



升温情境中叶损对树木幼苗生长的影响

江政, 邵剑文, 任平

引用本文:

江政, 邵剑文, 任平. 升温情境中叶损对树木幼苗生长的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2024, 32(2): 179–186.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4779>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同海拔温度和降水对新疆阿尔泰山西伯利亚落叶松径向生长的影响

Effect of Temperature and Precipitation on Radial Growth of *Larix sibirica* along Altitudinal Gradient on Altay Mountains, Xinjiang, China

热带亚热带植物学报. 2019, 27(6): 623–632 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4042>

莽山不同海拔华南五针松径向生长对气候因子的响应

Response of Radial Growth of *Pinus kwangtungensis* at Different Elevations to Climate Factors in Mangsha

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 605–615 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4381>

澳门5种植物叶变色盛期对气候因子的响应

Effects of Climatic Factors on Leaf Discoloration Peak Period of 5 Species in Macao

热带亚热带植物学报. 2020, 28(6): 574–582 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4232>

增温对鼎湖山混交林中4种优势树种生物量分配和养分积累的影响

Effects of Warming on Biomass Allocation Patterns and Nutrient Accumulations of Four Dominant Tree Species in Mixed Forest of Dinghushan, China

热带亚热带植物学报. 2021, 29(4): 389–400 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4325>

盐度对滨海修复种海马齿生长及荧光参数的影响

Effect of Salinity on Growth and Fluorescence Parameters of Coastal Restoration Species *Sesuvium portulacastrum*

热带亚热带植物学报. 2021, 29(3): 269–275 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4297>

向下翻页，浏览PDF全文

升温情境中叶损对树木幼苗生长的影响

江政¹, 邵剑文^{1,2}, 任平^{1,2*}

(1. 安徽师范大学生命科学学院, 安徽 芜湖 241000; 2. 安徽省重要生物资源保护与利用研究重点实验室, 安徽 芜湖 241000)

摘要: 为探究升温能否在一定程度上抵消虫害叶损造成的负面影响, 该研究采用控制变量法比较不同叶损程度下落叶松(*Larix gmelinii*)、红松(*Pinus koraiensis*)和冷杉(*Abies fabri*)幼苗当年的高生长以及来年不同温度下的萌芽情况。结果表明, 当叶损程度达到 50%时, 落叶松幼苗当年的高生长会受到显著影响; 而红松和冷杉在叶损程度达到 75%时才会受到显著影响。室温下(13 °C~18 °C)落叶松来年的萌芽物候比 20 °C和 25 °C提前且高生长情况较好; 红松和冷杉在室温下叶损 75%会导致萌芽物候推迟且高生长受到影响, 在 20 °C或 25 °C时, 叶损造成的不利影响则会被削弱。因此, 在未来变暖的情境中, 推测红松和冷杉因虫害叶损造成的不利影响在一定程度上会被抵消, 且对于虫害的抵抗和恢复亦明显高于落叶松。

关键词: 叶损; 幼苗高生长; 升温; 红松; 落叶松; 冷杉

doi: 10.11926/jtsb.4779

Effects of Defoliation on the Growth of Tree Seedlings Under Warming Condition

JIANG Zheng¹, SHAO Jianwen^{1,2}, REN Ping^{1,2*}

(1. College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu 241000, Anhui, China; 2. Anhui Provincial Key Laboratory of the Conservation and Exploitation of Biological Resources, Wuhu 241000, Anhui, China)

Abstract: In order to explore climate warming could counteract the negative effects of defoliation caused by insects to some extent, the height growth of *Larix gmelinii*, *Pinus koraiensis* and *Abies fabri* seedlings under different defoliation degrees in current year and the budburst in the next year under different temperature were compared by using control variable method. The results showed that the height growth of *L. gmelinii* in the current year was significantly affected under 50% defoliation, while did *P. koraiensis* and *A. fabri* under 75% defoliation. At ambient temperature, the bud phenology of *L. gmelinii* in the next year advanced than that at 20 °C and 25 °C, and the height growth was better. At ambient temperature (13 °C~18 °C), the bud phenology of *P. koraiensis* and *A. fabri* was delayed and the height growth was affected by 75% defoliation, while the adverse effect of defoliation was counteracted at 20 °C or 25 °C. Therefore, in the future warming scenario, it was speculated that the adverse effects of defoliation caused by insects on *P. koraiensis* and *A. fabri* would be counteracted to some extent, and the resistance to a insects and recovery would be significantly higher than that of *L. gmelinii*.

Key words: Defoliation; Seedling height growth; Heat up; *Larix gmelinii*; *Pinus koraiensis*; *Abies fabri*

近年来, 伴随着温度的上升, 全球多地森林遭遇虫害的频率和强度持续增加^[1-3]。虫害叶损会减

弱光合作用, 增加非结构性碳的消耗, 使树木体内碳储备降低, 从而影响其正常生长^[4], 严重时会造成

收稿日期: 2023-02-12 接受日期: 2023-04-16

基金项目: 国家自然科学基金项目(41807443); 重要生物资源保护与利用研究安徽省重点实验室开放课题(swzy202008)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41807443), and the Open Project of Anhui Province Key Laboratory of Conservation and Exploitation of Biological Resources (Grant No. Swzy202008).

