

马尾松林节肢动物群落的稳定性

李新航^{1,2}, 张 真^{2,*}, 马钦彦¹, 王鸿斌², 孔祥波², 王淑芬³

(1. 北京林业大学 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 北京 100083;

2. 中国林业科学研究院 森林保护研究所 国家林业局森林保护学重点实验室 北京 100091; 3. 中南林学院环境资源系 株洲 412006)

摘要:依据广西大青山马尾松林区马尾松毛虫一个暴发周期中食叶、捕食、寄生、刺吸四大类群多样性指数(H')、丰富度指数(M_p)、均匀度指数(J)和害虫与天敌的数量比例的数据,建立突变模型对马尾松林节肢动物群落的稳定性进行研究,并利用湖南桂阳数据对模型进行了检验。结果表明:在马尾松毛虫的整个暴发过程中,暴发区在暴发年的昆虫生物群落处于明显的不稳定状态,而在非暴发年时,群落则处于亚稳定的状态;非暴发区在暴发年处于亚稳定的状态,非暴发年时处于稳定状态。在松毛虫各个发生阶段,当上升期处于不稳定状态时,有可能导致松毛虫的大发生;松毛虫暴发后,节肢动物群落依旧处于不稳定状态,有可能会造成松毛虫的连续暴发,这主要依赖于各种因子的影响。马尾松毛虫暴发呈现非线性、突变性等特点,食叶类群的影响为马尾松毛虫暴发的关键因子,各类群作用均衡的系统比较稳定,虫害暴发是群落结构趋稳调节过程中的强烈外部表现。研究表明,突变模型在检测群落结构稳定性和预测松毛虫发生上有很好的应用前景。

关键词:马尾松;马尾松毛虫;尖角突变;群落;稳定性

文章编号:1000-0933(2009)01-0216-07 中图分类号:Q145, Q958 文献标识码:A

Analysis of arthropod community stability in mason pine forest

LI Xin-Hang^{1,2}, ZHANG Zhen^{2,*}, MA Qin-Yan¹, WNAG Hong-Bin², KONG Xiang-Bo², WANG Shu-Fen³

1 Beijing Forestry University Key Lab. for Silviculture and Conservation, Ministry for education Beijing 100083, China

2 Research Institute of Forest Protection Chinese Academy of Forestry, Key Lab. of Forest Protection of State Forestry Administration, Beijing 100091, China

3 Central-South Forestry College Zhuzhou 412006, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0216 ~ 0222.

Abstract: To determine the community stability of arthropods and the dynamics of Mason pine caterpillars (*Dendrolimus punctatus* Walker), the cusp catastrophe models were developed based on diversity index, richness index, evenness index of defoliators, predators, parasitoids, sap sucking insects and the ratio of pests and natural enemies in Daqing Mountain in Guangxi Province during a complete outbreak of Mason pine caterpillars. The models were tested with data of Guiyang in Hunan Province. The results showed that during the outbreak process of the pine caterpillars, the arthropod communities in the outbreak areas were apparently unstable; in the non-outbreak years, the arthropod communities in the outbreak areas were in a sub-stable state; in the non-outbreak areas, the insect communities were in a sub-stable state in outbreak years, and the arthropod communities were apparently in a stable state in non-outbreak years. During the increasing phrase of the pine caterpillars, the non-stable state of communities would most likely lead to their outbreak. During the declining phrase, if the system was still in a non-stable state, it would also lead to consecutive outbreak, depending on the effects of various factors. The outbreak takes on nonlinear and catastrophic characteristics. Defoliators are the most important regulating factors. A system with various groups evenly related is relatively stable. Pest outbreaks are the expression of the arthropod communities that tend to be stable. This study demonstrates that the cusp catastrophe models can be applied to forecast the stability of arthropod communities and the dynamics of Mason pine caterpillars.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30271091)

收稿日期:2008-04-17; 修订日期:2008-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangzhen@caf.ac.cn

Key Words: mason pine; *Dendrolimus punctatus* Walker; cusp catastrophe model; community; stability

马尾松毛虫(*Dendrolimus punctatus* Walker)是我国林业领域研究的重点害虫之一,对我国南方广阔的地区,特别是江南丘陵、及东南沿海丘陵区的马尾松林构成巨大的威胁^[1]。因此,针对马尾松毛虫的研究一直以来受到广泛的关注。从建国伊始,在马尾松毛虫的生物学、生态学研究以及防治手段与综合管理方法上,取得了很大的成绩^[2~5]。但缺乏有效的预测方法预测虫害的暴发,指导灾前防治工作。

