

ISSN 1000-0933

CN 11-2031/Q

生态学报

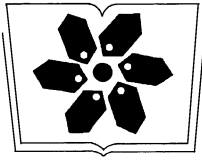
Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 20 期 Vol.32 No.20 **2012**

中国生态学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 20 期

2012 年 10 月 (半月刊)

目 次

太湖流域源头溪流氧化亚氮(N_2O)释放特征.....	袁淑方, 王为东 (6279)
闽江河口湿地植物枯落物立枯和倒伏分解主要元素动态.....	曾从盛, 张林海, 王天鹅, 等 (6289)
宁夏荒漠草原小叶锦鸡儿可培养内生细菌多样性及其分布特征.....	代金霞, 王玉炯 (6300)
陕西省栎黄枯叶蛾蛹的空间分布.....	章一巧, 宗世祥, 刘永华, 等 (6308)
模拟喀斯特生境条件下干旱胁迫对青冈栎苗木的影响.....	张中峰, 尤业明, 黄玉清, 等 (6318)
中国井冈山生态系统多样性.....	陈宝明, 林真光, 李 贞, 等 (6326)
鄂西南木林子常绿落叶阔叶混交林恢复过程中优势树种生态位动态.....	汤景明, 艾训儒, 易咏梅, 等 (6334)
不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响	徐兴利, 金则新, 何维明, 等 (6343)
模拟长期大风对木本猪毛菜表观特征的影响	南 江, 赵晓英, 余保峰 (6354)
雷竹林土壤和叶片 N、P 化学计量特征对林地覆盖的响应	郭子武, 陈双林, 杨清平, 等 (6361)
利用树木年轮重建赣南地区 1890 年以来 2—3 月份温度的变化	曹受金, 曹福祥, 项文化 (6369)
川西亚高山草甸土壤呼吸的昼夜变化及其季节动态.....	胡宗达, 刘世荣, 史作民, 等 (6376)
火干扰对小兴安岭白桦沼泽和落叶松-苔草沼泽凋落物和土壤碳储量的影响	周文昌, 牟长城, 刘 夏, 等 (6387)
黄土丘陵区三种典型退耕还林地土壤固碳效应差异.....	佟小刚, 韩新辉, 吴发启, 等 (6396)
岩质公路边坡生态恢复土壤特性与植物多样性	潘树林, 辜 彬, 李家祥 (6404)
坡位对东灵山辽东栎林土壤微生物量的影响.....	张 地, 张育新, 曲来叶, 等 (6412)
太湖流域典型入湖港口景观格局对河流水质的影响.....	王 瑛, 张建锋, 陈光才, 等 (6422)
基于多角度基尼系数的江西省资源环境公平性研究	黄和平 (6431)
中国土地利用空间格局动态变化模拟——以规划情景为例	孙晓芳, 岳天祥, 范泽孟 (6440)
世界主要国家耕地动态变化及其影响因素	赵文武 (6452)
不同氮源下好氧反硝化菌 <i>Deffluibacter lusatiensis</i> str. DN7 的脱氮特性	肖继波, 江惠霞, 褚淑祎 (6463)
基于生态足迹方法的南京可持续发展研究.....	周 静, 管卫华 (6471)
基于投入产出方法的甘肃省水足迹及虚拟水贸易研究.....	蔡振华, 沈来新, 刘俊国, 等 (6481)
浦江县土壤碱解氮的空间变异与农户 N 投入的关联分析	方 斌, 吴金凤, 倪绍祥 (6489)
长江河口潮间带盐沼植被分布区及邻近光滩鱼类组成特征	童春富 (6501)
深圳湾不同生境湿地大型底栖动物次级生产力的比较研究.....	周福芳, 史秀华, 邱国玉, 等 (6511)
灰斑古毒蛾口腔反吐物诱导沙冬青细胞 Ca^{2+} 内流及 H_2O_2 积累	高海波, 张淑静, 沈应柏 (6520)
濒危物种金斑喙凤蝶的行为特征及其对生境的适应性.....	曾菊平, 周善义, 丁 健, 等 (6527)
细叶榕榕小蜂群落结构及动态变化.....	吴文珊, 张彦杰, 李凤玉, 等 (6535)
专论与综述	
流域生态系统补偿机制研究进展	张志强, 程 莉, 尚海洋, 等 (6543)
可持续消费的内涵及研究进展——产业生态学视角	刘晶茹, 刘瑞权, 姚 亮 (6553)
工业水足迹评价与应用.....	贾 佳, 严 岩, 王辰星, 等 (6558)
矿区生态风险评价研究述评.....	潘雅婧, 王仰麟, 彭 建, 等 (6566)
研究简报	
围封条件下荒漠草原 4 种典型植物群落枯落物枯落量及其蓄积动态.....	李学斌, 陈 林, 张硕新, 等 (6575)
密度和种植方式对夏玉米酶活性和产量的影响.....	李洪岐, 蔺海明, 梁书荣, 等 (6584)
期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 312 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 35 * 2012-10	



封面图说: 草丛中的朱鹮——朱鹮有着鸟中“东方宝石”之称。洁白的羽毛, 艳红的头冠和黑色的长嘴, 加上细长的双脚, 朱鹮历来被日本皇室视为圣鸟。20 世纪前朱鹮在中国东部、日本、俄罗斯、朝鲜等地曾有较广泛地分布, 由于环境恶化等因素导致种群数量急剧下降, 至 20 世纪 70 年代野外已认为无踪影。1981 年 5 月, 中国鸟类学家经多年考察, 在陕西省洋县重新发现朱鹮种群, 一共只有 7 只, 也是世界上仅存的种群。此后对朱鹮的保护和科学研究做了大量工作, 并于 1989 年在世界首次人工孵化成功。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201205090675

曾菊平, 周善义, 丁健, 罗保庭, 覃琨. 濒危物种金斑喙凤蝶的行为特征及其对生境的适应性. 生态学报, 2012, 32(20): 6527-6534.

Zeng Juping^{1,*}, Zhou S Y, Ding J, Luo B T, Qin K. Behavior characteristics and habitat adaptabilities of the endangered butterfly *Teinopalpus aureus* in Mount Dayao. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(20): 6527-6534.