作者简介: 江政(1996年生), 男, 硕士, 主要从事森林生态学研究。E-mail: jiangzheng@ahnu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: renping@ahnu.edu.cn

成树木大面积死亡,显著影响生态系统的结构和功能^[5-6]。因此,探讨升温背景下树木生长对虫害叶损的响应尤其重要。

温度被认为是对昆虫影响最为深远的气候因子^[7-8]。一定范围内的温度上升会导致昆虫发育节律加快,甚至世代数增加^[9]。有研究表明,温度升高还会导致昆虫取食行为的变化^[10]。高温可诱发虫害爆发,干扰树木正常的径向生长,所以虫害爆发的年份往往会出现窄轮或缺失轮^[11-12]。同时,温度也是调控植被物候最主要的气候因子,升温可以导致春季物候期提前开始。基于归一化差值植被指数的分析表明,1981—1999年期间亚欧和北美的生长季开始日期分别提前了 6.4 和 7.7 d^[13],1982—1999年间中国春季植被返青期以 0.79 d/a 的速率提前^[14]。近期一项基于全球叶片物候和树轮数据的研究表明,升温导致的春季物候提前能促进冷湿地区树木的生长^[15]。然而,关于升温对植被物候的有益影响是否会在一定程度上抵消虫害叶损对树木生长造成的不利作用,迄今相关研究仍较为有限。

我国是世界上森林病虫害发生较为严重的国家之一。据测算,2006—2010年间,我国林业有害生物造成的直接经济损失高达每年 1 225 亿元^[16]。东北有我国最大的天然林,是中国变暖最为明显的地区之一,在 1957—2000年间气温上升了约 1.5 °C,增幅明显大于全球的升温幅度^[17]。落叶松(*Larix gmelinii*)、红松(*Pinus koraiensis*)和冷杉(*Abies fabri*)是东北林区的主要针叶树种,适应性较强,在我国多地均有分布。本研究选取落叶松、红松和冷杉幼苗作为研究对象,通过剪叶模拟虫害叶损,探讨不同程度叶损对树木当年生长的影响,并关注升温对叶损干扰下树木来年高生长的影响,为准确评估未来升温情境中虫害对森林生态系统的影响提供一定的科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验概况与前期准备

试验覆盖两个生长季,于 2021 年 4 月种植幼苗开始,至 2022 年 8 月高生长结束后停止。试验样地位于安徽师范大学赭山校区生命科学学院试验基地内。试验用 4 a 生落叶松(*Larix gmelinii*)、红松(*Pinus koraiensis*)和冷杉(*Abies fabri*)幼苗购于辽宁省本溪市的绿园苗圃。营养土购自江苏省宿迁市

的帝之景园林绿化有限公司,主要成分为椰糠、泥岩土、碳化稻谷壳、生物有机肥和微生物菌种。

2021 年 4 月 20 日,将落叶松、红松和冷杉共 204 株(每种 68 株)幼苗进行编号,测量包括根系在内的植株整体高度,以保证各组幼苗的初始株高无显著差异。之后,将幼苗种植于花盆当中,营养土与本地土壤按体积 3:1 混合。完成种植后,放置于室外无遮挡物的空地上且定期浇水,3 周后待生长稳定,进行后续处理。

1.2 试验设计

考虑到自然虫害叶损的程度难以控制,且室外试验基地无封闭环境易造成松毛虫扩散,且针叶树种在人工剪叶处理后会取得与昆虫取食相似的抗性反应^[18-19],所以本试验采用人工剪叶来替代虫害自然叶损。在第 1 个生长季,模拟虫害的剪叶设置 4 个处理:无叶损(对照,CK)、叶损 25% (D25)、叶损 50% (D50)和叶损 75% (D75),每处理 19 株幼苗。叶损 25% 是将叶片总数 25% 的针叶在中间位置用剪刀剪断,75% 数量的针叶保持完整^[18]。叶损 50% 和 75% 的处理类似。试验期间隔天浇水,保证土壤湿度一致。

根据幼苗的生长情况,在第 2 个生长季,将无叶损组及处理组幼苗移动到 2 个恒温(分别为 20 °C 和 25 °C)且光暗周期为 12 h/12 h 的生长箱中。20 °C 代表东北地区春夏季树木萌芽生长期间通常的温度^[20];25 °C 是模拟升温情境中的环境温度;室温代表试验地的环境温度(13 °C~18 °C),作为温度对照。最终,在第 2 个生长季共设置了 9 个处理:室温+非叶损(TA+CK)、室温+叶损 50% (TA+D50)、室温+叶损 75% (TA+D75)、温度 20 °C+非叶损(T20+CK)、温度 20 °C+叶损 50% (T20+D50)、温度 20 °C+叶损 75% (T20+D75)、温度 25 °C+非叶损(T25+CK)、温度 25 °C+叶损 50% (T25+D50)、温度 25 °C+叶损 75% (T25+D75),每处理 5 株幼苗。生长季内,观察不同处理组中幼苗的生长情况。试验期间隔天浇水,保证土壤湿度一致。

