DOI: 10.20103/j.stxb.202409142230
贾婷,龙福强, 辛浩瑀,王秀伟,孙涛.中国 16 个森林站点叶片植食格局及调控因子.生态学报,2025,45(9): - .
Jia T, Long F Q, Xin H Y, Wang X W, Sun T.Leaf herbivory patterns and regulatory factors at 16 forest sites in China.Acta Ecologica Sinica,2025,45(9): - .

中国 16 个森林站点叶片植食格局及调控因子

贾　婷[1],龙福强[2], 辛浩瑀[1],王秀伟[1,*],孙　涛[2]
1 东北林业大学林学院, 哈尔滨　150040
2 中国科学院森林生态与管理重点实验室,中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳　110016

摘要:植食性昆虫对植物叶片的植食作用,在生物相互作用的研究中占有重要地位。然而,关于我国典型森林植食性昆虫对叶片的植食作用格局及其调控因子仍然不清。以海南、广东、江西等省区 16 个森林站点的 98 种乔木为研究对象,采用野外调查与室内统计分析相结合的实验方法,研究植食性昆虫对叶片的采食情况,量化了叶片植食率的区域格局及其环境决定因素。结果表明,36 科 98 种植物的 29834 片叶片的平均植食率为 3.82%。叶片植食作用随纬度的升高而下降,其中海南尖峰岭最高,黑龙江呼中最低,分别为 7.77%和 1.09%。年均温、年降水量、气温年较差、最冷月份最低温度、最暖月份最高温度、温度季节性变化、降水季节性变化、最冷季度降水量在很大程度上决定了植食性昆虫对叶片的植食作用($P<0.05$),而叶片成分以及比叶重与植食率之间无显著联系($P>0.05$)。研究表明,我国森林叶片植食率的纬向格局很大程度上是由气候因子决定的,这为揭示我国植食率格局及其驱动因子提供了定量依据。

关键词:植食率;叶片面积;叶片植食作用;纬度;气候

Leaf herbivory patterns and regulatory factors at 16 forest sites in China

JIA Ting[1], LONG Fuqiang[2], XIN Haoyu[1], WANG Xiuwei[1,*], SUN Tao[2]
1 *School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin* 150040, *China*
2 *Chinese Academy of Sciences Key Laboratory of Forest Ecology and Management, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*

Abstract: Plant leaves are the core of energy and material flow in forests, and herbivorous insects affect plant growth, reproduction, and community structure by feeding on plant leaves. The phytophagous effect of herbivorous insects on plant leaves plays an important role in the study of biological interactions, and it is of high ecological significance to understand the regional variation law and regulatory factors of phytophagous insects. Ecologists have long been committed to revealing the geographical pattern of phytophagous insects to analyze the environmental drivers shaping this pattern, however, the pattern of phytophagous on leaves and its regulatory factors are still unclear about the phytophagous pattern of typical forest herbivorous insects in China. Therefore, in this study, 98 species of trees from 16 forest stations in Hainan, Guangdong, Jiangxi, and other provinces were taken as the research objects, and the experimental method of combining field investigation and in-lab statistical analysis was used to study the feeding of leaves by herbivorous insects, and the regional pattern of leaf herbivory rate and its environmental determinants were quantified. The results showed that the average herbivory rate of 29,834 leaves of 98 species of plants in 36 genera was 3.82%. Specifically, the herbivory rate was the highest in the Jianfengling area of Hainan Province and the lowest in the Hu Zhong area of Heilongjiang Province, which were 7.77% and 1.09%, respectively. In addition, there were no significant effects on phylogeny, leaf total carbon, total

基金项目:国家重点研发计划项目(2022YFD2201300)
收稿日期:2024-09-14;　　**网络出版日期**:2025-00-00
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wxgreat@ nefu.edu.cn

nitrogen, carbon-nitrogen ratio and leaf weight on leaf phytophancy. In contrast, the annual mean temperature, annual precipitation, annual temperature range, minimum temperature in the coldest month, maximum temperature in the warmest month, seasonal variation of temperature, seasonal variation of precipitation and precipitation in the coldest quarter largely determined the phytophagous effect of herbivorous insects on leaves in China ($P<0.05$). This study shows that the herbivory rate of forest leaves at different latitudes in China is largely determined by climatic factors, which provides a quantitative basis for revealing the pattern of herbivory rate and its driving factors in China, and also provides an important theoretical basis for further research on the potential impact of global climate change on ecosystem functions, especially the interaction between plants and insects. The results of this study not only deepen our understanding of the role of herbivorous insects in forest ecosystems, but also provide a scientific basis for insect regulation strategies in forest protection, ecological restoration and biodiversity conservation, which is helpful to promote the sustainable management and protection of forest ecosystems.

Key Words: herbivory rate; leaf area; leaf herbivore; latitude; climates

植物与昆虫是森林生态系统中的重要组分[1]。昆虫是动物界种类最多的类群,其 1/3(约 35 万种)为植食性昆虫[2]。植食性昆虫是植物净初级生产的主要消耗者[3]。植物叶片被昆虫取食是植物群落的普遍特征。植物被昆虫取食的直接表现为叶面积减小以及叶肉组织损伤,这不仅对植物的生长、发育和生殖等过程造成消极影响,还会影响植物的竞争,最终对植物的区域环境适应性与进化及群落生物多样性产生重要影响[4—5]。在陆地生态系统中,很少有植物能够避免植食性昆虫的取食。由此可见,植食性昆虫在植物的生长和适应性等方面施加巨大但可变的压力。在生物和非生物条件允许的情况下,一些植食性昆虫可以达到很高的密度,并能消耗 15%—30%以上的光合活性植被[6]。因此,了解植食性昆虫植食作用的区域变化规律及其调控因子具有较高的生态学意义。植食作用在生物相互作用的研究中占有突出地位。全球植食性昆虫的植食格局是生态学研究的重要领域[7—8]。生态学家们长期以来一直致力于揭示植食性昆虫植食作用的地理格局,以解析塑造这一格局的环境驱动因素,但相关的机制仍然不是十分清楚[9—10]。纬向植食作用假说(Latitudinal herbivory hypothesis,LH 假说)认为,植食性昆虫对叶片的植食作用以及其他形式的生物相互作用,在温暖的热带地区比较冷的温带地区更为明显[11]。但有些研究的定量证据并不支持这一假说[12—13]。也有一些研究认为植食率或与除环境因子之外的叶片性状或系统进化有关,如 Garibaldi[14],Kurokawa[15]等研究了与植物生长密切相关的包括氮磷含量在内的植物化学性状及比叶面积、干重在内的形态性状,认为这些性状对种间水平上对叶片植食作用有很大影响。与此同时,进化历史在决定植物功能性状的全球组织当中也起到重要作用[16]。

中国地域辽阔,南北跨越纬度约 50 度,涵盖了热带、亚热带、暖温带、温带、寒温带五个温度带。本研究以我国跨越约 33 度的不同纬度的 16 个典型森林为研究对象,采用了野外调查与室内统计分析相结合的实验方法,主要探究两个关键问题:(1)量化我国 16 个典型森林地区的叶片植食率(Herbivory rate,HR),以了解当前我国植食性昆虫对叶片的植食格局。(2)评估当前我国植食性昆虫造成的我国叶片植食格局的潜在调控因子及其相对重要性。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

