

赤松纯林林分特征对昆嵛山鳃扁叶蜂发生量的影响

孙志强^{1,2}, 张星耀^{2,3}, 林琳^{2,3}, 梁军^{2,3,*}, 张英军^{3,4}, 于善栋^{3,4}, 杨晓燕^{3,4}

(1. 国家林业局泡桐研究开发中心, 郑州 450003; 2 国家林业局森林保护重点试验室, 中国林科院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091;
3 山东昆嵛山森林生态系统定位研究站, 烟台 264100; 4 山东省烟台市昆嵛山林场, 烟台 264100)

摘要:为探讨昆嵛山鳃扁叶蜂的发生与天然赤松纯林的林分特征及其自然分布的关系,依托昆嵛山森林生态定位研究站所设立的40块永久性样地,比较了群落自然演替13a的赤松种群特征以及林内灌草多样性指数,并分析了虫口密度与赤松林分特征的关系。结果表明,13a自然生长,赤松种群的径级分布和高度结构出现显著变化。赤松种群中占总数60%的林木径级为5cm < DBH ≤ 25cm,比1996年高51%;而约占67%的赤松个体高度在2m到10m之间,比1996年高57%。同时种群密度从1996年的平均超过13000株/hm²降到了2008年的平均2377株/hm²。赤松林内灌草Shannon多样性指数(H)和均匀度指数(JS)分别为2.50和0.79,分别低于1996年的(H)2.69和(JS)0.85,暗示赤松纯林生物多样性有降低的趋势。昆嵛山鳃扁叶蜂的虫口密度与赤松林分的郁闭度和赤松分布的海拔高度呈极显著相关关系,相关系数分别为R=0.931,P=0.002和R=0.924,P=0.003;与林分密度(R=0.780,P=0.038)、林木胸径(R=0.816,P=0.025)呈显著相关关系,而与树高以及树龄关系不显著。昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度的分布格局似乎非常符合“资源集中”假说。

关键词:昆嵛山鳃扁叶蜂;赤松种群;虫口密度;郁闭度;林分密度

Impact of the stand characteristics of *Pinus densiflora* pure forests on the infestations of *Cephalcia kunyushanica* in Kunyushan region

SUN Zhiqiang^{1,2}, ZHANG Xingyao^{2,3}, LIN Lin^{2,3}, LIANG Jun^{2,3}, ZHANG Yingjun^{3,4}, YU Shandong^{3,4}, YANG Xiaoyan^{3,4}

1 *Paulownia Research and Development Center, Chinese Academy of Forestry, Zhengzhou 450003, China*

2 *The Key Laboratory of Forest Protection of China State Forestry Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China*

3 *Kunyushan Forest Ecosystem Research Station, Yantai 264100, China*

4 *Kunyushan Forest Farm, Yantai 264100, China*

Abstract: The objective of this study is to investigate where the infestation of *Cephalcia kunyushanica* most likely occurs at different stand characteristics and geographic locations of *Pinus densiflora* forest communities in Kunyushan region. Using measurements from 40 permanent sample plots within *P. densiflora* forests in Kunyushan Forest Farm, we analyzed the variation of the larval density of *Cephalcia kunyushanica* with the stand characteristics of forest communities and the diversity of shrubs and grasses as quantified Shannon diversity index (H) and evenness index (JS) in those forests from 1996 to 2008. We found that 60% of trees have the diameter at breast height (DBH) between 5 cm and 25 cm in 2008, about 51% higher than that in 1996, and 67% of the trees have tree height between 2m and 10 m in 2008, about 57% higher than that in 1996. However the mean tree number density decreased from 13000 trees/hm² in 1996 to 2377 trees/hm² in 2008. Both H and JS of the shrubs and grasses within the forests decreased from 2.69 and 0.85 in 1996 to 2.5 and 0.79, respectively; suggesting a decline in diversity in those forest communities. It was found that the larval density of *C. kunyushanica* is significantly correlated with the canopy cover ($R = 0.931, P < 0.005$), elevation of the forests ($R = 0.924, P < 0.005$),