1.3 测定指标与方法

第 1 个生长季剪叶处理后,每 2 d 使用游标卡尺测量顶芽高度并记录数据,测量精度为 0.1 mm。第 2 个生长季,除每 2 d 测量 1 次顶芽高度外,还记录了萌芽物候 5 个主要阶段的发生时间,分别为膨大期、吐绿期、破芽期、生长期、展叶期。膨大期,即顶芽未见绿但芽周比休眠期明显增粗 0.3~0.4 mm;破绿期,即芽顶变得光滑且透明明显看到

绿色; 破芽期, 即芽顶绿色渐多且针叶形成簇; 生长期, 即针叶伸长至 3~4 mm; 展叶期, 即针叶继续生长并开始抽枝, 叶片充分展开(图 1)。因幼苗直径较小(均小于 1.0 cm)且单年增量有限, 测量易造

成误差较大, 故不进行径向生长的测定。第一个生长季中, 试验进行至 85 d(7月19日)时因疫情中断, 9月1日继续试验, 高生长已基本停止。9月10日, 对幼苗植株整体高度再次进行测量。



图1 落叶松萌芽物候的5个阶段。A: 膨大期; B: 吐绿期; C: 破芽期; D: 生长期; E: 展叶期。

Fig. 1 Five stages of budding phenology of *Larix gmelinii*. A: Bud swell stage; B: Green tip stage; C: Bud break stage; D: Bud growth stage; E: Leaf-spreading stage.

1.4 数据分析

采用 SPSS 21.0 软件对数据进行统计分析。以方差分析法(ANOVA), 分析树种、叶损程度、温度对结合幼苗高生长(顶芽最终长度)的影响, 并采用最小显著性差异(least significant difference, LSD)进行多重比较($\alpha=0.05$)。分析前, 对数据进行 Levene 检验以评估方差齐性。利用 SigmaPlot 12.5 软件作图。

2 结果和分析

2.1 叶损对幼苗当年高生长的影响

双因素方差分析表明, 在 2021 年生长季, 顶芽的最终长度会因树种、叶损程度及两者的交互作用而产生显著性差异(表 1)。从图 2 可见, 落叶松顶芽的最终长度为(13.40±6.30) cm, D25、D50 和 D75 处理的顶芽最终长度分别比 CK 减少了 15.7%、39.6% 和 42.6%, 但 CK 和 D25 间无显著差异, CK 与 D50 和 D75 存在显著性差异。红松顶芽的最终长度为(4.18±1.60) cm, D25、D50 和 D75 的最终长度分别比 CK 减少了 21.5%、20.1% 和 32.8%, 且 CK 仅与 D75 之间存在显著性差异。冷杉的最终长度为(7.86±

1.98) cm, 相比于 CK, D25、D50 和 D75 的最终长度分别减少了 12.6%、14.1% 和 27.4%。

2.2 不同温度下叶损对来年萌芽物候的影响

在第 2 个生长季, 萌芽物候会因树种、叶损程度和温度而发生变化(图 3)。落叶松的萌芽开始于 3 月 2 日至 3 月 30 日, 结束于 4 月 13 日至 5 月 5 日, 整个萌芽过程持续 25~55 d。室温下, 落叶松开始萌芽最早, 较 20 °C 提早 3 d, 较 25 °C 提早 25 d, 且室温下萌芽也先于 20 °C 和 25 °C 完成。虽然在室温下, D50 和 D75 处理对萌芽物候的影响与对照无显著差异, 但 20 °C 和 25 °C 下, D50 处理的落叶松比 CK 提早 8 d 完成萌芽。

红松的萌芽开始于 2 月 25 日至 3 月 29 日, 结束于 3 月 21 日至 4 月 30 日, 持续 20~30 d。20 °C 和 25 °C 下红松萌芽开始和结束都比室温约提早了 4 周。20 °C 和 25 °C 下, D50 和 D75 处理的萌芽物候与 CK 无显著差异, 但室温下, D75 处理的红松萌芽结束时间晚了 9 d。

冷杉的萌芽开始于 3 月 7 日至 4 月 6 日, 结束于 3 月 24 日至 4 月 29 日, 持续 16~23 d。20 °C 和 25 °C 下冷杉萌芽开始和结束比室温提早了 2~3 周。室温下, D75 处理的冷杉萌芽物候结束时间比对照

表 1 2021 年顶芽最终长度的双因素方差分析表

Table 1 Two-Way ANOVA terminal bud final length in 2021

因子 Factor	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	F	P
树种 Species (A)	2	679.396	79.249	<0.001
叶损 Defoliation (B)	3	82.997	9.681	<0.001
A×B	6	24.213	2.824	0.012

