

# 森林生態系中的食植行爲

文、圖 ■ 鹿兒陽 ■ 台灣大學森林環境暨資源學系助理教授

## 一、前言

綠色植物經由光合作用，將太陽輻射（solar radiation）的能量轉變為化學能（chemical energy），亦即形成碳水化合物（carbohydrates），光合產物的一部分會轉為植物之生物量（biomass）（Kozlowski *et al.*, 1991, Taiz and Zeiger, 1998）。森林生態系中生物量的變化，反應了其中林木之生長、養分循環與能量流動的狀況。

植物行光合作用所產生的碳水化合物（總初級生產量，gross primary production, GPP），扣除掉行呼吸作用所消耗掉的量，即為淨初級生產量（net primary production, NPP）（Kozlowski *et al.*, 1991）。最近幾年氣候變遷引起二氧化碳的持續增加、大氣中化學組成的改變，可能會影響森林中的淨初級生產量，而森林中淨初級生產量與異營生物呼吸作用之間平衡的改變，也可能嚴重影響大氣中二氧化碳的濃度，所以我們需要建立森林淨初級生產量的野外資料，以了解森林中碳的動態變化，作為評估森林生產與保育之參考（Clark *et al.*, 2001）。

不同學者對於森林淨初級生產量之定義均有些微的差異，但基本上森林淨初級生產

量包含（一）葉子、枝條、樹幹、根、生殖構造、菌根與其他共生體等增加之生物量，（二）枯落物（litterfall）的生產量，（三）動物與微生物分解者所消耗掉的生物量，（四）枯倒木等項目（Kozlowski *et al.*, 1991, Perry 1994, Clark *et al.*, 2001）。

在評估森林淨初級生產量時，大致上可以區分為地上部與地下部，而目前大多只針對地上部的生產量進行研究試驗；對於地下部生產量方面，由於在取樣上有其困難度，量測上也不盡完善，所以相對上，地下部生產量的了解與研究較有限（Clark *et al.*, 2001）。在台灣目前已有一些關於現有地上部生物量之報告（林，1980；陳與張，1993；林等，1994；陳等，1998；薛與許，2003），而關於森林枯落物的報告亦不少（林，1997；林，1998；顏與陳，1999；陳與洪，2000，鹿等人，2003，2004），但針對淨初級生產量之相關評估報告卻相當缺乏，儘管我們對於此森林生產量之組成已經有一個概念了，卻仍然受限於在野外無法直接量測而得的一些轉變過程（諸如消耗、分解、死亡、輸出等）（Clark *et al.*, 2001）。於淨初級生產量中，有一部分是被初級消費



者 (primary consumers) 所消耗掉的，這些初級消費者即是所謂的食植動物 (herbivores)，食植動物藉由取食植物，以獲得能量及結構性化學物質 (Perry, 1994)。食植動物對於森林之影響變化極大，可能小到微不足道，或是大到造成所有葉子、枝條、整個樹冠的消失，甚至是整個林分的死亡的狀況 (Lowman 1995)。以往，我們在評估森林的生產力時，通常未將動物與微生物所消耗掉的部分列入計算，並且認為其所佔的部分是小到可以忽略的。然而國外已有許多研究進行食植動物對葉片之消耗量之估算，並進而評估食植動物對森林淨初級生產量損失之影響 (Reichle *et al.*, 1973; Lowman, 1984, 1992, 1995; Perry, 1994; Coley and Barone, 1996)，結果顯示食植動物的影響不容忽視。

## 二、森林的食植昆蟲

森林冠層葉子被昆蟲啃食的量，佔了初級生產量很重要的一部分 (Reichle *et al.*, 1973)，一般而言，葉子被啃食 (chewed) 的面積也是所有食植行為中最容易量測的，因此較多研究針對森林植物葉面積損失量進行估計 (Reichle *et al.*, 1973; Lowman, 1984, 1992, 1995; Clark and Clark, 1985; Williams - Linera and Herrera, 2003)。

在森林生態系中，昆蟲，尤其是鱗翅目 (Lepidoptera) 一亦即蝶與蛾一之幼蟲，是最大宗的食葉 (鮮葉) 者 (folivores)，其重



▲吃三斗石櫟的白斑錦夜蛾幼蟲。



▲吃三斗石櫟葉內的葉蜂。

要程度一般比所有其他動物總合為高 (Janzen, 1988, Marquis and Whelan, 1994)。除了鱗翅目外，鞘翅目 (Coleoptera) 及膜翅目 (Hymenoptera) 昆蟲也常為重要的植葉動物 (Lowman, 1984)。而森林冠層葉子被昆蟲啃食的量，佔了初級生產量很重要的一部分 (Reichle *et al.*, 1973)。