基金项目:国家林业局基础资助项目(2006-458);国家“十一五”科技支撑资助项目(2006BAD08A12)

收稿日期:2009-08-31; **修订日期:**2009-10-22

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

tree number density ($R = 0.780, P < 0.05$) , DBH of the trees ($R = 0.816, P = 0.025$). The spatial pattern of *C. kunyushanica* larval distribution seems to be consistent with the “resource concentration” hypothesis.

Key Words: *Cephalcia kunyushanica*, *Pinus densiflora* population, larval density, canopy cover, tree number density

最近几十年,世界各国天然林管理及治理的目标向可持续产出、多用途的价值取向发展,尤其是近期倡导的天然林生态治理,其核心是如何平衡森林的生态价值与社会价值,即森林的经济与非经济价值^[1-2]。在这一理念指导下,人们提出效法自然干扰的生态治理策略,这项策略试图调整由人为引起的森林结构与功能的变化向更接近自然演化的过程转变^[3-4]。在景观和林分水平上效法自然的生态治理必须要了解治理区域森林的动态演化规律以及各种自然干扰在这种演化规律中的作用,通过模仿“有益的”干扰进而影响森林系统在空间结构上以及时间上的变化,进而朝着健康和可持续的方向发展^[1,5-6]。

作为天然林生态系统固有的组成部分,原生的植食性昆虫、树木病原与寄主处于平衡状态,因而对天然林系统来说就是自然和有益的元素;这种朴素的观点逐渐成为北美森林治理的哲学理念^[7]。可以认为,这些昆虫、病原与寄主在长期的协同进化中形成了一种互惠的机制,即昆虫或病原通过取食、寄生寄主同时不造成毁灭性为害以延续自身种群,并通过这种为害对寄主种群密度等数量特征进行调整。Hansen 和 Goheen^[8]用针层孔菌 *Phellinus weiri* 作为植病系统的一个模型,分析了根腐病原真菌对针叶林生态系统的影响。从森林病害发生过程的观点出发,认为树木个体和生态系统与各种病原之间存在一种准平衡模式(quasi-equilibrium),病害能够与不同的干扰因子以及不同环境特征互作,从而在时空变化中造成镶嵌型林隙和斑块的产生。通过改变树木间的空间关系,病害能够减缓资源流动、改变林分动态、重新调整或定向演替廊道(通路)并降低或提高生态系统适应性^[9-11]。

在这种观点指导下,人们对天然林中病虫害的发生与为害在不同层面上逐渐形成新的认识。通常对这些病害、虫害及其他小尺度干扰的评估都建立在判断它们对木材生产影响的基础上。树木死亡率高通常意味着木材产量的减少。因此,人们对森林中病虫生物灾害的看法历来都是负面的^[7]。但是有些学者认为,在森林生态系统治理中,与其它生态事件如林火一样,在天然林动态发展的特定时期,导致森林死亡的昆虫和病害有其有益的生态功能^[4]。

