

• 研究简报 •

土著昆虫素毒蛾对入侵植物互花米草 地理种群的选择性

马 丁¹ 鞠瑞亭^{1,2} 李 博^{1*}¹ (生物多样性和生态工程教育部重点实验室, 复旦大学生物多样性科学研究所, 上海 200438)² (上海市园林科学研究所植物保护研究部, 上海 200232)

摘要: 外来植物入侵后会改变其对入侵地植食性昆虫的防御能力以应对入侵地生物环境的变化, 因此, 对土著昆虫防御能力变化的研究将有助于解释外来植物成功入侵的机制。互花米草(*Spartina alterniflora*)是广泛入侵中国东部沿海地区的外来植物, 研究其入侵后对本地植食性昆虫的响应, 可从一个侧面部分地回答其成功入侵的生态机制。利用Y型嗅觉仪, 结合室内取食实验, 我们比较了中国的土著昆虫素毒蛾(*Laelia coenosa*)对互花米草3个原产地种群和5个入侵地种群的选择偏好, 这些种群分别来自美国的德克萨斯(Texas Point)、卡纳维拉尔国家海岸(Canaveral National Seashore)、佛罗里达大西洋大学(Florida Atlantic University), 以及中国的唐海、天津、盐城、崇明、珠海。结果表明, 虽然素毒蛾幼虫对互花米草不同地理种群叶片气味没有显著的选择偏好, 但对原产地种群的取食相对选择系数显著高于入侵地种群, 说明互花米草入侵地种群对素毒蛾的抵抗能力相对较强。这从某种层面上可以推测互花米草入侵中国东部沿海地区以后, 其对植食性昆虫取食的防御能力有所增强, 而这种能力将在一定程度上减少素毒蛾等入侵地植食动物对它的攻击。

关键词: 植食作用, 素毒蛾, 植物入侵, 选择偏好, 抗性, 互花米草

Preference of *Laelia coenosa* for native and introduced populations of invasive *Spartina alterniflora*

Ding Ma¹, Ruiting Ju^{1,2}, Bo Li^{1*}¹ Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Institute of Biodiversity Sciences, Fudan University, Shanghai 200438² Department of Plant Protection, Shanghai Landscape Gardening Research Institute, Shanghai 200232

Abstract: Exotic plants may modify their resistance to herbivory in response to new phytophagous insects in their introduced ranges. Studying the variation in such resistance may help us understand the in-depth mechanisms of plant invasions. *Spartina alterniflora* is one of the most serious invasive plants in China's coastal salt marshes. Investigating how *S. alterniflora* responds to the phytophagous insects in the introduced ranges may partially explain the mechanism of its invasion success. We conducted choice tests under controlled conditions to compare the preferences of *Laelia coenosa* (native to China) for native (US) and introduced (China) *S. alterniflora* populations. In relation to smell, caterpillars of *L. coenosa* did not show any preference for native or introduced populations, but the relative choice index for taste of native populations was significantly higher than that of introduced populations. This feeding preference of the caterpillars for populations of the plant from its native range suggests that *S. alterniflora* has altered its defense against the native phytophagous insects in their introduced range, thereby reducing insect herbivore attacks.

Key words: herbivory, *Laelia coenosa*, plant invasion, preference, resistance, *Spartina alterniflora*

植物对植食动物的防御受到取食类型和强度 的影响, 因此植食动物的改变可能诱导植物的防御

收稿日期: 2014-07-17; 接受日期: 2014-10-08

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2013CB430404)和国家自然科学基金(30930019)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: bool@fudan.edu.cn

能力发生变化(Hare, 2012)。外来植物入侵后虽然失去了原产地天敌的控制, 但会受到入侵地土著植食动物的取食(Keane & Crawley, 2002); 它们可能会通过提高对这些植食动物的防御能力, 降低其被取食的风险(Doorduin & Vrieling, 2011)。

植物对植食动物的防御分为耐性(tolerance)和抗性(resistance)两种类型(Strauss & Agrawal, 1999; Stowe *et al.*, 2000)。抗性是指植物降低植食动物偏好的程度, 或是使植食动物取食后生长、发育和存活能力变弱的性状(Karban & Baldwin, 1997)。外来植物对土著植食动物取食的抗性对其入侵能否成功尤为重要。目前, 针对外来植物入侵前后对植食作用抗性改变的研究中, 直接测定物理和化学防御性状的案例较多(如Joshi & Vrieling, 2005; Clissold *et al.*, 2009; 耿旭彦, 2013^①); 而利用选择性实验观察植食动物对入侵植物地理种群偏好的案例较少, 导致我们难以判断某个性状在特定案例中是否对抗性产生实际贡献。因此, 关于植食动物选择偏好的研究对于我们更加深入地认识外来植物成功入侵的机制尤为重要(Caño *et al.*, 2009)。

