛山核桃果实各部分热能的性质变化

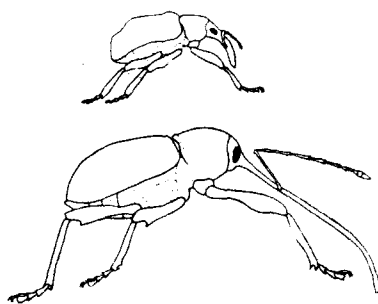
图4 为害柔毛山核桃果实的两种主要象鼻
上: *C. affinis*; 下: *C. caryae*

表 2

*C. caryae*和*C. affinis* ($N=20$) 的雌雄差异

种 类	性别	干重 (毫克)			喙长度 (毫米)		
		平均数	标准差	变异幅度	平均数	标准差	变异幅度
<i>C. caryae</i>	雄	15.26	5.19	9.58—21.39	5.90	1.26	4.31—6.80
	雌	22.17	4.23	15.95—26.09	9.46	0.63	8.40—10.21
<i>C. affinis</i>	雄	4.27	1.39	1.98—5.43	1.80	0.38	1.40—2.31
	雌	9.27	1.72	8.49—10.91	2.73	0.12	2.48—2.86

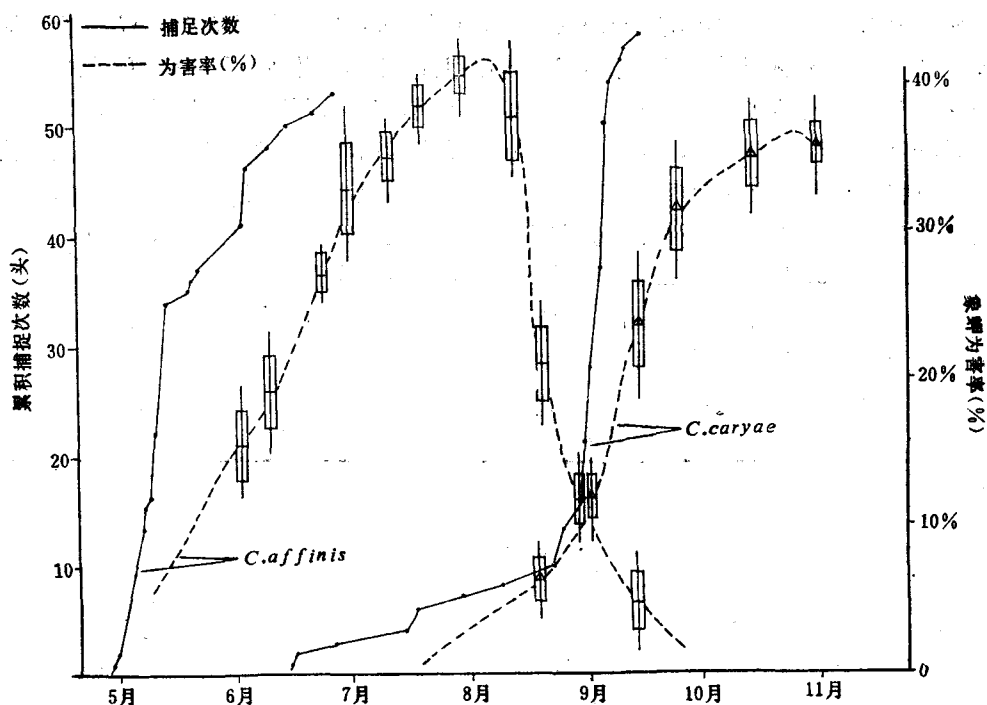
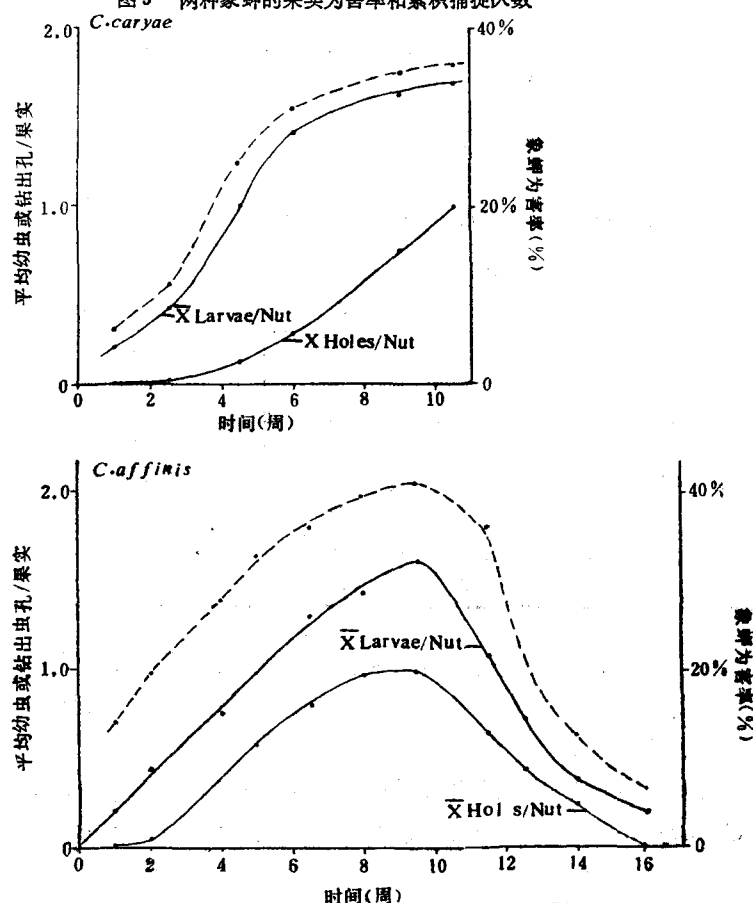


