

DOI: 10.20103/j.stxb.202401270250

张宇, 许洛山, 杨安娜, 郑丽婷, 慈航, 张增可, 李曾燕, 阎恩荣. 浙江舟山群岛食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局及驱动因素. 生态学报, 2025, 45(9): 4332-4342.

Zhang Y, Xu M S, Yang A N, Zheng L T, Ci H, Zhang Z K, Li Z Y, Yan E R. The patterns of island biogeography on leaf insect herbivory and the intrinsic drivers in Zhoushan Archipelago, Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4332-4342.

浙江舟山群岛食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局及驱动因素

张 宇^{1,4}, 许洛山^{2,3}, 杨安娜⁴, 郑丽婷⁴, 慈 航⁴, 张增可⁴, 李曾燕⁴, 阎恩荣^{4,*}

1 山西工商学院, 太原 030006

2 东海研究院, 宁波大学, 宁波 315211

3 地理与空间信息技术系, 宁波大学, 宁波 315211

4 生态与环境科学学院, 华东师范大学, 上海 200241

摘要: 食叶昆虫是绿色食物链的重要单元。然而, 食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局及驱动因素尚不清楚, 这极大地制约了海岛生态系统中生物级联效应的解析。选取舟山群岛中 24 个代表性海岛的 27 个典型样地, 测量了木本植物叶片潜叶类、刺吸类和咀嚼类的昆虫植食率。利用线性回归和结构方程模型, 解析食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局以及海岛面积和隔离度直接或间接通过植物物种丰富度对食叶昆虫植食率的影响路径。线性回归模型结果表明, 刺吸类昆虫植食率随海岛面积的增加而显著增大 ($R^2=0.22$, $P<0.01$), 随海岛隔离度的增加而显著减小 ($R^2=0.13$, $P<0.05$)。结构方程模型表明: (1) 海岛面积和隔离度通过植物物种丰富度对食叶昆虫总植食率有间接影响 ($\beta=0.24$; $\beta=-0.27$); (2) 海岛面积直接 ($\beta=0.29$) 和间接 ($\beta=0.24$) 通过植物物种丰富度影响刺吸类昆虫植食率, 隔离度间接通过植物物种丰富度对刺吸类昆虫植食率产生负影响 ($\beta=-0.27$); (3) 海岛面积和隔离度对潜叶类和咀嚼类昆虫植食率无直接和间接影响。综上所述, 食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局主要由植物物种丰富度间接驱动的刺吸类昆虫植食率决定, 本研究有助于深入理解海岛生态系统的动植物关系及其级联效应。

关键词: 取食类型; 植物物种丰富度; 面积效应; 隔离效应; 动植物关系; 海岛级联效应

The patterns of island biogeography on leaf insect herbivory and the intrinsic drivers in Zhoushan Archipelago, Zhejiang Province

ZHANG Yu^{1,4}, XU Mingshan^{2,3}, YANG Anna⁴, ZHENG Liting⁴, CI Hang⁴, ZHANG Zengke⁴, LI Zengyan⁴, YAN Enrong^{4,*}

1 Shanxi Technology and Business University, Taiyuan 030006, China

2 Institute of East China Sea, Ningbo University, Ningbo 315211, China

3 Department of Geography and Spatial Information Techniques, Ningbo University, Ningbo 315211, China

4 School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China

Abstract: Leaf-consuming insects play a crucial role in the green food chain. However, the island biogeographic patterns of leaf insect herbivory and the drivers remain unclear, thus restricting the understanding of biological cascade effects in island ecosystems. In this study, we selected 27 typical plots across 24 distinct islands in Zhoushan archipelago. We examined mining, sucking and chewing herbivory intensity on leaves of woody plants in these plots. Linear regression and structural

基金项目: 国家自然科学基金重点项目 (32030068); 国家自然科学基金青年项目 (42301081)

收稿日期: 2024-01-27; **网络出版日期:** 2025-02-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

equation modeling were employed to dissect the biogeographical patterns of leaf insect herbivory, elucidating how island area and isolation directly or indirectly affect herbivory via plant species richness. The linear regression model showed that sucking herbivory increased with increasing island area ($R^2=0.22$, $P<0.01$) and showed a significant decreasing trend with heightened isolation ($R^2=0.13$, $P<0.05$). The structural equation model showed that, (1) island area and isolation had indirect effects on total herbivory ($\beta=0.24$; $\beta=-0.27$), (2) island area had a direct effect ($\beta=0.29$) on sucking, as well as indirect effects ($\beta=0.24$), island isolation had an indirect effects on sucking ($\beta=-0.27$), (3) island area and isolation had no direct or indirect effects on mining and chewing. In conclusion, leaf insect herbivory exhibits distinct biogeographic patterns primarily determined by sucking with plant species richness serving as the underlying intrinsic driver. This study contributes to a deeper understanding of the relationships between plants and animals in island systems and their cascading effects.

Key Words: herbivory types; plant species richness; area effect; isolation effect; animal-plant interactions; island cascading effect

动植物关系是生态研究的热点话题。食叶昆虫是植食性动物中种类和数量最多的类群,并且占据着重要的生态地位^[1]。Elton 最早提出,结构简单的生态系统更容易遭受食叶昆虫的侵害^[2]。随后,大多数关于食叶昆虫和植物关系的研究支持这一观点^[3-5]。研究发现,面对虫食压力,在植物物种多样性高的系统中,植物间会产生复杂多样的防御机制,包括分泌有毒化学物质、特化成叶刺形态、引诱捕食性或寄生性天敌等,或者个体间相互遮掩,增加食叶昆虫寻找目标食物的难度^[6-8]。但是,少数学者质疑这个观点,认为植物物种丰富的群落为多食性的食叶昆虫提供了更为丰富的食谱,从而增加了食叶昆虫植食率^[9-11]。