互花米草(*Spartina alterniflora*)原产于北美洲和南美洲的大西洋沿岸(Daehler & Strong, 1994), 20世纪70年代末被首次引入中国(郭云文等, 2007), 之后历经数次人工种植, 迅速在河口和沿海滩涂上扩散, 成为中国东部沿海地区危害最严重的入侵植物之一(王卿等, 2006)。互花米草竞争排斥入侵地的土著植物, 大大压缩了土著植物的生长空间(Wang *et al.*, 2006), 甚至逐步取代我国长江口湿地特有的土著种海三棱藨草(*Scirpus mariqueter*), 导致其局部灭绝(Chen *et al.*, 2004)。此外, 互花米草的入侵还改变了本地微生物、底栖动物和昆虫的群落结构(王卿等, 2006; 高慧等, 2006; Chen & Welter, 2007), 影响鱼类和鸟类的多样性和多度(Gan *et al.*, 2009), 对入侵地生态系统的生物多样性造成了严重的负面影响。在中国, 互花米草逃脱了原产地典型植食动物的控制(Grevstad *et al.*, 2003; Silliman & Newell, 2003), 但却受到入侵地土著植食动物的取食(Wu *et al.*, 2009)。其中, 素毒蛾(*Laelia coenosa*)是最近在互花米草上发现的土著昆虫优势种。

素毒蛾在中国大部分省份均有分布, 主要寄主

为禾本科和莎草科的植物。最近我们在上海崇明东滩发现, 素毒蛾在互花米草上也能完成生活史, 表明该外来植物可能是素毒蛾的一个转移寄主^②。鉴于外来植物入侵过程中对土著昆虫的抗性存在提高的可能(Doorduin & Vrieling, 2011), 我们推测, 互花米草原产地和入侵地种群可能对素毒蛾的抗性存在一定差异。为了验证此推测, 本文通过气味偏好和取食偏好试验, 研究了素毒蛾对互花米草原产地(美国)和入侵地(中国)种群的选择差异, 以此确定互花米草入侵中国后其防御能力的变化, 从而为我们进一步认识该外来植物成功入侵的间接机制提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

1.1.1 互花米草种子采集和种植

种子采集: 2011年11月, 从美国采集互花米草3个原产地地理种群的种子, 包括德克萨斯(Texas Point, 简称TP)、卡纳维拉尔国家海岸(Canaveral National Seashore, CNS)和佛罗里达大西洋大学(Florida Atlantic University, FAU); 2011年10–11月, 从中国沿海盐沼采集互花米草5个入侵地地理种群的种子, 包括唐海(TH)、天津(TJ)、盐城(YC)、崇明(CM)和珠海(ZH)(表1)。

植株培育: 2012年7–8月, 在直径9 cm的培养皿中垫上湿滤纸, 放入互花米草不同地理种群的种子, 在植物生长箱(ZSX3600GS, 武汉瑞华)(温度: 25–28℃, 湿度: 80%, 光照: 12L:12D)中进行萌发。选取萌发成功的种子移至72孔穴盘中, 继续在生长箱中以同样的环境条件进行培养。2012年9–10月, 待幼苗长出2–4片真叶后, 将其移栽至花盆(口径: 25 cm, 深度: 23 cm)中, 种植密度为每盆1株, 放置在上海市园林科学研究所实验温室(31°16' N, 121°45' E)的水泥池中生长。温室在秋、冬、春3个季节用聚乙烯薄膜覆盖, 夏季将侧面的薄膜卷起通风。移栽初期水位略高于盆底, 保证土壤水分饱和; 生长稳定后改用高水位, 淹没盆沿。植物培育过程中, 用NaCl将池水盐度调节为10‰左右。2013年1月, 每盆施缓释肥(奥绿肥1号, N:P:K = 14:14:14) 2 g; 2013年4月, 每盆施尿素3 g。2013年10

① 耿旭彦 (2013) 入侵种喜旱莲子草防御策略及资源利用效率的进化. 硕士学位论文, 复旦大学, 上海.

② 陈扬赞 (2012) 土著种素毒蛾对外来种互花米草的寄主选择. 硕士学位论文, 复旦大学, 上海.

表1 互花米草美国种群和中国种群种子采集点
Fig. 1 Sampling sites of *Spartina alterniflora* seeds in US and China

种群 Popula- tion	采集点 Collecting site	经纬度 Latitude and longitude
US	德克萨斯 Texas Point (TP)	29°42' N, 93°51' W
	卡纳维拉尔国家海岸 Canaveral National Seashore (CNS)	28°57' N, 80°50' W
	佛罗里达大西洋大学 Florida Atlantic University (FAU)	27°28' N, 80°19' W
China	唐海 Tanghai (TH)	39°02' N, 118°20' E
	天津 Tianjin (TJ)	38°58' N, 117°45' E
	盐城 Yancheng (YC)	33°32' N, 120°38' E
	崇明 Chongming (CM)	31°31' N, 121°58' E
	珠海 Zhuhai (ZH)	22°25' N, 113°37' E