濒危物种金斑喙凤蝶的行为特征及其对生境的适应性

曾菊平^{1,*}, 周善义², 丁健³, 罗保庭⁴, 覃琨⁴

(1. 江西农业大学林学院, 南昌 330045; 2. 广西师范大学生命科学院, 桂林 541004;
3. 武汉生物工程学院, 武汉 430415; 4. 广西大瑶山国家级自然保护区管理局, 来宾 545700)

摘要: 金斑喙凤蝶 (*Teinopalpus aureus*) 1985 年被 IUCN 列为红色名录种, 1989 年被我国列为一级保护种, 此后便日益受到人们关注, 然而, 至今为止对其野外生存、行为及生境适应等认识仍很模糊。在广西金秀县大瑶山设定 4 个研究区域, 以线路调查法计数成虫与幼期个体数, 定点跟踪观察法记录成虫交配行为、产卵行为、幼虫取食行为等。结果显示: 金斑喙凤蝶主要在湿季 (4—10 月底, 月降水量 > 50 mm) 生长、发育与繁殖后代。金斑喙凤蝶在行为上表现出对温度的主动选择性, 幼虫在 17—24 °C 时取食行为活跃, 雄蝶在 19—26 °C 时山顶行为活跃, 均表现出中温选择性; 然而, 雌蝶多选择在正午时刻产卵, 期间温度为 27—30 °C, 表现出高温选择性。雄蝶活动对生境地形表现出主动选择性, (87.34 ± 7.58)% ($n=339$) 的雄蝶选择飞向山顶, 他们每日上午 6:00 至 11:00 在山顶聚集, 绕圈飞行或停息, 而以山顶停息为主, 占山顶活动时间的 (77.87 ± 19.32)%。雄蝶通常停息在山顶的高枝位叶片上或山顶周缘的叶片上, 以便迅速发现并拦截飞经的雌蝶, 获得交配机会。因而, 金斑喙凤蝶在交配策略上主要采取雄蝶等候的方式。停息期间, 雄蝶表现出明显的占区行为, 首先停息在某一区域的雄蝶在领域权竞争中通常都是最后的胜利者, 赢得领域, 获得更多交配机会。野外观察发现, 金斑喙凤蝶的天敌种类较多, 野外存活率偏低, 最后羽化率仅为 38.9% ($n=20$)。对于存活个体而言, 他们已明显进化形成一套复杂的防御体系, 主要包括由保护色、颜色拟态、形状拟态等组建的初级防御体系和由眼斑展示、身体晃动、Y-腺伸出等组建的次级防御体系。另外, 老熟幼虫多选择在林下层的灌木丛或竹丛的隐蔽枝条上化蛹, 化蛹高度为 (1.82 ± 1.58) m ($n=20$), 这种对化蛹场所的主动选择行为可提高其蛹期的防御能力。研究结果说明, 在自然选择作用下, 金斑喙凤蝶对其阔叶林生境的适应性行为特征非常明显, 然而, 生境破坏 (砍伐等) 或人类强度干扰 (林下层垦殖等) 将使这些适应性行为失效, 并威胁到该珍稀蝴蝶种群的繁衍生息, 甚至导致局部灭绝的发生。

关键词: 金斑喙凤蝶; 野外研究; 行为; 温度; 交配策略; 适应性

Behavior characteristics and habitat adaptabilities of the endangered butterfly *Teinopalpus aureus* in Mount Dayao

ZENG Juping^{1,*}, ZHOU Shany², DING Jian³, LUO Baoting⁴, QIN Kun⁴

1 College of Forestry, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China

2 College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China

3 Wuhan Bioengineering Institute, Wuhan 430415, China

4 Administration Bureau of Dayaoshan National Nature Reserve, Laibing 545700, China

Abstract: *Teinopalpus aureus* was listed as a protected species in the IUCN Red List of Threatened Species since 1985, and a Chinese first-class protected species since 1989. It is concerned increasingly by people throughout the world. However, we now still unknown its field status, habitat adaptabilities etc.. In this study, we selected four sites in Dayaoshan, Guangxi Province, China, to count adult and early stages (egg, larva and pupa) by the method of route survey, and to

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31160430-C040501); 湖北省自然科学基金项目 (2009CDZ034)

收稿日期: 2012-05-09; 修订日期: 2012-08-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zengjupingjxau@163.com

record its mating, ovipositing and feeding behaviors by the method of on-site tracking observation. Results showed that *T. aureus* grew in wet season (from April to October, with $> 50\text{mm/month}$ in precipitation). This butterfly showed active selectivity to temperature, which larvae fed actively during 17°C to 24°C , and males hilltoped actively during 19°C to 26°C , while females preferred to oviposit at noon when temperature was relatively high, during 27°C to 30°C . Males showed topographically choice behavior, and $(87.34 \pm 7.58)\%$ of males ($n=339$) preferred to fly up hilltops (not hillsides) in surveys. They aggregated there during 6:00am to 11:00am, flying or perching, and spent $(77.87 \pm 19.32)\%$ of time in the latter. Moreover, males always perched on those leaves located high branches or the edges of hilltop, where they “waiting” for females to obtain mating opportunity and showed the type of “perching” in mating strategy. Males showed territoriality while perching on hilltops, and often, who firstly perched in a domain would be the last winner in male-male competition over territorial ownership. This study also showed that *T. aureus* had a high mortality in field, and the rate of pupa emergence was only 38.9% ($n=20$). As for the survivals, a complicated defense system was observed, including the primary defense system (protective or cryptic color, color or shape mimicry etc.) and the second defense system (ocular-spot demonstrating, body swaying, yellow Y-gland stretching etc.). Moreover, the fully matured larva preferred to pupate under a cluster of leave in bushes or bamboo groves in the under-story of forest, and the height of pupation site was $(1.82 \pm 1.58)\text{m}$ ($n=20$). Our results suggest that *T. aureus* evolve some specific behaviors to adapt the specific habitat of broad-leaves forest under the pressure of nature selectivity. However, habitat destructions (e. g. felling) or interference (e. g. the under-story's reclamation) might make more individuals of *T. aureus* fail to live, and then threat the endangered butterfly's population, or even lead to the extinction of local population.