我国山东昆嵛山地处暖温带季风型气候区,在中国植被的区划中,属暖温带落叶阔叶林区域—暖温带落叶阔叶林地带—南部落叶栎林地带—胶东丘陵栽培植被—赤松麻栎林区。昆嵛山林场是我国在该地理带内分布面积最大、保护最完整的地带性森林生态系统,为我国生物地理区的最好代表群落。森林植被中,天然次生赤松(*Pinus densiflora*)是最主要的针叶林之一,人工黑松林(*Pinus thunbergii*)、落叶松林(*Larix gmelinii*)也有较大面积分布。赤松在世界和我国分布狭窄,山东半岛为其原生地^[12]。昆嵛山天然林在20世纪70年代中期受到松毛虫(*Dendrolimus spectabilis*)、松干蚧(*Matsucoccus matsumurae*)的严重危害而大量死亡,随后上述两种害虫的种群密度逐渐下降,到1981年达到较低水平,已基本不形成危害^[13]。随着虫害减轻,赤松又逐渐得以恢复。由于尽可能减少了人为干扰的影响,昆嵛山天然林从那时到现在一直处于自然演替状态^[14-16];截至目前,昆嵛山赤松天然林已有近30a未暴发严重的病虫灾害^[13,17]。昆嵛山赤松的自然生长状态为研究天然林演替过程及与病虫害暴发的关系提供了理想的场所。为此,国家林业局于2006年在昆嵛山建立了我国目前唯一的以森林有害生物调控机理研究为目标的生态定位研究站,并根据昆嵛山的生态系统结构、功能及其环境特点,设置了永久性样地40块,包括不同立地条件的20个样地和不同林分结构的20个样地。

我国对原生的昆虫、病原等在天然林中发挥的生态功能的研究很少报道。通过调查,发现昆嵛山腮扁叶蜂(*Cephalcia kunyushanica*)与寄主赤松、红松(*Pinus koraiensis*)等构成的食叶害虫-寄主系统是开展食叶害虫如何发挥生态功能的一个理想的模板。

昆嵛山腮扁叶蜂,属膜翅目(Hymenoptera)、扁叶蜂科(Pamphiliidae),是1983年首次发现于山东昆嵛山,

并且仅知分布于昆嵛山^[18-19]。它的主要寄主是赤松、红松,当林内虫口密度高时亦取食黑松、樟子松(*P. sylvestris var. mongolica*)和华山松(*Pinus armandi*)。昆嵛山鳃扁叶蜂在昆嵛山1a发生1代,以老熟幼虫入土做土室越夏越冬。每年4月末至6月上旬为蛹期。5月下旬至6月下旬成虫产卵。6月上旬至7月上旬为幼虫孵化期。8月中旬幼虫开始下树,9月上旬幼虫全部下树。幼虫4—5龄,为害期为50—60d,老熟幼虫越夏越冬230—250d,蛹期15—25d。昆嵛山鳃扁叶蜂主要以成虫寻找寄主完成扩散,幼虫孵化后在叶簇基部吐丝结网形成虫巢,一般2—3个虫巢并连在一起;幼虫在虫巢内取食完成幼虫发育阶段,自然扩散能力很弱^[20-21]。昆嵛山鳃扁叶蜂的被害树重者濒于死亡,轻者树冠枯黄,严重影响树木生长^[21]。

深刻了解天然林中原生的昆虫和病原的发生发展规律,是进一步开展病虫害预测预报和开展生态控制^[22],同时也是在林分水平上效法自然的生态治理必须要了解的基础^[1,5-6]。为此,本文依托昆嵛山森林生态定位研究站所设立的40块永久性样地,开展了赤松种群特征、林分特征与昆嵛山鳃扁叶蜂发生特点的调查,研究结果对进一步开展昆嵛山森林演替过程中昆嵛山鳃扁叶蜂对赤松种群的干扰功能作用的研究,以及更好地开展赤松天然林的长期管理、发挥昆嵛山天然林的生态功能提供可供参考的理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况及样地设置

昆嵛山林场地处山东半岛东端(121°41'34"—121°48'04"E,37°11'50"—37°17'22"N),总面积超过15416.5 hm²,属暖温带落叶阔叶林区,主要植物群落有:赤松天然林1546.3 hm²;针阔混交林面积为2308.7 hm²;栎类落叶阔叶林348.6 hm²;灌草丛、草甸分布面积83.6 hm²;是赤松在山东半岛的最集中分布地。气候温和,受暖温带季风气候的影响,无霜期达200—220d,年均温11.8℃,年降水量800—1000mm。赤松在该地区从山麓一直到海拔800m左右都有分布,并与落叶栎林共同组成该地区的地带性天然次生森林植被。根据昆嵛山的生态系统结构、功能及其环境特点,设置永久性样地40块,每个样地面积30m×30m,样地保护带宽度为30m。样地用GPS定位,同时记录坡度、坡向、海拔等指标,并在样地四角及边线中点用水泥桩作永久性固定标志。