本研究分别在我国 16 个不同地点的天然次生林地区中进行,其中 16 个地点的年均温变化范围为-5.3—25.5 ℃,年降水量变化范围为 492—1830 mm,关于 16 个研究地点的详细信息详见表 1。

1.2 研究方法

2023 年七月中旬至九月末(生长旺季),从海南尖峰岭开始,由南至北对 16 个研究区站点进行采样。在每个采样地点,随机设置 4 个 4 m×4 m 的样方,每个样方之间至少间隔 3 m。随后,对 4 个样方内的所有树进

行采样。为减少由于叶片完全被食或植物病害造成的误差,每棵树采取叶片至少 100 片。采取叶片为距地面 4—5 m 且至少由 10 个“太阳叶”(上午 10:00—16:30 受阳光直射)组成的小枝,每个小枝装在一个塑料袋内。将同一地点、同一棵树的全部样品放在一个自封袋内,自封袋按地点贴上标签。采样后的样品利用低温储存,袋子里喷水保持叶片湿润。

表 1　16 个样点的基本信息

Table 1　Basic information on the 16 sampling sites

编号 Number	地点 Site	纬度(N) Latitude	经度(E) Longitude	年均温 Mean annual temperature/℃	年降水量 Mean annual precipitation/mm	温度带 Temperate zone	林型 Forest type
HN	海南尖峰岭森林生态系统国家野外科学观测研究站	18°45′	108°48′	25.5	1315	热带	天然次生林
GD	广东鼎湖山森林生态系统国家野外科学观测研究站	23°09′	112°30′	21.5	1809	亚热带	天然次生林
JX	江西龙南九连山国家级自然保护区	24°31′	114°26′	18.9	1830	亚热带	天然次生林
GP	贵州普定喀斯特生态系统观测研究站	26°22′	105°45′	14.6	1189	亚热带	天然次生林
GM	贵州黔东南苗族侗族自治州麻江县宣威镇	26°26′	107°18′	14.5	1191	亚热带	天然次生林
HUN	湖南会同森林生态系统国家野外科学观测研究站	26°48′	109°30′	16.1	1299	亚热带	天然次生林
HB	湖北后河国家级自然保护区	30°02′	110°29′	11.1	1469	亚热带	天然次生林
AH	安徽鹞落坪国家级自然保护区	30°40′	116°03′	15.4	1531	亚热带	天然次生林
SX	陕西秦岭森林生态系统国家野外科学观测研究站	33°18′	109°20′	11.1	846	亚热带	天然次生林
HEN	河南三门峡甘山国家森林公园	34°26′	110°09′	10.2	695	暖温带	天然次生林
SX2	山西太岳山国家级自然保护区	36°40′	112°04′	8.7	544	暖温带	天然次生林
SD	山东烟台昆嵛山国家级自然保护区	37°11′	121°41′	11.8	714	暖温带	天然次生林
BJ	中国科学院北京森林生态系统定位研究站	39°58′	115°26′	9.7	492	暖温带	天然次生林
LN	辽宁省桓仁县老秃顶子国家级自然保护区	41°11′	124°41′	5.7	942	温带	天然次生林
HM	黑龙江省帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站	45°24′	127°40′	3.2	580	温带	天然次生林
HH	黑龙江呼中国家级自然保护区	51°63′	122°83′	-5.3	542	寒温带	天然次生林

编号为地点简称

为了使数据更具可比性,我们使用植食性昆虫损害叶面积与总叶面积比值表征植食率,这是最常用的测量叶片 HR 的方法[17]。通过此方法,利用 LeafByte[18] 软件,拍照扫描、量化并计算叶片采食率。各样点的叶片植食率采用以下公式进行计算:

$$叶片植食率=\frac{叶片啃食面积}{叶片总面积}\times 100\%$$

$$每样方叶片植食率=\frac{每样方叶片啃食面积}{每样方叶片总面积}\times 100\%$$

$$每样点叶片植食率=\frac{4\ 样方叶片啃食面积}{4\ 样方叶片总面积}\times 100\%$$

扫描完的叶片样品按地点、树种信息放于不同信封中,在 60 ℃下烘干至恒重,将样品风干并用 0.149 mm 筛网进行筛分;使用研磨机(RM200;Retsch)将所有样品研磨成细粉末;使用元素分析仪(Vario Max CN 元素分析仪;Elementar)测定样品中的全碳、全氮含量。

1.3　数据分析

(1)为了检测系统发育对不同树种叶片 HR 的影响,通过 R 中的 picante 包、V.PhyloMaker 包和 plantlist 包获取谱系树并进行遗传信号检验。(2)考虑到叶片 HR 可能受年均温,年降水,极端温度等生物气候变量的影

响[19],本研究从 WorldClim 数据库中引入了代表年趋势的年均温(Mean Annual Temperature,MAT)、年降水量(Mean Annual Precipitation,MAP)、气候年较差(Temperature Annual Range,TAR)和代表季节性的温度季节性变化(Temperature Seasonality,TS)、降水量季节性变化(Precipitation Seasonality,PS),以及代表极端和限制性环境因素的最暖季度降水量(Precipitation of Warmest Quarter,PWQ)、最冷季度降水量(Precipitation of Coldest Quarter,PCQ)、最冷月份最低温度(Min Temperature of Coldest Month,MTCM)和最暖月份最高温度(Max Temperature of Warmest Month,MTWM)共 9 个气候变量,使用线性回归分析了气候变量与叶片 HR 的关系。关于气候变量的具体意义请见(https://www.worldclim.org)。(3)使用线性混合效应模型分析了叶片 HR 与叶片全氮含量(C)、全碳含量(N)、碳氮比(C/N)以及比叶重(Specific Leaf Weight, SLW)间的关系,因为线性混合效应模型在估计方差分量方面比方差分析更准确。本研究中所有数据分析和图片绘制均使用 R (4.4.1)软件进行。

2 结果与分析

2.1 叶片植食作用的纬向格局

16 个地点的叶片 HR 为 3.82%,且各地点差异显著,变化范围在 1%—8%。其中,最高值出现在海南的尖峰岭,最低值出现在黑龙江的呼中。总体而言,16 个森林样点的乔木叶片 HR 随着纬度的升高而降低($P<0.001$)(图 1)。关于各样地植食率数据及树种信息,详见附表 1。