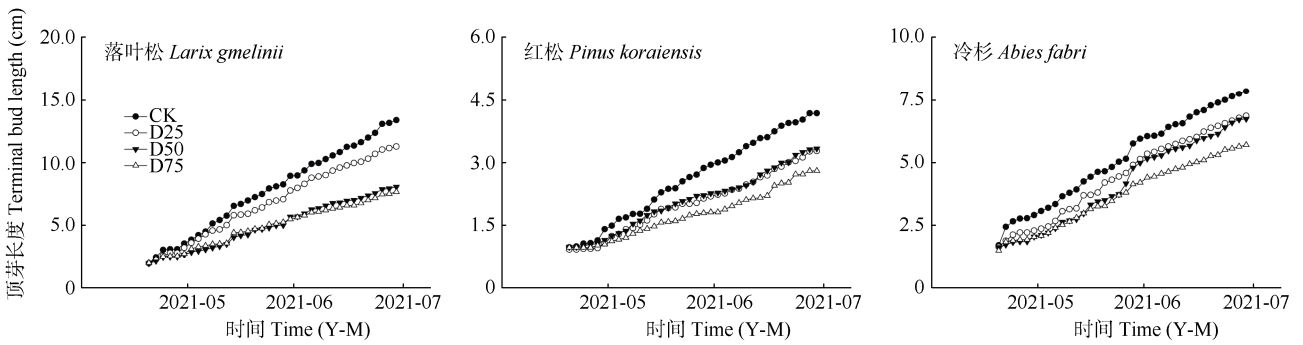


图 2 2021 年生长季落叶松、红松和冷杉的顶芽长度变化动态。CK: 对照; D25: 叶损 25%; D50: 叶损 50%; D75: 叶损 75%。下同
 Fig. 2 Changes in terminal bud length of *Larix gmelinii*, *Pinus koraiensis* and *Abies fabri* in 2021 growing season. CK: Control; D25: 25% Defoliation; D50: 50% Defoliation; D75: 75% Defoliation. The same below

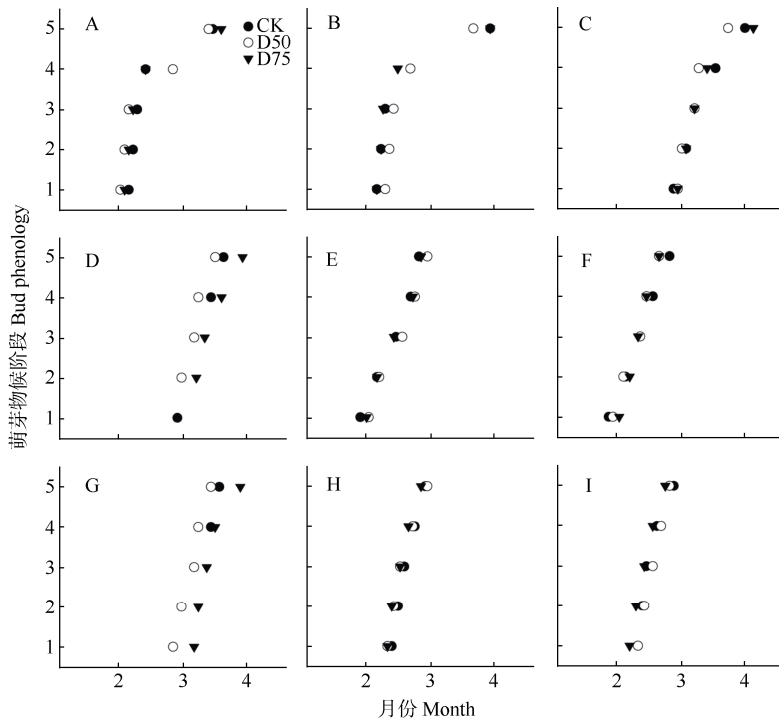


图 3 2022 年落叶松(A~C)、红松(D~F)和冷杉(G~I)的萌芽物候。1: 芽膨大期; 2: 吐绿期; 3: 破芽期; 4: 生长期; 5: 展叶期。A, D, G: 室温; B, E, H: 20 °C; C, F, I: 25 °C。
 Fig. 3 Bud phenology of *Larix gmelinii* (A~C), *Pinus koraiensis* (D~F) and *Abies fabri* (G~I) in 2022. 1: Bud swell stage; 2: Green tip stage; 3: Bud break stage; 4: Bud growth stage; 5: Leaf-spreading stage. A, D, G: Room temperature; B, E, H: 20 °C; C, F, I: 25 °C.