根据昆嵛山鳃扁叶蜂的发生情况,选取了昆嵛山林场的一分场和三分场的部分赤松纯林样地开展了调查,样地的基本信息参见表1。一分场和三分场均位于昆嵛山自然保护区内,一分场经营面积962.3 hm²,有林地面积777.1 hm²,其中针叶林面积257.9 hm²,阔叶林0.5 hm²,针阔混交林518.7 hm²。针叶林以赤松为主,有部分黑松、落叶松、红松;阔叶树以麻栎(*Quercus acutissima*)为主,其他阔叶树种有水榆华楸(*Sorbus alnifolia*)、白檀(*Symplocos paniculata*)、圆叶鼠李(*Rhamnus globosa*)等。林木起源为天然林,林木覆盖率为81%。三分场经营面积935.2 hm²,林业用地面积790.9 hm²,其中针叶林面积453.4 hm²,阔叶林48.8 hm²,针阔混交林288.7 hm²。针叶林以赤松为主,落叶松分布面积次之;阔叶树主要以麻栎、白檀、水榆华楸、鼠李、胡颓子(*Elaeagnus pungens*)为主。三分场树木引种比较成功,但是主要也是以天然林为主,林木覆盖率为84.6%。

表1 赤松纯林样地详细信息

Table 1 Distribution and details of *P. densiflora* pure forest sites

标准地号 Plot	地名 Location	经纬度		海拔/m Elevation	坡度/(°) Gradient	坡向 Slope aspect	优势树种 Dominant tree species	林分类型 Stand type
		Latitude N	Longitude E					
1	一分场	37°16'39.3"	121°45'57.5"	179	45	东南	赤松	纯林
6	一分场	37°15'48.6"	121°45'33.8"	375	35	东	<i>Pinus densiflora</i>	Pure forest
18	三分场	37°16'23.2"	121°43'34.9"	355	26.5	东南		
27	三分场	37°15'35.4"	121°43'31.4"	426	24.5	东北		
34	六分场	37°16'31.6"	121°40'44.2"	110	11.9	北		
35	三分场	37°16'36.5"	121°40'50.7"	129	22	东南		
39	三分场	37°15'16.0"	121°45'27.4"	659	14.4	东南		

1.2 赤松种群的数量特征调查

2008 年 8 月在上述样地中对胸径 $\geq 5\text{ cm}$ 的树木个体按顺序标号并分别钉上标牌。记录每株标牌树木的种名, 测量每株树木的树高、胸径、基径、枝下高; 同时逐一记录样地内林下所有胸径 $< 5\text{ cm}$ 、干高 $\geq 0.5\text{ m}$ 的更新苗种名及其数量。根据样地的地形地貌特点, 采取对角线或折线法调查郁闭度。

1.3 赤松林下灌草层的物种多样性调查

2008 年 8 月在上述样地中的四角及对角线交叉点(即样地中心)分别设置 5 个 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$ 的灌木样方、在每个灌木样方中设置 1 个 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$ 草本植物样方, 记录灌木层和草本层的物种名、株数或多度、覆盖度和高度。剔除样方中频度 $< 5\%$ 、盖度 $< 5\%$ 的偶见种^[23]。

以重要值代替个体数, 计算天然赤松林下灌草层的 Shannon 多样性指数(H)和均匀度指数(JS)。

$$H = - \sum P_i \ln P_i$$

$$JS = H / \ln s$$

式中, P_i 为第 i 个物种的重要值, s 为物种数目。

重要值(P) = 相对密度(%) + 相对盖度(%) + 相对频度(%)^[24]