月, 以当天采集的鲜绿叶片作为供试材料。

1.1.2 素毒蛾采集和饲养

虫源采集: 2013年5月, 从崇明东滩(31°36' N, 121°52' E)的互花米草植株上采集素毒蛾5–7龄幼虫, 带回实验室内进行饲养和繁殖。

饲养方法: 利用多功能人工气候培养箱(MLR–350H, 日本三洋电机有限公司)进行饲养。幼虫饲养环境设置为: 温度: 26℃, 湿度: 85%, 光照: 14L : 10D; 饲养的食源为从野外采集的新鲜芦苇(*Phragmites australis*)叶片; 饲养容器为透明塑料罐(直径: 8.5 cm, 高度: 10 cm), 罐的顶盖上打一直径3 cm左右的圆孔, 用200目纱网封口以保证容器的透气性; 饲养密度为每罐5–6头幼虫。幼虫结茧化蛹后, 将茧从罐内小心地剥离出来, 放在干净的塑料罐内, 并放入湿润棉球保湿。成虫羽化后, 饲养于同样的塑料罐内, 每罐1头雌虫、1–2头雄虫, 内置沾有10%蜂蜜水的棉球, 供雌虫补充营养。每天观察雌虫产卵情况, 将产下的卵从塑料罐内剥离下来, 放在培养皿(直径: 9 cm)内, 每皿放50粒左右, 并放入湿润的棉球保湿。幼虫孵化后, 用湿润的小号毛笔轻拨初孵幼虫, 将其转移到干净的培养皿(直径: 9 cm)内, 每皿饲养幼虫12–15头。在培养皿内放入湿润棉球, 将芦苇叶片剪成多段, 每段长3–4 cm, 撕去叶缘的锯齿, 一端置于棉球上, 便于低龄幼虫取食。待幼虫进入3龄后, 将其转移到与前面所用的同样的塑料罐内, 继续用新鲜芦苇叶片饲养, 每罐饲养5–6头幼虫。整个饲养期间, 每天清理幼虫的排泄物, 更换新的湿棉球, 保证容器的清洁, 避

免幼虫发生感染。根据叶片的新鲜程度和取食情况, 每1–2天更换1次芦苇叶片。以繁殖得到的F₂代5龄幼虫和初孵幼虫供试。

1.2 实验设计

1.2.1 气味选择偏好

采用自制的Y型嗅觉仪(图1)进行实验, 按照Y型管–流量计–圆底烧瓶(放置植物叶片的气味瓶)–圆底烧瓶(装有蒸馏水)–圆底烧瓶(装有活性炭)–充气泵的顺序将装置连接起来。Y型管管径1 cm, 臂长6.5 cm, 两臂夹角60°。为了确定素毒蛾在互花米草崇明种群与其他原产地及入侵地的地理种群间的气味选择差异, 利用此装置, 我们以互花米草的崇明种群为基准, 将崇明以外的7个地理种群(即TP、CNS、FAU、TH、TJ、YC、ZH)分别与崇明种群作比较。实验时, 采集互花米草各地理种群的新鲜嫩叶, 洗净并擦干。每份叶片称取3.6 g, 剪碎后放进圆底烧瓶作为气味源。开启充气泵, 调整流量计, 保证两处气体流速均为400 mL/min。引入素毒蛾幼虫前先通气10 min, 使气味充分释放到装置。将事先饥饿24 h的素毒蛾5龄幼虫置于Y型管入口处, 当幼虫越过Y型管某臂1/3处并停留30 s以上, 则记为其对气味做出选择; 若幼虫放入2 min后仍未做出选择, 则记录为未做选择。每处理重复3次, 每个重复测定20头幼虫。每测定5头幼虫将Y型管左右翻转180°并打开气泵通气5 min, 每测定20头幼虫将仪器的相对位置转动180°并更换新的Y型管, 以避免位置效应导致的测定误差。每组植物测定结束后, 将气味瓶、Y型管以及连接的玻璃管和橡胶管洗净晾干, 下次测试待用。

1.2.2 取食选择偏好

与气味选择偏好类似, 在进行取食选择偏好实验时, 我们也将崇明以外的7个种群分别与崇明种群作比较。实验时, 剪取待比较的互花米草叶片(长: 约8 cm, 宽: 约1 cm), 成对摆放在直径为12 cm的培养皿中, 叶片一端垫上湿润的棉球。在培养皿侧壁和皿底标记种群名称。将素毒蛾初孵幼虫放进培养皿, 24 h后观察不同叶片上取食的幼虫头数。每处理重复3次, 每重复观察幼虫20头。

1.3 数据分析

计算每一组植物中, 选择不同植株的幼虫所占的百分比, 并根据幼虫对各地理种群的选择数, 计算相对选择系数(relative choice index, RCI):