突变理论由法国数学家 R. Thom 1972 年创立的一种新的数学理论,被誉为“数学界一项智力的革命——微积分后最重要的发现。”^[6,7]许多年来,自然界许多事物的连续性、平滑的运动过程,都可以用微积分给以圆满的解决。但是,自然界和社会现象中,还存在许多突变和飞跃的过程把具有不连续性的系统行为空间变成不可微的。例如火山爆发、突然地震、社会变革、生物种群的消长过程等。突变理论的诞生,受到了学术界广泛的关注。突变理论主要以拓扑学为工具,以结构稳定性理论为基础,提出了一系列数学模型,用以解释自然界和社会现象中所发生的不连续的变化过程,提出了新的判别突变的原则。同时,弥补了传统微积分方法的不足。R. Thom 通过数学的方法证明,当控制变量不超过 4 个时,突变模型可归结为 7 种类型,即:折叠、尖角、燕尾、蝴蝶、双曲脐型、椭圆脐型、抛物脐型^[10]。

突变理论在生物学方面的应用比较广泛^[7~9]。但是,据目前国内外的研究进展,很少有通过突变模型刻画生态系统的稳定性与昆虫暴发机制关系的研究。根据多年积累的研究成果和经验表明,马尾松毛虫的暴发过程呈现弱周期性、不连续性和突发性,暴发年马尾松毛虫虫口数量消长速度很快^[1],并且危害严重。因此,本文通过尖角突变模型对系统稳定性的刻画,探讨马尾松毛虫暴发的动态。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

实验地一 设在中国林业科学研究院广西大青山林业实验中心,位于广西南部,与越南北部接壤。北纬 20°51'50"~22°19'29",东经 106°40'20"~106°59'14"。地形为山地丘陵和丘陵台地。年日照总数在 1600h 以上,年平均气温 21.5℃,≥10℃ 积温 7500℃ 以上。月平均气温 ≥22.0℃ 的有 7 个月,温度最高的月份(7 月份)平均气温在 28℃ 左右,极端最高气温 40.3℃,温度最低的月份(1 月份)平均气温为 13.5℃,极端最低气温一般年份不低于 0℃。年降雨量 1220~1380mm;雨季(4~9 月份)与干季各占半年。雨季总雨量占全年总雨量的 85%。

实验区内主要为马尾松纯林,主要害虫马尾松毛虫一年发生 3~4 代,通常 3~4a 暴发一次虫灾,根据长期暴发的情况可将其划分为暴发区和非暴发区。分别于各区设置 3.33hm² 以上的样地 2~3 块,样地海拔高度 260~263m,松树的平均胸径 8.09~11.28cm。

实验地二 设于湖南省桂阳县,位于湖南省南部,郴州市西部,东邻郴州市北湖区,南与临武县,西与嘉禾县、永州新田县接壤,北靠永兴县、衡阳常宁市、耒阳市。地处东经 112°13'26"~112°53'46",北纬 25°27'15"~26°13'30"。海拔 80~1428m,以丘陵为主,兼有低山和岗地。境内属中亚热带季风湿润气候,具有气候温和,四季分明,热量丰富,无霜期长,降水充沛,干湿季明显的特点。年极端低温 -7.4℃,极端高温 42.3℃,年降水量 1400~1600mm。适应多种树木生长。其中松林以马尾松林为主。

所设样地兼有马尾松混交林和马尾松纯林,主要害虫马尾松毛虫一年发生 2~3 代。根据当地虫情发生的经验,设马尾松毛虫暴发区样地 3 块,非暴发区样地 6 块,样地海拔 112~167m,马尾松平均胸径 5.23~7.85cm。

1.2 抽样调查的方法

1987~1988 年两年间,每月定期在广西大青山各样地进行抽样调查,采用高枝剪套袋剪枝取样,套袋规格为 35cm(袋口直径)×55cm(袋深);每次调查抽样 50 枝,记载其中各种昆虫的种类和数量。应用同样调查方法,于 2008 年 4 月至 7 月间,对湖南省桂阳县各样地进行抽样调查,数据为马尾松毛虫越冬代和第一代节