通常,食叶昆虫的取食类型有咀嚼类、刺吸类和潜叶类^[12-13]。具有特化口器的不同取食类型食叶昆虫植食率在植物多样性梯度上可能存在差异^[14-15],但目前取食类型对于揭示食叶昆虫和植物关系规律的研究非常缺乏。海岛因面积变化、边界清晰、地理隔离等属性,被誉为研究生物进化和生物地理的天然实验室^[16-17]。经典的岛屿生物地理学阐明了海岛物种在长期的生态与进化过程中形成正的种-面积关系(面积效应)和负的种-隔离度关系(隔离效应)^[18-21]。海岛面积效应和隔离效应会改变动植物种群的生存面积,影响其迁入和扩散,改变海岛生境状况,最终形成动植物的多样性、种间关系和生物地理格局^[22]。类似于动植物成熟的岛屿生物地理格局研究^[19, 23-25],食叶昆虫植食率或许也呈现一定的岛屿生物地理格局。然而,当前很少有关于食叶昆虫植食率岛屿生物地理格局的研究。以往工作大多在破碎化生境,如面积越大的生境容易遭受更严重的虫害^[26-27],隔离度高的生境中昆虫植食率较低^[28-29],也有部分研究表明昆虫植食率与隔离度的关系不显著^[30]。此外,在湖泊生态系统中,有学者研究了千岛湖为害苦槠叶片的多种昆虫取食类型,以及叶片中单宁含量对昆虫植食率的影响^[31]。当前,食叶昆虫植食率的生物地理格局的研究非常有限,更不能完全用破碎化生境来推演。亟需在天然岛屿系统中,探究食叶昆虫植食率的生物地理格局及驱动因素。

本研究以我国第一大群岛——舟山群岛为例,依据面积和隔离度梯度选择 24 个代表性海岛,在每个海岛上建立 1 个或 2 个典型样地,调查测量了样地内优势木本植物物种叶片的咀嚼类、刺吸类和潜叶类昆虫植食率,探明不同取食类型的昆虫植食率的岛屿生物地理格局及其驱动路径。基于以上论证,提出了科学假说:面积越大、隔离度越小的海岛,食叶昆虫植食率越高,并且不同取食类型间的变化规律有差异;海岛面积和隔离度能够通过介导植物物种多样性间接影响食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局。本研究将阐明食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局,揭示海岛面积和隔离度对动植物关系的影响机制,有利于推进多营养级关系的岛屿生物地理学理论。

1 研究区域概况

舟山群岛(121°25.0'—122°44.6' E; 29°37.7'—30°50.9' N)位于浙江省东部(图 1),拥有 1390 个海岛,约

占全国海岛总数的 20%。舟山群岛拥有长势良好的地带性植被,物种丰富,地理成分多样。南侧以大岛为主,海拔较高、分布密集;北侧以小岛为主,海拔较低、分布松散。该地区属亚热带季风气候,夏季炎热潮湿,冬季干燥寒冷,年降水量和年均温分别为 1600 mm 和 17 ℃。年均风速在 4.16—5.03 m/s,年均水汽压为 1.60—1.71 kPa。海岛间地域差异明显,与大陆距离越远的海岛上水汽压越低、干旱指数越高。植被类型主要有阔叶林、针叶林和灌草丛。土壤类型以滨海盐土、红壤土、粗骨土为主^[32]。

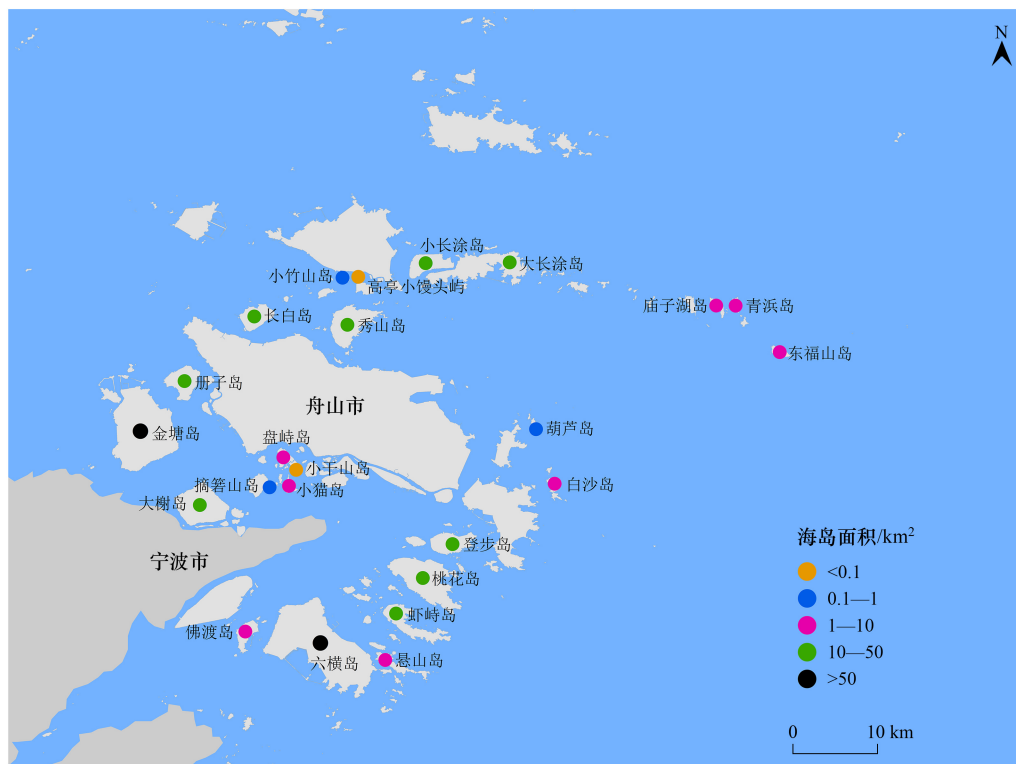


图 1 研究海岛的地理位置

Fig.1 Geographical location of the selected islands

研究海岛的基本信息详见表 1。研究海岛的面积范围为 0.005—97.9 km²,面积最小的是岱山岛南侧的高亭小馒头岛,面积最大的是六横岛;距大陆最近距离的范围在 0.5—65.2 km,距离最近的是大榭岛,距离最远的是东福山岛。舟山本岛(490.9 km²)是舟山群岛中面积最大的海岛,其面积是第二大海岛六横岛的 5 倍多。在面积梯度上,它与其他研究海岛间的跨度大,会使得面积效应出现明显的异常,无法合理揭示面积效应对昆虫植食率的影响。因此,本研究未将舟山本岛列入研究海岛中。