图5 两种象甲的果实为害率和累积捕捉次数

图6 平均象甲为害率 (.....) 每个果实平均有多少头象甲幼虫 ($\bar{X}$ larvae/Nut), 每个果实的平均钻出孔 ($\bar{X}$ Holes/Nut)

两种象鼻虫 *Conotrachelus affinis* 和 *Curculio caryae* 的生物学特性: *C. affinis* 和 *C. caryae* (图 4) 是胡桃科植物的重要害虫, 形态上它们是雌雄两型。这两种象鼻虫的体型大小和喙长度有明显差异 (表 2), 它们的发生期也不同。*C. affinis* 出现于早春, 黑光灯下始见是 4 月 29 日, 产卵期 5—6 月, 5 月 6 日到 10 日是产卵高峰期, 6 月 26 日以后成虫就找不到了。黄昏时特别活跃, 夜间产卵, 卵多产在幼果的疤痕里, 这时核仁还未形成, 卵经一周孵化, 幼虫取食果实的外果皮和种壳, 被害幼果于夏季脱落, 幼虫期约 4 周, 老熟后咬穿果实入土化蛹, 蛹期约 30 天, 成虫在夏季出现, 每年只发生一个世代。

C. caryae 发生于盛夏, 始见于 6 月 14 日, 9 月 14 日以后黑光灯里不再有此虫出现。卵期 7 至 14 天, 幼虫期约 6 周, 老熟幼虫入土进入滞育, 第 2 年化蛹, 每 2 年发生一代。

表 3 果实多虫侵害率 (地上所采集的果实)

<i>C. affinis</i>	无虫害的果实 (头)	多小头幼虫/果实							果实总数	每头果实的平均幼虫	标准差
日期		1	2	3	4	5	6	7			
6 月 2	132	17	5	2	0	0	0	0	156	0.2115	0.5566
6 月 9	199	11	23	7	4	2	1	0	247	0.4453	1.0418
6 月 24	168	8	14	31	6	2	1	1	232	0.7619	1.3829
6 月 30	181	6	5	19	38	4	2	3	258	1.0775	1.7911
7 月 10	109	5	2	16	29	4	3	1	169	1.2899	1.8848
7 月 19	115	3	4	20	36	3	4	2	187	1.4332	1.9509
7 月 30	156	2	4	29	61	9	5	2	268	1.6045	2.0001
8 月 12	126	7	18	35	14	2	1	0	203	1.0840	1.5182
8 月 19	121	2	8	11	9	3	2	0	156	0.7308	1.4826
8 月 30	185	2	12	7	3	1	2	1	213	0.3897	1.1382
9 月 14	181	1	2	4	5	1	0	0	194	0.2165	0.8545
次数	1,673	64	97	181	205	31	21	10			
总次数	0	64	194	543	820	155	126	70			
<i>C. caryae</i>		多小头幼虫/果实									
日数	0	1	2	3	4	5	6	7	N	X	S.D.
8 月 19	121	4	3	2	3	0	0	0	133	0.2105	0.7593
8 月 30	185	4	3	3	5	5	4	0	209	0.4210	1.3060
9 月 14	180	3	1	11	15	28	2	1	241	1.0664	1.9280
9 月 25	148	2	4	5	17	32	8	1	217	1.4194	2.1890
10 月 14	173	3	7	6	17	41	16	5	269	1.6431	2.3551
10 月 23	124	2	3	2	13	29	17	2	192	1.7031	2.4195
次数	931	18	21	29	70	135	47	9			
总次数	0	1	42	87	280	675	282	63			