Key Words: *Teinopalpus aureus*; field study; behavior; temperature; mating strategy; adaptability

蝴蝶为鳞翅目 (Lepidoptera) 昆虫, 具有色彩鲜艳或透明的翅, 被称为“生命之宝石”。但其色彩鲜艳不只是用来炫耀、展示, 更可用于伪装和防御^[1-2]。在 2.5 亿年的生存进化中^[1, 3], 蝴蝶形成了多种适应性行为, 表现在产卵、求偶、防御等方面。例如, 无毒金斑蛱蝶 (*Hypolimnys misippus*) 能模拟有毒金斑蛱蝶 (*Danaus chrysippus*) 翅面斑纹来防御天敌^[1, 4]。近些年, 有关昆虫行为的研究日益增多, 如昆虫产卵、取食、繁殖等研究^[5-6]。但是, 有关蝴蝶的行为与适应性研究较少^[7-9], 求偶、山顶 (Hilltopping)^[7]、防御等行为及其适应性的研究实例不多^[8-9]。当前, 国内有关蝴蝶的研究工作也多在资源调查、分类、生物学特性等方面, 对行为与适应、生态与保护^[10-11]等研究较为缺乏。

金斑喙凤蝶 (*Teinopalpus aureus*) 为典型高山种, 对生境有特殊要求, 我们推测其在行为上也应与之相适应。该蝴蝶自从 1985 年被 IUCN 列入红色名录, 又于 1989 年被我国列为一级保护种以后, 如今已备受关注。然而, 对其野外生态、行为的认识仍很模糊, 相关研究较少^[11]。为此, 本研究以广西大瑶山种群为研究对象, 选取 4 个研究区域, 采用线路调查、定点跟踪观察法研究该蝶的生态行为特征, 并结合生境特点分析其对环境的适应。

1 材料与方法

1.1 研究地点与对象

野外观察设在广西大瑶山 ($\text{N}23^{\circ}40' - 24^{\circ}24'$, $\text{E}109^{\circ}50' - 110^{\circ}27'$), 位于中国西南部广西金秀县。当地海拔高度在 110—1979 m, 地形落差大, 环境复杂多样。该山体在两亿年前形成, 第四纪冰期没有出现冰盖, 亚热带森林生态系统发育完好, 为许多古老物种如银杉 (*Cathaya argyrophylla*)、桫欏 (*Alsophila spinulosa*)、鳄蜥 (*Shinisaurus crocodilurus*) 等提供了避难所。大瑶山南端接近北回归线, 距南海和北部湾 200 多公里, 深受东南季风影响, 属亚热带季风气候类型。冬暖夏凉, 年平均气温 17°C , 年降水量 1823.9 mm, 年蒸发量 1203 mm, 相对湿度 83%。其降雨主要集中在 5—9 月份, 占全年的 71.6%, 其他月份平均降雨量不足 60 mm, 表现出明显的干季、湿季交替发生的现象 (图 1)。

1981 年,大瑶山科学考察中首次发现金斑喙凤蝶的分布。此后,据当地保护区工作人员介绍,每年 4、5 月份都能在几个观察点看到该蝶。本次研究,就从这些观察点中选取 4 个,加上其周边环境作为我们的研究区域,定名为 Site 1、Site 2、Site 3 和 Site 4,每个研究区域相距 1 km 以上。Site 1 面积 0.62 km²,海拔 1300 m 至 1645 m,坡度 30°至 67°,含 4 个山顶,西、北面为壳斗科 (Fagaceae) 栲属 (*Castanopsis*)、青冈属 (*Cyclobalanopsis*)、樟科 (Lauraceae) 与木兰科 (Magnoliaceae) 等组成的常绿阔叶林,东、南面为竹丛或草丛,山顶区为竹丛、矮林;Site 2 面积 0.84 km²,海拔 1100 m 至 1500 m,坡度 20°至 48°,主要为山谷与缓坡,多为常绿阔叶林所覆盖,下层林以竹林或竹丛为主,区域外周为公路所环绕;Site 3 面积 0.72 km²,海拔 1000 m 至 1345 m,坡度 22°至 49°,含 2 个山顶,东南面为斑块状分布的常绿阔叶林,西、北、东北、西南面为荒山草地或人工垦殖区(如八角等经济苗木区),一个山顶近邻林区,为银木荷 (*Schima argentea*)、小果南烛 (*Lyonia ovalifolia* var. *elliptica*) 等覆盖,其对面山顶则为荒山草丛;Site 4 面积 1.13 km²,海拔 1200 m 至 1450 m,坡度 20°至 56°,含多个小山顶,区内均为常绿阔叶林所覆盖。

1.2 野外研究方法

2003 年 3 月至 2004 年 11 月,在研究区域内采用线路调查法记录卵、幼虫、蛹与成虫的数量、位置、生活状态(如健康或死亡等),调查线路随机选取。调查主要沿着山脊、林间小道等进行,配以 GPS 和 1:50000 地形图,用卷尺测量化蛹场所的高度与最近卵间距。调查以线路为主轴,覆盖到线路两边 20 m 范围,以肉眼检查、搜索(位置高处爬上树后搜索)为主。根据调查需要,2010 年对部分线路调查数据做补充,确保每条线路重复调查 3 次以上。

为了解金斑喙凤蝶生活史与相关行为,在各研究区域选取 2 个以上观察点(山顶或山腰),定点跟踪观察卵、幼虫、成虫的行为(如孵化、取食、飞行、停息等),对幼虫取食行为每 10min 记录 1 次数据,对成虫“飞行-停息”行为则为连续记录(辅以带话筒的录音机),并记录当时的时间、温度。成虫观察点选在山顶较开阔的区域或较高的树顶,卵、幼虫观察点设在寄主植物光叶拟单性木兰 (*Parakmeria nitida*) 树上。成虫定点观察(在 Site 1、Site 3 和 Site 4 设点)时间为 6:00 至 15:00,辅以望远镜 (Zoom ZCF7-15×35),每个点选 3 个以上个体跟踪观察;幼虫定点观察(在 Site 2 和 Site 4 设点)时间为 5:30 至 21:00,每个点选 3 个以上个体跟踪观察。野外研究过程中不断拍照,采集现场生态照片。

1.3 数据分析方法

运用 ANOVA 方法进行数据分析,显著性水平 $P < 0.05$,数据表达为 $\text{Mean} \pm \text{SD}$ 。根据需要对部分调查数据累积后分析(加入保护区已有的 2002 年数据),如雄蝶在山顶区或山腰区的分布数量和比率等。百分比数据经过 Arcsine 转换后分析,但仍以百分比数据表达。所有数据分析均在 SPSS13.0 上完成。