林木葉片除了因咀嚼式昆蟲 (chewers) 啃食所造成葉面積損失之外，還會受到miners (在葉片內形成坑道)、skeletonizers (吃掉葉肉而留下葉脈)、gallers (形成蟲

癭)、rollers (如鞘翅目之捲葉象鼻蟲) 的傷害，或因半翅目 (Hemiptera) 之椿象刺吸葉液造成葉片之萎縮變形。

### 三、森林中食植程度評估

常用的食葉行為的評估方法包括以下2種 (Lowman, 1984; Clark *et al.*, 2001) :

#### (一) 不連續取樣法 (Discrete sampling)

自樹上取下葉片，計算其實際的葉面積 (actual leaf area, ALA)，以及可能的葉面積 (potential leaf area, PLA)，兩者相減 (PLA - ALA) 即可求得其被食植動物消耗掉的葉面積。除此之外，也可取自枯落物來計算其被食植動物消耗掉的葉面積。

#### (二) 長期觀察 (Long-term observations)

葉片予以標示編號 (即不將葉片採下)，進行長期的觀察，記錄其葉面積的變化情形，計算食植動物啃食掉的葉面積。

Lowman (1984, 1992) 於澳洲 New South Wales 海岸不連續分布的3個不同群系 (formations) 之雨林，選擇5個主要優勢樹種進行為期2年的食植行為研究，以不連續取樣與長期觀察同時評估食植狀況。研究結果顯示，每個樹種長期觀察所得到的每年被食植動物消耗掉之葉面積 (4.9~31.1%) 均比不連續取樣者 (4.3~13.5%) 高，這表示在雨林冠層中，有些葉片會被食植動物完全吃掉，而不是每片葉子只有一部分被啃食掉，整體而言，長期觀察得到的食植動物消耗葉面積約為直接取樣者的2.5倍。此外，陰葉被啃食的情形較陽葉嚴重。



▲吃三斗石櫟的綠波尺蠖幼蟲。

Filip *et al.* (1995) 於太平洋沿岸的 Jalisco State (Western Mexico) 一墨西哥大學 (the National University of Mexico, UNAM) 的試驗站 Estación de Biología Chamela 的熱帶落葉林進行食植行為調查。結果發現，研究的十二個樹種中，有七個樹種之長期觀察所得之葉面積損失率明顯大於不連續取樣者。長期觀察及不連續取樣所得到的葉面積損失情形，於樹種間的變異也很大 (長期觀察 / 不連續取樣 = 0.79~4.52)，基本上，葉子受到啃食程度越嚴重的樹種，2種評估方法所得的結果差異會越大。整體而言，長期觀察所得到的葉面積損失率 (1.2~72.7%) 大約是不連續取樣 (1.6~19.5%) 的2倍，但是樹種間的差異卻高達5.7倍。整體觀之，所有樹種葉面積損失量在3年間差異不顯著。比較雨季初期 (葉片剛展開時) 與在雨季末期 (葉片衰老前) 食植率之差異，除了2個樹種之葉子於8月底即脫落，無法列入比較外，其餘10個樹種在雨季初期均明顯有較高的食植率，大約是雨季末期的3.6倍。



▲吃三斗石櫟的雙白斑尺蠖幼蟲。

#### 四、林木葉子性質與食葉程度之關係

Coley (1983) 在巴拿馬一低地熱帶雨林中進行食植行為與林木防禦特性之關係研究，結果發現，生長快速的孔隙種 (gap colonizers) 的葉子較軟 (low toughness)、纖維 (fiber) 與酚類 (phenols) 濃度較低、氮與水的含量較高、葉壽命較短，因此葉片被食植動物啃食的情形較嚴重，相對上，耐蔭樹種 (shade-tolerant species) 將較多資源分配於防禦用途。在70%的樹種中，嫩葉受損程度高於成熟葉，嫩葉一般硬度低、纖維少、養分含量高等特點應是食葉昆蟲偏好的特徵，但是嫩葉的化學防禦較高，其酚類濃度是成熟葉的2到3倍之多。

前述Filip *et al.* (1995) 於墨西哥的熱帶落葉林進行的食植行為研究中，亦調查了葉子的特性，結果發現，若把所有進行試驗的樹種一起考慮，食植率與葉子之特性沒有明顯相關性，只有在將食植率最高的樹種 (*Jatropha standleyi*) 排除不計時，雨季初期