果实被害率: 图 5 表示柔毛山核桃果实被害有两个时期, 生长初期被 *C. affinis* 危害, 7 月末被害率最高达 42%, 但到 9 月中旬被害率减少到 5%; 生长后期被 *C. caryae* 侵害, 10 月下旬被害率高达 35%。

一个被害果实中有一头以上幼虫危害的现象是普遍存在的 (图 6), 表 3 可看出一果实中最多有 4 头 *C. affinis* 幼虫, 3 条幼虫的频率最高; 而 *C. caryae* 一般是一果实有 5 头幼虫, 其次是 4 头和 6 头。

象甲的存活率: 存活率可从果实上幼虫钻出孔来计算, 被 *C. affinis* 危害的果实平均有两个钻出孔 (表 4), 最多的是 3 个孔 (132 个果实), 一个孔的 138 个果实, 由此可见在一果实中能发育到老熟幼虫只是一部分, 死亡率高达约 50%。*C. caryae* 危害的果实一般是每果有 3 个钻出孔, 其次是 4、2 和 1 个孔, 死亡率约 24%。

表 4 果实钻出孔分布情况

<i>C. affinis</i>		幼虫钻出孔/果实							N	平均钻出孔/果实	S.D.
日期		0	1	2	3	4	5	6			
6 月 2		24	0	0	0	0	0	0	132	0	0
6 月 9		44	2	1	1	0	0	0	203	0.0345	.2703
6 月 24		7	23	16	13	2	1	1	224	.5045	1.0374
6 月 30		4	15	34	11	2	1	0	244	.5287	.9913
7 月 10		1	14	27	7	3	3	1	164	.7439	1.2465
7 月 19		5	12	13	36	3	2	1	182	.9560	1.4018
7 月 30		3	19	47	32	5	4	2	265	.9849	1.3623
8 月 12		6	38	15	16	2	1	0	198	.6515	1.0446
8 月 19		5	9	9	8	2	1	1	151	.4636	1.0879
8 月 30		3	5	6	11	2	1	0	210	.3000	.8915
9 月 14		9	1	1	2	0	0	0	185	.0486	.3502
次数		111	138	169	137	21	14	6			
总数		0	138	338	411	84	70	36			

<i>C. caryae</i>		幼虫钻出孔/果实							N	X	S.D.
日期		0	1	2	3	4	5				
8 月 19		12	0	0	0	0	0		121	0	0
8 月 30		21	2	1	0	0	0		188	.0213	.1778
9 月 14		48	5	3	4	1	0		193	.1399	.5828
9 月 25		52	2	4	7	3	1		165	.2909	.9241
10 月 14		36	8	6	28	13	4		232	.7586	1.4088
10 月 23		11	6	9	13	24	5		181	1.0166	1.6346
次数		180	23	23	52	41	10				
总数		0	23	46	156	164	50				

象甲幼虫生长率和食物源: *C. affinis* 和 *C. caryae* 的生长率 (毫克干重/幼虫) 见图 7, 象甲幼虫的平均吸收率是 45.5% (用生物量毫克干重来计算) (Shen, 1973), 幼虫取食后, 一部分能量用于身体的成长, 一部分消耗于新陈代谢和呼吸, 实际被利用的约为 41.38%。

