

昆虫与栎树的相互关系及其对栎林更新的影响

于晓东 周红章* 罗天宏

(中国科学院动物研究所, 北京 100080)

摘要: 本文概述了昆虫和栎树的相互关系以及栎林种群更新研究的进展,从叶片和栎实两个方面分别分析昆虫对栎树的危害、栎树对昆虫的防御以及栎林种群更新中的问题等。(1) 危害栎树的昆虫种类丰富,它们以取食叶片和栎实为主,昆虫的寄生几乎使栎实完全失去活力(2) 栎树的防御效应能影响昆虫啃食叶片的程度,被昆虫寄生的栎实提前下落以及栎实产量周期性的大小年变化,能降低昆虫寄生和取食栎实所带来的损失(3) 昆虫啃食叶片降低栎树的能量利用和营养物质贮存,昆虫对栎实的寄生和取食给栎树的种子库及苗库带来压力,直接影响到栎林的种群更新。此外,昆虫对栎实的寄生也会影响脊椎动物搬运栎实时的选择取向,间接控制栎实扩散,进而影响栎树的种群更新。

关键词: 昆虫, 栎树, 叶片, 栎实, 更新

中图分类号: Q948.12+2.5 文献标识码: A 文章编号: 1005-0094(2002)02-0225-07

Interactions of insects and oak trees and their impacts on the regeneration of oakwoods

YU Xiao-Dong, ZHOU Hong-Zhang*, LUO Tian-Hong
Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080

Abstract: This paper reviews the evidence for interactions between insects and oak trees, and shows how these interactions influence oakwood regeneration. First, there are abundant insect species and individuals feeding on leaves and acorns, and insect infestations are nearly always lethal to acorns. Second, quantitative defense effects may be the main strategy that oak trees use to reduce herbivory. And early fall of infested acorns and periodic synchronous mast seeding may be a result of long-term evolution in oak trees for defense against insect infestation. Third, defoliation by insect herbivores reduces energy and nutrients required for oakwood regeneration. Insect infestation decreases acorn number and seedlings in woods. Moreover, preference of sound or infested acorns by vertebrates may decrease or increase the number of potential seedlings, resulting in unexpected effects on oakwood regeneration.

Key words: insects, oak tree (*Quercus*), leaves, acorns, regeneration

栎属(*Quercus*)约300种,在世界上分布极为广泛,不仅是亚热带常绿阔叶林的主要建群种,也是温带落叶阔叶林的优势种之一(陈焕镛,黄成就,1998)。由于其木材和栎实在环境保护和经济开发利用中具有重要地位,栎属在世界范围内得到了广泛研究。Watt早在1919年就对英国本土的栎林自然更新失败的原因进行过详细的研究(Watt, 1919);Jones也于1959年对英国的主要栎树*Q. ro-*

*bur*和*Q. petraea*进行了详尽的综合研究(Jones, 1959)。

栎树上生活着许多取食叶片的植食性昆虫(Raup & Denno, 1983; Hrubik & Pozgaj, 1988; Skuhravy *et al.*, 1998),栎实由于富含淀粉等营养物质(刘延兰等,1984),也往往成为动物优先取食的对象。因此,昆虫寄生和取食在栎属植物中非常普遍,在植物的茎、叶、花及果实上很容易发现昆虫的

基金项目: 国家自然科学基金重大项目(39893360)、国家重点基础研究发展规划项目(G2000046801)和中国科学院知识创新工程领域前沿项目

收稿日期: 2001-06-29; 接受日期: 2001-09-18

作者简介: 于晓东,男,1973年出生,助理研究员。主要从事昆虫学、动物生态学和生物多样性研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhouhz@panda.ioz.ac.cn

痕迹,在种子萌发、生长、开花和结果的各个阶段都有昆虫的危害(Jones, 1959; Scutareanu & Roques, 1993; Skuhravy *et al.*, 1998)。考虑到昆虫危害栎树的主要部位为叶片和栎实,因此我们以这两方面为重点,从昆虫对栎树的危害、栎树对这种危害可能产生的防御机制以及昆虫在栎树种群更新中的作用等方面,探讨昆虫与栎树间的相互关系。

1 昆虫对栎树的危害

危害栎树的昆虫种类非常丰富。Jones(1959) 曾研究了英国的 2 种栎树,发现危害栎树的昆虫和蛴螬共 6 目 49 科 220 余种。Southwood(1961) 在研究昆虫寄生种类与植物历史的关系时,统计英国本土栎树上的昆虫多达 284 种。Scutareanu & Roques(1993) 于 1979~1988 年间,在罗马尼亚观察 11 种栎属植物的雌雄花和栎实,共发现 6 科 20 种昆虫,其中危害雄花的有 9 种,危害雌花的有 5 种,危害栎实的有 7 种。Hrubik & Pozga(1988) 于 1985~1986 年间,对斯洛伐克本土的 9 种栎树进行研究,共发现 5 目 15 科 46 种昆虫危害栎树。Skuhravy *et al.* (1998) 于 1987~1992 年间,在斯洛伐克根据昆虫对栎树枝叶的危害状(虫瘿、潜道、被啃食的树叶) 调查了危害 9 种栎树的昆虫类群组成,共发现 5 目 78 种。于晓东等(2001a, b) 于 1998~2000 年间对北京东灵山辽东栎林的研究发现,共有 5 目 15 科 20 余种昆虫危害辽东栎的叶片和栎实。