2 研究方法

2.1 样地设置与植被调查

2019 年 7 月至 10 月,先后两次对舟山群岛 24 个海岛进行植被调查。由于植被类型的差异,建立的样地类型存在差异,森林样地面积:20 m×20 m,灌丛样地面积:10 m×10 m。考虑到大中型海岛具有更丰富的生物多样性,在充分考察后,选取了涵盖海岛植物种类最多的样地作为典型样地,并且在六横岛、秀山岛和虾峙岛上选取了 2 个研究样地,共设置了 27 个研究样地。研究样地的植物物种丰富度为 6—26 种,由于森林和灌丛样地的面积大小不同,在取样面积相同的情况下,植物多样性会有差异,可能会引起昆虫植食率的改变。因此,利用 Vegan 包的 rarecurve 函数对植物物种多样性做了稀疏性分析^[33],利用稀疏法确定了植物物种丰富度的稀疏值。样地调查方法为英美学派统计样方法(statistical sample method),即每木检尺法。在样地中,对胸

径 ≥ 1 cm 且高于 0.5 m 的木本植物个体进行了鉴定、标记和测量,并记录了样地名称、物种名称、胸径、基径、树高、叶下高、枝下高及冠幅。

表 1 研究海岛的基本信息
Table 1 The basic information of studied islands

岛屿名称 Islands name	经度 Longitude(E)	纬度 Latitude(N)	海岛面积 Area/km ²	隔离度 Isolation/km	最高海拔 Highest elevation/m	主要植被类型 Dominant vegetation
白沙岛	122°27.1′	29°56.7′	1.6	30.5	92	常绿灌丛
册子岛	121°56.4′	30°06.8′	14.1	2.5	252.7	落叶阔叶林
大榭岛	121°57.7′	29°55.4′	30.84	0.5	334	落叶阔叶林
大长涂岛	122°20.3′	30°15′	33.56	38.5	288.5	落叶灌丛
登步岛	122°18′	29°52′	14.5	13.8	174	落叶阔叶林
东福山岛	122°46′	30°08′	3	65.2	321.6	常绿灌草丛
佛渡岛	122°01.2′	29°44.3′	7.3	7.8	150	常绿落叶混交林
高亭小馒头屿	122°10.8′	30°14.6′	0.005	37.3	12.5	常绿灌草丛
葫芦岛	122°25.4′	30°02.4′	0.931	31.5	89	落叶灌丛
金塘岛	121°54.4′	30°01.9′	77.3	3.2	455.7	常绿阔叶林
六横岛	122°05.5′	29°45.4′	97.9	5.3	300.1	常绿落叶混交林
庙子湖岛	122°40.6′	30°12.2′	2.6	61.5	142.5	常绿灌丛草
盘峙岛	122°04.4′	29°59.7′	3.8	8.3	159.7	常绿落叶混交林
青浜岛	122°42.2′	30°12.21′	1.41	63.6	131.6	常绿灌草丛
桃花岛	122°17.2′	29°48.0′	40.4	9.2	544.7	常绿阔叶林和常绿草丛
虾峙岛	122°14.8′	29°46.5′	17.3	13.6	207.4	落叶阔叶林
小干山岛	122°05.6′	29°58.4′	0.047	8	31.3	常绿阔叶林
小猫岛	122°03.3′	29°56.6′	0.537	5.7	126.9	常绿落叶混交林
小长涂岛	122°15.8′	30°15.8′	10.92	38.2	299.6	落叶灌丛
秀山岛	122°10′	30°9.9′	24.26	11.3	192.4	落叶阔叶林和针叶林
悬山岛	122°14.1′	29°41.7′	6.9	19.1	142.3	落叶阔叶林
摘箬山岛	122°05.1′	29°56.6′	2.4	4.5	215.4	常绿落叶阔叶林
长白岛	122°02.7′	30°11.5′	11.1	17.3	249.1	落叶灌丛
小竹山岛	122°8.6′	30°14.2′	0.091	35.9	41.5	落叶阔叶林

2.2 海岛属性提取

海岛面积和隔离度的获取方法:面积信息来源于全球变化研究数据发布与资源库(Global Change Research Data Publishing & Repository)的>6 m²的海岛和岛礁的海岸线矢量边界图层。具体利用 ArcGIS 10.0 的 Calculate Statistics 工具精确统计面积,单位统一换算为 km²;海岛隔离度按照每个样地的中心位置距离大陆最近点的距离,具体基于定义投影的遥感影像,按样地坐标和大陆最近点的坐标测算。

2.3 食叶昆虫植食率调查

每年 7 月至 10 月是虫害最严重的时期^[13]。在 2019 年 7—10 月,两次调查和量化研究样地中优势植物物种叶片的不同类型昆虫植食率。具体在样地中选取优势种 3—5 种,对于物种数较少的样地,至少选取 3 种优势种,确保代表群落水平的昆虫植食率,以样地内每个物种的相对盖度表征物种的优势度。每种选取 3 个个体,每个个体随机采集 10 片成熟叶片。根据虫食痕迹,首先对每个叶片样品进行虫食类型识别^[12](图 2)。具体参照虫食痕迹:(1)咀嚼类虫食痕迹:叶片缺刻处,缺刻形状大致为小孔状(近中脉)、大孔状(近中脉)、缘食状(叶片两侧沿叶缘)、切叶状(叶缘一侧)、连续小孔状(近叶缘)、顶食状(叶尖);(2)刺吸类虫食痕迹:叶表面上黄化、失绿的斑点,出现萎蔫、皱缩、霉菌生长(昆虫分泌蜜露或蜡质物所致)和肿瘤处;(3)潜叶类虫食痕迹:因潜叶类昆虫取食海绵组织和栅栏组织而形成的叶片下表面只剩表皮和上表面网状失绿斑,或表皮不破裂并留有弯曲迂回的蛙道处,留有黑色粪便,或叶片正面留有同心轮纹状被害斑。其次,估测每个叶片样