象甲幼虫的平均热量 = 5348.61 卡/克 = 5.35 卡/毫克

因为 1 毫克干重的幼虫 = 5.35 卡路里

所以 1 毫克幼虫需要能量 = $\frac{5.35}{0.46 \times 0.41}$ 卡

因为象甲幼虫每天所需能量 = 28.37 卡/天/毫克

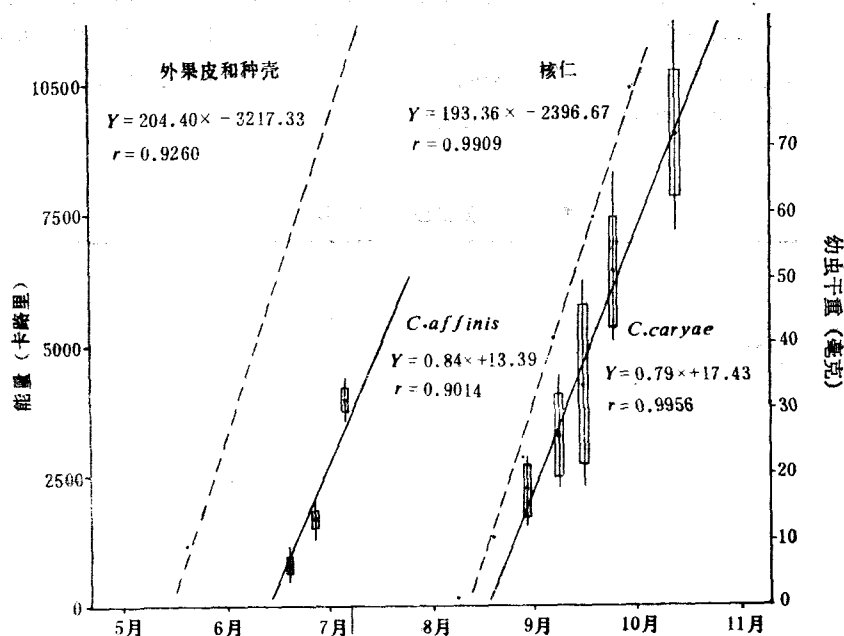


图7 果实各部分的生长率和幼虫生长率的直线回归和相关

由此可从幼虫生长发育期和能源坡度（果实生长率）与幼虫生长率坡度算出每个果实能养活多少头幼虫的理论值。

如 *C. affinis* 幼虫生长发育期 = 35 天

果实外皮和种壳生长率（坡度）= 18.75 卡/天

幼虫生长率 = 1.2 毫克/天

幼虫期 35 天总生长 = 1.2 毫克/天 × 35 天 = 42 毫克

因为 1 毫克幼虫每天需要能量 = 28.37 卡

因 42 毫克幼虫所需能量 = 28.37 × 42 卡 = 1191.54 卡

果实核仁总能量 = 10,000 卡

理论上一头果实能维持多少象鼻虫 = $\frac{\text{核仁总能量}}{\text{每头幼虫所需要的能量}}$

$$= \frac{10,000 \text{ 卡}}{1191.54 \text{ 卡}} = 8.39 \text{ 头幼虫}$$

C. caryae: 幼虫生长发育期 = 50 天

核仁的生长率 = 187.5 卡/天

幼虫的生长率 = 12.25 毫克/10 天 = 1.225 毫克/天

幼虫期 50 天总生长 = 1.225 × 50 = 61.50 毫克/幼虫

因 1 毫克幼虫需要 28.37 卡

所以 61.5 毫克幼虫需要能量 = 61.5 × 28.37 = 1774.56 卡

核仁总能量 = 10,000 卡

理论上每头果实能维持多少头幼虫:

$$= \frac{10,000 \text{卡}}{1774.56 \text{卡}} = 5.64 \text{头幼虫}$$

柔毛山核桃果实有很厚的外皮和坚硬的种壳保护核仁, 因此只有少数几种昆虫能为害其果实。*C. affinis*是喙较短的象蚱, 它的发生期早(图8), 当它产卵时果实的外皮和种壳还处在幼嫩时期, 外皮厚度已超过其喙长度。而*C. caryae*雌性的喙比较长, 发生期也迟, 当它产卵时, 果实已发育到相当程度, 不过外皮和种壳的厚度小于雌象蚱喙的长度, 因此能穿过两层较厚的外皮和种壳, 将卵产于核仁中。