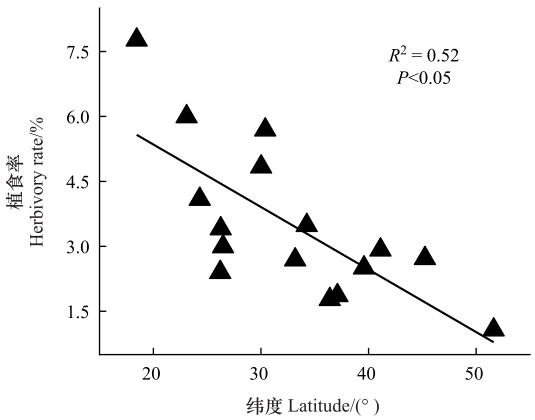

图 1 叶片植食率的纬向格局

Fig.1 Laminal pattern of herbivory rate

2.2 气候变量对叶片植食率的影响

回归分析表明,叶片 HR 与 MAT、MAP、TAR、MTCM、MTWM、TS、PS、PCQ 表现出显著关系($P<0.05$),而与 PWQ 未表现出显著关系($P>0.05$)。其中,随着 MAT、MAP、PCQ、MTCM 以及 MTWM 的升高,叶片 HR 升高($P<0.05$,R^2分别为 0.58,0.51,0.40,0.53,0.55);随着 TAR、TS、PS 的升高,叶片 HR 降低($P<0.05$,R^2分别为 0.45,0.45,0.29)(图 2)。

2.3 叶片性状及系统进化与叶片植食率的关系

回归分析表明叶片 HR 与叶片性状 N、C、C/N 以及 SLW 之间没有显著关系。此外,16 个不同森林地区的 98 个树种间并未观察到显著的叶片 HR 系统发育信号($P>0.05$),且基于布朗运动的系统发育信号强度度量的叶片 HR 的 Blomberg′K 值[20]约为 0.12(小于 1),表明叶片 HR 与系统发育无关(图 3、4)。

3 讨论

3.1 叶片植食作用的纬向格局及其气候驱动因素

本文研究结果表明,我国 16 个森林地点的叶片平均 HR 为 3.82%,在不同纬度梯度间存在显著差异,表现为叶片 HR 随纬度的升高而逐渐下降的纬向格局,意味着低纬度地区的植物相较于高纬度地区的植物遭受到更强的植食作用。这与 Schemske,Andrew 等[21—23]的研究结果相一致,同时与也支持了前人提出的纬向植食作用假说,即低纬度地区比高纬度地区的气候更温暖、生长季更长、植食性昆虫的物种多样性和相对多度更高,因此植物被植食者取食的强度随纬度升高而逐渐降低[11—24]。

本研究综合考虑了代表年度趋势(年平均温度、年降水量)、季节性(温度和降水的年变化)和极端或限制性环境因素(最冷和最热月份的温度,以及潮湿和干燥地区的降水量)等不同气候变量的作用。在引入的气候变量中,我们发现不同森林地区叶片 HR 与 MAT、MAP 等气候变量之间均表现出显著联系,高降水与高温