相对频度(%) = $100 \times$ 某个种在统计样方中出现的次数/所有种出现的总次数

相对密度(%) = $100 \times$ 某个种的株数/样方内所有种的总株数

1.4 株虫口密度调查

利用昆嵛山鳃扁叶蜂幼虫在叶簇基部吐丝结网形成虫巢的特性^[19], 于 2008 年 8 月上旬利用高枝剪剪取样枝, 观察虫巢的结构, 统计虫巢内幼虫数目。经过统计发现, 虫巢是由 2—4 头幼虫分别筑巢汇集一处形成一个明显的较大的虫巢; 然后我们采用目测和望远镜结合的方法, 对样地内每株赤松树上的虫巢进行计数, 平均株虫口密度按照株虫巢个数的 3 倍计算。

1.5 数据处理

与王仁卿等 1996 年的数据^[14]进行比较, 绘制 13a 自然演替后天然赤松种群的径级分布变化、高度结构变化直方图。

用 SPSS 软件(13.0 版)对昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松林分密度、林分郁闭度及赤松在昆嵛山分布的坡度、坡向和海拔高度等的相关关系进行分析和双尾显著性检验。用 Excel 计算 Shannon 多样性指数(H)、均匀度指数(JS)和重要值(P), 并绘图。

2 结果与分析

2.1 昆嵛山森林群落演替 13a 天然赤松种群数量特征比较

种群的径级分布(图 1)中, 1996 年时赤松种群幼苗($H \leq 1.3\text{ m}$)数量极多, 幼树($H > 1.3\text{ m}, DBH \leq 5\text{ cm}$)数量较多, 两者比例之和约为 92%; 林木($5\text{ cm} < DBH \leq 33\text{ cm}$)和大树($DBH > 33\text{ cm}$)数量较少, 表明种群正处于增长期的特征。显然, 当时的赤松种群处于林分萌生阶段^[25]。经过 13a 自然生长, 幼树($DBH \leq 5\text{ cm}$)只占调查总株数的 40.1%, 占总数 59.9% 的林木($5\text{ cm} < DBH \leq 40\text{ cm}$)处于旺盛生长阶段(图 1)。同时, 种群密度从 1996 年的超过 13000 株/ hm^2 降到了 2008 年的 2377 株/ hm^2 。这一数据表明在 13a 演替过程中, 赤松纯林通过自发的种内竞争, 淘汰了绝大部分幼树。因此, 目前的赤松种群仍然处于演替的茎干互斥阶段^[25]。

种群的高度结构出现显著变化(图 2)。1996 年幼苗($H \leq 2\text{ m}$)的比例高达 90%, 其数量极多而死亡率很高, 这可能与幼苗在林下光照条件得不到满足有关。幼树进入主林层后, 因光照条件得到改善而死亡率降低。高度结构的整体趋势显示种群对下层空间的利用较为充分, 种群具有明显的增长趋势。2008 年树高 $\leq 2\text{ m}$ 的树木个体仅占 28.6%、 $\geq 10\text{ m}$ 的树木个体占总数的 3.7% (而 1996 年的样地中没有超过 10 m 的赤松个体), 约占 67% 的赤松个体高度在 2 m 到 10 m 之间。整体高度结构近似正态分布。

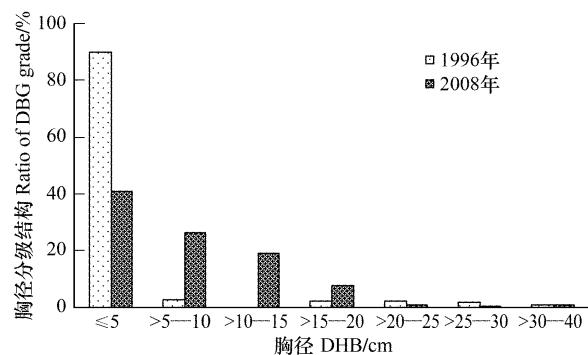


图1 赤松种群径级结构自然演替13a的比较

Fig. 1 Comparison of the DBH structure of *P. densiflora* after a 13-year succession