品的虫食面积。为了提高估测的准确性,全程由同一个人完成^[34]。结合各类型痕迹及其面积,每个叶片的昆虫植食率用百分比表示。如公式(1)所示,将同一物种的每个叶片的植食率相加,除以叶片数量,计算出物种水平的昆虫植食率,用百分比表示。

$$\text{物种水平上的昆虫植食率} = \frac{\text{同一物种叶片上的昆虫植食率总和}}{\text{叶片数量}} \quad (1)$$



图2 海岛木本植物叶片虫食类型特征

Fig.2 Characteristics of insect herbivores on leaves of woody plants in islands

利用群落加权平均值(Community weighted mean, CWM)估计群落水平的昆虫植食率。首先,将胸径转化为胸断面积,计算各物种的平均胸段面积。其次,用每个物种的平均胸断面积和选取物种的总的胸断面积的比例^[35],当作物种的相对盖度,用百分比形式表示,保证百分比之和为1。群落加权平均值能够代表特定群落的预期功能特征值^[36]。计算按照公式(2):

$$\text{CWM}_X = \sum_{i=1}^s p_i t_i \quad (2)$$

式中, CWM_X 是性状 X 的群落权重均值, s 为样地内物种数, p_i 为物种 i 的相对盖度, t_i 表示物种 i 的功能性状均值,本研究将 t_i 视为物种 i 的昆虫植食率。将不同类型的昆虫植食率的强度加起来,最终得到昆虫的总植食率,计算见公式(3):

$$\text{群落水平上昆虫总植食率} = \text{咀嚼类昆虫植食率} + \text{刺吸类昆虫植食率} + \text{潜叶类昆虫植食率} \quad (3)$$

2.4 统计分析

首先,利用线性回归模型分析海岛面积和隔离度与植物物种丰富度的关系,验证植物多样性的岛屿生物地理格局。其次,分析海岛面积和隔离度与食叶昆虫植食率的关系,揭示食叶昆虫植食率的岛屿生物地理格局,并用线性回归分析植物物种丰富度与不同类型昆虫植食率的关系,揭示植物多样性对不同类型昆虫植食率的影响。在此基础上,利用结构方程模型(Structural Equation Model, SEM),进一步解析海岛面积和隔离度如何直接或间接通过改变植物物种丰富度进而影响不同类型昆虫植食率。在SEM模型中,海岛面积、隔离度和植物物种丰富度对不同类型昆虫植食率有直接效应。此外,海岛面积和隔离度通过植物物种丰富度对不同类型昆虫植食率有间接效应。SEM在R语言的“sem”包中实施,并不断调试,剔除不显著的路径。此外,本研究评估了直接效应和间接效应的标准化路径系数。利用卡方检验计算SEM与实际情况中相关关系矩阵的拟合度(χ^2),整体模型拟合度指标采用卡方自由度比(df),一般处于1—3,表示模型拟合度比可以接受。每条路径的显著性用 P 值表示,拟合度指数(GFI)值越大,拟合度越高。统计分析之前,昆虫植食率的数据采用了反正弦平方根法,面积数据采用了log法,这样使得数据具有正态性,利用稀疏法确定了植物物种丰富度的稀疏值。所有分析在R 4.0.2中实施,绘图在Origin 85中实施。在前期分析中,发现海拔对咀嚼类、刺吸类和潜叶类昆虫植食率及总的植食率的影响均不显著($P=0.36$; $P=0.05$; $P=0.79$; $P=0.28$),因此,未将海拔列入结构方程模型中进一步分析。

3 结果与分析

3.1 海岛面积和隔离度对植物物种丰富度的影响

木本植物物种丰富度随海岛面积的增大而显著增加 ($R^2 = 0.13$, $P < 0.05$), 随隔离度的增大而显著降低 ($R^2 = 0.18$, $P < 0.05$) (图 3)。

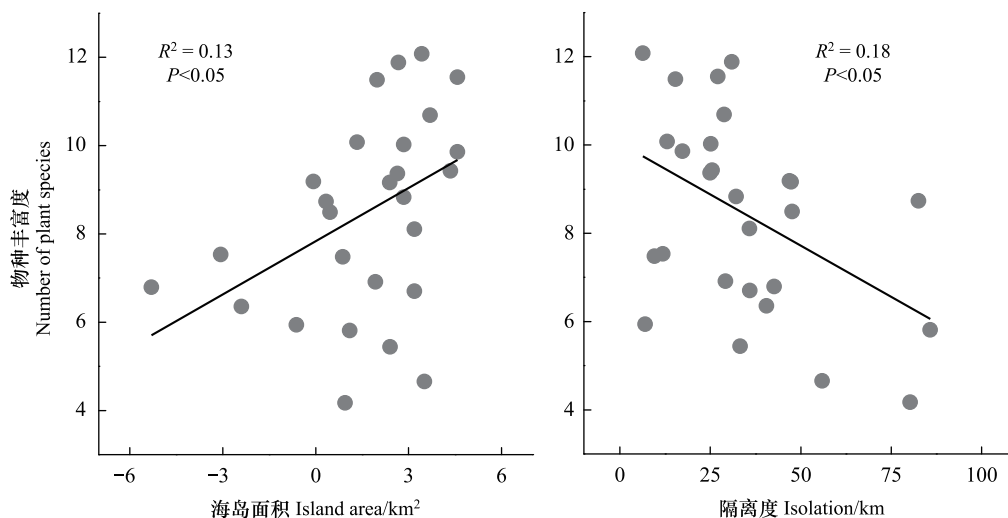


图 3 海岛面积和隔离度对木本植物稀疏物种丰富度的影响

Fig.3 Effects of island area and isolation on rarefied woody plant species richness

3.2 海岛面积和隔离度对不同类型昆虫植食率的影响

经观察发现,样地中存在多种类型的刺吸类、咀嚼类和潜叶类昆虫。刺吸类昆虫包括叶蝉、蚜虫、飞虱、鳞翅目凤蝶科成虫等同翅目昆虫;咀嚼类昆虫包括鳞翅目毒蛾科、舞蛾科幼虫、鞘翅目叶甲科成虫、叶蜂科幼虫等膜翅目昆虫;潜叶类昆虫包括双翅目潜蝇科幼虫、鳞翅目潜叶蛾科幼虫等。海岛面积和隔离度与昆虫植食率的双变量关系表明(图 4):昆虫总的植食率与海岛面积和隔离度间无显著关系 ($P > 0.05$);刺吸类昆虫植食率与海岛面积呈非线性显著正相关关系 ($R^2 = 0.22$, $P < 0.01$),与海岛隔离度呈线性的显著负相关关系 ($R^2 = 0.13$, $P < 0.05$);潜叶类昆虫植食率和咀嚼类昆虫植食率与海岛面积和隔离度间均无显著关系 ($P > 0.05$)。