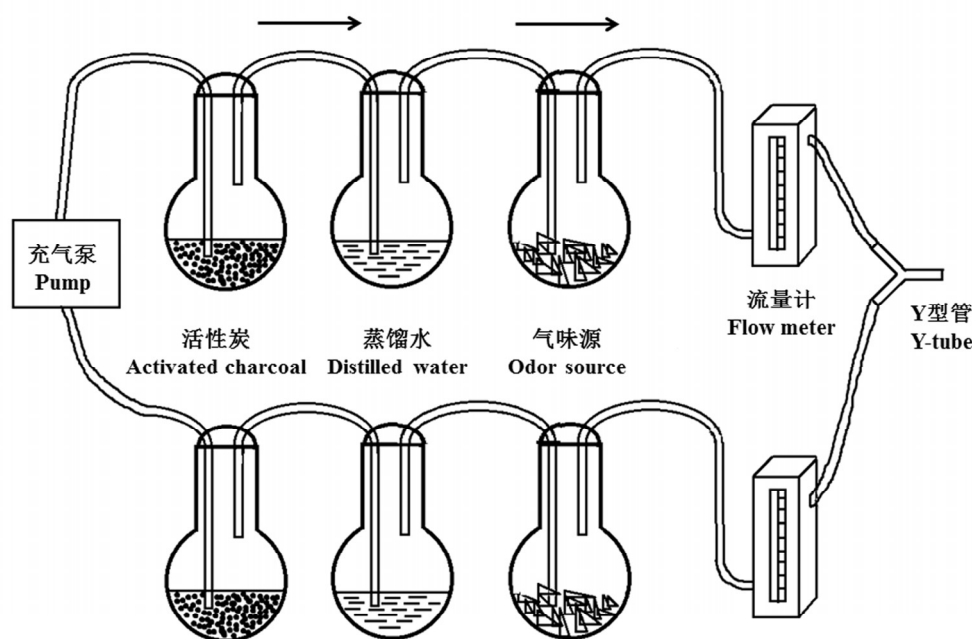


图1 Y型嗅觉仪示意图

Fig. 1 Diagram of Y-tube olfactometer

$$RCI = N_A / N_{CM} \quad (1)$$

其中, N_A 表示选择A种群的幼虫数量, N_{CM} 表示选择崇明种群的幼虫数量。

通过 t -检验来检测选择偏好实验中幼虫对一组植物的选择数之间差异是否显著。采用单因子方差分析检验原产地(美国)与入侵地(中国)以及不同种群之间相对选择系数的差异显著性。所有数据均先进行正态性和方差齐性检验,如数据符合正态分布和方差齐性要求,直接进行统计分析;如不符合要求,则进行适当的转换后再进行检验;若转换后仍不符合要求,则进行非参数检验(Kruskal-Wallis检验)。统计检验的显著性水平为 $P < 0.05$ 。统计分析用R 3.0.0 (The R Foundation for Statistical Computing, 2013)软件进行。

2 结果

2.1 素毒蛾对互花米草不同地理种群的气味选择偏好

从气味选择百分比来看,素毒蛾幼虫对崇明(CM)和其他地理种群互花米草叶片的气味选择偏好无显著差异($P > 0.05$)(图2A)。气味相对选择系数在原产地和入侵地种群之间也无显著差异($F_{1,6} =$

0.002, $P = 0.966$)(图2B)。

2.2 素毒蛾对互花米草不同地理种群的取食选择偏好

从取食选择百分比来看,以崇明(CM)种群作为对照,素毒蛾幼虫偏好取食美国的CNS($P = 0.022$)和FAU($P = 0.013$)两个种群,以及中国的珠海(ZH)种群($P = 0.020$)的叶片;而相对不喜欢取食中国的盐城(YC)种群($P = 0.019$)的叶片(图3A)。从相对选择系数来看,素毒蛾幼虫偏好取食原产地种群的互花米草叶片($\chi^2_{1,6} = 5.038$, $P = 0.025$),对原产地种群的取食相对选择系数约为入侵地种群的1.4倍(图3B)。

3 讨论

3.1 素毒蛾幼虫对互花米草的气味选择偏好

本研究中,素毒蛾幼虫对不同互花米草种群的气味没有显著的选择偏好,这可能与植物的挥发物有关(裴元慧等, 2007)。植物的一些挥发性物质会吸引植食动物(樊慧等, 2004),如马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)的寄主会释放绿叶气味(主要是醇类、醛类、酮类、酯类的混合物)使其产生寄主定向选择(Teulon *et al.*, 1993)。另一些挥发物