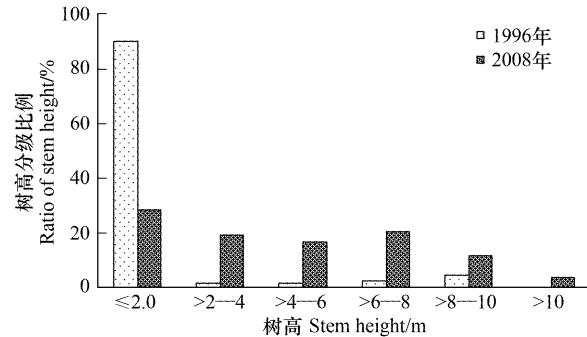


图2 赤松种群树高结构自然演替13a的比较

Fig. 2 Comparison of the stem height structure of *P. densiflora* after a 13-year succession

2.2 昆嵛山森林13a演替天然赤松林与人工黑松林的灌草层物种多样性比较

对昆嵛山天然赤松林的灌草层物种多样性调查表明(表2),经过13a自然演替,赤松林下的灌木和草本种类已经发生根本性的变化。1996年调查赤松林下有24种灌草,其中仅有6种灌木(山合欢 *Albizia kalkora*、郁李 *Prunus japonica*、花木蓝 *Indigofera kirilowii*、木防己 *Cocculus trilobus*、胡枝子 *Lespedeza bicolor*、野花椒

表2 昆嵛山森林演替13a天然赤松林下灌草层物种多样性动态

Table 2 Dynamic of species diversity of shrubs and herbs after a 13-year succession in *P. densiflora* forest

种类 Species	天然赤松林 <i>P. densiflora</i> forest			
	密度 Density	盖度 Coverage	频度 Frequency	重要值 Important value
胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	9	8	7	0.18
大油芒 <i>Spodiopogon sibiricus</i>	64	17	6	0.45
地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	22	3	7	0.18
羊胡草 <i>Eriophorum russeolum</i>	46	9	7	0.32
花木蓝 <i>Indigofera Kirilowii</i>	13	4	5	0.13
麻栎 <i>Quercus acutissima</i>	8	14	5	0.23
郁李 <i>Prunus japonica</i>	4	6	6	0.14
野山椒 <i>Zanthoxylum simulans</i>	4	3	5	0.10
盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>	4	6	3	0.11
狭叶珍珠菜 <i>Lysimachia pentapetala</i>	19	3	3	0.13
蕨 <i>Pteridium aquilinum</i>	42	2	3	0.19
山合欢 <i>Albizia kalkora</i>	2	2	5	0.08
扁担木 <i>Radix grewiae bilobae</i>	2	1	5	0.07
白檀 <i>Symplocos paniculata</i>	3	7	4	0.12
木防己 <i>Cocculus trilobus</i>	4	1	3	0.05
悬钩子 <i>Rosa rubus</i>	2	2	4	0.07
粘鱼须 <i>Rhizoma seu Folium Smilacis</i>	2	1	2	0.04
隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	16	1	4	0.11
卫矛 <i>Euonymus europaeus</i>	1	1	3	0.04
三桠乌药 <i>Lindera obtusiloba</i>	1	1	3	0.04
水榆花楸 <i>Sorbus alnifolia</i>	1	2	1	0.04
小米空心木 <i>Stephanandra incisa</i>	1	1	2	0.04
草沙蚕 <i>Tripogon chinensis</i>	17	1	1	0.08
野竹兰 <i>Epipactis helleborine</i>	4	1	2	0.04
物种多样性指数 Shannon diversity index (<i>H</i>)			2.5009 < 2.6875 *	
物种均匀度指数 Evenness index (JS)			0.7869 < 0.8456 *	