肢动物群落的数据。

1.3 分析方法

节肢动物群落及各类群的多样性指数测度采用 Shannon-Wiener 多样性指数 H' ; 均匀度指数采用 Pielou 均匀度指数 J ; 丰富度指数采用 Margalef 指数 M_D 进行分析:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

$$J = H' / \ln S$$

$$M_D = (S - 1) / \ln N$$

式中, p_i 为第 i 物种个体数占群落个体总数的比例, H' 为群多样性指数, S 为群落物种数, N 为样本数。

以 1987 ~ 1988 连续两年试验地马尾松毛虫虫口密度、天敌量, 以及食叶类群、捕食类群、寄生类群、刺吸类群的数据为基本统计资料, 所采用的是涵盖马尾松毛虫一个完整暴发周期的节肢动物群落数据, 客观的反映了马尾松毛虫大暴发过程中各大类群的动态。通过计算各类群多样性指数、均匀度、丰富度以及害虫与天敌比例 (P/NE), 利用 SPSS15.0 对数据进行主成分分析所得到的第一和第二分量的累计贡献率均大于 93%, 因此选取前两个主分量作为控制变量 P 、 Q , 建立突变模型, 研究整个系统的结构及其动态变化与稳定性和马尾松毛虫害暴发之间的关系。按照上述数据处理方法, 将上述三大类群共 10 个子变量, 综合为两个控制变量, 以松毛虫种群动态为状态变量, 建立尖角突变模型。为食叶类群多样性指数 H'_1 、均匀度指数 J_1 、丰富度指数 M_{D1} , 捕食类群多样性指数 H'_2 、均匀度指数 J_2 、丰富度指数 M_{D2} , 刺吸类群多样性指数 H'_3 、均匀度指数 J_3 、丰富指数 M_{D3} , 害虫与天敌比例的对数值 $\lg P/NE$ 。其中:

$$P = a_1 H'_1 + a_2 J_1 + a_3 M_{D1} + a_4 H'_2 + a_5 J_2 + a_6 M_{D2} + a_7 H'_3 + a_8 J_3 + a_9 M_{D3} + a_{10} \lg P/NE$$

$$Q = b_1 H'_1 + b_2 J_1 + b_3 M_{D1} + b_4 H'_2 + b_5 J_2 + b_6 M_{D2} + b_7 H'_3 + b_8 J_3 + b_9 M_{D3} + b_{10} \lg P/NE$$

其中, a_i 为对应指数在控制变量 P 中的权重; b_i 为对应指数在控制变量 Q 中的权重。

2 结果与分析

构成的状态曲面表示为: $4X^3 + 2PX + Q = 0(1)$ 。根据突变理论, 在以 P 、 Q 、 X 组成的三维空间里, 具有一个尖角形褶皱的曲面, 如图 1, 图 2 所示。其中分歧点集由 $8P^3 + 27Q^2 = 0(2)$ 确定。