综合这些研究可以发现,与栎树相关的昆虫主要包含 7 目,分别为鳞翅目(Lepidoptera)、鞘翅目(Coleoptera)、双翅目(Diptera)、膜翅目(Hymenoptera)、半翅目(Hemiptera)、同翅目(Homoptera)、缨翅目(Thysanoptera)。其中鳞翅目的卷蛾科(Tortricidae)、麦蛾科(Gelechiidae)、细蛾科(Gracillariidae)、冠潜蛾科(Tischeriidae)、微蛾科(Nepticulidae)、夜蛾科(Noctuidae)、螟蛾科(Pyralidae)、毒蛾科(Lymantriidae)、尺蛾科(Geometridae) 和鞘蛾科(Coleophoridae);膜翅目的瘿蜂科(Cynipidae) 和叶蜂科(Tenthredinidae);鞘翅目的象甲科(Curculionidae) 和叶甲科(Chrysomelidae);双翅目的瘿蚊科(Cecidomyiidae);同翅目的蚜总科(Aphidoidea)、叶蝉科(Jassidae) 和蚧科(Coccidae);半翅目的蝽科(Pentatomidae),为种类丰富和危害程度严重的昆虫类群。

昆虫取食栎树叶片所造成的危害通常不是很严重,但在植食性昆虫(例如蛾类幼虫) 密度很高时可以将叶片完全啃食,造成幼苗或幼树死亡,从而引起严重的危害甚至灾难(Watt, 1919; Carlisle *et al.*, 1966; Landsberg & Ohmart, 1989; Humphrey & Swaine, 1997)。除了对幼苗或幼树的危害外,昆虫对成林叶片的取食也同样能降低其生物量,如栎黄条大蚕蛾(*Anisota senatoria*) 在叶生长期末对 Virginia 东南部的栎树树叶的连续啃食,显著地降低了栎树的活力和生长速度,甚至引起某些栎树的死亡(Coffelt *et al.*, 1993)。Brooks(1994) 也指出,林内的栎树生长和死亡模式与昆虫的啃食密切相关。Marquis & Whelan(1994) 在讨论鸟、昆虫与栎树生长的关系时证实,鸟类对食叶昆虫的捕食,可以大大降低栎树所受的损失。而由于北美捕食昆虫的鸟类种群数量逐年降低,已影响到栎树的正常生长。

昆虫对栎实的危害非常普遍,受到昆虫寄生的栎实基本上失去活力,发芽率和成熟率显著降低(Jones, 1959; Oliver & Chapin, 1984; Andersson, 1992; Zhou & Yu, 2000; 于晓东等, 2001b)。Q. agrifolia 栎实内的寄生昆虫主要为美国榛实象(*Curculio occidentis*) 和榛小卷蛾(*Cydia latiferrea*), 寄生率达 38%(Lewis, 1992), 枹栎(*Q. serrata*) 的栎实寄生者有枹栎象(*Curculio dentipes*)、Poecilips cardamomi、Mechoris ursulus、Kobuzo retictirostris 等(Fujii, 1993);夏栎(*Q. robur*) 林内危害栎实的 2 种主要昆虫为栎瘿蜂(*Andricus quercuscalicis*) 和欧洲榛实象(*Curculio glandium*), 在某些年内造成的损失达 30%~90%, 可以使一棵树的栎实产量在 0~100% 之间变化(Crawley & Long, 1995)。此外,其他栎属树种的栎实也常被昆虫侵害,如象虫属(*Curculio*)、瘿蚊属(*Clinodiplosis*)、无翅瘿蜂属(*Callirhytis*)、小卷蛾属(*Cydia*) 等,寄生率可以高达 80% 甚至 90%(Gurnell, 1993; Scutareanu & Roques, 1993; Kelbel, 1996; Skuhravy *et al.*, 1998)。在我国,辽东栎(*Q. liaotungensis*)、蒙古栎(*Q. mongolica*)、麻栎(*Q. acutissima*)、槲栎(*Q. aliena*) 等常见落叶栎的栎实的昆虫寄生程度也很高,寄生昆虫有枹栎象、麻栎象(*Curculio robustus*)、榛实象(*Curculio dieckmanni*)、剪枝栎实象(*Cyllohynchites ursulus*)、栗黑小卷蛾(*Cydia glandicolana*)、栗白小卷蛾(*Cydia kurokoi*) 等,对栎实的产量影响很大(赵养昌, 陈元清, 1980; 黄孝运,