晚了 10 d, 但 20 °C 和 25 °C 下, D50 和 D75 处理与对照间无显著差异。

2.3 叶损对幼苗来年高生长的影响

2022 年生长季顶芽最终长度的双因素方差分析表明, 温度对于 3 树种幼苗来年的高生长都有显著影响(表 2)。室温下的落叶松平均顶芽最终长度为(15.56±7.71) cm, 而 20 °C 和 25 °C 下仅为(8.35±3.47)和(7.39±3.36) cm (图 4), 叶损程度及叶损与温度的交互作用对落叶松高生长

无显著影响。室温下的红松平均顶芽最终长度为(7.81±2.86) cm, 20 °C 和 25 °C 下增长, 分别为(10.09±1.21)和(9.99±1.92) cm, 叶损程度会对红松来年的高生长产生显著影响, 叶损与温度的交互作用则无显著影响。室温下冷杉幼苗的平均顶芽最终长度为(5.87±1.79) cm, 20 °C 和 25 °C 下增长, 分别为(8.47±2.37)和(8.19±2.07) cm, 且叶损程度及叶损与温度的交互作用对冷杉高生长均无显著影响。

表 2 2022 年顶芽最终长度的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA analysis of terminal bud final length in 2022

植物 Species	因子 Factor	均方 Mean square	F	P
落叶松 <i>Larix gmelinii</i>	温度 Temperature (A)	210.363	4.397	0.024
	叶损 Defoliation (B)	8.676	0.181	0.835
	A×B	7.684	0.161	0.956
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	温度 Temperature (A)	27.658	7.151	0.003
	叶损 Defoliation (B)	15.507	4.010	0.027
	A×B	8.973	2.320	0.077
冷杉 <i>Abies fabri</i>	温度 Temperature (A)	13.432	3.431	0.045
	叶损 Defoliation (B)	6.883	1.758	0.189
	A×B	5.220	1.333	0.280

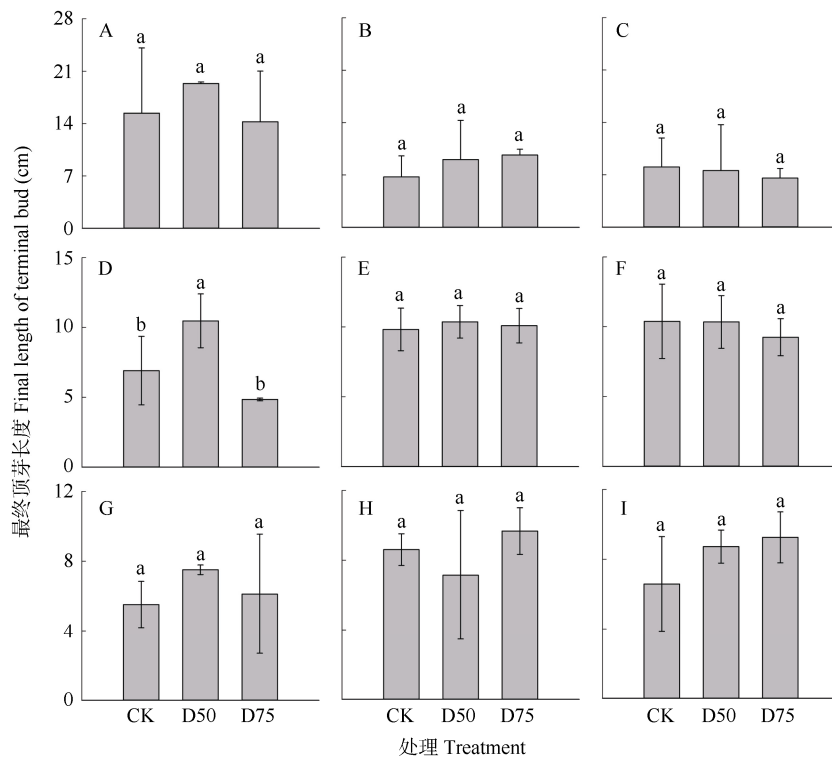


图 4 2022 年落叶松(A~C)、红松(D~F)和冷杉(G~I)的顶芽最终长度。A, D, G: 室温; B, E, H: 20 °C; C, F, I: 25 °C。柱上不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Fig. 4 Final length of terminal bud in *Larix gmelinii* (A~C), *Pinus koraiensis* (D~F) and *Abies fabri* (G~I) in 2022. A, D, G: Room temperature; B, E, H: 20 °C; C, F, I: 25 °C. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level.

3 讨论和结论

叶损会对树木的正常生长产生影响,但其影响的结果会因叶损程度和树种而异。本研究结果表明,随叶损程度的增加,落叶松、红松和冷杉当年的高生长逐步减弱,且落叶松对叶损的敏感性高于红松和冷杉。对蓝桉(*Eucalyptus globulus*)和亮果桉(*E. nitens*)的控制性实验表明,摘叶后 6 周和 12 周,叶损植株的茎干高度显著低于对照^[21]。而垂枝桦(*Betula pendula*)的高生长在 25%叶损程度下无显著