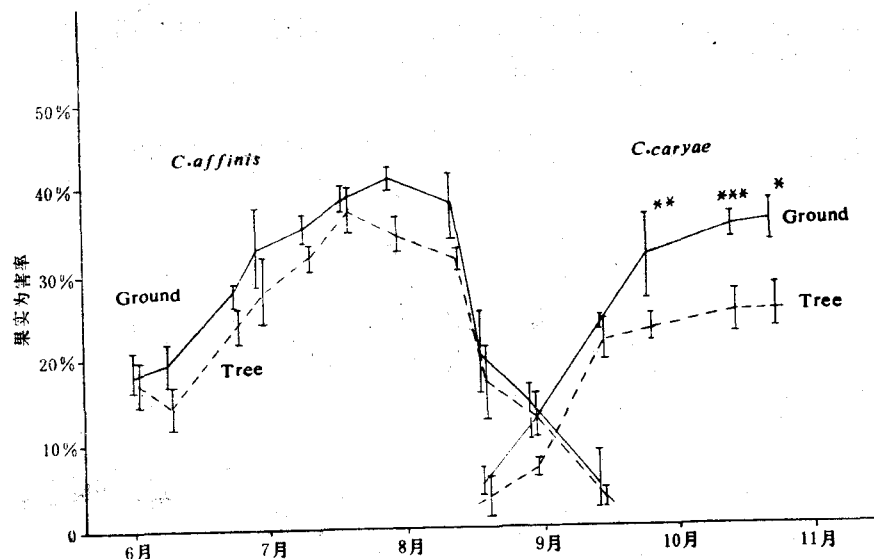


图8 两种象蚱的平均果实受害率。树上(Tree-----)和地下(Ground——)

果实的硬化过程到8月中才完成, 差不多需要一个月的时间。坚硬的种壳能降低象蚱幼虫的生存率, 当幼虫老熟后需花很多时间和消耗能量来咬钻出孔, 果实越厚越坚硬对象蚱产卵也越艰难, 10头象蚱钻洞平均时间为105分钟, *C. affinis*的入侵随着种壳的硬化而降低。果实的抗虫力与外皮, 种壳的总厚度成正比[见表5和Shen (1973)]。

表5 胡桃科植物外果皮与种壳的物理特征和果实被害率

种 类	%能量用于机械抗虫机制 [(外果皮+种壳能量)/全果实能量]	外果皮与种壳的兑厚度 (毫米)	不受果实象蚱为害的果实 (%)
黑胡桃	87.3%	13.31	95
大槲皮山核桃	—	11.51	80
柔毛山核桃	87.2%	9.60	66
小槲皮山核桃	78.8%	7.76	62.5
光滑山核桃(长形品种)	75.4%	5.18	62.5
光滑山核桃(圆形品种)	74.1%	—	62.5
甜山核桃(<i>C. ovalis</i>)	69.9%	4.20	62.5
美洲山核桃	59.1%	—	38.5
心果山核桃	核仁极苦(种壳薄)	3.81	77.5
苦山核桃		—	80.0

成熟的山核桃各部分能量分配是：核仁为10,000卡，外皮30,500卡，种壳38,000卡，外皮和种壳的能量分别是核仁的3倍和4倍（Shen, 1974）。

当*C. caryae*危害正在发育中的核仁时，种壳已经硬化，由于外皮和种壳的总厚度只有长喙的象鼻才能成功穿过这样的厚度将卵产在营养与能量丰富的核仁里，而短喙象鼻产卵不能达到这样的深度，幼虫因营养不良能量不足而死亡。自然淘汰的结果使长喙象鼻的生存率比短喙的高。

*C. affinis*越冬之后，如果出现过早，会受到晚春冰冻的严重影响，引起成虫和幼虫大量死亡，若*C. affinis*的发生延迟到夏天，则幼虫又会因种壳的硬化而引起很高的死亡率。经过长期的自然选择，它们的发生总选择在有利于幼虫，生存率最高而自然死亡率最低的阶段。