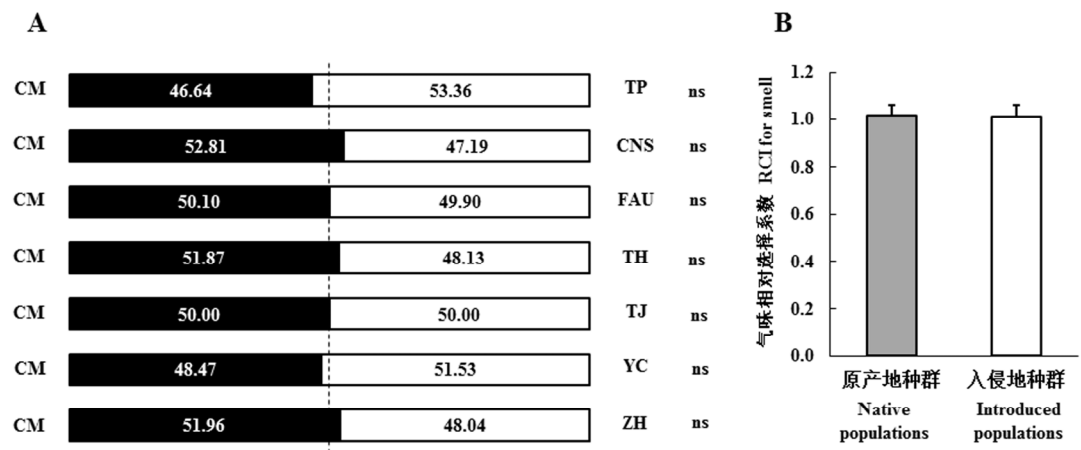


图2 素毒蛾对互花米草的气味选择偏好。(A) 素毒蛾幼虫对不同互花米草地理种群叶片气味的选择百分比。种群符号同表1。ns表示无显著差异($P > 0.05$)。(B) 素毒蛾幼虫对互花米草原产地和入侵地种群叶片气味的相对选择系数。误差棒表示标准误。
Fig. 2 Smell preference of *Laelia coenosa* for *Spartina alterniflora*. (A) Percentages of caterpillar preference for the smell of leaves from different *S. alterniflora* populations. See the meaning of abbreviations for populations in Table 1. 'ns' represents statistically non-significant differences ($P > 0.05$). (B) Relative choice index (RCI) of caterpillars to the smell of leaves from native and introduced populations of *S. alterniflora*. Error bars represent standard error.

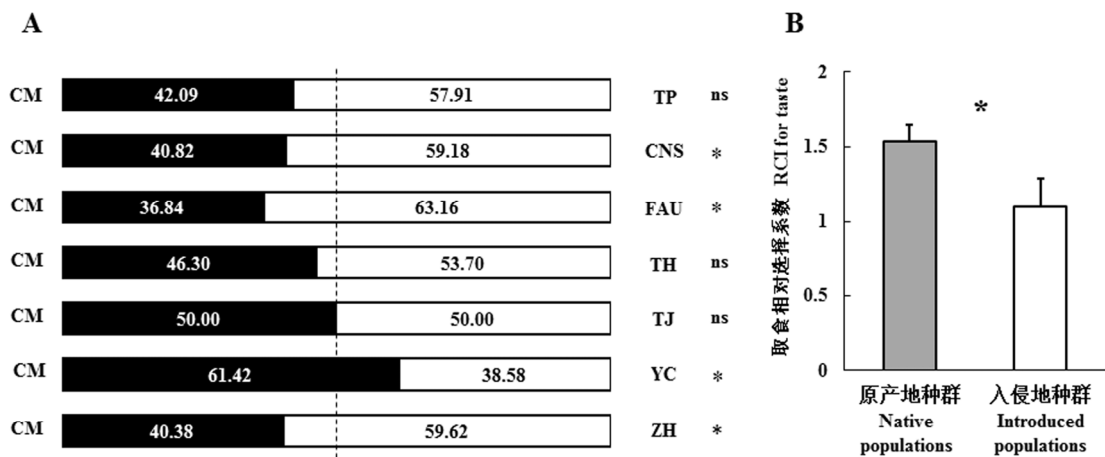


图3 素毒蛾对互花米草的取食偏好。(A) 素毒蛾幼虫对不同互花米草地理种群的取食选择百分比。种群符号同表1。(B) 素毒蛾幼虫对互花米草原产地和入侵地种群叶片取食的相对选择系数。误差棒表示标准误, ns表示无显著差异($P > 0.05$), *表示有显著差异($P < 0.05$)。
Fig. 3 Feeding preference of *Laelia coenosa* for *Spartina alterniflora*. (A) Percentages of caterpillar preference for the taste of leaves from different *S. alterniflora* populations. See the meaning of abbreviations for populations in Table 1. (B) Relative choice index (RCI) of caterpillars to the taste of leaves from native and introduced populations of *S. alterniflora*. Error bars represent standard error, 'ns' represents statistically non-significant differences ($P > 0.05$), and asterisks (*) represent statistically significant differences ($P < 0.05$).

则会驱避植食动物, 如茶树叶片受到假眼小绿叶蝉 (*Empoasca vitis*) 取食后, 释放出的挥发性物质2,6-二甲基-3,7-辛二烯-2,6-二醇对其具有一定的驱避作用(赵冬香等, 2002)。不同植物的挥发物种类和含量各异, 这会影响到植食动物对它们的行为, 导致其做出偏好或趋避的选择。