李广武,1991 ;于诚铭,1991 ;刘振陆,1991 ;方德齐,王桂欣,1991 ;王化德,李桂和,1991 ;于晓东等,2001b)。

2 栎树对昆虫危害可能产生的防御机制

2.1 叶片的防御机制

植物与昆虫等植食动物之间的关系研究在过去几十年内得到很大的发展,尤其是量化防御理论(Quantitative Defense Theory)得到很深入的研究,强调受啃食植物组织成分变化(尤其是单宁和蛋白质的含量)与昆虫取食叶片程度之间的相关关系(Coley,1980 ; Bernays,1981 ; Faeth,1985 ; Schultz,1988 ; Karban *et al.*,1997)。Feeny(1970)指出,栎树叶内单宁含量的季节性变化与植食性昆虫种群数量的季节性波动密切相关,可能是一种对付昆虫危害的防御机制。Rossiter *et al.*(1988)在研究舞毒蛾(*Lymantria dispar*)习性时发现,舞毒蛾的产卵量与夏栎叶子的季节性酚类变化以及由危害引起叶片组织内酚类或非酚类物质的变化密切相关,由于叶片受到的危害而引起的叶片内酚类物质凝集的差异可以影响到舞毒蛾的生育能力和产卵总量。同样, Schultz & Baldwin(1982)发现,如果夏栎在前一年叶片受到舞毒蛾的侵食,其第二年的叶片中可水解的单宁含量、单宁系数、酚类物质总量及叶片的厚度韧度均明显高于前一年未受危害的树木,这些变化会影响昆虫幼虫的生长发育和种群大爆发的进程。Appel & Schultz(1994)认为,栎树叶片内的单宁能降低舞毒蛾体内重要化学成分的合成,从而有效地抑制舞毒蛾的危害。Wold & Marquis(1997)研究发现: *Quercus alba* 完整的树叶比受危害的树叶的蛋白含量高,植食性昆虫密度更高,许多植食性昆虫经常避免取食危害过的叶片,这种习性导致取食危害范围的分散。因此他们断定,被昆虫危害过的叶片质量变化能降低该植株以后受到危害的可能性。

但目前也有许多实验否认植物存在诱导防御(induced defense),认为这种表面上的防御或抵御昆虫侵食的现象可能是植物其他反应的一种产物。Faeth(1985)认为昆虫对叶片的取食行为并不是由植物体内次生化学物质和营养成分的季节性变化单独决定的,单宁和蛋白质的季节性变化与昆虫取食行为不完全一致,其他因素如温度、昆虫生活史或树叶被损害后产生的化学或物理变化都可能影响取食

行为。Kleiner & Montgomery(1994)通过实验提出舞毒蛾的数量爆发与栎树生长环境的湿度密切相关,而与叶片的质量(主要指单宁和蛋白质含量)无关。Hunter & Schultz(1995)也认为,栎树的所谓诱导防御机制并不是积极的防御,而是因为营养匮乏,补充足够的肥料就会阻止防御反应的产生。Mopper & Simberloff(1995)通过对 Florida 北部生长的 *Quercus geminata* 观察,认为潜叶蛾(*Stilbosis quadricustella*)优先选择晚萌发的叶片产卵,因而决定其危害程度的是叶片萌发的早晚,与叶片所含的次生化学物质含量无关。

此外,栎树树叶成熟前凋落也被认为是一种诱导防御机制,与潜叶昆虫的活动相关。但从目前对 *Quercus nigra* 的研究来看,树叶的凋落通常发生在潜叶昆虫成功离开或已经死于其他原因之后,所以成熟前凋落仅仅是树叶生理破坏的结果,而不能归因于寄主植物调节危害昆虫种群的诱导机制(Stiling & Simberloff,1989)。

2.2 栎实的防御机制

从表面上看,栎实对昆虫的取食没有有效的防御方式。但 Gurnell(1993)观察到,某些栎树栎实被昆虫感染后会提前下落。Boucher & Sork(1979)也发现受昆虫感染的核桃(*Carya glabra*)有成熟前下落的现象,被昆虫寄生的种子在发育后期停止生长,其重量比有活力的种子轻许多,从而避免资源的浪费。Weckerly *et al.*(1989a)通过研究象虫幼虫、栎实内单宁含量和种子萌发之间的关系发现,栎实内单宁含量降低了 *Quercus alba* 和 *Q. rubra* 种子被象虫取食的数量,提高了栎林内栎实萌发的成功率。此外,Steele *et al.*(1993)通过实验发现,栎树(*Quercus phellos*, *Q. rubra*, *Q. laevis*, *Q. nigra*, *Q. palustris*)已经很好地适应了栎实被动物取食,通过栎实基部单宁的高密度凝聚,保护胚部不受昆虫或脊椎动物侵害。Oliver & Chapin(1984),以及 Zhou & Yu(2000)也发现,虽然昆虫对栎实的寄生会降低其发芽率,但并非是绝对致命的,仍有相当数量被昆虫寄生的栎实能够发芽。Andersson(1992)认为,在栎实产量很低的年份,这些被昆虫寄生的栎实的萌发对栎林更新的贡献可能就显得十分重要。然而从以往实验来看,昆虫取食的栎实即使发芽率很高,但由于这种栎实易受病菌感染,在冬季容易腐烂,成苗率很难提高,因而不能为种群更新作出太大贡献(Jones,