*C. affinis*的幼虫期平均为35天，在这段时间里根据气候因子和山核桃的生长发育情况，可以预测它的死亡率。

$$\text{死亡率 } p = m_1 + m_2$$

$$m_1 = \text{因寒冻引起的死亡率}$$

$$m_2 = \text{种壳硬化封闭而引起的死亡率}$$

$$\text{生存率 } \% = 100 - [100 - (m_1 + m_2)]$$

图9表示*C. caryae*在各种时期产卵的理论死亡率，图5表明*C. affinis*产卵最适时间正是与成虫盛发期相吻合。

*C. affinis*对*C. caryae*的影响：*C. caryae*越冬后的出现正值山核桃果实遭受

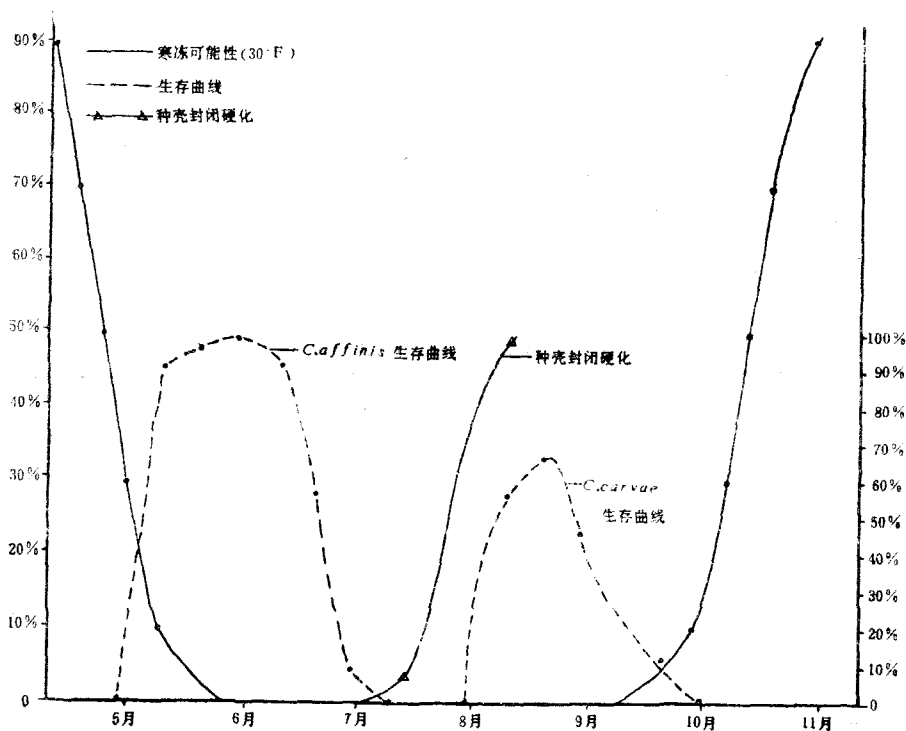


图9 两种象鼻的各种死亡因素（30°下寒冻的可能性和种壳硬化封闭）和这些因素所导致的生存曲线

C. affinis 的危害, 若 *C. caryae* 的卵产入已有 *C. affinis* 存在的果实中, 那末孵出的幼虫竞争不过龄期比它大的 *C. affinis* 幼虫。若 *C. caryae* 发生延迟直到 *C. affinis* 幼虫脱果后才产卵, 则幼虫可能尚未老熟而寒冷使它不能出壳, 不能入土化蛹, 引起很高的死亡率。所以每个卵和幼虫的生存可能性, 可用下列方程式计算出来:

$$\text{生存率} = 100 - \{100[C. \textit{affinis} \text{ 的危害率} + (100 - C. \textit{affinis} \text{ 之危害}\%) \times (30^\circ\text{F 寒冻之可能性})]\}$$

画成后的生存率图表示生存率最高是 8 月下旬。这时正是 *C. caryae* 交配的高峰 (图 5, 图 9)。根据图形可估计 *C. affinis* 对 *C. caryae* 的影响。亦可预测 *C. caryae* 的生存率在 *C. affinis* 不在场时, 在 7 月下旬核仁开始充实时产的卵生存率最高, 但生存曲线还要根据寒冻情况而定, 这生态模型 (图 9) 指出产卵期早的生存率比其它时期的高, 因 *C. affinis* 之在场时 *C. caryae* 要与它竞争, 高生存率将降低 24%, 生存曲线面积减少 75%。