变化^[22],摘叶 75%的杨树高生长也与对照无显著差异^[23]。本研究中叶损程度 25%时,红松、落叶松和冷杉的高生长未受到显著影响,很可能是由于树木自身的补偿机制^[24]。其中,上调叶片的光合作用强度从而提升碳固定和碳恢复是较为常见且重要的一种补偿方式^[25]。对高山桦(*B. delavayi*)的研究表明,叶损 50%的植株光合速率比无叶损植株提高了 35%,抵消了叶损对树木生长的影响^[26]。对蓝桉、蒙达利松(*Pinus radiata*)等树种的研究中也报道了类似的叶片光合作用补偿效应^[27-28]。对油松(*P.*

tabuliformis)的研究也表明,失去部分叶片后,其光合强度提高,最终高生长、材积生长甚至会超过了对照组,认为油松允许失叶量约为 50%^[29]。然而,本研究并未对光合速率等生理指标进行测定,后续将补充相关实验,以便从生理角度解释树木对虫害干扰的响应。此外,树木还会通过增加比叶面积^[30]、减少地下器官资源分配^[31]等方式,将碳水化合物在新生组织中重新分配,从而使叶损植株具有更高的固碳效率并导致补偿性生长^[25]。本研究结果表明,红松和冷杉对叶损的忍耐性高于落叶松,这可能是常绿树种在叶损后碳储备恢复快造成的^[32-33]。

除了调节光合速率,植物还会通过调节叶片物候来响应虫害干扰。一般情况下,虫卵孵化与其取食寄主植物萌生新叶的时间基本同步,植物延迟萌芽会导致幼虫取食不到足量的幼叶,造成幼虫发育不良,死亡率大幅增加^[34]。在本研究中,叶损 75% 的红松和冷杉在室温下,来年萌芽会有一定程度的推迟,这是由于叶损减少了树木光合作用产物的同时增加了非结构性碳的消耗,从而降低了树木总碳储备(即资源可用性假说)^[35]。对黑云杉(*Picea mariana*)、白云杉(*P. glauca*)以及香脂冷杉(*Abies balsamea*)的研究表明,受到昆虫啃食后次年春季的树木萌芽会提早 2~7 d,萌芽物候的提前为植株生长争取了足够的时间,从而降低了虫害干扰的影响^[36-37]。因此,无论是萌芽提前或推迟都会达到削弱树木与昆虫物候同步性、减轻昆虫对叶芽侵害的目标,是植物防御虫害的一种有效策略^[38]。然而,这种策略很可能因为升温而失效,对加拿大北方针叶林主要树种的控制实验表明,升温带来的物候变化会抵消甚至超过叶损导致的萌芽提前,从而加剧虫害带来的负面影响^[39]。本研究中,室温下红松和冷杉因叶损推迟的萌芽物候,随温度上升(20 °C 和 25 °C)而被抵消。可见,叶损对树木来年的萌芽物候和生长的影响在不同树种间有着较大的差异,而升温则会增加情况的复杂性。

综上,在叶损程度为 25% 时,落叶松、红松和冷杉幼苗当年的高生长并不会受到显著的影响。当叶损程度达到 50% 时,落叶松幼苗的顶芽长度会受到显著影响;红松和冷杉叶损程度达到 75% 时,其幼苗在当年的高生长才会受到显著影响。从来年的萌芽和高生长情况来看,落叶松也明显有别于红松和冷杉。在 20 °C 和 25 °C 时,叶损程度为 50% 时落叶松的萌芽物候早于对照,且顶芽生长也好于其

他处理,而在室温下,不同叶损程度间的幼苗萌芽物候和高生长无显著差异,且总体显著优于 20 °C 和 25 °C。对于红松和冷杉而言,室温条件下叶损 75% 会导致萌芽物候推迟且高生长受到影响,而当温度达到 20 °C 或 25 °C 时,叶损造成的不利影响则会被削弱。由此推测,在未来气候变暖的情境中,若受到虫害干扰造成叶损,红松和冷杉的抵抗力和恢复力明显高于落叶松。从森林经营和管理角度来看,相比于落叶松,红松和冷杉更适应变暖和虫害干扰,是未来经济林的优选树种。

参考文献

- [1] FORZIERI G, GIRARDELLO M, CECCHERINI G, et al. Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests [J]. *Nat Commun*, 2021, 12(1): 1081. doi: 10.1038/s41467-021-21399-7.
- [2] MARINI L, ØKLAND B, JÖNSSON A M, et al. Climate drivers of bark beetle outbreak dynamics in Norway spruce forests [J]. *Ecography*, 2017, 40(12): 1426-1435. doi: 10.1111/ecog.02769.
- [3] ESPER J, BUNTGEN U, FRANK D C, et al. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects [J]. *Proc Roy Soc B Biol Sci*, 2007, 274(1610): 671-679. doi: 10.1098/rspb.2006.0191
- [4] CHEN Z C, WAN X C. The relationship between the reduction of nonstructural carbohydrate induced by defoliator and the growth and mortality of trees [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2016, 40(9): 958-968. [陈志成, 万贤崇. 虫害叶损失造成的树木非结构性碳减少与树木生长、死亡的关系研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2016, 40(9): 958-968. doi: 10.17521/cjpe.2015.0443.]
- [5] AYRES M P, LOMBARDELO M J. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens [J]. *Sci Total Environ*, 2000, 262(3): 263-286. doi: 10.1016/S0048-9697(00)00528-3.
- [6] LIU W W, WANG X K, LU F, et al. Influence of afforestation, reforestation, forest logging, climate change, CO₂ concentration rise, fire, and insects on the carbon sequestration capacity of the forest ecosystem [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, 36(8): 2113-2122. [刘巍巍, 王效科, 遯非, 等. 造林再造林、森林采伐、气候变化、CO₂ 浓度升高、火灾和虫害对森林固碳能力的影响 [J]. *生态学报*, 2016, 36(8): 2113-2122. doi: 10.5846/stxb201411022143.]
- [7] BALE J S, MASTERS G J, HODKINSON I D, et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores [J]. *Glob Chang Biol*, 2002, 8(1): 1-16. doi: 10.1046/j.1365-2486.2002.00451.x.
- [8] RÉGNIÈRE J, POWELL J, BENTZ B, et al. Effects of temperature on