2 结果

2.1 生活史与季节适应性

定点跟踪观察发现金斑喙凤蝶主要在 4 月至 11 月初生长、发育与繁殖后代,期间平均温度为 17℃以上,降水量充足,当地正处于湿季。11 月以后,当地进入干燥(每月降雨量<50 mm)、低温季节,直至次年 3 月底。期间,金斑喙凤蝶大多处于发育缓慢的静态蛹期,可安全度过不良时期(图 1)。

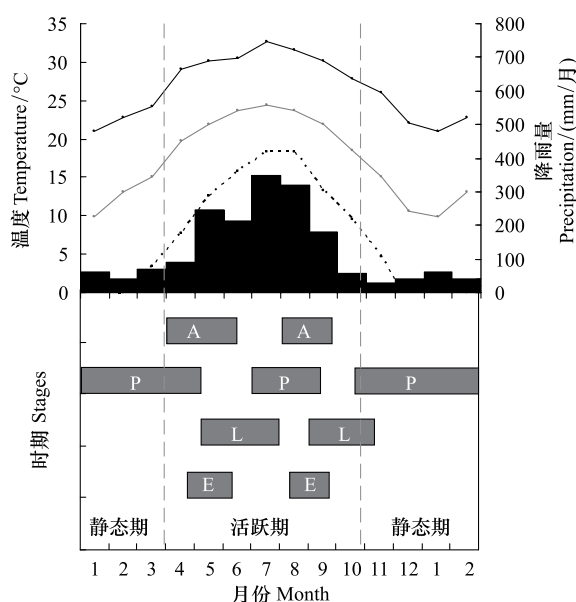


图 1 金斑喙凤蝶的年生活史(2004 年)及其季节适应性

Fig.1 The 2004 life history of *T. aureus* and its seasonal adaptability

图中黑色线为最高温,灰色线为平均温,黑色虚线为最低温,黑色柱为降雨量,两条灰色虚线之间为>17℃温区,灰色横条为发生虫态:E (Egg) 卵,L (Larva) 幼虫,P (Pupa) 蛹,A (Adult) 成虫

2.2 生态行为特征与适应性

2.2.1 雌蝶的产卵行为、方式

在野外,金斑喙凤蝶雌蝶多选择在每日正午时分产卵,此时林冠的温度达到一天的最高值,在 27—30 ℃ 之间(图 2)。通过测量卵与卵的最近卵间距,得知最近卵间距为 $(1.23 \pm 0.39) \text{ m}$ ($n=16$),该距离显著大于寄主植物光叶拟单性木兰枝条的枝冠直径 $(0.64 \pm 0.18) \text{ m}$ (ANOVA: $F_{1,17}=18.602, P<0.001$),这表明雌蝶在产卵过程中能主动控制卵的分布密度,避免同种后代出现食物竞争现象。

2.2.2 雄蝶的山顶行为与领域、占区行为

据线路调查记录,得知 $(87.34 \pm 7.58) \%$ ($n=339$) 雄蝶活动于山顶或近山顶区,而活动于近山腰区的雄蝶数量较少 (ANOVA: $F_{1,10}=203.771, P<0.001$) (图 3),这说明金斑喙凤蝶雄蝶具有明显的山顶行为。雄蝶山顶活动行为主要发生在 6:00 至 11:00,期间在温度为 19 ℃ 至 26 ℃ 时表现活跃(图 4)。但是,在山顶活动期间,与其他蝴蝶时常飞行行为不同,金斑喙凤蝶雄蝶只偶尔飞行,而大多时间停息在高位点或山顶周缘的叶片上,停息时间占山顶活动时间的 $(77.87 \pm 19.32) \%$ (图 3),显著多于飞行所花费的时间 (ANOVA: $F_{1,50}=93.34, P<0.001$),这说明雄蝶的交配策略为典型的等候型。

定点观察发现雄蝶停息时间最长可持续 30 min,而对飞经停息域的其他雄蝶,停息者总是表现出强烈的驱逐行为,如通过盘旋飞行甚或身体撞击等方式将入侵者驱逐到高空或山谷后,又很快飞回到停息域,表现出明显的领域性或占区行为。

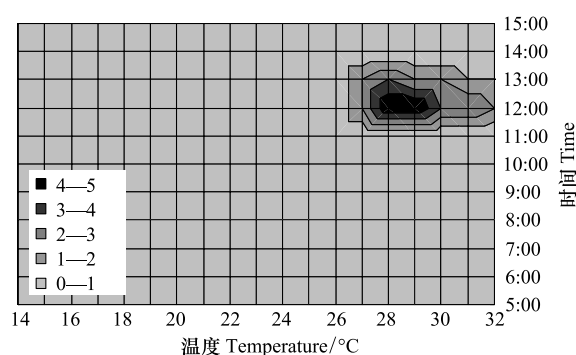


图 2 金斑喙凤蝶雌蝶产卵行为发生与时刻-温度分布图

Fig. 2 Females' oviposition and its time-temperature distribution in *T. aureus*

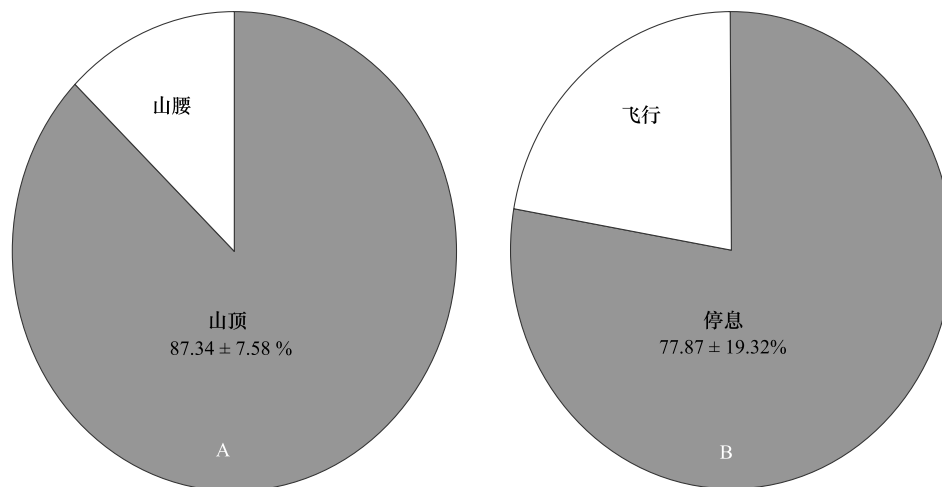


图 3 金斑喙凤蝶雄蝶活动于山顶或山腰的数量比重 (ANOVA: $F_{1,10}=203.771, P<0.001$) 及其山顶活动期间飞行或停息的时间比重 (ANOVA: $F_{1,50}=93.34, P<0.001$)