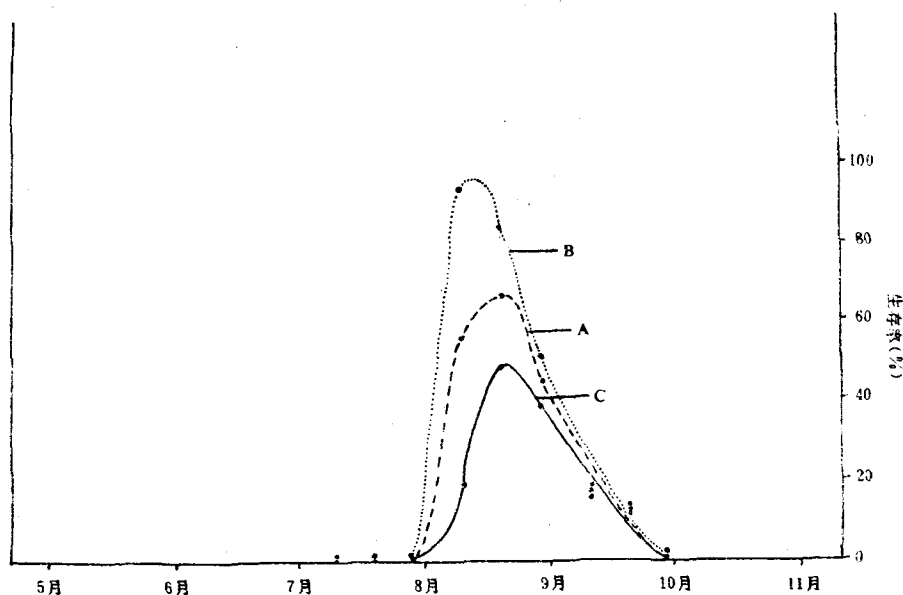


图10 *C. caryae* (第2种象甲) 的生存曲线在3种不同情况下: 曲线B下的总面积=2881单位, 曲线A下的总面积 (第一种象甲在场但虫口数量不多, 如在果实大年) =2176单位。曲线C下的总面积 (第一种象甲在场但虫口数量很大, 如在果实小年里) =1417单位

A→B: -24.47% (A<B) =第一种象甲与第二种象甲之间的相互竞争;

A→C: +34.88% (A>C) =第一种象甲所能得到的利益如它能分别果实大年与小年;

B→C: -50.79% (B>C) =在时间上跟着第二种象甲所得到的损害

当果实大年时假如 *C. affinis* 之出现期不变则果实为害率加倍, 所有果实为害量曲线将增加一倍 (图10), 其后果是使产卵期延迟和生存率全面下降, 降低生存率34%, 生存曲线面积减少65%。

因柔毛山核桃果实大年每两年一次, 用上述生态模型分析必须考虑两种象甲在大年与小年的差异, 曲线C (图10) 是 *C. affinis* 对 *C. caryae* 在小年的影响, 而 *C. caryae* 之所以需要两年时间才完成一个世代, 可能是一种生态适应方法来减少与 *C. affinis* 的竞争。因为果实大小年是完全靠非生物因素所决定 (Eis et al, 1965; Smith, 1970), 所以象甲很可能以