剛展開之葉子的氮含量、水分含量均與食植率有顯著的正相關。

#### 五、森林生態系中食植行為的重要性

食植動物對林木最直接的影響，莫過於減少葉片行光合作用的面積了 (Perry, 1994)。然而對於未被食植動物啃食部份的葉片光合作用效率，其受到之影響也是不容忽視的，Zangerl *et al.* (2002) 的研究結果顯示，若單只就葉面積損失的部分來看食植動物對於光合作用之影響，將可能會低估約有3倍之多。在某些生態系中 (尤其是草原生態系)，食植動物造成的碎屑及排遺加速養分回歸及循環，而葉面積減少將降低蒸散速率、增加可利用水分 (Perry, 1994)，或許對植物 (被吃的植物或其他植物) 的生長有正面幫助。

McNaughton (1985) 報告指出，在非洲肯亞的大草原生態系 (主要植物為禾本科 Poaceae) 中，食植動物 (主要是有蹄類哺乳動物 ungulates) 的排遺提升了土壤肥力，而吃掉的葉面積使得蒸散速率降低、可利用水分增加，或許因此對植物 (被吃的植物或其他植物) 的生長有正面的幫助。同樣的論點可適用於森林生態系嗎？目前尚無太多直接的證據。

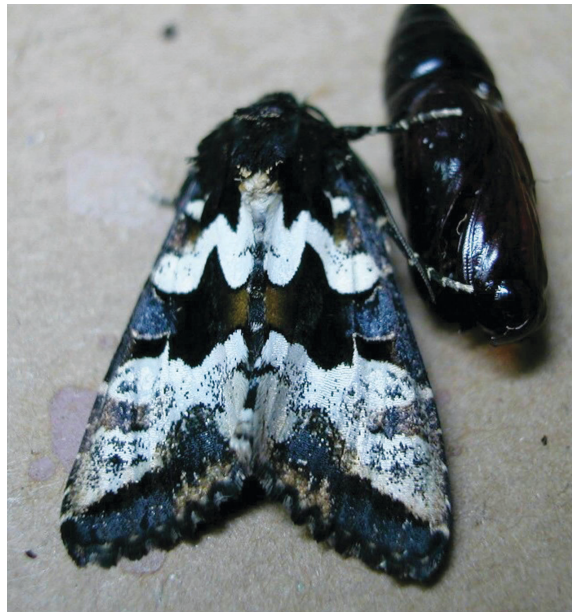
相對地，Marquis (1984) 針對Costa Rica熱帶低地濕性森林中的常見灌木植物 *Piper arieianum* (胡椒科)，以人工方式減少其葉面積來模擬食植行為之影響，結果發現

葉面積的減少一般會導致生長降低、種子減產、種子活力下降。而Marquis and Whelan (1994) 則以較自然的方式證明食植昆蟲的影響會使得森林樹木生長降低，他們在美國密蘇里州的一處落葉林中，以鳥籠、尼龍網及噴灑殺蟲劑等3種方式來控制鳥類及昆蟲族群，以了解食蟲鳥類及食植昆蟲的對該森林的優勢種白橡樹 (*Quercus alba*) 之影響，結果發現以尼龍網隔開鳥類時，食植昆蟲數量加倍，因此葉面積損失加倍，白橡樹之生長減少三分之一之多；而殺蟲劑去除多數昆蟲，使得白橡樹生長提高。