Fig. 3 Number proportion of males on hilltops or hillside (ANOVA: $F_{1,10}=203.771, P<0.001$) and time proportion of males spend in perching or flying on hilltops (ANOVA: $F_{1,50}=93.34, P<0.001$)

2.2.3 幼虫栖息与取食行为

定点观察中发现金斑喙凤蝶幼虫共 5 龄,1 龄幼虫多栖息在孵化叶片上,直接暴露在阳光下。而进入 2 龄后,幼虫开始换到避光叶片上栖息,栖息场所较隐蔽。幼虫具有吐丝行为,如在栖息场所吐丝,一路吐丝到

取食场所,取食结束后一路吐丝回到栖息场所等。观察中,幼虫大多时间静息少动,其取食行为则集中发生在 19:00 左右,其次为 8:00 和 11:00—12:00,其他时间很少取食,并且温度为 17 ℃ 至 24 ℃ 时取食行为活跃(图 5)。另外,发现幼虫总是主动将未食尽叶片切下枝条,该行为的确切功能尚不得知,或许更有利于增强其隐蔽性,以防御天敌。

2.2.4 化蛹场所的选择行为

定点观察中发现幼虫停止进食,进入老熟阶段后,主动掉到地面(落叶层)(图 6),搜寻化蛹场所。在线路调查中发现化蛹场所(蛹或蛹壳)多位于阔叶林林下层,离地高度为 0.3 m 至 6.5 m,平均为 (1.82 ± 1.58) m (Mean $\pm$ SD, $n=20$)。苦竹(*Pleiblastus amarus*)、厚斗柯(*Lithocarpus elizabethae*)、三花冬青(*Ilex triflora*)、桂南木莲(*Manglietia chingii*)等林下层植物上均发现了化蛹场所,这些场所大多隐藏在叶丛下,而寄主植物光叶拟单性木兰与乐昌含笑(*Michelia chapensis*)上均未发现化蛹场所。这说明老熟幼虫对化蛹场所的选择行为明显,那些场所选择失误者(如过于暴露)则易为天敌所食(如鸟类啄食、螽斯啃食等)(图 7)。

2.3 防御行为

野外搜寻到 22 粒卵,其孵化率为 72.7%,期间发现卵周围常有寄生蜂活动;搜寻到 20 个蛹,其羽化率仅为 38.9%,已知天敌有鸟类、螽斯类。另外,观察到大龄幼虫被螬类天敌攻击死亡。

尽管成活率偏低,但观察中仍发现金斑喙凤蝶的天敌防御行为较明显,尤其,幼虫、蛹能以隐蔽、保护色或形式拟态等方式进行防御。例如,初龄幼虫个体小、身体黄褐色,形式拟态于粪便;幼虫二龄后,体色为黄绿色或绿色,颜色拟态于叶片。另外,幼虫少动且栖息场所隐蔽;而幼虫老熟后,通体黄色、间有红斑,颜色拟态于落叶(图 6),能在一定程度上提高其搜寻化蛹场所时的隐蔽性。蛹通体黄绿色或绿色,隐藏于叶丛下,形式拟态于绿色叶片,可与周边环境融为一体等(图 7)。这些行为共同组建了金斑喙凤蝶的初级防御系统。同时,幼虫能以腹部突然摆动、胸部眼斑的展示、黄色“Y”腺的突然亮出等行为吓唬冒然入侵者或天敌,而化蛹初期的“点头”行为亦能起到一定的防御作用等,这些行为则共同组建了金斑喙凤蝶的次级防御系统。显然,初级防御系统承担着更大的防御压力。

3 结论与讨论

大瑶山在东南季风的影响下,呈现出明显的干湿季交替现象。大量降雨季节集中出现在 5—9 月份,而 11 月份以后降水量非常低(每月降水量 <50 mm)。金斑喙凤蝶对这种干湿季交替气候表现出明显的季节适应性,如主要集中在湿季生长、发育及繁殖后代,卵、幼虫、成虫态大多在此期间发生;而一旦进入干季,大多数个体很快发育进入到相对不活跃的蛹期,发育速率降低,并在坚硬外壳的保护下安全度过干燥、低温季节(图 1)。金斑喙凤蝶的发生生境多位于高海拔地带的阔叶林区,其全年平均湿度相对较高,如大瑶山全年平均相

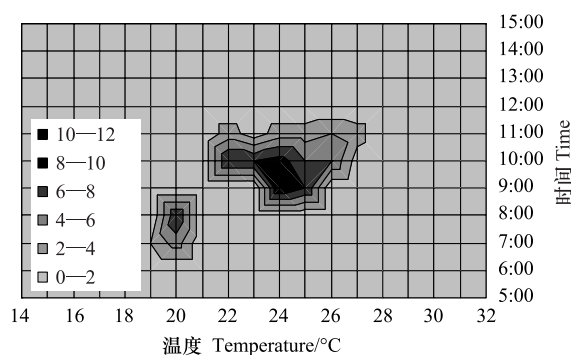


图 4 金斑喙凤蝶雄蝶山顶活动行为及其时刻-温度分布图

Fig. 4 Males' hilltopping and its time-temperature distribution in *T. aureus*

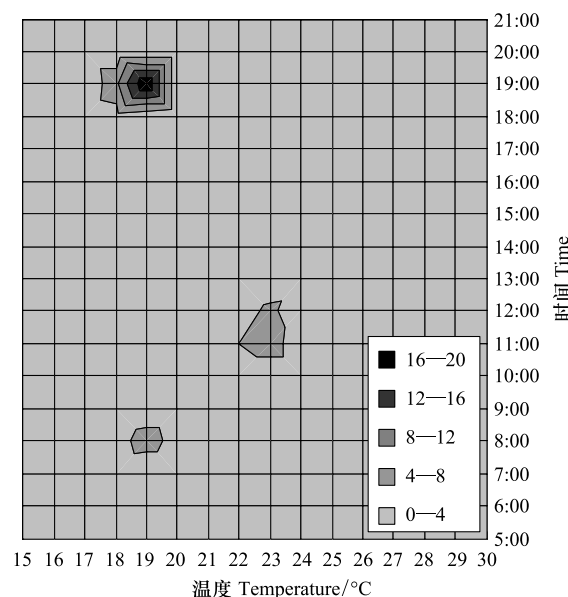


图 5 金斑喙凤蝶幼虫取食行为及其时刻-温度分布图

Fig. 5 Larva-feeding behavior and its time-temperature distribution in *T. aureus*