非生物指示来控制其虫口演进,使之与果实大年吻合。

参 考 文 献

- Applebaum, S. W. 1964 Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae-I. General considerations of development compatibility. *J. Ins. Physiol.* 10: 783—88.
- Applebaum, S. W. *et al.* 1965 Physiological aspects of host specificity in the Bruchidae-IV. Developmental incompatibility of soybeans for *Callosobruchus*. *J. Ins. Physiol.* 11: 611—16.
- Bode, H. R. 1958 Beitrage zur kenntnis allelopathischer Erscheinungen bei einigen Juglandaceen. *Planta* 51: 440—80.
- Brooks, F. E. 1922 Curculios that attack the young fruits and shoots of walnut and hickory. *U.S.D.A. Bull.* 1066: 1—16.
- Davis, E. F. 1928 The toxic principle of *Juglans nigra* as identified with synthetic juglone and its toxic effects on tomato and alfalfa plants. *Am. J. Bot.* 15: 620.
- Dement, W. A. and H. A. Mooney 1974 Seasonal changes in the production of tannins and cyanogenic glycosides in the chaparral shrub, *Heteromeles arbutifolia*. *Oecologia* 13: 62—76.
- Dollahite *et al.* 1962 Toxicity of gallic acid, pyrogallol, tannic acid and *Quercus havardii* in the rabbit. *Am. J. Vet. Res.* 23: 1264—69.
- Eis *et al.* 1965 Relation between cone production and diameter increment of Douglas fir, grand fir and western white pine. *Can. J. Bot.* 43: 1553—59.
- Feeny, P. P. 1968 Effects of oak leaf tannins on larval growth of the winter moth *Operophtera brumata*. *J. Ins. Physiol.* 14: 805—17.
- 1969 Inhibitory effect of oak leaf tannins on hydrolysis of proteins by trypsin. *Phytochem.* 8: 2119—26.
- 1970 Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* 51: 565—81.
- *et al.* 1968 Seasonal changes in the tannin content of oak leaves. *Phytochem.* 7: 871—80.
- Handley, J. 1961 Further evidence for the importance of residual leaf protein complexes in litter decomposition and the supply of nitrogen for plant growth. *Plant and Soil* 15: 37—73.
- Hutchins, R. E. 1966 *Insects*. Prentice Hall Inc., Engelwood Cliffs, N. J.
- Ishaaya, I. *et al.* 1965 Soybean saponins IV. The effect of proteins on the inhibitory activity of soybean saponins on certain enzymes. *J. Food Sci.* 30: 118—20.
- Kingsbury, J. M. 1964 Poisonous plants of the U. S. and Canada. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, N. J., 626 pp.
- Lawton, J. H. 1976 The structure of the arthropod community on bracken. *Bot. J. Linn. Soc.* 73: 187—216.
- Massey, A. B. 1925 Antagonism of walnuts in certain plant associations. *Phytopath.* 15: 773—84.
- Nierenstein, M. 1934 The natural organic tannins; history; chemistry and distribution. Churchill Ltd., London, 319 pp.
- Pridham, J. B. 1960 Phenolics in plants in health and disease. Pergamon Press, Oxford, 131 pp.
- Schneiderhan, F. J. 1927 The black walnut (*Juglans nigra*) as a cause of death of apple trees. *Phytopath.* 17: 529—40.
- Shen, P. Q. 1973 Interaction between Mockernut Hickory (*Carya tomentosa*, Juglandaceae) and its seed predators (*C. affinis* and *C. caryae*, Curculionidae, Coleoptera). Thesis, Ohio State University, Columbus, Ohio, U. S. A.
- Shen, P. Q. 1974 Resource partitioning among seed predators of Mockernut Hickory and its evolutionary implications on the plant family Juglandaceae. *Bulletin Ecological Society America* 55 (2): 38.
- Smith, C. C. 1970 The co-evolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecol. Monogr.* 40: 349—71.
- Sondheimer and Simeone (Eds.) 1970 Chemical ecology. Acad. Press, N. Y.
- Vohra *et al.* 1966 Growth depressing and toxic effects of tannins to chicks. *Poultry Sci.* 45: 1356—42.
- Whittaker, R. H. and P. Feeny 1971 Allelochemicals: chemical interactions between species. *Sci.* 171: 757—70.
- Wilkins *et al.* 1953 Tannins and palatability in *Serica lespedeza*. *Agron. J.* 45: 335—36.

**RESISTANCE MECHANISM OF MOCKERNUT
HICKORY (*CARYA TOMENTOSA*, JUGLANDA-
CEAE) AND THE EVOLUTION OF ITS SEED
PREDATORS (*CONOTRACHELUS AFFINIS* AND *CUR-
CULIO CARYAE*, CURCULIONIDAE, COLEOPTERA)**

SHEN BOJUN*

(Shanghai Institute of Entomology, Academia Sinica)

Seeds of Mockernut Hickory represent a changing environmental resource in time and space to two species of snout beetles who partition the common food resource along a spatial and temporal gradient. *Conotrachelus affinis*, a generalized predator with short snout, utilizes early spring nuts with thin husk, unhardened shell, and little or no kernel in the endosperm. This beetle, a typical *r*-selected species, has a fast growth rate, short larval period (life cycle completed in 3 months) and emerges before shell closure and shell hardening. *Curculio caryae*, a specialized predator with a long snout, exploits late summer nuts when the kernel is full, and the husk and shell of the nut fully are mature. It has a long larval period and takes 2 years to complete its life cycle. It is a typical *K*-selected species.

Resistance mechanism of Mockernut Hickory is mainly mechanical in nature rather than chemical despite the fact that several secondary plant substances are known to be present. Mechanical defense of the plant consists of an extremely thick husk and extremely hard shell which protect the seed from predation. In general, the higher the amount of energy in the husk and shell, the lower the rate of predation. A mathematical model of survivorship and mortality caused by physical environmental factors as well as biological factors such as interspecific competition between the 2 species of snout beetles is presented.

* = SHEN PAK-QUAN