1959)。

此外, 栎树栎实的周期性大年理论可能揭示了另一种防御机制(Janzen, 1971 ;Waller, 1979, 1993 ; Silvertown, 1980 ;Fenner, 1991 ;Sork *et al.*, 1993 ;Koenig *et al.*, 1994)。这种理论是建立在多年生植物种实产量周期性变化基础上, 与“捕食者饱足(Predator satiation)”现象密切相关(Janzen, 1971), 即栎树通过种子产量周期性的变化改变捕食者的饥饿或饱足程度, 在某一年内暂时满足动物的食物需要, 使避过动物捕食的种子得以幸存, 以提高在种子高峰后的年份内新生苗出现的概率。这个理论目前已被广泛接受, 被认为是植物抵御昆虫寄生的最好方式, 即在种子雨小年寄生率高, 在种子雨大年寄生率低, 这是昆虫与栎树之间长期协同进化的结果, 但目前比较合理的实验证明很少(Crawley & Long, 1995), 需要更多长期有效的监测和实验来进一步证实。

3 昆虫在栎树种群更新中的作用

3.1 植食性昆虫取食叶片

以往的研究证明, 植食性昆虫取食叶片对栎树的更新只有负面影响, 昆虫通过降低生物量, 破坏幼苗, 影响到栎树生长和种群更新(Watt, 1919 ;Coffelt *et al.*, 1993 ;Brooks, 1994 ;Marquis & Whelan, 1994 ;Humphrey & Swaine, 1997)。但近来也有人认为, 如果啃食叶片的程度和危害面积在树木容忍的程度内, 昆虫的啃食实际上加速了叶片的分解效率, 使营养物质提前加入到森林生态系统中, 有利于森林的生长和更新(Belovsky & Slade, 2000 ;Stadler *et al.*, 2001)。

3.2 昆虫对栎实寄生

与叶片相比, 栎实在栎林更新中的作用和地位更重要。如图 1 所示, 昆虫可以从两条途径影响栎树的种群更新: 1) 由于栎实富含营养, 吸引着大量昆虫取食, 导致栎实死亡, 直接威胁栎林未来苗库的存活概率和种群的自然更新; 2) 由于栎树种群主要通过脊椎动物搬运种子完成种群扩散和更新(Howe & Smallwood, 1982 ;Smith & Reichman, 1984 ;Jensen & Nielsen, 1986 ;Kikuzawa, 1988 ;Scarlett & Smith, 1991 ;Crawley, 1992 ;Reader, 1993 ;Chambers & MacMahon, 1994 ;Kollmann & Schill, 1996 ;王巍, 马克平, 1999), 栎实内的昆虫幼虫可能影响脊椎动物的搬运选择, 间接影响了栎树的种群扩散

和更新(Johnson *et al.*, 1993 ;Dixon *et al.*, 1997)。对其他树种的研究也表明, 种实内的昆虫寄生不仅影响到种实本身的命运(发育、成熟、发芽), 而且影响到脊椎动物搬运取食果实的选择倾向, 决定了植物种子扩散和新生苗萌发的机会, 体现了脊椎动物、昆虫与植物之间的协同进化关系(Manzur & Courtney, 1984 ;Valburg, 1992)。

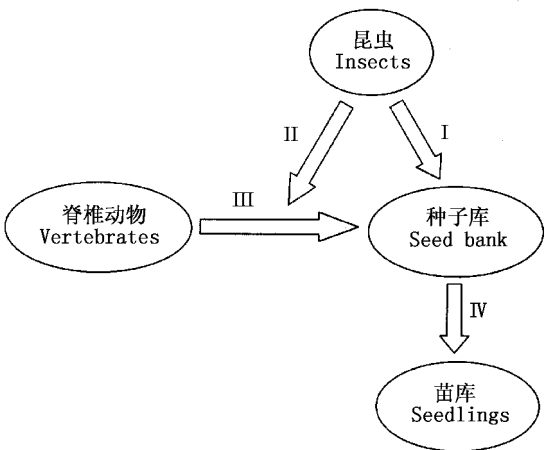


图 1 昆虫、脊椎动物和栎实三者之间的关系

Fig. 1 Relationships among insects, vertebrates and acorns
I. 昆虫对种子寄生 Insect infestation; II. 栎实内昆虫寄生对脊椎动物取食搬运种子的影响 Insect infestation affects the choice of vertebrates in acorn removing; III. 脊椎动物(鸟兽)取食搬运栎实, 同时对种子扩散有贡献 Vertebrate removing helps acorn dispersal and seedling establishment; IV. 种子萌发成苗 Acorn germinating to form seedlings