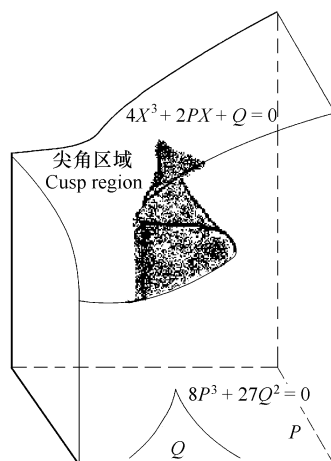


图 1 尖角突变

Fig. 1 Cusp catastrophe model

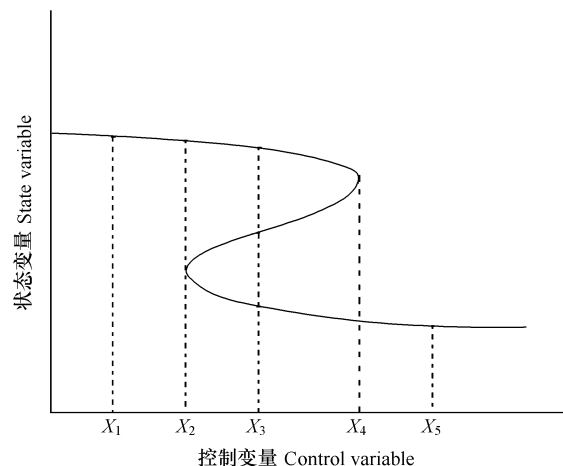


图 2 尖角突变截面图

Fig. 2 Section of cusp catastrophe model

如图 2 所示, 令 $\Delta = 8P^3 + 27Q^2$, 当 $\Delta < 0$ 时, 满足(1)式的 P 、 Q 有 3 个不相等的 X 值与之相对应 (X_3), 此时 P 、 Q 处于尖角区域内, 为不稳定状态; 当 $\Delta > 0$, 满足(1)式的 P 、 Q 仅有一个 X 值与之相对应, 此时 P 、 Q 处于尖角区域之外 (X_1 、 X_5); 当 $\Delta = 0$ 时, 满足(1)式的一组 P 、 Q 有两个不等实根 (X_2 、 X_4), 或者 3 个相等实根 ($P = Q = 0$)。

由(2)式可以看出,当 $P > 0$ 时,则 $\Delta > 0$,系统处于稳定状态。所以只有当 $P < 0$ 时,且 $\Delta < 0$ 时, P 、 Q 处于尖角区域,系统处于不稳定的状态。

根据调查的数据,计算各大类群的多样性指数 H' 、丰富指数 M_D 、均匀度指数 J ,并综合天敌与害虫比例的对数值确定 P 、 Q 的值,经主成分分析确定各系数在 P 、 Q 中的权重如表 1 所示。根据综合数据的性质, P 、 Q 不可能同时小于零,故当两个主成分均大于零时,系统处于稳定状态;当其中某一主成分小于零时,确定为 P ,另一主成分确定为 Q ,中心化变换后判断群落的稳定状态。将松毛虫的发生周期分为潜伏期、上升期、暴发期、下降期 4 个阶段^[11],用以表述时间动态。

(a)暴发区在松毛虫暴发年所处状态;(b)非暴发区在松毛虫暴发年所处状态;(c)暴发区在松毛虫非暴发年所处状态;(d)非暴发区在松毛虫非暴发年所处状态。

从图 3(a)可以看出,松毛虫暴发年时,暴发区的 P 、 Q 的值均处在分歧点集边缘和尖角区域内,说明群落处于连续的不稳定的状态,松毛虫的虫口密度 X 在增长期时由很低的水平突变到较高的水平,即 X 值突变至上叶;下降期时,虫口密度由较高的水平,突变到较低的水平,即 X 值由上叶再次突变到下叶,说明在松毛虫暴发期,群落处于极其不稳定的状态。在下降期之后, P 、 Q 仍旧处在尖角区域附近,说明可能出现连续暴发。但是由于受卵期及气象条件等外界因子的影响,虫口密度也有可能维持在较低的水平,如图 3(b)所示。

表 1 各类指数在控制变量中权重系数表

Table 1 The weights value of each index in catastrophe model

指数 Index	暴发区暴发年 Outbreak areas in outbreak year		暴发区非暴发年 Outbreak areas in non-outbreak year		非暴发区暴发年 Non-outbreak areas in outbreak year		非暴发区非暴发年 Non-outbreak areas in non-outbreak year	
	a_i	b_i	a_i	b_i	a_i	b_i	a_i	b_i
H'_1	0.972	0.222	-0.541	0.824	0.301	0.946	-0.229	0.940
J_1	0.962	-0.254	-0.841	0.539	-0.0675	0.921	-0.664	0.748
M_{D1}	-0.941	0.00112	-0.764	0.542	0.224	0.953	0.693	0.697
H'_2	-0.596	0.689	0.878	0.462	0.914	0.405	0.957	0.131
J_2	-0.0058	0.995	-0.083	-0.994	0.00187	-0.956	0.922	-0.163
M_{D2}	-0.367	0.862	0.791	0.605	0.699	0.715	0.466	0.855
H'_3	-0.251	0.965	0.982	0.113	-0.537	0.818	-0.930	-0.145
J_3	0.262	0.885	0.964	0.224	-0.784	0.555	-0.810	-0.0344
M_{D3}	-0.108	0.898	0.997	-0.0781	-0.291	0.925	-0.996	0.0101
$\lg P/NE$	0.356	0.883	0.114	0.843	0.674	-0.239	0.726	-0.410