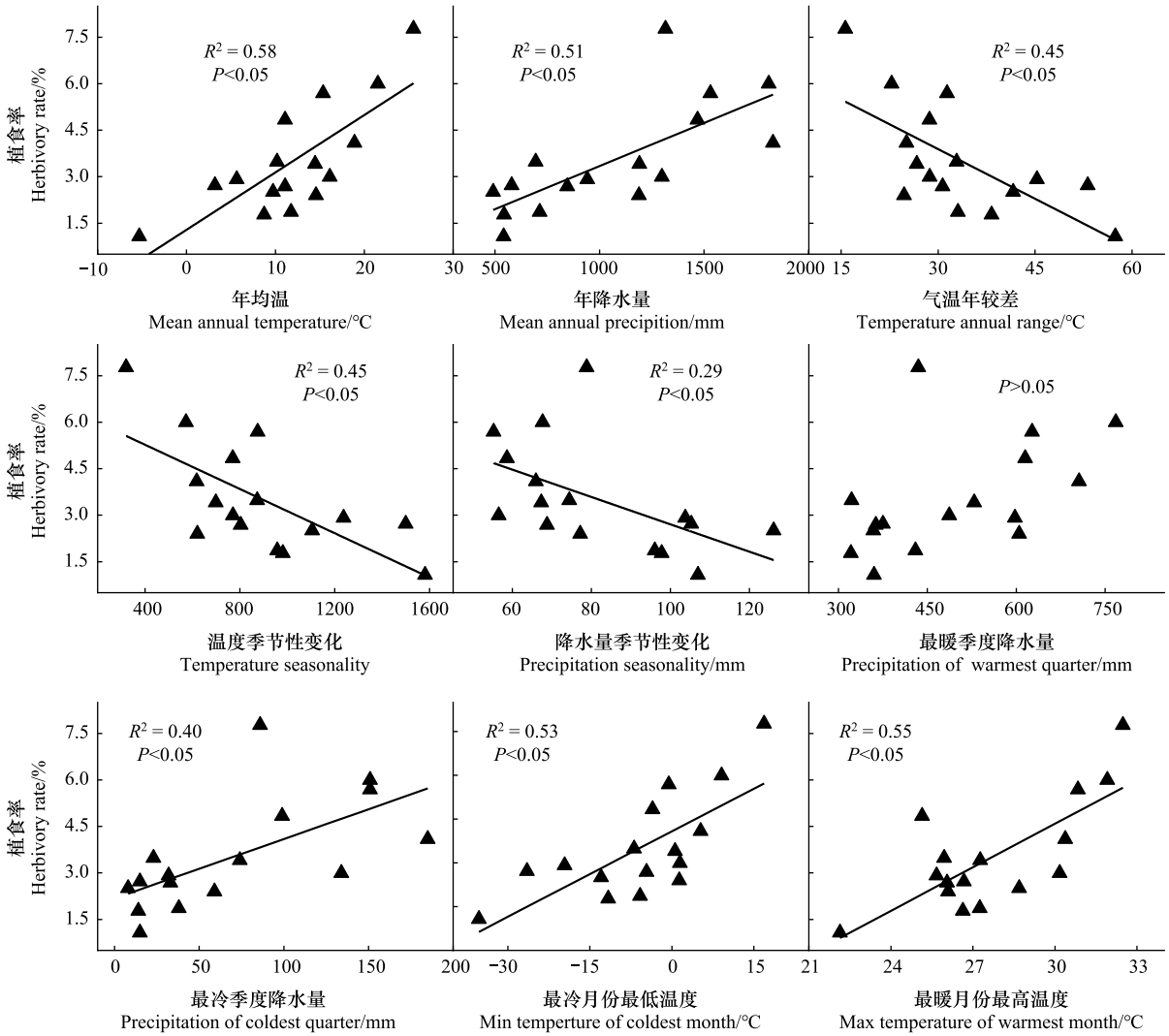

图 2　叶片植食率与气候变量的关系

Fig.2　Relationship between Herbivory rate and climatic factors

度下的 HR 更高,这与以前在较小地理范围下的报告一致[25—27]。这表明气候是驱动纬向植食作用格局形成的重要因子,也是植物植食性水平变化的重要调控因子[28]。研究表明,温度和降水的年变化起到了相对重要的作用,高 TAR、PS 和 TS 下的 HR 更低,这可能是因为低纬度地区由于年度趋势下的温差和降水量差较小,具有较高水平的 MAP、MAT,同时极端条件下的 PCQ 也更高,受极端温度 MTCM、MTWM 的影响也较小,其气候条件温暖适宜且相对稳定,因此植物在温暖湿润的气候条件下生产力较高,植物种类也更丰富,这也就意味着低纬度热带地区的植物面临着更大的植食压力,因为植食性昆虫的种类也因此更多、植食性强度和植食性频度也更高,进而加剧了该地区的叶片植食频率,使具有更高的叶片 HR[29—31]。而在高纬度地区,TAR、PS 和 TS 变化幅度较大,MAP 和 MAT 水平相对较低且季节稳定性较差,此外,根据 WorldClim 数据库可知,我国的极端温度都出现在高纬度地区,因此高纬度地区具有较低纬度地区更低的 MTCQ 和 MTWQ 以及 PCQ,造成植物的生长周期短,植物的生产力低。同时高纬度地区植食性昆虫的植食性变弱,休眠期死亡率也大大增加,因为冬季的死亡往往会使植食性昆虫达到其种群的密度限制[32]。随着种群数量的下降,植食性昆虫与植物之间的相互作用即植食作用在高纬度地区较弱。此外,极端气温 MTCM、MTWM 对温度以及降水的季节性变化 TS、PS 限制了昆虫等植食性昆虫的生存和繁衍,致使昆虫的种类和数量相对较少,故叶片 HR 较低,而越往南植食性昆虫的生物多样性越来越高,植物与植食性昆虫间的相互作用关系越为激烈,植物受到的植食压力也

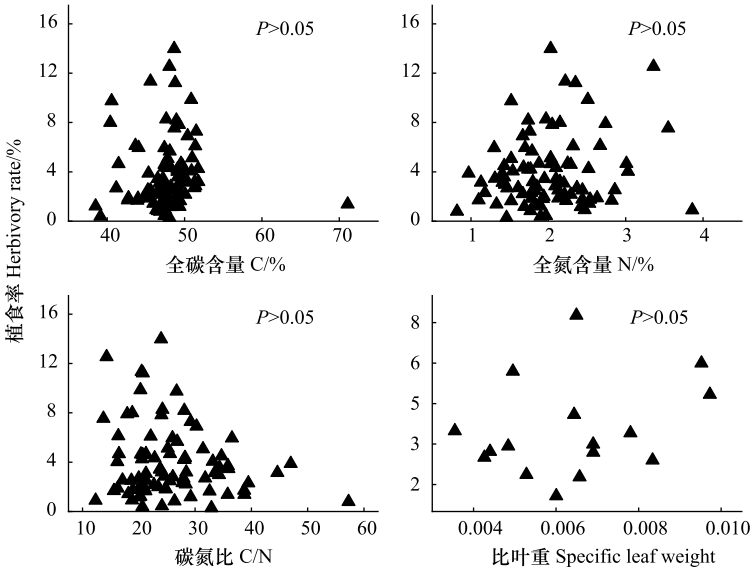

图 3 16 地点叶片植食率与 N、C、C/N、SLW 的关系

Fig.3 Relationship between Herbivory rate and N, C, C/N, and SLW at 16 locations

就越来越大[33—34]。

3.2 叶片植食率与系统进化及叶片性状的关系

通过对 16 个不同森林地区的 98 种乔木植物叶片的植食作用变化的观察研究,我们发现不同树种植物间的叶片 HR 并不存在显著的谱系信号($P>0.05$)。这意味着在进化过程中,植物叶片的抗性特征(抗啃食特征)并没有沿着谱系关系明显地保守下来[35]。不同树种植物叶片 HR 的系统发育保守性程度也很低。这表明,即使在谱系相近的物种之间的叶片啃食程度也存在较大的差异,没有表现出明显的谱系保守性[36]。这些结果表明,植物叶片的抗性特征在进化过程中并不完全遵循谱系关系,而是受到其他因素的影响和塑造。可能的原因包括:植物抗性不仅与次生代谢物,也与主要代谢物有关,这些性状的进化可能不完全遵循谱系保守性;大多数植物物种叶片受到很少或没有伤害,这表明抗性普遍存在,但差异较大;植物防御策略的进化可能受到多种因素的影响,如资源利用策略、生活史特征等[37]。

此外,本研究结果发现叶片的性状(包括 N、C、C/N、SLW)与叶片 HR 没有显著关系,这与之前的研究结果一致[38—39]。这可能是因为植食性昆虫的取食偏好可能更多地受到其他因素的影响,而不是单纯的叶片性状。例如,植物叶片的次生代谢物、物理防御特征、气味信号以及植物的生长速率、生物量分配、抗性化合物等综合因素或许在植食性昆虫的取食选择中起着更重要的作用。另外,植食性昆虫在我国各地区的分布上也存在很大差异,我国南方昆虫较北方昆虫多样性更丰富[40]。同时昆虫本身可能具有一定的营养调节能力,能够在取食过程中平衡营养需求,从而降低对单一营养性状的依赖。在广泛的系统发育尺度上,不同的营养性状彼此之间具有复杂的相关性,并且这些性状协同作用于植食性昆虫[41—42]。例如,Loranger[43]表明氮含量较高的叶片对植食性昆虫更有吸引力,但同时 N 也是一些防御性化合物的重要元素[44],这可能使特定营养性状与植食性昆虫之间的关系无法检测到。

总之,研究结果表明,种间水平的系统进化以及叶片性状或许并非决定叶片 HR 的主要因素,相比之下,环境因素可能在植食性昆虫取食行为中起到更关键的作用。这为我们理解植物叶片—植食性昆虫互作关系提供了新的视角。