由于昆虫可以通过上述两种途径决定栎实的命运, 根据脊椎动物取食和搬运栎实时的选择取向, 昆虫对栎实的命运影响可以分以下 3 种情况: 1) 脊椎动物对栎实没有选择倾向, 昆虫的影响完全依赖于寄生率的大小; 2) 脊椎动物对未被昆虫寄生的栎实有选择倾向, 昆虫的影响与脊椎动物的选择取向有关, 种子库压力加大; 3) 脊椎动物对昆虫寄生的栎实有选择倾向, 昆虫的影响与脊椎动物的选择取向有关, 种子库的压力减轻。

3.2.1 脊椎动物对种子没有选择倾向 昆虫对栎林更新的影响局限于昆虫寄生自身的作用, 与脊椎动物之间没有交叉影响, 昆虫通过控制种子的死亡率、成熟率和发芽率影响种群更新(Crawley & Long, 1995 ;Zhou & Yu, 2000)。Semel & Andersen(1988)通过野外实验发现, 白足鼠(*Peromyscus leucopus*)取食栎实时, 并不受昆虫寄生种子比例的影响。Horton & Wright(1944)及 Weckerly *et al.*(1989b)在研究暗足林鼠(*Neotoma fuscipes*)和北美灰松鼠(*Sciurus carolinensis*)对栎实的取食搬运时也发现, 动物并

不把有无昆虫寄生作为选择栎实的标准。可见,昆虫对栎林种子库的危害主要取决于其寄生率的高低,昆虫寄生率的变化影响未来苗库的大小。

3.2.2 脊椎动物对好种子有选择倾向 昆虫与脊椎动物之间有交叉作用,存在着较强的竞争,脊椎动物对栎实的搬运加大了种子库压力,但同时有利于种子扩散。Bossema(1979)和 Dixon *et al.*(1997)分别通过野外观察和室内行为选择实验发现,冠蓝鸦(*Cyanocitta cristata*)能通过视觉或栎实密度不同区分好栎实和被昆虫寄生的栎实,有优先选择好栎实的倾向。

如果脊椎动物选择好栎实,在搬运取食时就需要对栎实进行分类挑选,这必然要消耗能量。昆虫寄生率越高,动物的种子选择分类越困难,选错的机会越高,付出的代价就越高。Dixon *et al.*(1997)证实,昆虫对栎实的寄生影响了冠蓝鸦和栎树的关系,降低了冠蓝鸦所能消耗和扩散栎实的潜在数量。山楂(*Crataegus monogyna*)种子的传播者[主要为乌鸫(*Turdus merula*)]优先取食好的果实,但在昆虫寄生率很高的情况下,因为辨别错误而增加了近15%的好果实未被搬运扩散,使山楂受到的损失比昆虫寄生本身危害更大(Manzur & Courtney, 1984)。

因此,在昆虫寄生率很高的情况下,脊椎动物对好栎实的优先选择将不利于好栎实的保存,因而对种子库取食压力加大,使出苗机会大大降低。但同时,动物搬运又是栎树栎实扩散的主要动力,可能对种群的扩散有贡献。

3.2.3 脊椎动物对昆虫寄生种子有选择倾向 昆虫与脊椎动物之间有交叉作用,减轻了种子库压力,提高了新生苗的出现概率,但不利于栎实扩散。在栎实的研究中,尚未发现这种现象。在对一种浆果(*Acnistus arborescens*)的类似研究中,证实脊椎动物有选择昆虫寄生果实现象,因为果实被昆虫寄生,脊椎动物搬运果实数量增大,提高了种群扩散(Valburg, 1992)。

Johnson *et al.*(1993)通过分析食物成分发现,栎实内虽富含淀粉,但缺乏蛋白质,同时也含有不利于动物消化的次生化合物——单宁。松鸦在取食栎实时只有补充一定量的蛋白质才能平衡栎实内单宁的危害,而寄生于栎实内的昆虫幼虫(主要为象虫幼虫, *Curculio* sp.)富含蛋白质。因此提出假设:动物在取食栎实时会优先选择被昆虫寄生的栎实,从

而间接使好栎实得以保存。因此低水平和中等水平的昆虫寄生率将有利于栎树种群最终的恢复和更新。但后来 Dixon *et al.*(1997)的实验没有证实这一假设,冠蓝鸦在选择栎实时,没有优先选择昆虫寄生的栎实,而是优先取食好栎实。Dixon *et al.*(1997)认为,昆虫寄生的栎实虽然包含了动物蛋白(昆虫幼虫),但同时充满了许多昆虫幼虫的粪便和渣滓,在某种程度上提高了单宁含量,口感不好,能量方面也有一定损失,而且幼虫所含的蛋白质量远远低于冠蓝鸦所需要补充的量,这些都不利于冠蓝鸦取食。Semel & Andersen(1988)通过实验也证实,动物打开含有幼虫或渣滓的栎实所消耗的平均能量超过了他们所能获得的幼虫蛋白能量,在理论上没有意义。