关于昆虫对植物的选择实验, 目前通常是比较昆虫在不同种植物之间的趋性选择, 其结果往往显

示出一定的倾向性。如魏娟等(2009)利用Y型嗅觉仪测定了红棕象甲(*Rhynchophorus ferrugineus*)对5种植物发酵挥发物的选择行为,发现红棕象甲对甘蔗(*Saccharum officinarum*)等寄主植物的趋向性显著高于菠萝(*Ananas comosus*)等非寄主植物。西花蓟马(*Frankliniella occidentalis*)在气味选择实验中,也对不同植物的叶片和粗提物表现出不同的趋性^①。本研究比较的只有互花米草一种植物,推测叶片挥发物本身可能差异较小。而互花米草入侵中国后,其与昆虫的寄主选择相关的挥发性物质在类型和浓度上可能没有发生显著改变,因此,素毒蛾幼虫在不同种群之间没有明显的气味选择偏好。

3.2 素毒蛾幼虫对互花米草的取食选择偏好

与气味偏好不同的是,本研究中,素毒蛾幼虫对互花米草原产地种群叶片有明显的取食偏好;也就是说,原产地种群的适口性相对较好。这与其他一些植食动物对入侵植物的选择性研究结果类似。例如,在两种千里光属的入侵植物非洲雏菊(*Senecio pterophorus*)和窄叶黄菀(*S. inaequidens*)的原产地和入侵地种群之间,散布大蜗牛(*Helix aspersa*)均更偏好取食它们的原产地种群(Caño *et al.*, 2009)。

植物对植食动物的适口性由许多物理和化学性状所决定(Moles *et al.*, 2011)。其中,植物的碳、氮含量对植食动物取食选择的影响尤为显著。氮是氨基酸和蛋白质等营养物质的主要组成元素,对植食动物的生长发育与繁殖来说极其重要(McNeill & Southwood, 1978; Mattson, 1980),因此也影响着它们对植物的选择(Hoffland *et al.*, 2000)。Daehler和Strong(1997)比较了互花米草北美原产地和入侵地多个种群的叶片氮含量,发现威拉帕湾种群(超过100年没有植食压力)的叶片氮含量大大超过旧金山湾种群(引入后一直遭到一种光蝉(*Prokelisia marginata*)的取食)和马里兰州(原产地)种群;而*P. marginata*也更偏好威拉帕湾的互花米草。除了氮含量以外,植物组织的碳氮比也会影响植食动物对它们的取食。碳氮比与叶片的硬度呈正相关关系(Agrawal & Fishbein, 2006),而叶片硬度是植物防御植食动物的重要特征(Moles *et al.*, 2011),硬度高的叶片适口性较差,遭到取食的风险也相应减少

(Siska *et al.*, 2002)。总的来说,植食动物都偏好取食氮含量较高而碳氮比较低的植物组织(Hoffland *et al.*, 2000),这样的组织营养价值较高,且相对较软易于取食。我们在对不同互花米草种群的叶片进行碳氮含量测定时发现,原产地种群叶片的氮含量显著高于入侵地种群,而叶片碳氮比显著低于入侵地种群(马丁等,未发表数据)。因此,我们推测,素毒蛾之所以偏好取食原产地的互花米草地理种群,可能与原产地种群叶片相对较高的氮含量和相对较低的碳氮比有关。这些结果暗示,互花米草入侵后,通过降低叶片氮含量和提高叶片碳氮比,一定程度上对植食动物的取食产生了更强的防御作用。

3.3 互花米草原产地和入侵地种群的抗性差异

有关植物防御植食动物的研究中,植食动物的选择偏好、取食植物后的生长发育、植物组织的性状都被作为衡量植物抗性大小的指标(Fritz *et al.*, 2001; Garcia-Rossi *et al.*, 2003; Lewis *et al.*, 2006)。本研究中,素毒蛾虽然对互花米草不同地理种群的叶片气味没有选择偏好,但却偏好取食互花米草原产地种群的叶片。对植物的防御来说,取食偏好有时显得比气味偏好更加重要。比如,非寄主植物青蒿(*Artemisia carvifolia*)的叶片对家蚕(*Bombyx mori*)幼虫的引诱作用比寄主植物桑树(*Morus alba*)的叶片强,但是家蚕幼虫对青蒿叶虽有咬食行为,却仅对桑叶有持续进食行为,说明相对于嗅觉系统,味觉系统更是决定昆虫是否长期和大量取食某种植物的关键(张辉洁等, 2012)。因此,即使气味偏好不显著,取食偏好仍反映出互花米草入侵地种群对素毒蛾的抗性比原产地种群更强。

外来植物入侵后对植食作用抗性的增强在以前较多的研究中已被观察到。例如, Ridenour等(2008)在针对斑点矢车菊(*Centaurea maculosa*)的研究中发现,其入侵地种群对泛化天敌的抗性比原产地种群强得多。粉纹夜蛾(*Trichoplusia ni*)取食花菱草(*Eschscholzia californica*)的原产地种群之后,其蛹显著重于取食入侵地种群的夜蛾;同样,取食花菱草原产地种群的西部栎柳毒蛾(*Orgyia vetusta*)幼虫,也比取食其入侵地种群的幼虫生长得更好,说明花菱草入侵之后对这两种昆虫的抗性得到了增强(Leger & Forister, 2005)。

综上所述,素毒蛾幼虫对互花米草原产地种群的取食偏好反映了入侵地种群对素毒蛾更强的防

^① 梁兴慧 (2010) 两种蓟马的日活动规律及其对植物挥发物的趋性研究. 硕士学位论文, 中国农业科学院植物保护研究所, 北京.