4 结论

本研究对我国 16 个森林的叶片 HR 进行了广泛的梯度分析,发现 HR 存在明显的纬向格局,即叶片 HR

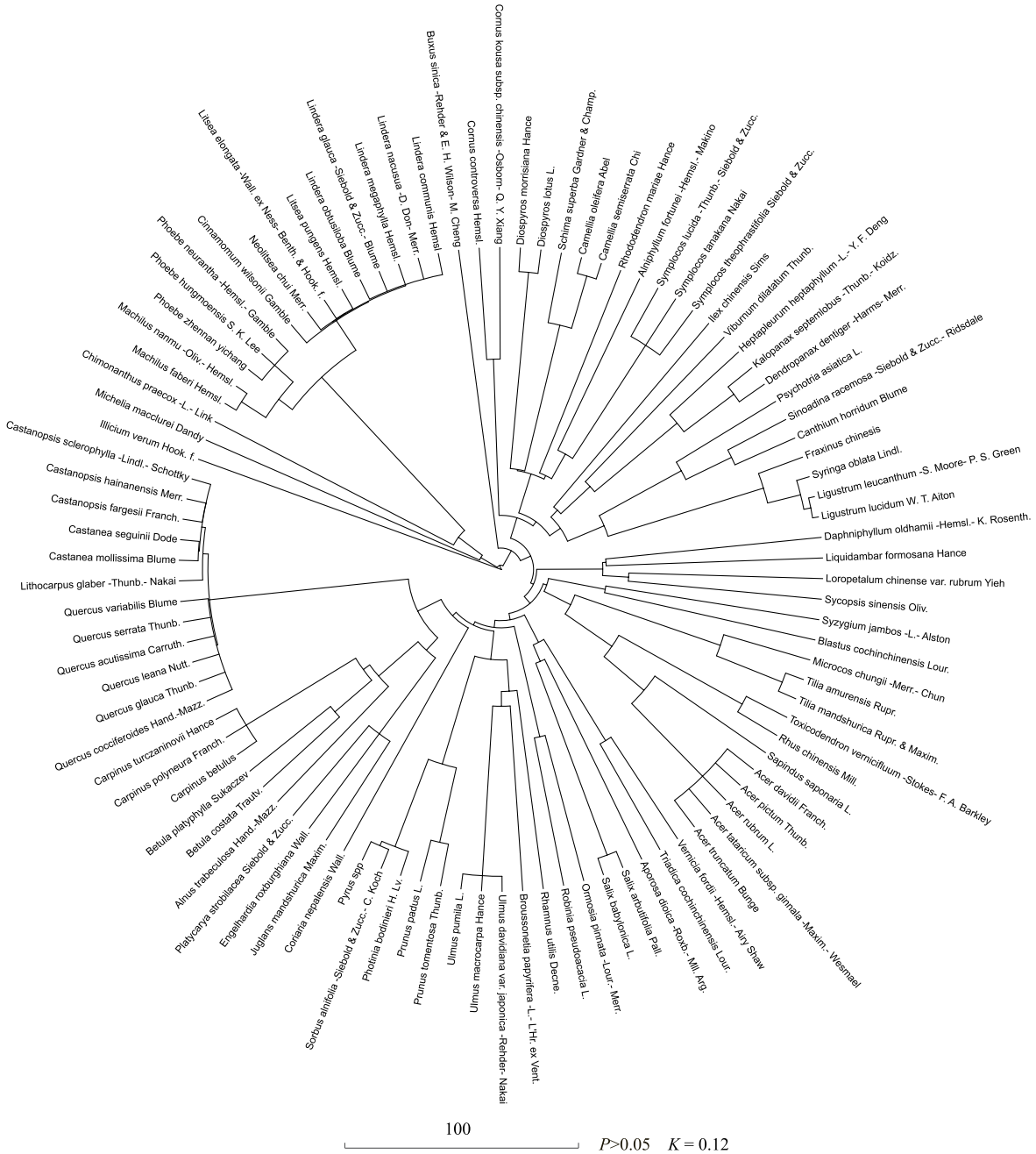

图 4　不同树种叶片植食率的系统发育树和系统发育信号

Fig.4　Phylogenetic tree and phylogenetic signals of Herbivory rate of different tree species

K 值(Blomberg's K 值)表示 HR 的系统发育信号;较大的 K 值表明较强的系统发育保守性

随纬度的升高而呈现下降趋势,其中海南尖峰岭最高,黑龙江呼中最低,这一研究结果与 LH 假说一致。研究结果表明,驱动叶片纬向植食格局形成的主要因子是气候变量 MAT、MAP、TAR、TS、PS、PCQ、MTCM、MTWM,而非叶片性状和树种系统发育,且每种气候变量的影响都高度依赖于环境。本研究量化了我国 16 个森林的叶片 HR,为植食性昆虫与叶片植食作用之间的关系提供了新的见解,为揭示全国范围内森林乔木叶片的植食格局及其驱动因素提供了定量依据。

参考文献(References):

[1] De Freitas É V D, Maracahipes L, Santos de Araújo W. Plant richness and vegetation structure drive the topology of plant-herbivore networks in Neotropical savannas. Acta Oecologica, 2023, 121: 103961.

[2] 王小菲, 倪妍妍, 高文强, 刘建锋, 江泽平. 纬向不同地理种群栓皮栎虫食特征及其与气象因子的关系. 植物研究, 2016, 36(3): 461-468.

[3] 高红, 黄健锋, 胡仪. 共生微生物对植食性昆虫生态适应的作用. 生命科学, 2022, 34(9): 1145-1154.

[4] Sun X, Sun Y M, Cao X Y, Zhai X C, Callaway R M, Wan J L, Luke Flory S, Huang W, Ding J Q. Trade-offs in non-native plant herbivore defences enhance performance. Ecology Letters, 2023, 26(9): 1584-1596.

[5] Becerra J X. On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112(19): 6098-6103.

[6] Coupe M D, Cahill J F Jr. Effects of insects on primary production in temperate herbaceous communities: a meta-analysis. Ecological Entomology, 2003, 28(5): 511-521.

[7] Liu M, Jiang P X, Chase J M, Liu X. Global insect herbivory and its response to climate change. Current Biology, 2024, 34(12): 2558-2569.e3.

[8] Lim J Y, Fine P V A, Mittelbach G G. Assessing the latitudinal gradient in herbivory. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(10): 1106-1112.

[9] Zhang S, Zhang Y X, Ma K M. Latitudinal variation in herbivory: hemispheric asymmetries and the role of climatic drivers. Journal of Ecology, 2016, 104(4): 1089-1095.

[10] Tang H, Zhu X H, Zhong Y L, Li Y Z, Luo W Q, Liu H L, Descombes P, Gange A C, Chu C J. Global latitudinal patterns in leaf herbivory are related to variation in climate, rather than phytochemicals or mycorrhizal types. National Science Review, 2023, 10(12): nwad236.

[11] Dobzhansky T. Evolution in the tropics. American scientist, 1950, 38(2): 209-221.

[12] Moles A T, Bonser S P, Poore A G B, Wallis I R, Foley W J. Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. Functional Ecology, 2011, 25(2): 380-388.

[13] Moles A T, Wallis I R, Foley W J, Warton D I, Stegen J C, Bisigato A J, Cella-Pizarro L, Clark C J, Cohen P S, Cornwell W K, Edwards W, Ejrnaes R, Gonzales-Ojeda T, Graae B J, Hay G, Lumbwe F C, Magaña-Rodríguez B, Moore B D, Peri P L, Poulsen J R, Veldtman R, von Zeipel H, Andrew N R, Boulter S L, Borer E T, Campón F F, Coll M, Farji-Brener A G, De Gabriel J, Jurado E, Kyhn L A, Low B, Mulder C P H, Reardon-Smith K, Rodríguez-Velázquez J, Seabloom E W, Vesk P A, van Cauter A, Waldram M S, Zheng Z, Blendinger P G, Enquist B J, Facelli J M, Knight T, Majer J D, Martínez-Ramos M, McQuillan P, Prior L D. Putting plant resistance traits on the map: a test of the idea that plants are better defended at lower latitudes. New Phytologist, 2011, 191(3): 777-788.

[14] Kurokawa H, Peltzer D A, Wardle D A. Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. Functional Ecology, 2010, 24(3): 513-523.

[15] Garibaldi L A, Kitzberger T, Ruggiero A. Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio*forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits? Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(4): 609-619.

[16] Ma Z Q, Guo D L, Xu X L, Lu M Z, Bardgett R D, Eissenstat D M, Luke McCormack M, Hedin L O. Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. Nature, 2018, 555(7694): 94-97.

[17] Andrew N R, Roberts I R, Hill S J. Insect herbivory along environmental gradients. Open Journal of Ecology, 2012, 2(4): 202-213.

[18] Getman-Pickering Z L, Campbell A, Aflitto N, Grele A, Davis J K, Ugine T A. LeafByte: a mobile application that measures leaf area and herbivory quickly and accurately. Methods in Ecology and Evolution, 2020, 11(2): 215-221.