* 均为1996年数据^[14]

Zanthoxylum simulans),其它18种均为草本;2008年调查赤松林内灌草共计23种,其中草本只有7种、而灌木共计16种。1996年时出现的18种草本植物在2008年调查均消失,或因其频度或盖度太小在数据处理时被删除。Shannon多样性指数(H)和均匀度指数(JS)分别为2.5009和0.7869,分别小于1996年的Shannon多样性指数(H)2.6875和均匀度指数(JS)0.8465,暗示赤松纯林的物种多样性有降低的趋势。

导致赤松林内物种发生根本变化的原因在于,1996年的赤松林尚处于林分萌生阶段,树高小于2m的树木占林地总树木的90%,因此林内光照充足,致使喜光性草本植物繁衍茂盛;随着树高增加,林内光照条件不能满足喜光性草本的需要,导致这些草本植物逐渐消亡,取而代之的是一些耐荫性种类,如地榆 *Sanguisorba officinalis* 和厥 *Pteridium aquilinum*、等。

2.3 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松种群结构及其分布的关系

表3所示为昆嵛山鳃扁叶蜂在不同林地内的虫口密度调查结果,同时显示了不同样地赤松林分密度、郁闭度、胸径和树高等林分指标。虫口密度最高的6号样地和39号样地分别是半阴和半阳坡,而虫口密度最少的样地在阴坡和阳坡都有分布。方差分析表明,种群虫口密度与样地所处的坡度、坡向等关系不显著(数据未显示)。

表3 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度、赤松林分指标的调查结果

Table 3 Investigation data of *C. kunyushanica* larval density and *P. densiflora* stand indexes

标准地号 Plot	虫口密度 /(larvae/tree)	林分密度 /(tree/hm ²)	林龄 /a	郁闭度 Canopy cover	平均树高 Average stem height/m	平均胸径 Average DBH /cm
1	5	1051	45	0.38	7.19	10.3
6	118	1750	31	0.9	7.91	11.3
18	58	2324	32	0.71	6.64	11.4
27	62	1747	31	0.6	7.19	10.6
34	0	798	28	0.27	3.40	7.6
35	6	1434	33	0.55	5.4	10.2
39	135	2664	30	0.88	7.43	12.9

相关关系分析表明,昆嵛山鳃扁叶蜂的发生与赤松林分特征与分布海拔有着密切的关系,海拔分布高的林分以及那些郁闭度高的和密度高的林分内发生严重。

昆嵛山鳃扁叶蜂的虫口密度与赤松林分的郁闭度呈极显著相关关系(图3),两者之间Person相关系数(R)达到0.924($P=0.003$)(表4)。

昆嵛山鳃扁叶蜂的虫口密度与赤松分布的海拔也呈极显著相关关系(图4),两者之间Person相关系数(R)达到0.931($P=0.002$)(表4)。

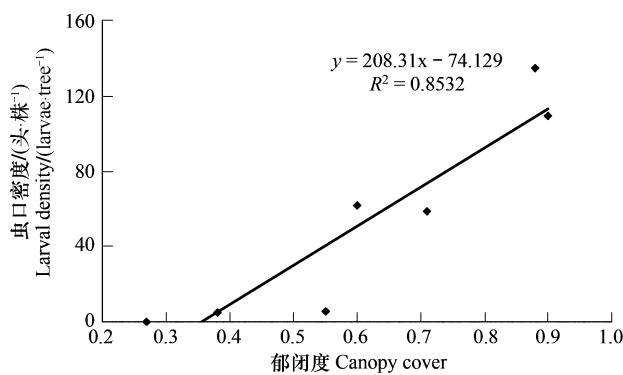


图3 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松林分郁闭度的关系
Fig.3 Correlations between *C. kunyushanica* larval density and *P. densiflora* canopy cover