图6 落叶层上的老熟幼虫(白色箭头指向,图A)及其模拟对象(落叶,图B)

Fig. 6 The yellow-red fully matured larvae on the leaf litter of forest (indicated by the white arrow, graph A) and the objection of mimicry (fallen leaves, graph B)



图7 隐蔽的化蛹场所(白色箭头指向绿色蛹,图A)与暴露的化蛹场所(白色箭头指向正被螽斯攻击的蛹,图B)

Fig. 7 The cryptic green pupa (indicated by the white arrow in graph A) and the exposed pupa (the white arrow indicated that the pupa was being bitten by a grasshopper in graph B)

对湿度为83%,能保证其种群生存繁衍所需的高湿度环境条件。显然,大瑶山高海拔地带相对原始的阔叶林区是金斑喙凤蝶种群生存繁衍的重要基质。

对于大多数昆虫而言,温度是影响其生长、发育、生殖及存活等生命活动最重要因素^[12],昆虫各种行为的发生、持续、停止都受温度调控,表现出一定的选择性。例如,金斑喙凤蝶雄蝶山顶活动的适宜温度为19—26℃(最适温度为22—25℃),幼虫取食的适宜温度为17—24℃(最适温度为19℃),表现出对中性温度的选择性。当温度进一步升高,雄蝶山顶行为停止(图4),幼虫也基本不取食。同样地,棉铃虫飞行对温度也表现出相似的选择性,其最优飞行温度为20—22℃^[13]。但是,不同行为对温度的选择范围各异。产卵行为的发生对温度要求相对较高,这有利于缩短卵的成熟时间,提高产卵速度。例如,经不同温度试验表明,阿根廷蚁后(*Linepithema humile* Mayr)只在28℃时产卵速度达到最大^[14]。同样地,金斑喙凤蝶雌蝶产卵行为也多发生在正午,因为此时环境温度相对较高,在27℃以上(图2),更有利于该蝴蝶卵的发育与快速成熟,从而及时产出体外,提高产卵速度。

此外,金斑喙凤蝶对生境的地形也表现出明显的选择与适应性。例如,金斑喙凤蝶雄蝶具有明显的山顶行为,即雄蝶更喜好飞向生境内的山顶区,并在那里聚集、活动。许多蝴蝶或其他昆虫也喜欢飞到山顶,其主要目的是交配,因为山顶面积小,交配邂逅几率更高^[7-8, 15]。例如,蝴蝶 *Vanessa atalanta* 的雄蝶喜好沿着山脊停息或在山顶停息,尽管这些地方的植物资源(寄主植物、蜜源植物等)并不丰富,但雌蝶获得率更高^[16-17],交

配机会大增。因而,山顶行为是昆虫交配获得策略的重要组成部分,能起到交配定位的作用。对于蝴蝶而言,通常具有两套交配策略,即巡游型和等候型^[15, 18]。巡游型策略是指雄蝶主动去寻找雌蝶以获得交配机会;而等候型策略则是指雄蝶在某处长时间停息,以静候雌蝶经过,并迅速拦截,获得交配机会。然而,同种蝴蝶也可能同时兼具以上两种策略,即部分雄蝶以巡游方式获得雌蝶,部分则以停息方式静候雌蝶,如 *Euphydryas editha*^[18] 和 *V. atalanta*^[16-17]。两种策略运用的效果及其比重受种群密度变化、成虫阶段(初期或后期)等影响。观察发现,金斑喙凤蝶在山顶活动期间,较少飞行或巡游,而更喜欢停息在最高处或山顶边缘区的叶片上,且停息时间较长(图 3),因而属于典型的等候型交配策略。在停息等候雌蝶期间,雄蝶占区者表现出强烈的领域性,在领域权竞争中总是胜利者。借助山顶区域面积有限性,选择相对较好的区域停息,并表现出强烈的占区行为(保护停息域),可提高雄蝶获得雌蝶的机会,这些占区者显然在交配与后代繁殖上占有更多优势^[19]。种群大小对山顶等候型交配策略的进化与形成非常重要^[15],种群偏小、雌蝶获得率低,则更有利于该策略的形成与稳定。但是,对于金斑喙凤蝶的种群大小、及是否存在部分金斑喙凤蝶个体以巡游型交配策略来获得雌蝶等问题,有待今后更多野外研究工作的深入开展。

与其他昆虫一样,金斑喙凤蝶的天敌种类较多,生存压力较大,这是导致其野外成活率相对较低的主要原因。但是,该蝴蝶明显已进化形成的一套相对复杂的防御体系,仍能保证相当部分个体的存活,从而使种群得以繁衍。其防御体系包括保护色、颜色拟态、形状拟态等初级防御体系,及眼斑展示、身体晃动、Y-腺伸出等二级防御体系^[6]。另外,金斑喙凤蝶老熟幼虫对化蛹场所能进行主动选择,该行为也发现存在于其他的风蝶种类,如 *Papilio polyxenes*^[20],也是对自然选择适应进化的结果,对蛹期的天敌防御至关重要。而一旦化蛹场所选择失误(过于暴露,图 7),便很快为天敌攻击死亡而失去后代繁殖机会。颜色拟态、保护色对金斑喙凤蝶防御天敌的能力更为关键,这些防御行为的形成显然是对常绿阔叶林特定生境适应进化的结果,而人为对这些生境破坏或频繁干扰,如砍伐、林下大面积种植中药植物灵香草(*Lysimachia foenum-graecum*)等,易导致这些防御行为的作用或功能下降,从而导致更多个体因天敌攻击而死亡。