[19] Tang S B, Lai Y, Tang X L, Phillips O L, Liu J F, Chen D X, Wen D Z, Wang S L, Chen L C, Tian X J, Kuang Y W. Multiple environmental factors regulate the large-scale patterns of plant water use efficiency and nitrogen availability across China's forests. Environmental Research Letters, 2021, 16(3): 034026.

[20] Blomberg S P, Garland T Jr, Ives A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 2003, 57(4): 717-745.

[21] Massad T J, Nascimento A R, Moreno D F C, Simbaña W, Lopez H G, Sulca L, Lepesqueur C, Richards L A, Forister M L, Stireman J O, Tepe E J, Uckele K A, Braga L, Walla T R, Smilanich A M, Grele A, Dyer L A. Variation in the strength of local and regional determinants of herbivory across the Neotropics. Oikos, 2023, 2: e10218.

[22] Schemske D W, Mittelbach G G, Cornell H V, Sobel J M, Roy K. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2009, 40: 245-269.

[23] Andrew N R, Hughes L. Herbivore damage along a latitudinal gradient: relative impacts of different feeding guilds. Oikos, 2005, 108(1): 176-182.

[24] Adams J M, Zhang Y J, Basri M, Shukor N. Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory, estimated from leaf litter. Ecological Research, 2009, 24(6): 1381-1392.

[25] Hwang B C, Giardina C P, Adu-Bredu S, Noelia Barrios-Garcia M, Calvo-Alvarado J C, Dargie G C, Diao H Y, Duboscq-Carra V G, Hemp A, Hemp C, Huasco W H, Ivanov A V, Johnson N G, Kuijper D P J, Lewis S L, Lobos-Catalán P, Malhi Y, Marshall A R, Mumladze L, Ngute A S K, Palma A C, Petritan I C, Rordriguez-Cabal M A, Suspense I A, Zagidullina A, Andersson T, Galiano-Cabrera D F, Jiménez-Castillo M, Churski M, Gage S A, Filippova N, Francisco K S, Gaglianese-Woody M, Iankoshvili G, Kaswamila M A, Lyatuu H, Mampouya Wenina Y E, Materu B, Mbemba M, Moritz R, Orang K, Plyusnin S, Puma Vilca B L, Rodríguez-Solís M, Šamonil P, Stępniak K M, Walsh S K, Xu H, Metcalfe D B. The impact of insect herbivory on biogeochemical cycling in broadleaved forests varies with temperature. Nature Communications, 2024, 15(1): 6011.

[26] Liu X, Lin Z Y, Hu K, Wang X X, Zhang P, Xiao Y, Zhang L, Liu M. Geographical variation in community-wide herbivory matches patterns of intraspecific variation instead of species turnover. Global Ecology and Biogeography, 2023, 32(7): 1140-1151.

[27] Loughnan D, Williams J L. Climate and leaf traits, not latitude, explain variation in plant-herbivore interactions across a species´ range. Journal of Ecology, 2019, 107(2): 913-922.

[28] Bale J S, Masters G J, Hodkinson I D, Awmack C, Bezemer T M, Brown V K, Butterfield J, Buse A L, Coulson J C, Farrar J, Good J E G, Harrington R, Hartley S, Jones T H, Lindroth R L, Press M C, Symrnioudis I, Watt A D, Whittaker J B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. Global Change Biology, 2002, 8(1): 1-16.

[29] Currano E D, Labandeira C C, Wilf P. Fossil insect folivory tracks paleotemperature for six million years. Ecological Monographs, 2010, 80(4): 547-567.

[30] O'Connor M I, Gilbert B, Brown C J. Theoretical predictions for how temperature affects the dynamics of interacting herbivores and plants. The American Naturalist, 2011, 178(5): 626-638.

[31] O'Connor M I. Warming strengthens an herbivore-plant interaction. Ecology, 2009, 90(2): 388-398.

[32] Adams J M, Rehill B, Zhang Y J, Gower J. A test of the latitudinal defense hypothesis: herbivory, tannins and total phenolics in four North American tree species. Ecological Research, 2009, 24(3): 697-704.

[33] Andrew N R, Hughes L. Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. Ecological Entomology, 2004, 29(5): 527-542.

[34] Pennings S C, Ho C K, Salgado C S, Wieski K, Davé N, Kunza A E, Wason E L. Latitudinal variation in herbivore pressure in Atlantic Coast salt marshes. Ecology, 2009, 90(1): 183-195.

[35] 赵郁豪, 曾頔, 斯幸峰. 谱系分析在群落生态学中的应用. Bio-protocol, 2021: e1010670-e1010670.

[36] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Chen H Y H, Reich P B. Variation and evolution of C: N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. Global Change Biology, 2020, 26(4): 2534-2543.

[37] Canessa R, Saldaña A, Ríos R S, Gianoli E. Functional trait variation predicts distribution of alien plant species across the light gradient in a temperate rainforest. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2018, 32: 49-55.

[38] Zvereva E L, Castagneyrol B, Kozlov M V. Does spatial variation in insect herbivory match variations in plant quality? A meta-analysis. Ecology Letters, 2024, 27(5): e14440.

[39] Shao X L, Cheng K, Zhang Q, Xu F, Li L L. Do leaf traits affect insect herbivory in a Chinese cork oak forest? New Zealand Journal of Forestry Science, 2024, 54:3.

[40] 申效诚, 刘新涛, 任应党, 申琪, 刘晓光, 张书杰. 中国昆虫区系的多元相似性聚类分析和地理区划. 昆虫学报, 2013, 56(8): 896-906.

[41] Sanson G, Read J, Aranwela N, Clissold R, Peeters P. Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: Opportunities, problems and procedures. Austral Ecology, 26(5): 535-546.

[42] Royer D L, Sack L, Wilf P, Cariglino B, Lusk C H, Wright I J, Westoby M, Jordan G J, Niinemets Ü, Coley P D, Cutter A D, Labandeira C C, Palmer M B, Johnson K R, Moles A T, Valladares F. Fossil leaf economics quantified: calibration, Eocene case study, and implications. Paleobiology, 2007, 33(4): 574-589.

[43] Loranger J, Meyer S T, Shipley B, Kattge J, Loranger H, Roscher C, Weisser W W. Predicting invertebrate herbivory from plant traits: evidence from 51 grassland species in experimental monocultures. Ecology, 2012, 93(12): 2674-2682.

[44] Bauerfeind S S, Fischer K. Increased temperature reduces herbivore host-plant quality. Global Change Biology, 2013, 19(11): 3272-3282.