4 小结

综上所述,昆虫与栎树的关系十分密切,昆虫对栎树叶片和栎实的取食非常普遍,在危害程度可以容忍的情况下,栎树维持了大量昆虫物种的生存。但当昆虫啃食叶片比较严重,以及昆虫对栎实寄生率较高的情况下,会危及到栎树的生长。栎树抵御昆虫取食叶片的方式主要表现为叶片内次生化合物合成增多,叶片增厚和变硬,口感变差,并且可以在一定程度上影响植食性昆虫的生活史,降低其种群密度。栎树抵御昆虫寄生栎实的方法主要为:使被昆虫寄生的栎实提前下落,避免受到更多损失;通过栎实产量周期性的大小年变化,调节昆虫寄生率的高低(捕食者饱足假说),调节昆虫种群变化。植食性昆虫在密度很高的情况下,可降低栎树的生物量,危及到栎树的生长,对栎林更新不利。昆虫对栎实的寄生降低种子的成熟率和发芽率,影响到种子库和苗库的大小。此外,脊椎动物搬运栎实是种子扩散和栎树种群更新的主要途径,栎实被昆虫寄生后,可能会影响到脊椎动物搬运栎实时的选择倾向和效率,因此,昆虫寄生又可以间接影响到栎树的种群更新。

致谢：中科院植物所的高贤明博士、王巍博士、李庆康博士和闫文杰女士提供部分相关文献,特此表示感谢。

参考文献

陈焕镛, 黄成就, 1998. 中国植物志 (第 22 卷). 北京: 科学出版社

方德齐, 王桂欣, 1991. 麻栎象 *Curculio robustus* Roelofs. 见: 萧刚柔 (主编): 中国森林昆虫 (第 2 版). 北京: 中国林业出版社, 578 ~ 579

黄孝运, 李广武, 1991. 柞栎象 *Curculio dentipes* Roelofs. 见: 萧刚柔 (主编): 中国森林昆虫 (第 2 版). 北京: 中国林业出版社, 573 ~ 575

刘延兰, 杨涵贞, 柴慧瑛, 1984. 中国栎属栎实化学组成的研究 (一): 十四种落叶栎类. 北京林学院学报, **4**: 51 ~ 54

刘振陆, 1991. 剪枝栎实象 *Cyllorhynchites ursulus* (Roelofs). 见: 萧刚柔 (主编): 中国森林昆虫 (第 2 版). 北京: 中国林业出版社, 579 ~ 580

王化德, 李桂和, 1991. 栗黑小卷蛾 *Cydia glandicolana* (Danimil). 见: 萧刚柔 (主编): 中国森林昆虫 (第 2 版). 北京: 中国林业出版社, 817

王巍, 马克平, 1999. 岩松鼠和松鸦对辽东栎坚果的捕食和传播. 植物学报, **41** (10): 1142 ~ 1144

于诚铭, 1991. 榛实象 *Curculio dieckmanni* (Faust). 见: 萧刚柔 (主编): 中国森林昆虫 (第 2 版). 北京: 中国林业出版社, 575 ~ 576

于晓东, 周红章, 罗天宏, 2001a. 辽东栎叶片昆虫取食形状多样性及其变化模式. 植物生态学报, **25** (5): 553 ~ 560

于晓东, 周红章, 罗天宏, 何君舰, 张知彬, 2001b. 昆虫寄生对辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 种子命运的影响. 昆虫学报, **44** (4): 518 ~ 524

赵养昌, 陈元清, 1980. 中国经济昆虫志 [第二十册: 鞘翅目象虫科 (一)]. 北京: 科学出版社, 159 ~ 164

Andersson C, 1992. The effect of weevil and fungal attacks on the germination of *Quercus robur* acorns. *Forest Ecology and Management*, **50**: 247 ~ 251

Appel H M and J C Schultz, 1994. Oak tannins reduce effectiveness of Thuringicide (*Bacillus thuringiensis*) in the Gypsy Moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *Journal of Economic Entomology*, **87** (6): 1736 ~ 1742

Belovsky G E and J B Slade, 2000. Insect herbivory accelerates nutrient cycling and increases plant production. *Proceedings of Natural Academy of Sciences, USA*, **97** (26): 14412 ~ 14417

Bernays E A, 1981. Plant tannins and insect herbivores: an appraisal. *Ecological Entomology*, **6**: 353 ~ 360

Bossema I, 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, **70**: 1 ~ 117