3.3 植物物种丰富度对不同类型食叶昆虫植食率的影响

食叶昆虫总植食率随植物物种丰富度的增大而线性显著增加 ($R^2 = 0.33$, $P < 0.01$);潜叶类昆虫植食率随植物物种丰富度的增加而线性显著增加 ($R^2 = 0.13$, $P < 0.05$);刺吸类昆虫植食率随植物物种丰富度的增大而非线性地显著增大 ($R^2 = 0.53$, $P < 0.001$);昆虫咀嚼类植食率与植物物种丰富度的关系不显著 ($P = 0.27$) (图 5)。

3.4 海岛面积和隔离度对食叶昆虫植食率的直接和间接影响

结构方程模型显示,海岛面积和隔离度不仅能直接影响食叶昆虫植食率,而且通过植物物种丰富度间接影响食叶昆虫植食率(图 6)。海岛面积、隔离度、植物物种丰富度共解释昆虫总植食率的 42%。海岛面积和隔离度对总植食率没有直接影响,海岛面积通过正的影响植物物种丰富度间接正的影响昆虫总植食率 ($\beta = 0.24$, $P = 0.048$),海岛隔离度通过负的影响植物物种丰富度间接负的影响昆虫总植食率 ($\beta = -0.27$, $P = 0.031$) (表 2);海岛面积、隔离度和植物物种丰富度共同解释了刺吸类植食率变异的 67%。海岛面积对刺吸类植食率有正向的显著影响 ($\beta = 0.29$, $P = 0.025$),但隔离度没有直接影响 ($P > 0.05$)。海岛面积通过植物物种

丰富度对刺吸类昆虫植食率有间接正效应 ($\beta = 0.24$, $P = 0.040$),海岛隔离度通过植物物种丰富度对刺吸

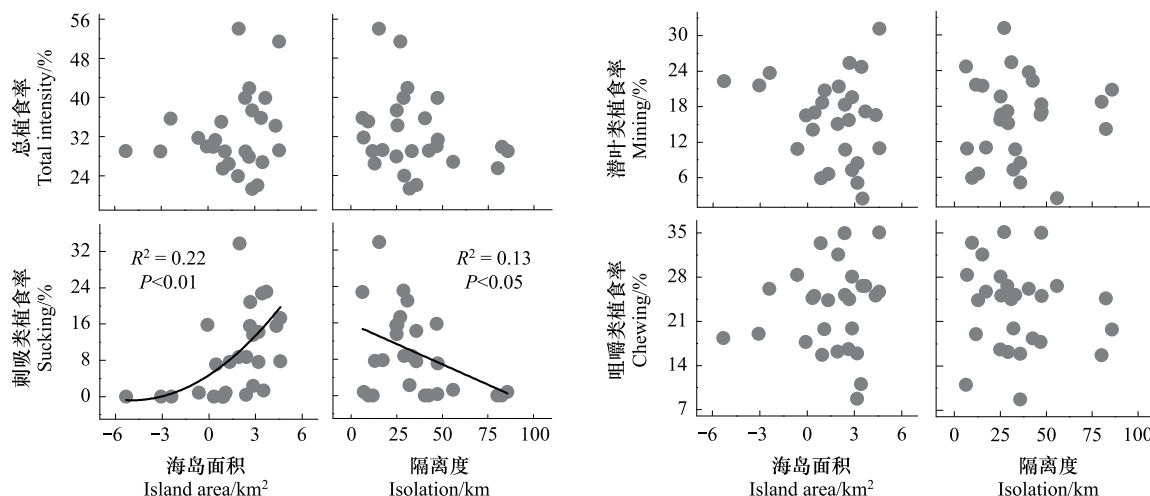


图4 海岛面积和隔离度对不同类型食叶昆虫植食率的影响

Fig.4 Effects of island area and isolation on different types of leaf insect herbivory

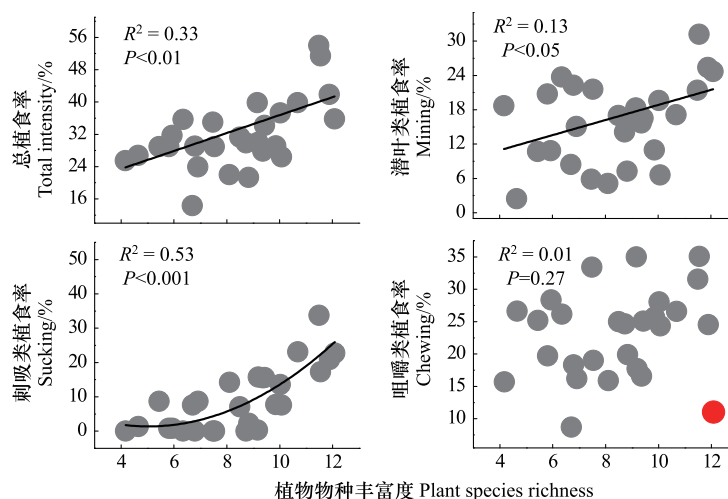


图5 植物物种丰富度对不同类型食叶昆虫植食率的影响

Fig.5 Effects of plant species richness on different types of leaf insect herbivory

红色标记点代表异常值

类昆虫植食率有间接负效应($\beta = -0.27$, $P = 0.024$) (表2)。海岛面积和隔离度对潜叶类昆虫植食率均未有直接和间接效应。海岛面积和隔离度对咀嚼类昆虫植食率没有直接和间接影响,并且植物物种丰富度对潜叶类植食率没有显著关系($P > 0.05$)。

4 讨论

4.1 物种丰富度的岛屿生物地理格局

植物物种丰富度随海岛面积的增加而增加,随海岛隔离度的增加而降低,表明舟山群岛植物物种多样性符合经典的岛屿生物地理学理论^[37]。面积大的海岛,能够支撑更多的植物物种的生长发育和繁殖,同时有利于物种的扩散和物种间的交流。隔离度影响植物种子的扩散,随着隔离度的增加,逐渐筛选掉扩散能力弱的物种,从而显著降低植物物种数^[38]。海岛面积和隔离度对不同类型昆虫植食率的影响发现,刺吸类昆虫植食率随海岛面积的增加而显著增加,随海岛隔离度的增加而显著降低,表明刺吸类昆虫植食率遵循岛屿生物地