- development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling [J]. *J Insect Physiol*, 2012, 58(5): 634–647. doi: 10.1016/j.jinsphys.2012.01.010.
- [9] GOMI T, ADACHI K, SHIMIZU A, et al. Northerly shift in voltinism watershed in *Hyphantria cunea* (Drury) (Lepidoptera: Arctiidae) along the Japan Sea coast: evidence of global warming? [J]. *Appl Entomol Zool*, 2009, 44(3): 357–362. doi: 10.1303/aez.2009.357.
- [10] JING J. Responses of synchrony between leaf-feeding insects and host plants in subtropical evergreen broad-leaved forests to climate change [D]. Shanghai: East China Normal University, 2015. [景军. 亚热带常绿阔叶林食叶昆虫和寄主植物物候同步性及其对气候变化的响应 [D]. 上海: 华东师范大学, 2015.]
- [11] FAN Z X, BRÄUNING A. Tree-ring evidence for the historical cyclic defoliator outbreaks on *Larix potaninii* in the central Hengduan Mountains, SW China [J]. *Ecol Indic*, 2017, 74: 160–171. doi: 10.1016/j.ecolind.2016.11.026.
- [12] CASTAGNERI D, PRENDIN A L, PETERS R L, et al. Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 1078. doi: 10.3389/fpls.2020.01078.
- [13] FU Y H, PIAO S L, DE BEECK M O, et al. Recent spring phenology shifts in western Central Europe based on multiscale observations [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2014, 23(11): 1255–1263. doi: 10.1111/geb.12210.
- [14] GE Q S, WANG H J, RUTISHAUSER T, et al. Phenological response to climate change in China: A meta-analysis [J]. *Glob Chang Biol*, 2015, 21(1): 265–274. doi: 10.1111/gcb.12648
- [15] GAO S, LIANG E Y, LIU R S, et al. An earlier start of the thermal growing season enhances tree growth in cold humid areas but not in dry areas [J]. *Nat Ecol Evol*, 2022, 6(4): 397–404. doi: 10.1038/s41559-022-01668-4.
- [16] SONG Y S, SU H J, YU H Y, et al. Evaluation of economic losses caused by forest pest disasters between 2006 and 2010 in China [J]. *For Pest Dis*, 2011, 30(6): 1–4. [宋玉双, 苏宏钧, 于海英, 等. 2006—2010年我国林业有害生物灾害损失评估 [J]. *中国森林病虫*, 2011, 30(6): 1–4. doi: 10.3969/j.issn.1671-0886.2011.06.001.]
- [17] WANG J, JIANG Z H, ZHANG H D, et al. Variations of spring extreme temperature indexes in northeast China and their relationships with the Arctic oscillation [J]. *Adv Clim Chang Res*, 2007, 3(1): 41–45. [王冀, 江志红, 张海东, 等. 1957—2000年东北地区春季极端气温变化及其与北极涛动的关系 [J]. *气候变化研究进展*, 2007, 3(1): 41–45. doi: 10.3969/j.issn.1673-1719.2007.01.008.]
- [18] XU W. Study on the induced resistance of *Larix gmelinii* to insects [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2006. [徐伟. 兴安落叶松诱导抗性研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2006.]
- [19] YUAN H E, YAN S C, TONG L L, et al. Content differences of condensed tannin in needles of *Larix gmelinii* by cutting needles and insect feeding [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(3): 1415–1420. [袁红娥, 严善春, 佟丽丽, 等. 剪叶损伤与昆虫取食对兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 针叶中缩合单宁诱导作用的差异 [J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1415–1420. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.03.039.]
- [20] LI J, GONG Q. Characteristics of summer air temperature in northeast China [J]. *J Meteor Environ*, 2006, 22(1): 6–10. [李辑, 龚强. 东北地区夏季气温变化特征分析 [J]. *气象与环境学报*, 2006, 22(1): 6–10. doi: 10.3969/j.issn.1673-503X.2006.01.002.]
- [21] BARRY K M, PINKARD E A. Growth and photosynthetic responses following defoliation and bud removal in eucalypts [J]. *For Ecol Manage*, 2013, 293: 9–16. doi: 10.1016/j.foreco.2012.12.012.
- [22] ANTONEN S, PIISPANEN R, OVASKA J, et al. Effects of defoliation on growth, biomass allocation, and wood properties of *Betula pendula* clones grown at different nutrient levels [J]. *Can J For Res*, 2002, 32(3): 498–508. doi: 10.1139/x01-217.
- [23] GAO R T, QIN X X, LI J Z, et al. A preliminary study on the relationship between artificial defoliation of poplar trees and the growth of them [J]. *Sci Silv Sin*, 1985, 21(2): 199–205. [高瑞桐, 秦锡祥, 李吉震, 等. 食叶害虫的食叶量与树木生长关系 [J]. *林业科学*, 1985, 21(2): 199–205.]
- [24] TRUMBLE J T, KOLODNY-HIRSCH D M, TING I P. Plant compensation for arthropod herbivory [J]. *Annu Rev Entomol*, 1993, 38: 93–119. doi: 10.1146/annurev.en.38.010193.000521.
- [25] VANDERKLEIN D W, REICH P B. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits [J]. *New Phytol*, 1999, 144(1): 121–132. doi: 10.1046/j.1469-8137.1999.00496.x.
- [26] HOOGESTEGER J, KARLSSON P S. Effects of defoliation on radial stem growth and photosynthesis in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *tortuosa*) [J]. *Funct Ecol*, 1992, 6(3): 317–323. doi: 10.2307/2389523.
- [27] EYLES A, SMITH D, PINKARD E A, et al. Photosynthetic responses of field-grown *Pinus radiata* trees to artificial and aphid-induced defoliation [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(6): 592–603. doi: 10.1093/treephys/tpr046.
- [28] PINKARD E A, BATTAGLIA M, MOHAMMED C L. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *Eucalyptus globulus* [J]. *Tree Physiol*, 2007, 27(7): 1053–1063. doi: 10.1093/treephys/27.7.1053.