总而言之,金斑喙凤蝶在生活史特征、雄蝶山顶行为、幼虫取食行为、雌蝶产卵行为特征等与研究区域高海拔常绿阔叶林生境的温度、湿度、季节变化、植被特点等息息相关,均表现出较为明显的进化适应性。这种适应性无疑有利于该蝴蝶种群在常绿阔叶林生境的繁衍生息。然而,这种对生境的高度适应性,使得金斑喙凤蝶对高质量生境具有明显的依赖性,因而,该濒危蝴蝶对生境的剧烈变化显然是脆弱的。金斑喙凤蝶的已知分布点均位于保存相对完好的常绿阔叶林或针阔混交林,当前这些林区仍有相当部分因位于保护区外围或保护力度不当而出现明显的生境破碎、质量下降等情况(如人为砍伐、人工林替换原始林等),位于这些破碎生境的金斑喙凤蝶正遭遇种群下降、甚或已经局部灭绝。针对当前金斑喙凤蝶的保护现状,本文提出以下建议:(1)研究如何有效保护金斑喙凤蝶生境的策略,尤其是要研究如何保护那些未被保护或位于保护区外围生境的策略;(2)继续深入开展金斑喙凤蝶的分布调查工作,以便全面而详细地掌握其分布情况。同时,开展种群大小、生存机制、生境破碎问题等研究工作,为科学保护该濒危物种提供重要参考依据。

致谢:广西大瑶山国家级自然保护区管理局谭海明先生协助完成部分野外调查工作;广西金秀县气象局提供部分气象数据。

References:

- [1] Smart P. The Illustrated Encyclopedia of the Butterfly World. 2nd ed. London: The Salamander Book Limited, 1991.
- [2] Vigneron J P, Simonis P, Aiello A, Bay A, Windsor D M, Colomer J F, Rassart M. Reverse color sequence in the diffraction of white light by the wing of the male butterfly *Pierella luna* (Nymphalidae: Satyrinae). *Physical Review E*, 2010, 82(021903): 1-8.
- [3] Li C L, Zhu B Y. Atlas of Chinese Butterflies. Shanghai: Shanghai Far East Publishers, 1992.
- [4] Liu L Y, Xiong Q M, Su C, Deng Q H. Butterfly Fauna of Jiang'xi Province. Nanchang: Jiang'xi Technology and Science Publishing House, 2009.
- [5] Thakur S, Mane K K, Börner K, Martins E, Ord T. Content Coverage of Animal Behavior Data // Visualization and Data Analysis. San Jose, CA:

- SPIE-IS and T, 2004, 5295: 305-311.
- [6] Qin Y C. Insect Ethology. Beijing: Science Press, 2009.
- [7] Alcock J. Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History*, 1987, 21(2): 319-328.
- [8] Pe'er G, Saltz D, Thulke H H, Motro U. Response to topography in a hilltopping butterfly and implications for modelling nonrandom dispersal. *Animal Behaviour*, 2004, 68(4): 825-839.
- [9] Prieto C, Dahners H W. Resource utilization and environmental and spatio-temporal overlap of a hilltopping Lycaenid butterfly community in the Colombian Andes. *Journal of Insect Science*, 2009, 9: 1-12.
- [10] Yuan D C, Mai G Q, Xue D Y, Hu C, Ye G Y. The habitat, biology and conservation status of *Luehdorfia chinensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Chinese Biodiversity*, 1998, 6(2): 105-115.
- [11] Zeng J P, Zhou S Y, Luo B T, Qin K, Liang Y L. Morphology and bionomics of the endangered butterfly golden kaiserhind, *Teinopalpus aureus*, in Dayaoshan of Guangxi. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2008, 45(3): 457-464.
- [12] Hoffmann K H. Metabolic and enzyme adaptation to temperature // Hoffmann K H, ed. *Environmental Physiology and Biochemistry of Insects*. Berlin: Heidelberg, 1985: 1-2.
- [13] Gao YB, Zhai BP. Active temperature selection of flying *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths. *Acta Entomologica Sinica*, 2010, 53(5): 540-548.
- [14] Abril S, Oliveras J, Gomez C. Effect of temperature on the oviposition rate of Argentine ant queens (*Linepithema humile* Mayr) under monogynous and polygynous experimental conditions. *Journal of Insect Physiology*, 2008, 54(1): 265-272.
- [15] Shields O. Hilltopping: an ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 1967, 6(2): 69-178.
- [16] Alock J, Gwynne D. The mating system of *Vanessa kershawi*; males defend landmark territories as mate encounter sites. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 1988, 26(1/4): 116-124.
- [17] Brown W D, Alcock J. Hilltopping by the red admiral butterfly: mate searching alongside congeners. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 1990, 29: 1-10.
- [18] Bennett V J, Smith W P, Betts M G. Evidence for mate guarding behavior in the Taylor's Checkerspot butterfly. *Journal of Insect Behavior*, 2011, 23(3): 183-196.
- [19] Martin B, Gotthard K, Berger D, Olofsson M, Kemp D J, Wiklund C. Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proceeding of the Royal Society B*, 2007, 274(1618): 1659-1665.
- [20] Hazel W, Ante S, Stringfellow B. The evolution of environmentally-cued pupal colour in swallowtail butterflies: natural selection for pupation site and pupal colour. *Ecological Entomology*, 1998, 23(1): 41-44.