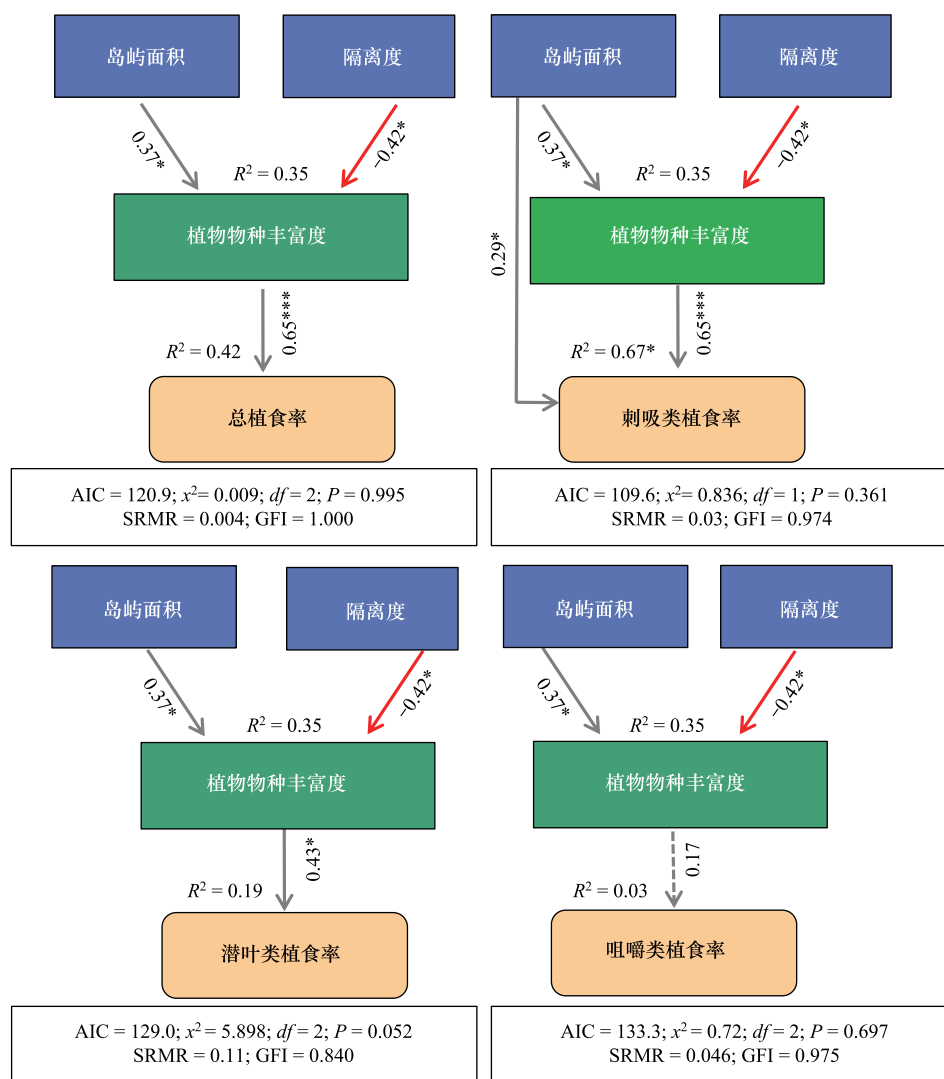


图 6 海岛面积和隔离度对不同类食叶昆虫植食率的直接和间接效应

Fig.6 The direct and indirect effects of island area and isolation on different types of leaf insect herbivory

路径中标识出标准回归系数,实线表示显著路径,虚线表示不显著路径,灰色表示正关系,红色表示负关系; R^2 表示因变量被所有自变量解释的总变异度;AIC:赤池信息准则; χ^2 :卡方值; df :自由度;SMAR:标准化均方残差;GFI:拟合度指数

理学法则。通常,面积越大的海岛,植物物种多样性高^[39],为刺吸类昆虫提供更加多元的生活环境和食物类型,促进其取食过程^[40]。此外,面积较大的海岛能够支撑更加多样的刺吸类昆虫迁入^[30],从而提高刺吸类昆虫对叶片的植食压力。研究表明面积较大的海岛上植物叶片功能性状有显著变异^[41],可能增强植物叶片对刺吸类昆虫的吸引,进而增加刺吸类昆虫植食率^[13]。隔离度越高的海岛,植食性昆虫的扩散能力越强^[29, 42]。本次野外调查发现,常见的刺吸类昆虫有蚜虫(*Aphidoidea*)、叶蝉(*Cicadellidae*)等,体型较小,飞行能力较差,可能对隔离度更为敏感。海岛面积和隔离度对食叶昆虫总植食率、潜叶类和咀嚼类植食率没有直接调控作用。然而,海岛面积和隔离度决定植物物种多样性^[41, 43],植物物种丰富度可增大昆虫植食率^[9],因此,海岛面积和隔离度可能通过影响植物物种丰富度而间接调控总植食率、潜叶类和咀嚼类植食率。

4.2 生物地理效应对海岛昆虫植食率的直接和间接影响

刺吸类、潜叶类及总的昆虫植食率随植物物种丰富度的增大而显著增加,这支持了放大效应观点^[9]。研究也表明海岛面积和隔离度可直接影响昆虫植食率,也可通过改变植物物种多样性来间接影响昆虫植食

率^[40]。结构方程模型显示海岛面积和隔离度对总昆虫植食率有间接影响,而无直接影响(表3),即海岛面积和隔离度对植物叶片虫食过程的调节,依赖于植物物种多样性的变异。面积越大、隔离度越低的海岛,植物物种丰富度越高^[43],维持了更高的多食性食叶类昆虫的多样性^[9],进而对昆虫植食率会增大,因此,海岛面积和隔离度对总植食率存在间接效应。

表2 海岛面积、隔离度和植物物种丰富度对不同类型食叶昆虫植食率的直接和间接效应

Table 2 The direct and indirect effects of island area, isolation and plant species richness on different types of leaf insect herbivory