从图 3(b)表明,松毛虫暴发年时,非暴发区的 P 、 Q 值除潜伏期处在靠近尖角区域,均处在尖角区域以外,说明非暴发区的虫口密度在潜伏期之后会有小幅度的增长,但是上升期群落处于稳定的状态,虫口密度不会发生暴发式的增长,形成的是“有虫不成灾”的局面,而在松毛虫高峰期, P 、 Q 远离尖角区域,说明群落通过自身的调节可以使非暴发区的虫口密度维持在较低的虫口密度水平。

从图 3(c)显示,松毛虫非暴发年时,暴发区的 P 、 Q 值除潜伏期处在分歧点集的边缘外,其他各个虫期的 P 、 Q 值均处在尖角区域以外,说明在松毛虫潜伏期之后,虫口密度有可能会小幅度的上升,也可能有小幅度的下降,但是由于高峰期的 P 、 Q 值处在安全区域,说明群落通过自身的调节,可以将虫口密度维持在很低的水平,情况与图 3(b)类似。图 3(d)表示的是非暴发区在非暴发年 P 、 Q 的值,从图可以看出,各个虫期的 P 、 Q 值均处在安全区域,虫口密度一直维持在较低的水平。

应用湖南桂阳县 2008 年马尾松毛虫越冬代及第一代昆虫群落的数据运用此突变模型模拟,非暴发区样地 3 处(样地 1~样地 3),暴发区样地 6 处(样地 4~样地 9),结果显示:越冬代有两个非暴发区样地(样地 1、样地 2)处于尖角区域一个暴发区样地(样地 5)处于突变边缘,说明群落处于不稳定状态,目标昆虫马尾松毛虫及其他主要食叶害虫的虫口密度会有大幅度的变化,其他实验地均处于稳定状态,如图 5 所示,与现实情况