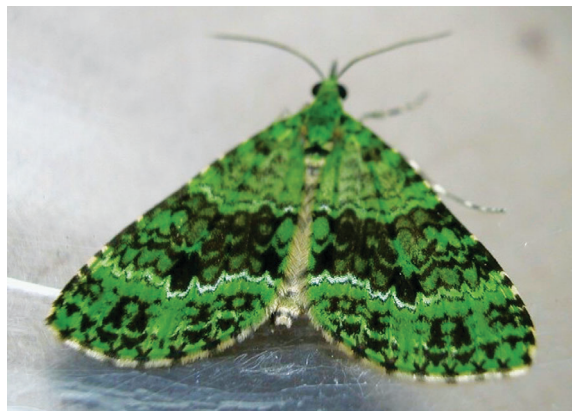
## 六、台灣森林生態系中的食植狀況

在台灣，關於森林食植行為的研究報告並不多，張玉珍等人 (1992) 發表扇平地區蛾類及其取食植物之名錄，其中包括374種大型蛾類，以及蛾類取食植物66科。趙榮台等人 (1999) 在福山試驗林採得24科956種的蛾類，而這些蛾類的幼蟲應該就是試驗林中最主要的食植動物。這樣的定性資料可以窺見食植昆蟲對台灣森林生態系的重要性，但是昆蟲食植行為定量的資料仍不可或缺。昆蟲雖是森林生態系食植行為的主要角色，卻非唯一角色，森林中的哺乳動物也是另一重要食植者，在郭奇芊 (1999) 的論文中，大赤鼯鼠食物來源中植物 (31種) 葉部就佔了74%的高比例，是不折不扣的食葉動物。但是，一般而言，昆蟲仍是森林最普遍、不可忽視的食植動物。

鹿兒陽等人 (2005) 在93年6月間於南



▲ 白斑錦夜蛾成蟲。



▲ 綠波尺蛾成蟲。

投縣溪頭地區的崩塌地上，觀察到赤楊 (*Alnus formosana*) 苗木上有大量黑胸帶蛾 (*Palirisa cervina formosana* Matsumura) 幼蟲發生，據估算赤楊苗木葉片損失平均達27%，有些苗木甚至失去全部的葉子，許多被幼蟲部分啃食的葉子也在接下來1、2個月間紛紛提早枯落。雖然不如溪頭崩塌地的蛾類幼蟲啃食狀況明顯，中部的新中橫 (海拔



1,000~2,000公尺)、東北部的南澳(海拔200公尺)赤楊葉一樣有明顯的昆蟲食葉痕跡,一般而言,要找到完整無缺的赤楊葉片還頗困難呢。至於其他樹種,筆者在南投縣鹿谷鄉台大實驗林的鳳凰茶園邊上的木荷林、觀山闊葉林、神木溪闊葉林進行枯落物試驗,收集到的闊葉樹葉片絕大多數有明顯昆蟲啃食痕跡,而且會收到為數不少的蛾類幼蟲屎(很有特色,橢圓有稜,其大小因蛾種類或幼蟲齡級而異),證明在台灣森林內蛾類幼蟲存在之普遍性。

筆者目前於台大實驗林溪頭營林區中,針對人工針葉林下所栽植之6種原生闊葉樹(瓊楠 *Beilschmiedia erythrophloia*、大葉釣樟 *Lindera megaphylla*、三斗石櫟 *Pasania ternaticupula*、狹葉櫟 *Cyclobalanopsis stenophylloides*、青剛櫟 *Cyclobalanopsis glauca*、栓皮櫟 *Quercus variabilis*) 苗木進行食植昆蟲調查,已發現取食這些苗木的2種膜翅目幼蟲(2種葉蜂,其中1種為 *Caliroa* sp.) 及多種鱗翅目幼蟲(辨識出的包括台灣琉璃小灰蝶 *Actolepis puspa myla*、青枯葉蛾 *Trabala vishnou lefebure*、柑毒蛾 *Dasychira mendosa*、*Euproctis baibarana*、梨偽毒蛾 *Selepa celtis*、掌夜蛾 *Tiracala aureata*、白

斑錦夜蛾 *Phlogophora albovittata*、暗黃斑霜尺蛾 *Alcis variegata*、雙白斑尺蛾 *Parectropis subflava*、綠波尺蛾 *Phthonoloba decussata*、漪尺蛾 *Ectropis* sp.)。除了持續進行食植昆蟲調查並建立食植昆蟲與宿主植物(host plants)間的關係外,未來也將針對這些苗木受食植昆蟲之影響進行評估與量化。

## 七、結語

食植昆蟲是森林生態系中的初級消費者,其種類繁多且族群龐大,因此食植性昆蟲取食行為對森林能量的流動有相當重要的影響,可惜的是在台灣這方面的研究並未受到足夠的重視,因此對於食植昆蟲與植物間關係所知仍然侷限,佔台灣59%面積的森林中有多少以植物為食的昆蟲?哪些昆蟲會挑特定的植物種類為食?哪些植物種類比較容易受昆蟲影響?影響食植行為的生物或環境因子為何?這些與台灣森林生態系中食植行為相關的許多問題目前都沒有明確答案,只能冀望未來有更多的人力物力投入森林食植行為研究領域,才能使我們對台灣森林運作的方式有更多更深入的了解。▲

## 參考文獻 (請逕洽作者)

(圖片 / 高遠文化 攝影 / 游忠霖)