Boucher D H and V L Sork, 1979. Early drop of nuts in response to insect infestation. *Oikos*, **33**: 440 ~ 443

Brooks R T, 1994. A regional-scale survey and analysis of forest growth and mortality as affected by site and stand factors and acidic deposition. *Forest Science*, **40** (3): 543 ~ 557

Carlisle A, A H F Brown and E J White, 1966. Litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tortrix viridana* in a sessile oak (*Quercus petraea*) woodland. *Journal of Ecology*, **54**: 65 ~ 85

Chambers J C and J A MacMahon, 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**: 263 ~ 292

Coffelt M A, P B Schultz and D D Wolf, 1993. Impact of late-season orange striped oakworm (Lepidoptera: Saturniidae) defoliation on oak growth and vigor. *Environmental Entomology*, **22** (6): 1318 ~ 1324

Coley P D, 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature*, **284**: 545 ~ 546

Crawley M J, 1992. Seed predator and plant population dynamics. In: Fenner M (eds.), *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Wallingford: CAB International, 157 ~ 191

Crawley M J and C R Long, 1995. Alternate bearing, predator satiation and seedling recruitment in *Quercus robur* L. *Journal of Ecology*, **83**: 683 ~ 696

Dixon M D, W C Johnson and C S Adkisson, 1997. Effects of weevil larvae on acorn use by blue jays. *Oecologia*, **111**: 201 ~ 208

Faeth S H, 1985. Quantitative defense theory and patterns of feeding by oak insects. *Oecologia*, **68**: 34 ~ 40

Feeny P, 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology*, **51** (4): 565 ~ 581

Fenner M, 1991. Irregular seed crops in forest trees. *Quarterly Journal of Forestry*, **85**: 166 ~ 172

Fujii S, 1993. Studies on acorn production and seed predation in *Quercus serrata*: growth, falling phenology, estimation of production, and insect seed predators. *Bulletin of the Osaka Museum of Natural History*, **47**: 1 ~ 17

Gurnell J, 1993. Tree seed production and food conditions for rodents in an oak wood in southern England. *Forestry* (Eynsham), **66** (3): 291 ~ 315

Horton J S and J T Wright, 1944. The wood rat as an ecological factor in southern California watersheds. *Ecology*, **25** (3): 341 ~ 351

Howe H F and J Smallwood, 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**: 201 ~ 228

Hrubik P and J Pozgaj, 1988. Entomofauna of autochthonous oak trees in the Cifare Experimental Quercetarium (Czechoslovakia). *Lesnictvi* (Prague), **34** (12): 1079 ~ 1092

Humphrey J W and M D Swaine, 1997. Factors affecting the natural regeneration of *Quercus* in Scottish oakwoods. II. Insect defoliation of trees and seedlings. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 585 ~ 593

Hunter M D and J C Schultz, 1995. Fertilization mitigates chemical induction and herbivore responses within damaged oak trees. *Ecology*, **76** (4): 1226 ~ 1232

Janzen D H, 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **2**: 465 ~ 492

Jensen T S and O F Nielsen, 1986. Rodents as seed dispersers in a heath: oak wood succession. *Oecologia*, **70**: 214 ~ 221

Johnson W C, L Thomas and C S Adkisson, 1993. Dietary circumvention of acorn tannins by blue jays: implications for oak demography. *Oecologia*, **94**: 159 ~ 164

Jones E W, 1959. Biological flora of the British Isles: *Quercus* L. *Journal of Ecology*, **47** (1): 169 ~ 222

Karban R, A A Agrawal and M Mangel, 1997. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology*, **78** (5): 1351 ~ 1355