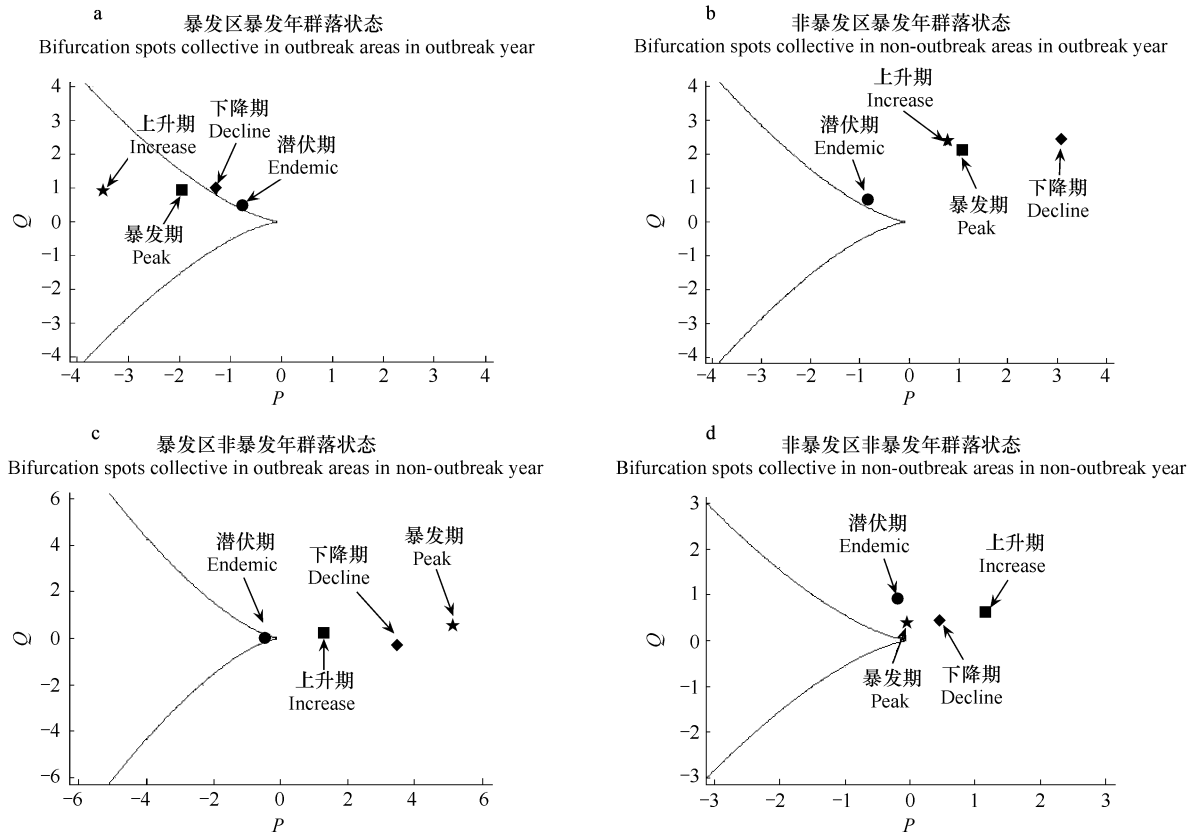


图3 群落状态示意图

Fig.3 Illustration on arthropod community state

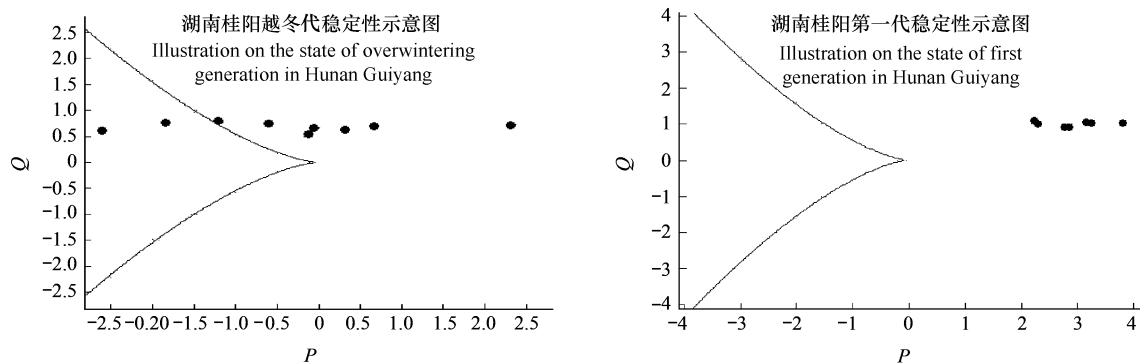


图4 模型检验结果示意图

Fig.4 Illustration on the model tested results

基本吻合。第一代马尾松毛虫各个实验地均处于稳定状态,说明该地区本年内马尾松毛虫等主要害虫不会成灾,与事实相符。

上述研究结果表明:非暴发区节肢动物群落的状态也未必一定处于稳定区域,某种昆虫种群数量快速的消长,也有可能影响整个群落的稳定性。图5中,样地1与样地2松尺蠖与松叶蜂种群的大幅变动,影响了群落的稳定性。

根据突变模型的性质分析可得,突变过程一般具有以下5个性质:

(1) 趋稳性 当 P 、 Q 值处于远离尖角区域的安全区时,只有唯一的一个 X 值与之相对应,松毛虫虫口密度将维持在一个恒定的水平。而且,当系统处于与不稳定状态时,经过几个的虫期的变化,依旧会向稳定态趋

变,即系统本身有趋于稳定的趋势。

(2)突变性 当 P 、 Q 的值处于或靠近尖角区域时,当系统有外力作用于系统,例如气象条件、人为干扰、食料充足等有利于松毛虫暴发时,系统将突变至不稳定态,成为潜在危害区,最终导致虫害的大发生。

(3)多态性 当 P 、 Q 处于尖角区域时,共有 3 个不同的 X 值与之相对应,即同一组控制变量对应 3 个状态值,当控制变量处于分歧点集上时,有两个状态变量与之相对应,此为突变模型的多态性。处在尖角区域内所有的点,都具有多态性。

(4)双向性 当系统处于不稳定状态时,状态变量可能是由下叶突变至上叶,也有可能是由上叶突变至下叶,当系统处于不同的能量流动阶段时,将会导致不同的突变过程。例如在系统处于虫口下降期时,状态变量将会由上叶突变至下叶。

(5)非线性 突变过程是一个非线性的过程,在发生突变时,状态变量(虫口密度)消长速率很快,具有指数放大的效应。

研究结果表明:马尾松毛虫的暴发过程,呈现趋稳性、突变性、多态性、双向性和非线性等五个性质。在松毛虫暴发的过程中,节肢动物群落表现为明显的不稳定状态,暴发过后又表现为明显的稳定状态。马尾松毛虫等主要食叶害虫的虫口密度表现为脉冲式的增长,虫口密度消长速率很快。