御能力。互花米草入侵中国后,在应对素毒蛾等植食性昆虫的攻击时,通过降低对植食动物的取食偏好,增加了抗性投入,使防御能力得到增强,间接促进了其成功入侵。鉴于一些防御物质可能是植物经过取食诱导之后才从根等部位分泌并输送到叶片(Nalam *et al.*, 2013),今后有必要进一步通过延长取食实验时间,测定互花米草受到素毒蛾取食后其防御性状的变化情况,从而更加深入地揭示该入侵植物对植食作用的诱导防御机制。此外,在本研究的实验中,我们并没有考虑素毒蛾成虫在不同互花米草地理种群上的产卵选择性,而产卵选择性是评估鳞翅目昆虫寄主适应的重要衡量指标(钦俊德, 2003)。因此,今后应进一步开展成虫产卵选择实验。另外,在对叶片进行气体释放实验时,考虑到完整的叶片释放的气味极少,可能难以产生明显的吸引效果,本研究中我们将叶片剪碎以保证足够的气体释放量;但这样的操作会诱导出更多挥发性物质,与田间实际情况会有所差异。今后应尽可能利用数量较多并完整的植株进行实验,使叶片的挥发物释放状况更接近野外实际。

致谢: 上海市园林科学研究所高磊博士、王凤工程师和复旦大学黎静同学在实验方法、器材和操作等方面给予了指导和帮助,在此敬致谢意。

参考文献

- Agrawal AA, Fishbein M (2006) Plant defense syndromes. *Ecology*, **87**, S132–S149.
- Caño L, Escarre J, Vrieling K, Sans FX (2009) Palatability to a generalist herbivore, defence and growth of invasive and native *Senecio* species: testing the evolution of increased competitive ability hypothesis. *Oecologia*, **159**, 95–106.
- Chen HY, Welter CS (2007) Crop domestication creates a refuge from parasitism for a native moth. *Journal of Applied Ecology*, **44**, 238–245.
- Chen ZY, Li B, Zhong Y, Chen JK (2004) Local competitive effects of introduced *Spartina alterniflora* on *Scirpus mariqueter* at Dongtan of Chongming Island, the Yangtze River estuary and their potential ecological consequences. *Hydrobiologia*, **528**, 99–106.
- Clissold FJ, Sanson GD, Read J, Simpson SJ (2009) Gross vs. net income: how plant toughness affects performance of an insect herbivore. *Ecology*, **90**, 3393–3405.
- Daehler CC, Strong DR (1994) Variable reproductive output among clones of *Spartina alterniflora* (Poaceae) invading San-Francisco Bay, California: the influence of herbivory, pollination, and establishment site. *American Journal of Botany*, **81**, 307–313.
- Daehler CC, Strong DR (1997) Reduced herbivore resistance in introduced smooth cordgrass (*Spartina alterniflora*) after a century of herbivore-free growth. *Oecologia*, **110**, 99–108.
- Doorduyn LJ, Vrieling K (2011) A review of the phytochemical support for the shifting defence hypothesis. *Phytochemistry Reviews*, **10**, 99–106.
- Fan H (樊慧), Jin YJ (金幼菊), Li JQ (李继泉), Chen HJ (陈华君) (2004) Advances on plant volatile semiochemicals attracting herbivorous insects. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **26**(3), 76–81. (in Chinese with English abstract)
- Fritz RS, Hochwender CG, Lewkiewicz DA, Bothwell S, Orians CM (2001) Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. *Oecologia*, **129**, 87–97.
- Gan XJ, Cai ZY, Choi CY, Ma ZJ, Chen JK, Li B (2009) Potential impacts of invasive *Spartina alterniflora* on spring bird communities at Chongming Dongtan, a Chinese wetland of international importance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **83**, 211–218.
- Gao H (高慧), Peng XW (彭筱葳), Li B (李博), Wu QH (吴千红), Dong HQ (董慧琴) (2006) Effects of the invasive plant *Spartina alterniflora* on insect diversity in Jiuduansha wetlands in the Yangtze River Estuary. *Biodiversity Science* (生物多样性), **14**, 400–409. (in Chinese with English abstract)
- Garcia-Rossi D, Rank N, Strong DR (2003) Potential for self-defeating biological control? Variation in herbivore vulnerability among invasive *Spartina* genotypes. *Ecological Applications*, **13**, 1640–1649.
- Grevstad FS, Strong DR, Garcia-Rossi D, Switzer RW, Wecker MS (2003) Biological control of *Spartina alterniflora* in Willapa Bay, Washington using the planthopper *Prokelisia marginata*: agent specificity and early results. *Biological Control*, **27**, 32–42.
- Guo YW (郭云文), Chen LL (陈莉丽), Lu BL (卢百灵), Zeng YQ (曾艳琼), Meng DM (孟冬梅), Lei J (雷静) (2007) Research advances of *Spartina alterniflora* in China. *Prataculture and Animal Husbandry* (草业与畜牧), (9), 1–5. (in Chinese with English abstract)
- Hare JD (2012) How insect herbivores drive the evolution of plants. *Science*, **338**, 50–51.
- Hoffland E, Dicke M, van Tintelen W, Dijkman H, van Beusichem ML (2000) Nitrogen availability and defense of tomato against two-spotted spider mite. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 2697–2711.
- Joshi J, Vrieling K (2005) The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. *Ecology Letters*, **8**, 704–714.
- Karban R, Baldwin IT (1997) *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution*,