Kelbel P, 1996. Damage to acorns by insects in Slovakia. *Bio-*

- logia (Bratislava), **51** (5): 575 ~ 582
- Kikuzawa K, 1988. Dispersal of *Quercus mongolica* acorns in a broad-leaved deciduous forest: 2. scatterhoarding by mice. *Forest Ecology and Management*, **25**: 9 ~ 16
- Kleiner K W and M E Montgomery, 1994. Forest stand susceptibility to the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae): species and site effects on foliage quality to larvae. *Environmental Entomology*, **23** (3): 699 ~ 711
- Koenig W D, R L Mumme, W J Carmen and M T Stanback, 1994. Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology*, **75** (1): 99 ~ 109
- Kollmann J and H P Schill, 1996. Spatial patterns of dispersal, seed predation and germination during colonization of abandoned grassland by *Quercus petraea* and *Corylus avellana*. *Vegetatio*, **125**: 193 ~ 205
- Landsberg J and C Ohmart, 1989. Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts. *Trends in Ecology and Evolution*, **4** (4): 96 ~ 100
- Lewis V R, 1992. Within-tree distribution of acorns infested by *Curculio occidentis* (Coleoptera: Curculionidae) and *Cydia latiferreana* (Lepidoptera: Tortricidae) on the coast live oak. *Environmental Entomology*, **21** (5): 975 ~ 982
- Manzur M I and S P Courtney, 1984. Influence of insect damage in fruits of hawthorn on bird foraging and seed dispersal. *Oikos*, **43**: 265 ~ 270
- Marquis R J and C J Whelan, 1994. Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology*, **75** (7): 2007 ~ 2014
- Mopper S and D Simberloff, 1995. Differential herbivory in an oak population: the role of plant phenology and insect performance. *Ecology*, **76** (4): 1233 ~ 1241
- Oliver A D and J B Chapin, 1984. *Curculio fulvus* (Coleoptera: Curculionidae) and its effects on acorns of live oaks, *Quercus virginiana* Miller. *Environmental Entomology*, **13** (6): 1507 ~ 1510
- Raup M J and R F Denno, 1983. Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. In: Denno R F, M S McClure (eds.), *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press Inc., New York, 91 ~ 124
- Reader R J, 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology*, **81**: 169 ~ 175
- Rossiter M, J C Schultz and I T Baldwin, 1988. Relationships among defoliation, red oak phenolics, and gypsy moth growth and reproduction. *Ecology*, **69** (1): 267 ~ 277
- Scarlett T L and K G Smith, 1991. Acorn preference of urban blue jays (*Cyanocitta cristata*) during fall and spring in northwestern Arkansas. *Condor*, **93**: 438 ~ 442
- Schultz J C, 1988. Plant responses induced by herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*, **3** (2): 45 ~ 49
- Schultz J C and I T Baldwin, 1982. Oak leaf quality declines in response to defoliation by gypsy moth larvae. *Science*, **217**: 149 ~ 151
- Scutareanu P and A Roques, 1993. Insect damage to male catkins, female flowers and acorns of *Quercus* spp. in Romania. *Journal of Applied Entomology*, **115** (4): 321 ~ 328
- Semel B and D C Andersen, 1988. Vulnerability of acorn weevils (Coleoptera: Curculionidae) and attractiveness of weevils and infested *Quercus alba* acorns to *Peromyscus leucopus* and *Blarina brevicauda*. *American Midland Naturalist*, **119**: 385 ~ 393
- Silvertown J W, 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society*, **14**: 235 ~ 250
- Skuhravy V, P Hrubik, M Skuhrava and J Pozgaj, 1998. Occurrence of insects associated with nine *Quercus* species (Fagaceae) in cultured plantations in southern Slovakia during 1987 ~ 1992. *Journal of Applied Entomology*, **122** (4): 149 ~ 155
- Smith C C and O J Reichman, 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **15**: 329 ~ 351
- Sork V L, J Bramble and O Sexton, 1993. Ecology of mast-fruited in three species of North American deciduous oaks. *Ecology*, **74** (2): 528 ~ 541
- Southwood T R E, 1961. The number of species of insect associated with various trees. *Journal of Animal Ecology*, **30**: 1 ~ 8
- Stadler B, S Solinger and B Michalzik, 2001. Insect herbivores and the nutrient flow from the canopy to the soil in coniferous and deciduous forests. *Oecologia*, **126**: 104 ~ 113
- Steele M A, T Knowles, K Bridle and E L Simms, 1993. Tannins and partial consumption of acorns: implications for dispersal of oaks by seed predators. *American Midland Naturalist*, **130**: 229 ~ 238
- Stiling P and D Simberloff, 1989. Leaf abscission: induced defense against pests or response to damage? *Oikos*, **55** (1): 43 ~ 49
- Valburg L K, 1992. Eating infested fruits: interactions in a plant-disperser-pest triad. *Oikos*, **65**: 25 ~ 28
- Waller D W, 1979. Models of mast fruiting in trees. *Journal of Theoretical Biology*, **80**: 223 ~ 232
- Waller D W, 1993. How does mast-fruited get started? *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 122 ~ 123
- Watt A S, 1919. On the causes of failure of natural regeneration in British oakwoods. *Journal of Ecology*, **7** (3 ~ 4): 173 ~ 203
- Weckerly F W, D W Sugg and R D Semlitsch, 1989a. Germination success of acorns (*Quercus*): insect predation and tannins. *Canadian Journal of Forest Research*, **19** (6): 811 ~ 815
- Weckerly F W, K E Nicholson and R D Semlitsch, 1989b. Experimental test of discrimination by squirrels for insect-infested and noninfested acorns. *American Midland Naturalist*, **122** (2): 412 ~ 415
- Wold E N and R J Marquis, 1997. Induced defenses in white oak: effects on herbivores and consequences for the plant. *Ecology*, **78** (5): 1356 ~ 1369
- Zhou H and X Yu, 2000. Recovery of oakwoods in North China and influence of insects. In: Vol. 5 (Part 3): *Biodiversity and Dynamics of Ecosystems of North-Eastern Asia, The Proceeding of Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia*, IC&G, Novosibirsk, Russia, 113 ~ 115