3 结论与讨论

(1)马尾松毛虫的暴发是昆虫群落以及外部因子共同作用的结果,而系统内因为主导因子^[13]。由表 1 可以看出,在暴发区暴发年食叶类群各项指数对控制变量 P 的贡献率很大;非暴发区暴发年和非暴发区非暴发年各项指数对 P 的影响均衡,其中食叶类群对控制变量 Q 的贡献率较高,捕食类群对 P 的贡献率较高;在暴发区非暴发年各项指数对控制变量 P 、 Q 的贡献率均衡,说明食叶类群的影响为马尾松毛虫暴发的关键因子。此项结果与张真对马尾松林昆虫群落的相关性分析所得到的结果一致^[11,12]。另外,各类群作用均衡的系统是比较稳定的。

(2)依据研究表明,在马尾松毛虫生长周期中,不同样地不同生长期中,各大类群的昆虫对马尾松毛虫均有抑制或促进作用,说明了各大类群昆虫之间相互作用的复杂性。与马尾松毛虫处于同一营养级的植食类群,属于水平相互关系,存在相似习性与相近生境下的竞争抑制作用,抑或如改变树体的次生化学物质等引发的促进作用^[13],同时植食类群也可以激发天敌类群的垂直控制作用,而天敌的作用具有时滞。因此,在马尾松毛虫的暴发周期中,植食类群的作用更为明显。以上分析还表明,水平作用与垂直作用相互交错、相辅相成,不可孤立看待,以往的多数研究单纯的注重天敌的影响存在片面性。昆虫类群间相互作用中引发的次生机制需要更加深入的研究。

(3)本突变模型以生物群落的数据作为控制变量,以马尾松毛虫等目标昆虫的虫口密度为状态变量,描述在昆虫生物群落在外界环境作用之下昆虫生物群落的稳定性。可以很好的解释马尾松毛虫暴发过程的动态以及暴发的原因。也可以通过突变模型来预测马尾松毛虫的变化趋势,以改变系统的能流方向,防止虫害的暴发,为林业害虫防治提供了一个判断的依据。但模型要求的调查工作的工作量较大,并且要求人员对昆虫分类较为熟悉,所以在具体的生产中可操作性不是很强,如何简化模型尚且有待研究。

(4)虽然存在诸多争议,但是生物多样性必将影响生态系统稳定性,在生态学界已经达成共识^[14]。多项研究以及实际经验证明,封山育林和混交林的林区,虫害危害轻微,生物多样性较高^[15]。昆虫群落结构与植物群落结构、小气候等环境密切相关,随着林分条件的改变,森林生态环境的改善,昆虫群落结构也相应发生

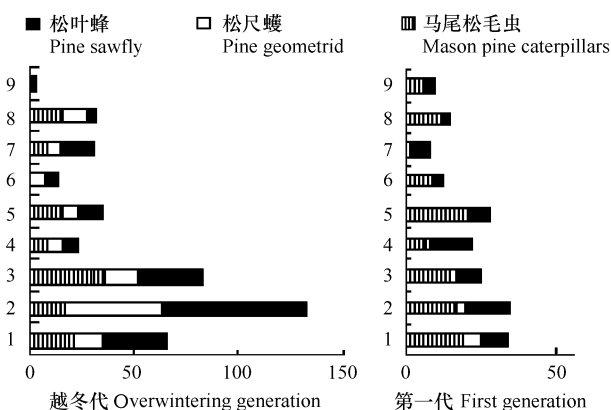


图 5 主要食叶害虫虫口密度

Fig. 5 Population density of main defoliating pests

了显著的变化,而突变模型对于测定昆虫群落结构是否稳定提供了一个方法。本研究认为,一个复杂的生物群落在某一特定的时间下也不必然的处于稳定的状态,但是由于结构的复杂性,群落的变异性 and 持久性较强,在长的时间尺度上呈现稳定的状态。无论是结构复杂还是一个简单的群落,在短的时间尺度上,其稳定性决定于各种群间的相互作用关系以及外界因素的干扰,在长时间尺度上,由于复杂群落的自身调节能力较强,稳定性要明显高于结构简单的群落。在正常的扰动下,群落的自身调节具有趋稳性,甚至虫害暴发的过程也是群落结构趋稳调整的过程和猛烈的外部表现形式,虫害暴发后,群落将处于相对稳定的状态。