- 17, 164–170.
- Leger EA, Forister ML (2005) Increased resistance to generalist herbivores in invasive populations of the California poppy (*Eschscholzia californica*). *Diversity and Distributions*, **11**, 311–317.
- Lewis KC, Bazzaz FA, Liao Q, Orians CM (2006) Geographic patterns of herbivory and resource allocation to defense, growth, and reproduction in an invasive biennial, *Alliaria petiolata*. *Oecologia*, **148**, 384–395.
- Mattson WJ (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 119–161.
- McNeill S, Southwood TRE (1978) The role of nitrogen in the development of insect/plant relationships. In: *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution* (ed. Harborne JB), pp. 77–98. Academic Press, London.
- Moles AT, Bonser SP, Poore AGB, Wallis IR, Foley WJ (2011) Assessing the evidence for latitudinal gradients in plant defence and herbivory. *Functional Ecology*, **25**, 380–388.
- Nalam VJ, Shah J, Nachappa P (2013) Emerging role of roots in plant responses to aboveground insect herbivory. *Insect Science*, **20**, 286–296.
- Pei YH (裴元慧), Kong F (孔锋), Han GH (韩国华), Sun LG (孙垒光), Sun XG (孙绪良) (2007) The research development on the feeding behavior of insects. *Shandong Forestry Science and Technology* (山东林业科技), (6), 97–101. (in Chinese with English abstract)
- Qin JD (钦俊德) (2003) Decrypting how herbivorous insects select their food plants. *Bulletin of Biology* (生物学通报), **38**(6), 1–3. (in Chinese)
- Ridenour WM, Vivanco JM, Feng YL, Horiuchi J, Callaway RM (2008) No evidence for trade-offs: *Centaurea* plants from America are better competitors and defenders. *Ecological Monographs*, **78**, 369–386.
- Silliman BR, Newell SY (2003) Fungal farming in a snail. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 15643–15648.
- Siska EL, Pennings SC, Buck TL, Hanisak MD (2002) Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: which traits are responsible? *Ecology*, **83**, 3369–3381.
- Stowe KA, Marquis RJ, Hochwender CG, Simms EL (2000) The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 565–595.
- Strauss SY, Agrawal AA (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 179–185.
- Teulon DAJ, Penman DR, Ramader PMJ (1993) Volatile chemicals for thrips (Thysanoptera : Thripidae) host-finding and applications for thrips pest management. *Journal of Economic Entomology*, **86**, 1405–1415.
- Wang Q (王卿), An SQ (安树青), Ma ZJ (马志军), Zhao B (赵斌), Chen JK (陈家宽), Li B (李博) (2006) Invasive *Spartina alterniflora*: biology, ecology and management. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 559–588. (in Chinese with English abstract)
- Wang Q, Wang CH, Zhao B, Ma ZJ, Luo YQ, Chen JK, Li B (2006) Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: implications for invasibility of habitats. *Biological Invasions*, **8**, 1547–1560.
- Wei J (魏娟), Qin WQ (覃伟权), Ma ZL (马子龙), Huang SC (黄山春), Yan W (阎伟), Han CW (韩超文) (2009) Behavior response of *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier) adult to volatile compounds from fermented plants. *Chinese Journal of Tropical Crops* (热带作物学报), **30**, 1651–1655. (in Chinese with English abstract)
- Wu YT, Wang CH, Zhang XD, Zhao B, Jiang LF, Chen JK, Li B (2009) Effects of saltmarsh invasion by *Spartina alterniflora* on arthropod community structure and diets. *Biological Invasions*, **11**, 635–649.
- Zhang HJ (张辉洁), Sun LN (孙乐娜), Yang CY (杨承远), Xia QY (夏庆友) (2012) An observation on food selection behavior of silkworm larvae to non-Moraceae plants with four-arm olfactometer. *Science of Sericulture* (蚕业科学), **38**(1), 74–81. (in Chinese with English abstract)
- Zhao DX (赵冬香), Gao JL (高景林), Chen ZM (陈宗懋), Cheng JA (程家安), Xu HH (徐汉虹) (2002) Orientation response of *Empoasca vitis* to tea shoots volatiles. *Journal of South China Agricultural University* (华南农业大学学报), **23**(4), 27–29. (in Chinese with English abstract)

(责任编辑: 万方浩 责任编辑: 闫文杰)