参考文献:

- [3] 李传隆. 中国蝶类图谱. 上海: 上海远东出版社, 1992.
- [4] 刘良源, 熊起明, 舒畅, 邓清华. 江西生态蝶类志. 南昌: 江西科学技术出版社, 2009.
- [6] 秦玉川. 昆虫行为学导论. 北京: 科学出版社, 2009.
- [10] 袁德成, 买国庆, 薛大勇, 胡萃, 叶恭银. 中华虎凤蝶栖息地、生物学和保护现状. *生物多样性*, 1998, 6(2): 105-115.
- [11] 曾菊平, 周善义, 罗保庭, 覃琨, 梁艳丽. 广西大瑶山濒危物种金斑喙凤蝶 (广西亚种) 的形态学、生物学特征. *昆虫知识*, 2008, 45(3): 457-464.
- [13] 高月波, 翟保平. 飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择. *昆虫学报*, 2010, 53(5): 540-548.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 20 October, 2012 (Semimonthly)

CONTENTS

Characteristics of nitrous oxide (N ₂ O) emission from a headstream in the upper Taihu Lake Basin	YUAN Shufang, WANG Weidong (6279)
Nutrient dynamics of the litters during standing and sediment surface decay in the Min River estuarine marsh	ZENG Congsheng, ZHANG Linhai, WANG Tian'e, et al (6289)
Diversity and distribution of endophytic bacteria isolated from <i>Caragana microphylla</i> grown in desert grassland in Ningxia	DAI Jinxia, WANG Yujiong (6300)
Spatial distribution of <i>Trabala vishnou gigantina</i> Yang pupae in Shaanxi Province, China	ZHANG Yiqiao, ZONG Shixiang, LIU Yonghua, et al (6308)
Effects of drought stress on <i>Cyclobalanopsis glauca</i> seedlings under simulating karst environment condition	ZHANG Zhongfeng, YOU Yeming, HUANG Yuqing, et al (6318)
Ecosystem diversity in Jinggangshan area, China	CHEN Baoming, LIN Zhengguang, LI Zhen, et al (6326)
Niche dynamics during restoration process for the dominant tree species in montane mixed evergreen and deciduous broadleaved forests at Mulinzi of southwest Hubei	TANG Jingming, AI Xuenru, YI Yongmei, et al (6334)
Effects of different day/night warming on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of <i>Sinocalycanthus chinensis</i> seedlings	XU Xingli, JIN Zexin, HE Weiming, et al (6343)
The effect of simulated chronic high wind on the phenotype of <i>Salsola arbuscula</i>	NAN Jiang, ZHAO Xiaoying, YU Baofeng (6354)
Responses of N and P stoichiometry on mulching management in the stand of <i>Phyllostachys praecox</i>	GUO Ziwu, CHEN Shuanglin, YANG Qingping, et al (6361)
Tree-ring-based reconstruction of the temperature variations in February and March since 1890 AD in southern Jiangxi Province, China	CAO Shoujin, CAO Fuxiang, XIANG Wenhua (6369)
Diel variations and seasonal dynamics of soil respirations in subalpine meadow in western Sichuan Province, China	HU Zongda, LIU Shirong, SHI Zuomin, et al (6376)
Effects of fire disturbance on litter mass and soil carbon storage of <i>Betula platyphylla</i> and <i>Larix gmelinii</i> - <i>Carex schmidtii</i> swamps in the Xiaoxing'an Mountains of Northeast China	ZHOU Wenchang, MU Changcheng, LIU Xia, et al (6387)
Variance analysis of soil carbon sequestration under three typical forest lands converted from farmland in a Loess Hilly Area	TONG Xiaogang, HAN Xinhui, WU Faqi, et al (6396)
Soil-property and plant diversity of highway rocky slopes	PAN Shulin, GU Bin, LI Jiaxiang (6404)
Effects of slope position on soil microbial biomass of <i>Quercus liaotungensis</i> forest in Dongling Mountain	ZHANG Di, ZHANG Yuxin, QU Laiye, et al (6412)
Responses of water quality to landscape pattern in Taihu watershed: case study of 3 typical streams in Yixing	WANG Ying, ZHANG Jianfeng, CHEN Guangcai, et al (6422)
Study on the fairness of resource-environment system of Jiangxi Province based on different methods of Gini coefficient	HUANG Heping (6431)
Simulation of the spatial pattern of land use change in China: the case of planned development scenario	SUN Xiaofang, YUE Tianxiang, FAN Zemeng (6440)
Arable land change dynamics and their driving forces for the major countries of the world	ZHAO Wenwu (6452)
Denitrification characteristics of an aerobic denitrifying bacterium <i>Deffluibacter lusatiensis</i> str. DN7 using different sources of nitrogen	XIAO Jibo, JIANG Huixia, CHU Shuyi (6463)
Study on sustainable development in nanjing based on ecological footprint model	ZHOU Jing, GUAN Weihua (6471)
Applying input-output analysis method for calculation of water footprint and virtual water trade in Gansu Province	CAI Zhenhua, SHEN Laixin, LIU Junguo, et al (6481)
Correlation analysis of spatial variability of Soil available nitrogen and household nitrogen inputs at Pujiang County	FANG Bin, WU Jinfeng, NI Shaoxiang (6489)
Characteristics of the fish assemblages in the intertidal salt marsh zone and adjacent mudflat in the Yangtze Estuary	TONG Chunfu (6501)
A comparison study on the secondary production of macrobenthos in different wetland habitats in Shenzhen Bay	ZHOU Fufang, SHI Xiuhua, QIU Guoyu, et al (6511)
Regurgitant from <i>Orgyia ericae</i> Germar induces calcium influx and accumulation of hydrogen peroxide in <i>Ammopiptanthus mongolicus</i> (Maxim. ex Kom.) Cheng f. cells	GAO Haibo, ZHANG Shujing, SHEN Yingbai (6520)
Behavior characteristics and habitat adaptabilities of the endangered butterfly <i>Teinopalpus aureus</i> in Mount Dayao	ZENG Juping, ZHOU Shanyi, DING Jian, et al (6527)
Community structure and dynamics of fig wasps in syconia of <i>Ficus microcarpa</i> Linn. f. in Fuzhou	WU Wenshan, ZHANG Yanjie, LI Fengyu, et al (6535)
Review and Monograph	
Review and trend of eco-compensation mechanism on river basin	ZHANG Zhiqiang, CHENG Li, SHANG Haiyang, et al (6543)
Definition and research progress of sustainable consumption: from industrial ecology view	LIU Jingru, LIU Ruiquan, YAO Liang (6553)
The estimation and application of the water footprint in industrial processes	JIA Jia, YAN Yan, WANG Chenxing, et al (6558)
Research progress in ecological risk assessment of mining area	PAN Yajing, WANG Yanglin, PENG Jian, et al (6566)
Scientific Note	
Litter amount and its dynamic change of four typical plant community under the fenced condition in desert steppe	LI Xuebin, CHEN Lin, ZHANG Shuoxin, et al (6575)
Effects of planting densities and modes on activities of some enzymes and yield in summer maize	LI Hongqi, LIN Haiming, LIANG Shurong, et al (6584)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 20 期 (2012 年 10 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 20 (October, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元