昆虫植食率类型 Types of insect herbivory	预测因子 Predictors	路径 Pathway	效应值 Effect	P
总植食率 Total intensity	岛屿面积	通过物种丰富度产生的间接效应	0.240	0.048
		总效应	0.620	0.005
	隔离度	通过物种丰富度产生的间接效应	-0.270	0.031
		总效应	0.650	<0.001
刺吸类植食率 Sucking	岛屿面积	通过物种丰富度产生的间接效应	0.240	0.040
		总效应	0.290	0.025
	隔离度	通过物种丰富度产生的间接效应	-0.270	0.024
		总效应	0.650	<0.001
潜叶类植食率 Mining	岛屿面积	通过物种丰富度产生的间接效应	0.161	0.104
		总效应	0.410	0.044
	隔离度	通过物种丰富度产生的间接效应	-0.181	0.085
		总效应	0.430	0.019
咀嚼类植食率 Chewing	岛屿面积	通过物种丰富度产生的间接效应	0.064	0.426
		总效应	0.171	0.394
	隔离度	通过物种丰富度产生的间接效应	-0.072	0.420
		总效应	0.163	0.406

海岛面积对刺吸类昆虫植食率有直接和间接效应,且直接效应($\beta = 0.29$)强于间接效应($\beta = 0.24$)(表2)。由此推测,海岛面积对刺吸类昆虫植食率的作用可能是自上而下的调控。一种可能是刺吸类昆虫对生境大小敏感,生境越大,刺吸类昆虫可以与较远距离的异性完成生殖过程,从繁殖中获得更多的基因型,维持种群的稳定和增长^[44],进而提高刺吸类昆虫植食率。另一种可能是刺吸类昆虫受到了天敌多样性的限制^[45],海岛面积通过改变天敌多样性,进而影响昆虫刺吸类植食率。此过程比海岛面积通过改变植物物种丰富度对刺吸类植食率的间接影响过程更为强烈。海岛隔离度对刺吸类植食率有间接效应($\beta = -0.27$),与仅考虑直接效应相比,间接效应要强于直接效应,海岛隔离度对刺吸类昆虫植食率的作用可能是自下而上的调控过程。隔离度高的海岛,迁移能力或定殖能力弱的植物物种处于劣势,造成了刺吸类昆虫的食物资源匮乏,因而刺吸类昆虫的生存受到了抑制。

海岛面积、隔离度和植物物种丰富度对咀嚼类和潜叶类昆虫植食率没有影响,表明这两类昆虫不会受到海岛面积、隔离度及植物多样性的综合制约。可能原因是存在天敌影响这两类昆虫的取食过程。咀嚼类和潜叶类昆虫作为鸟类、爬行类和蚂蚁等的主要食物来源,其被捕食压力要比其他类昆虫大,而在取食过程中尽可能规避天敌变得尤为重要^[46],因而未受海岛面积、隔离度及植物多样性的影响。

岛屿生物地理学理论揭示了岛屿水平上生物多样性的面积效应和隔离效应。然而,本研究在金塘岛、桃花岛、大长涂岛、大榭岛等面积较大的海岛仅设置1个样地,不足以代表岛屿水平上食叶昆虫植食率的实际值,可能导致海岛面积、隔离度和植物物种多样性对咀嚼类、潜叶类及总的食叶昆虫植食率无直接效应。因此,在未来研究昆虫植食率的岛屿生物地理学中,在人力、物力允许的情况下,应该在面积较大的海岛上设置多个研究样地表征岛屿水平的食叶昆虫植食情况。同时,样地选取时要综合考虑植物多样性和海拔的影响,

还要考虑连续年份的昆虫植食率的岛屿生物地理格局变化规律,以及食叶昆虫间的竞争、天敌、植物功能多样性对昆虫植食率的岛屿生物地理格局的影响。

5 结论

本研究发现刺吸类昆虫植食率遵循岛屿生物地理学理论的面积效应和隔离效应。进一步发现,植物物种丰富度能够很好地揭示海岛面积和隔离度对不同类型昆虫植食率影响的内在作用路径。其中,植物物种丰富度是总植食率的岛屿生物地理格局的内在驱动因素,海岛面积对刺吸类昆虫植食率的直接影响强于间接影响,海岛隔离度对刺吸类植食率有间接影响,而无直接影响。本研究揭示了海岛木本植物群落中不同类型昆虫植食率的岛屿生物地理学格局,验证了植物物种丰富度是昆虫植食率的岛屿生物地理格局的内在驱动因素。

参考文献 (References):

- [1] Rossetti M R, Tscharntke T, Aguilar R, Batúry P. Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 2017, 20(2): 264-272.
- [2] Elton C S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Boston, MASpringer US, 1958.
- [3] Coley P D, Barone J A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1996, 27: 305-335.
- [4] Wang B L, Tian C M, Liang Y M. Leaf traits-mediated effects of tree diversity on insect herbivory on *Populus laurifolia* in a riparian forest ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 2022, 504: 119777.
- [5] Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia*, 2009, 160(2): 279-288.
- [6] Boege K, Marquis R J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(8): 441-448.
- [7] Agrawal A A, Weber M G. On the study of plant defence and herbivory using comparative approaches: how important are secondary plant compounds. *Ecology Letters*, 2015, 18(10): 985-991.
- [8] Castagneyrol B, Jactel H, Moreira X. Anti-herbivore defences and insect herbivory: interactive effects of drought and tree neighbours. *Journal of Ecology*, 2018, 106(5): 2043-2057.
- [9] Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, Bruehlheide H, Härdtle W, Lang A C, Nadrowski K, Von Oheimb G, Voigt W, Zhou H Z, Assmann T. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4): 917-926.
- [10] 张宇. 舟山海岛木本植物多样性与叶片虫食强度的关系[D]. 上海: 华东师范大学, 2022.
- [11] Bröcher M, Ebeling A, Hertzog L, Roscher C, Weisser W, Meyer S T. Effects of plant diversity on species-specific herbivory: patterns and mechanisms. *Oecologia*, 2023, 201(4): 1053-1066.
- [12] 江红, 蔡永立, 李恺, 王红, 王亮. 浙江天童常绿阔叶林石栎叶片昆虫取食状类型和取食强度研究. *生态学杂志*, 2005, 24(9): 989-993.
- [13] Muiruri E W, Barantal S, Iason G R, Salminen J P, Perez-Fernandez E, Koricheva J. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter? *New Phytologist*, 2019, 221(4): 2250-2260.
- [14] Andrew N R, Roberts I R, Hill S J. Insect herbivory along environmental gradients. *Open Journal of Ecology*, 2012, 2(4): 202-213.
- [15] Martini F, Goodale U M. Leaf damage by herbivore feeding guilds along gradients of elevation and plant species richness. *Biotropica*, 2020, 52(6): 1115-1120.
- [16] Warren B H, Simberloff D, Ricklefs R E, Aguilée R, Condamine F L, Gravel D, Morlon H, Mouquet N, Rosindell J, Casquet J, Conti E, Cornuault J, Fernández-Palacios J M, Hengl T, Norder S J, Rijsdijk K F, Sanmartín I, Strasberg D, Triantis K A, Valente L M, Whittaker R J, Gillespie R G, Emerson B C, Thébaud C. Islands as model systems in ecology and evolution: prospects fifty years after MacArthur-Wilson. *Ecology Letters*, 2015, 18(2): 200-217.
- [17] Whittaker R J, Fernández-Palacios J M. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 2007.
- [18] Triantis K A, Mylonas M, Lika K, Vardinoyannis K. A model for the species-area-habitat relationship. *Journal of Biogeography*, 2003, 30(1): 19-27.
- [19] Kreft H, Jetz W, Mutke J, Kier G, Barthlott W. Global diversity of island floras from a macroecological perspective. *Ecology Letters*, 2008, 11(2): 116-127.
- [20] Hannus J J, Von Numers M. Vascular plant species richness in relation to habitat diversity and island area in the Finnish Archipelago. *Journal of Biogeography*, 2008, 35(6): 1077-1086.
- [21] Helmus M R, Mahler D L, Losos J B. Island biogeography of the anthropocene. *Nature*, 2014, 513(7519): 543-546.