由于调查数据的限制,目前此模型尚不能很好的描述昆虫生物系统由渐变到突变的过程,只能以某一系统状态的稳定性以及外界干扰来判断发生突变过程的发生以及突变方向。突变模型在针对生物群落的稳定性及害虫暴发机制的研究中有很好的应用前景。

References:

- [1] Chen C J. Integrated management of pine caterpillars in china. Beijing: China Forestry Publishing House, 1990.
- [2] Ye W H, Ma X M, Li T S. The population prediction model of the pine caterpillar. *Scientia Silvae Sinicae*, 1990, 3(5): 427—433.
- [3] Ma X M. A study on the population dynamics simulation of *dendrolius punctatus*. *Scientia Silvae Sinicae*, 1994, 30(1): 88—92.
- [4] Huang Y Z, Gu X D, Zhang W Q. Analysis of importance factors affecting the incidence types of *dendrolius punctatus*. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2001, 7(1): 56—60.
- [5] Zhang Z, Li D M, Cha G J. Time series analysis and dynamics of Masson pine caterpillar. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(7): 1061—1067.
- [6] Zeeman E C. Catastrophe theory. *Scient. Amer*, 1976, 234(1): 65—83.
- [7] Kempf J. Multiple steady states and catastrophe in ecological models. *ISEM Journal*, 1980, 2: 55—80.
- [8] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 2002, 413: 11.
- [9] Jones D D, Walters C J. Catastrophe theory and fisheries regulation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1976, 12(2): 2829—2933.
- [10] Saunders P T. An introduction to catastrophe theory. Cambridge: Cambridge University Press, 1980.
- [11] Zhang Z, Wu D L, Wang S F. Community dynamics and stability in Mason pine forest. *Scientia Silvae Sinicae*, 1998, 34(1): 65—72.
- [12] Zhang Z, Wang S F, Wu D L, Li D M. Diversity and relationships of defoliators in Masson pine *pinus massoniana*. *Entomological Knowledge*, 2005, 42(1): 36—40.
- [13] Faeth S H. Community structure and folivorous insect outbreak: the roles of vertical and horizontal interactions. In: barbosa, P J Schultz eds. New York: Insect Press, 1987, 135—171.
- [14] Chen L Z, Ma K P. Biodiversity science: theory and practice. Shanghai: Shanghai Scientific & Technical Publisher, 2001.
- [15] Gao B J, Zhang Z Z, Li Z Y. Studies on the influence of the closed forest on the structure, diversity stability of insect community. *Acta Ecologica Sinica*, 1992, 12(1): 1—6.

参考文献:

- [1] 陈昌洁. 松毛虫综合管理. 北京: 中国林业出版社, 1990.
- [2] 叶文虎, 马小明, 李天生. 马尾松毛虫预测预报的研究. *林业科学研究*, 1990, 3(5): 427~433.
- [3] 马小明. 马尾松毛虫种群动态模拟研究. *林业科学研究*, 1994, 30(1): 88~92.
- [4] 黄英姿, 古德祥, 张文庆. 影响马尾松毛虫灾发生类型因素的重要性分析. *应用与环境生物学报*, 2001, 7(1): 56~60.
- [5] 张真, 李典谟, 查光济. 马尾松昆虫群落动态的时间序列分析及复杂性动态研究. *生态学报*, 2002, 22(7): 1061~1067.
- [11] 张真, 吴东亮, 王淑芬. 马尾松林昆虫群落动态及稳定性研究. *林业科学*, 1998, 34(1): 65~72.
- [12] 张真, 王淑芬, 吴东亮, 李典谟. 马尾松林食叶类群昆虫多样性及相互关系. *昆虫知识*, 2005, 42(1): 36~40.
- [14] 陈灵芝, 马克平. 生物多样性科学: 原理与实践. 上海: 上海科学技术出版社, 2001.
- [15] 高宝嘉, 张执中, 李镇宇. 封山育林对昆虫群落结构及多样性稳定性影响的研究. *生态学报*, 1992, 12(1): 1~6.