附表 1 各样地植食率及树种信息

Appendix 1 Herbivory rate and tree species information of each sample plot

编号 Number	树种 Species	科属 Family and genus	拉丁学名 Scientific name	总叶面积 Total leaf area/ cm^2(总和)	啃食叶面积 Consumed leaf area/cm^2 (总和)	植食率 Herbivory rate/%
HN	银柴	叶下珠科银柴属	*Aporosa dioica* (Roxb.) Müll. Arg.	6511.24	634.74	9.75
HN	猪肚木	茜草科猪肚木属	*Canthium horridum* Blume	1508.04	92.37	6.12
HN	海南锥	壳斗科锥属	*Castanopsis hainanensis* Merr.	18800.72	1538.27	8.18
HN	女贞	木犀科女贞属	*Ligustrum lucidum* W. T. Aiton	2136.11	239.61	11.22
HN	黄丹木姜子	樟科木姜子属	*Litsea elongata* (Wall. ex Ness) Benth. & Hook. f.	6814.49	286.262	4.20
HN	海南破布叶	锦葵科破布叶属	*Microcos chungii* (Merr.) Chun	4172.69	523.09	12.54
HN	海南红豆	豆科红豆属	*Ormosia pinnata* (Lour.) Merr.	5590.31	550.682	9.85
HN	红毛山楠	樟科楠属	*Phoebe hungmoensis* S. K. Lee	2447.59	61.96	2.53
HN	九节	茜草科九节属	*Psychotria asiatica* L.	3024.50	25.349	0.84
HN	无患子	无患子科无患子属	*Sapindus saponaria* L.	6818.71	539.03	7.91
HN 合				57824.39	4491.36	7.77
GD	柏拉木	野牡丹科柏拉木属	*Blastus cochinchinensis* Lour.	8105.97	161.61	1.99
GD	红花油茶	茶科茶属	*Camellia semiserrata* Chi	34929.23	1208.59	3.46
GD	鹅掌柴	五加科鹅掌柴属	*Heptapleurum heptaphyllum* (L.) Y. F. Deng	19761.47	2762.80	13.98
GD	岭南杜鹃	杜鹃花科杜鹃花属	*Rhododendron mariae* Hance	4563.37	143.69	3.15
GD	蒲桃	桃金娘科蒲桃属	*Syzygium jambos* (L.) Alston	8322.32	260.98	3.14
GD 合				75682.36	4537.67	6.00
JX	树参	五加科树参属	*Dendropanax dentiger* (Harms) Merr.	7218.10	133.94	1.86
JX	罗浮柿	壳斗科柿属	*Diospyros morrisiana* Hance	2146.06	112.98	4.68
JX	黑壳楠	樟科山胡椒属	*Lindera megaphylla* Hemsl.	12394.41	634.61	5.12
JX	润楠	樟科润楠属	*Machilus nanmu* (Oliv.) Hemsl.	4196.18	123.84	2.95
JX	鸭公树	樟科新木姜子属	*Neolitsea chui* Merr.	11714.05	373.70	3.19
JX	贵州石楠	蔷薇科石楠属	*Photinia bodinieri* H. Lév.	2993.94	177.90	5.94
JX	木荷	山茶科木荷属	*Schima superba* Gardner & Champ.	14610.97	656.34	4.50
JX	漆树	漆树科漆树属	*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. A. Barkley	3299.35	192.53	5.84
JX 合				58843.06	2405.83	4.09
GP	构树	桑科构属	*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.	11718.31	68.482	0.58
GP	马桑	马桑科马桑属	*Coriaria nepalensis* Wall.	19126.39	828.60	4.33
GP	盐麸木	漆树科盐麸木属	*Rhus chinensis* Mill.	19805.60	325.89	1.65
GP 合				49846.91	1196.33	2.40
GM	苦槠	壳斗科锥属	*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schottky	5374.86	149.48	2.78
GM	蜡梅	蜡梅科蜡梅属	*Chimonanthus praecox* (L.) Link	5160.81	14.75	0.29
GM	山胡椒	樟科山胡椒属	*Lindera glauca* (Siebold & Zucc.) Blume	1413.95	110.60	7.82
GM	枫香树	蕈树科枫香树属	*Liquidambar formosana* Hance	1826.37	10.63	0.58
GM	柯	壳斗科柯属	*Lithocarpus glaber* (Thunb.) Nakai	18195.32	738.40	4.06
GM	红花檵木	金缕梅科檵木属	*Loropetalum chinense* var. *rubrum* Yieh	5666.49	247.41	4.37
GM	鸡仔木	茜草科鸡仔木属	*Sinoadina racemosa* (Siebold & Zucc.) Ridsdale	6979.95	249.08	3.57
GM 合				44617.70	1520.36	3.41
HUN	赤杨叶	安息香科赤杨叶属	*Alniphyllum fortunei* (Hemsl.) Makino	4757.24	239.87	5.04
HUN	油茶	山茶科山茶属	*Camellia oleifera* Abel	5856.83	227.12	3.88
HUN	栲	壳斗科锥属	*Castanopsis fargesii* Franch.	8198.35	244.12	2.98
HUN	虎皮楠	虎皮楠科虎皮楠属	*Daphniphyllum oldhamii* (Hemsl.) K. Rosenth.	7198.44	359.477	4.99
HUN	黄杞	胡桃科黄杞属	*Engelhardia roxburghiana* Wall.	24702.93	724.648	2.93
HUN	冬青	冬青科冬青属	*Ilex chinensis* Sims	4140.82	165.937	4.01