- [22] Rabosky D L, Glor R E. Equilibrium speciation dynamics in a model adaptive radiation of island lizards. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(51): 22178-22183.
- [23] Blackburn T M, Cassey P, Lockwood J L. The island biogeography of exotic bird species. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17(2): 246-251.
- [24] Losos J B, Schluter D. Analysis of an evolutionary species-area relationship. *Nature*, 2000, 408(6814): 847-850.
- [25] Ricklefs R E, Lovette I J. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 1999, 68(6): 1142-1160.
- [26] Harvey E, MacDougall A S. Habitat loss and herbivore attack in recruiting oaks. *The American Midland Naturalist*, 2015, 173(2): 218-228.
- [27] Genua L, Start D, Gilbert B. Fragment size affects plant herbivory *via* predator loss. *Oikos*, 2017, 126(9): 1357-1365.
- [28] Watts C H, Didham R K. Influences of habitat isolation on invertebrate colonization of *Sporadanthus ferrugineus* in a mined peat bog. *Restoration Ecology*, 2006, 14(3): 412-419.
- [29] Savilaakso S, Koivisto J, Veteli T O, Roininen H. Microclimate and tree community linked to differences in lepidopteran larval communities between forest fragments and continuous forest. *Diversity and Distributions*, 2009, 15(2): 356-365.
- [30] Arnold A E, Asquith N M. Herbivory in a fragmented tropical forest: patterns from islands at Lago Gatún, Panama. *Biodiversity and Conservation*, 2002, 11(9): 1663-1680.
- [31] 范旭东. 浙江千岛湖地区苦槠叶片昆虫取食状类型和取食强度研究[D]. 上海: 华东师范大学, 2008.
- [32] 朱晓彤. 舟山群岛木本植物物种与功能多样性的分布格局及影响因素[D]. 上海: 华东师范大学, 2020.
- [33] Chase J M, McGill B J, McGlinn D J, May F, Blowes S A, Xiao X, Knight T M, Purschke O, Gotelli N J. Embracing scale-dependence to achieve a deeper understanding of biodiversity and its change across communities. *Ecology Letters*, 2018, 21(11): 1737-1751.
- [34] Zhang S, Xu G R, Zhang Y X, Zhang W F, Cao M. Canopy height, rather than neighborhood effects, shapes leaf herbivory in a tropical rainforest. *Ecology*, 2023, 104(5): e4028.
- [35] Conti G, Díaz S. Plant functional diversity and carbon storage-an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 18-28.
- [36] Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(52): 20684-20689.
- [37] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. With a New preface by Edward O. Wilson, Princeton: Princeton University Press, 2001.
- [38] Panitsa M, Tzanoudakis D, Triantis K A, Sfenthourakis S. Patterns of species richness on very small islands: the plants of the Aegean archipelago. *Journal of Biogeography*, 2006, 33(7): 1223-1234.
- [39] Borges P A V, Hortal J, Gabriel R, Homem N. Would species richness estimators change the observed species area relationship? *Acta Oecologica*, 2009, 35(1): 149-156.
- [40] Scherber C, Eisenhauer N, Weisser W W, Schmid B, Voigt W, Fischer M, Schulze E D, Roscher C, Weigelt A, Allan E, Bessler H, Bonkowski M, Buchmann N, Buscot F, Clement L W, Ebeling A, Engels C, Halle S, Kertscher I, Klein A M, Koller R, König S, Kowalski E, Kummer V, Kuu A, Lange M, Lauterbach D, Middelhoff C, Migunova V D, Milcu A, Müller R, Partsch S, Petermann J S, Renker C, Rottstock T, Sabais A, Scheu S, Schumacher J, Temperton V M, Tschamtk T. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, 2010, 468(7323): 553-556.
- [41] 许洛山. 舟山群岛木本植物的功能生物地理格局与群落构建机制[D]. 上海华东师范大学, 2022.
- [42] Rossetti M R, Tschamtk T, Aguilar R, Batúry P. Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecology Letters*, 2017, 20(2): 264-272.
- [43] Weigelt P, Kreft H. Quantifying island isolation-insights from global patterns of insular plant species richness. *Ecography*, 2013, 36(4): 417-429.
- [44] 孙儒泳. *动物生态学原理*. 北京: 北京师范大学出版社, 1987.
- [45] Castagneyrol B, Bonal D, Damien M, Jactel H, Meredieu C, Muiruri E W, Barbaro L. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(10): 3520-3531.
- [46] Moreira X, Abdala-Roberts L, Rasmann S, Castagneyrol B, Mooney K A. Plant diversity effects on insect herbivores and their natural enemies: current thinking, recent findings, and future directions. *Current Opinion in Insect Science*, 2015, 14: 1-7.