- [29] XU Z C, LI K, LI Z Y, et al. Compensative mechanism of Chinese pine damaged by pine caterpillars [J]. *J Beijing For Univ*, 1996, 18(1): 61–65. [许志春, 李凯, 李镇宇, 等. 油松对松毛虫危害的补偿机制研究 [J]. *北京林业大学学报*, 1996, 18(1): 61–65.]
- [30] QUENTIN A G, BEADLE C L, O'GRADY A P, et al. Effects of partial defoliation on closed canopy *Eucalyptus globulus* Labillardière: Growth, biomass allocation and carbohydrates [J]. *For Ecol Manage*, 2011, 261(3): 695–702. doi: 10.1016/j.foreco.2010.11.028.
- [31] EYLES A, PINKARD E A, MOHAMMED C. Shifts in biomass and resource allocation patterns following defoliation in *Eucalyptus globulus* growing with varying water and nutrient supplies [J]. *Tree Physiol*, 2009, 29(6): 753–764. doi: 10.1093/treephys/tpp014.
- [32] LI M, HOCH G, KÖRNER C. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline [J]. *Trees*, 2002, 16(4): 331–337. doi: 10.1007/s00468-002-0172-8.
- [33] ROITTO M, MARKKOLA A, JULKUNEN-TIITTO R, et al. Defoliation-induced responses in peroxidases, phenolics, and polyamines in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles [J]. *J Chem Ecol*, 2003, 29(8): 1905–1918. doi: 10.1023/A:1024858413437.
- [34] LIU Z G. Defense syndromes of young leaves against insect herbivores in subtropical evergreen broad-leaved forests [D]. Shanghai: East China Normal University, 2011. [刘志国. 亚热带常绿阔叶林植物幼叶虫食防御对策研究 [D]. 上海: 华东师范大学, 2011.]
- [35] QUIRING D T, MCKINNON M L. Why does early-season herbivory affect subsequent budburst? [J]. *Ecology*, 1999, 80(5): 1724–1735. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1724:WDESHA]2.0.CO;2.
- [36] CARROLL A L, QUIRING D T. Herbivory modifies conifer phenology: Induced amelioration by a specialist folivore [J]. *Oecologia*, 2003, 136(1): 88–95. doi: 10.1007/s00442-003-1240-5.
- [37] DESLAURIERS A, FOURNIER M P, CARTENÏ F, et al. Phenological shifts in conifer species stressed by spruce budworm defoliation [J]. *Tree Physiol*, 2019, 39(4): 590–605. doi: 10.1093/treephys/tpy135.
- [38] CHEN Z, KOLB T E, CLANCY K M. Mechanisms of Douglas-fir resistance to western spruce budworm defoliation: Bud burst phenology, photosynthetic compensation and growth rate [J]. *Tree Physiol*, 2001, 21(16): 1159–1169. doi: 10.1093/treephys/21.16.1159.
- [39] REN P, NÉRON V, ROSSI S, et al. Warming counteracts defoliation-induced mismatch by increasing herbivore-plant phenological synchrony [J]. *Glob Chang Biol*, 2020, 26(4): 2072–2080. doi: 10.1111/gcb.14991.