续表

编号 Number	树种 Species	科属 Family and genus	拉丁学名 Scientific name	总叶面积 Total leaf area/ cm^2(总和)	啃食叶面积 Consumed leaf area/cm^2 (总和)	植食率 Herbivory rate/%
HUN	八角	五味子科八角属	*Illicium verum* Hook. f.	7522.20	59.232	0.79
HUN	刺楸	五加科刺楸属	*Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz.	10704.66	237.61	2.22
HUN	醉香含笑	木兰科含笑属	*Michelia macclurei* Dandy	13324.08	183.69	1.38
HUN	青冈	壳斗科栎属	*Quercus glauca* Thunb.	8307.38	381.33	4.59
HUN	光亮山矾	山矾科山矾属	*Symplocos lucida* (Thunb.) Siebold & Zucc.	2893.51	136.98	4.73
HUN	黄牛奶树	山矾科山矾属	*Symplocos theophrastifolia* Siebold & Zucc.	10678.78	35.16	0.33
HUN	山乌桕	大戟科乌桕属	*Triadica cochinchinensis* Lour.	7502.35	684.83	9.13
HUN	油桐	大戟科油桐属	*Vernicia fordii* (Hemsl.) Airy Shaw	18095.64	392.73	2.17
HUN 合				133468.77	3994.45	2.99
HB	黄杨	黄杨科黄杨属	*Buxus sinica* (Rehder & E. H. Wilson) M. Cheng	1339.18	100.934	7.54
HB	川桂	樟科桂属	*Cinnamomum wilsonii* Gamble	10915.68	754.264	6.91
HB	四照花	山茱萸科山茱萸属	*Cornus kousa* subsp. chinensis (Osborn) Q. Y. Xiang	2986.10	45.973	1.54
HB	香叶树	樟科山胡椒属	*Lindera communis* Hemsl	2860.43	174.437	6.10
HB	黑壳楠	樟科山胡椒属	*Lindera megaphylla* Hemsl.	2992.51	118.295	3.95
HB	绒毛山胡椒	樟科山胡椒属	*Lindera nacusua* (D. Don) Merr.	1187.68	86.43	7.28
HB	竹叶楠	樟科润楠属	*Machilus faberi* Hemsl.	10371.89	705.507	6.80
HB	白楠	樟科楠属	*Phoebe neurantha* (Hemsl.) Gamble	2690.13	76.71	2.85
HB	宜昌楠	樟科楠属	*Phoebe zhennan* yichang	3228.43	142.604	4.42
HB	稠李	蔷薇科李属	*Prunus padus* L.	9778.48	314.688	3.22
HB	水丝梨	金缕梅科水丝梨属	*Sycopsis sinensis* Oliv.	5498.78	126.73	2.30
HB	荚蒾	五福花科荚蒾属	*Viburnum dilatatum* Thunb.	1866.88	48.398	2.59
HB 合				55716.19	2694.97	4.84
AH	青榨槭	无患子科槭属	*Acer davidii* Franch.	10183.32	252.136	2.48
AH	江南桤木	桦木科桤木树	*Alnus trabeculosa* Hand.-Mazz.	4177.99	133.56	3.20
AH	欧洲鹅耳枥	桦木科鹅耳枥属	*Carpinus betulus*	1715.40	121.54	7.08
AH	多脉鹅耳枥	桦木科鹅耳枥属	*Carpinus polyneura* Franch.	1529.13	19.013	1.24
AH	茅栗	壳斗科栗属	*Castanea seguinii* Dode	3753.23	219.98	5.87
AH	山胡椒	樟科山胡椒属	*Lindera glauca* (Siebold & Zucc.) Blume	6633.37	752.22	11.3
AH	化香树	胡桃科化香树属	*Platycarya strobilacea* Siebold & Zucc.	6914.80	322.69	4.67
AH	栎	壳斗科栎属	*Quercus × leana* Nutt.	6408.25	530.04	8.27
AH 合				41313.50	2351.18	5.70
SX	鹅耳枥	桦木科鹅耳枥属	*Carpinus turczaninovii* Hance	3558.36	15.786	0.44
SX	栗	壳斗科栗属	*Castanea mollissima* Blume	40894.45	1722.63	4.21
SX	灯台树	山茱萸科山茱萸属	*Cornus controversa* Hemsl.	6975.80	119.13	1.70
SX	木姜子	樟科木姜子属	*Litsea pungens* Hemsl.	5052.96	59.45	1.18
SX	化香树	胡桃科化香树属	*Platycarya strobilacea* Siebold & Zucc.	3645.37	91.73	2.52
SX	铁橡栎	壳斗科栎属	*Quercus cocciferoides* Hand.-Mazz.	16858.68	364.43	2.16
SX	盐麸木	漆树科盐麸木属	*Rhus chinensis* Mill.	14087.04	193.13	1.37
SX	垂柳	杨柳科柳属	*Salix babylonica* L.	3681.56	126.17	3.43
SX	漆树	漆树科漆树属	*Toxicodendron vernicifluum* (Stokes) F. A. Barkley	15484.55	272.738	1.76
SX 合				110238.77	2965.19	2.69
HEN	红花槭	无患子科槭属	*Acer rubrum* L.	1304.78	74.00	5.67
HEN	蜡子树	木犀科女贞属	*Ligustrum leucanthum* (S. Moore) P. S. Green	4464.96	41.07	0.92
HEN	毛樱桃	蔷薇科李属	*Prunus tomentosa* Thunb.	3499.45	81.73	2.34
HEN	大果榆	榆科榆属	*Ulmus macrocarpa* Hance	2803.43	224.01	8.00

续表

编号 Number	树种 Species	科属 Family and genus	拉丁学名 Scientific name	总叶面积 Total leaf area/ cm^2(总和)	啃食叶面积 Consumed leaf area/cm^2 (总和)	植食率 Herbivory rate/%
HEN 合				12072.62	420.80	3.49
SX2	梨	蔷薇科梨属	*Pyrus* spp	2874.08	51.013	1.77
SX2 合				2874.08	51.013	1.77
SD	君迁子	柿科柿属	*Diospyros lotus* L.	2377.35	28.55	1.20
SD	三桠乌药	樟科山胡椒属	*Lindera obtusiloba* Blume	6489.14	75.76	1.17
SD	麻栎	壳斗科栎属	*Quercus acutissima* Carruth.	11228.74	260.95	2.32
SD	枹栎	壳斗科栎属	*Quercus serrata* Thunb.	5360.875	97.83	1.82
SD	栓皮栎	壳斗科栎属	*Quercus variabilis* Blume	3174.84	45.92	1.45
SD	水榆花楸	蔷薇科花楸属	*Sorbus alnifolia* (Siebold & Zucc.) C. Koch	9353.63	155.24	1.66
SD	白檀	山矾科山矾属	*Symplocos tanakana* Nakai	4450.55	83.71	1.88
SD	榆树	榆科榆属	*Ulmus pumila* L.	5334.93	143.13	2.68
SD 合				47770.07	891.09	1.87
BJ	元宝槭	无患子科槭属	*Acer truncatum* Bunge	23299.56	334.034	1.43
BJ	冻绿	鼠李科鼠李属	*Rhamnus utilis* Decne.	8732.64	519.88	5.96
BJ	紫丁香	木犀科丁香属	*Syringa oblata* Lindl.	4008.43	73.677	1.84
BJ	榆树	榆科榆属	*Ulmus pumila* L.	3990.34	185.412	4.65
BJ 合				40021.97	1113.002	2.78
LN	茶条槭	无患子科槭属	*Acer tataricum* subsp. *ginnala* (Maxim.) Wesmael	12172.71	341.15	2.80
LN	枫桦	桦木科桦木属	*Betula costata* Trautv.	5463.33	219.85	4.02
LN	白桦	桦木科桦木属	*Betula platyphylla* Sukaczev	22971.12	977.84	4.26
LN	白蜡树	木犀科梣属	*Fraxinus chinensis* Roxb.	7239.03	249.20	3.44
LN	胡桃楸	胡桃科胡桃属	*Juglans mandshurica* Maxim.	10137.95	474.47	4.68
LN	刺槐	豆科刺槐属	*Robinia pseudoacacia* L.	3269.70	29.37	0.90
LN	钻天柳	杨柳科柳属	*Salix arbutifolia* Pall.	1963.97	58.08	2.70
LN	榆树	榆科榆属	*Ulmus pumila* L.	1929.08	32.44	1.68
LN 合				65146.88	3377.39	3.65
HM	色木槭	无患子科槭属	*Acer pictum* Thunb.	10285.07	258.46	2.51
HM	紫椴	锦葵科椴属	*Tilia amurensis* Rupr.	7513.87	218.25	2.90
HM	辽椴	锦葵科椴属	*Tilia mandshurica* Rupr. & Maxim.	23359.91	719.57	3.08
HM	春榆	榆科榆属	*Ulmus davidiana* var. *japonica* (Rehder) Nakai	1561.96	71.48	4.58
HM 合				42720.81	1267.76	2.97
HH	白桦	桦木科桦木属	*Betula platyphylla* Sukaczev	8272.55	89.90	1.09
HH 合				8272.55	89.90	1.09
总计 Total				846432.55	32368.27	3.82

* * 合表示该地点全部叶片面积、植食率信息,总表示 16 地点全部叶片面积、植食率信息