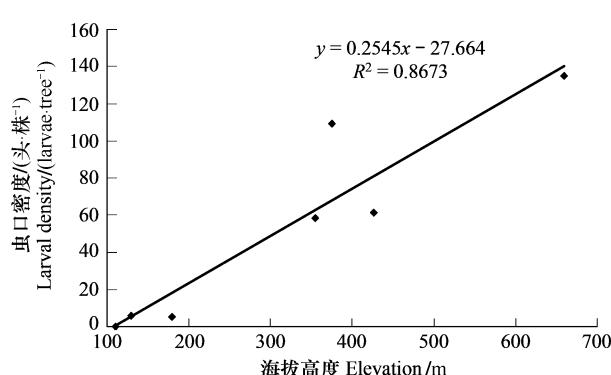


图4 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松分布海拔的关系
Fig.4 Correlations between *C. kunyushanica* larval density and elevation of *P. densiflora* forest

同时,分析还表明,虫口密度与赤松林分密度之间呈显著相关关系($R = 0.780, P = 0.038$),并且与赤松胸径也呈显著相关关系(图5,表4);而虫口密度与树高以及树龄关系不显著(表3)。分析还发现林分郁闭度与林分密度之间相关关系显著($R = 0.795, P = 0.033$;表3),并且与胸径之间表现出极显著相关关系($R = 0.876, P = 0.01$;表3)。

以上结果说明虫口密度在昆嵛山随着赤松分布海拔高度的增高呈线形增加,同时随着林分郁闭度的升高,林内虫口密度随之增高。例如,虫口密度最少的2个赤松纯林位于1分场的1号样地和六分场的34号样地,地处海拔110m至179m之间,郁闭度分别为0.38和0.27,平均株虫口密度分别为5.08头和0头幼虫;各样地内分别只有62株和46株胸径超过5cm的树木个体;表明在昆嵛山,目前赤松林分密度显著地决定了林分的郁闭度。郁闭度最高的林分分布在1分场的6号样地(郁闭度0.90)和三分场的39号样地(郁闭度0.90)附近,海拔分别位于375m和659m,平均株虫口密度分别达到118头/株和134头/株。其它的林分郁闭度在0.55—0.71,平均株虫口密度在6—62头/株。这种虫口密度分布格局似乎非常复合“资源集中”假说,即植食昆虫能够发现并较多地定居在寄主丰富和集中的林间内缀块的趋向性^[26]。

表4 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松林分指标的相关关系显著性检验
Table 4 Significance test of relations between *C. kunyushanica* larval density and *P. densiflora* stand indexes

	海拔 Elevation	郁闭度 Canopy cover	密度 Stand density	胸径 DBH	树高 Stem height	树龄 Stand age
虫口密度 Larval density	Person 相关系数 Person correlation	0.931 **	0.924 **	0.780 *	0.816 *	0.687
	显著性检验 Sig. (2-tailed)	0.002	0.003	0.039	0.025	0.088

* * 相关关系极显著水平 $P = 0.01$; * 相关关系显著水平 $P = 0.05$; 样本数量 $n = 7$

3 讨论

目前国际上普遍接受的关于天然林动态变化阶段的划分是Oliver和Larson^[25]提出的,他们将天然林的动态变化分为4个阶段,分别是:林分萌生阶段、茎干互斥阶段、林下再萌生阶段和老熟生长阶段。同时将森林演替分为由于树木本身或生态系统的原因引发的树木个体死亡导致的自发演替和由来自树木或系统外部干扰引起的异发演替。火、风暴、冰冻灾害、病虫害和采伐等自然与人为干扰造成异发演替^[24]。昆嵛山森林自然演替13a的结果表明,1996年时赤松种群幼苗($H \leq 1.3m$)以及($H > 1.3m, DBH \leq 5cm$)约为92%;到目前占总数59.9%的林木径级为 $5cm < DBH \leq 25cm$,表明种群处于旺盛生长阶段(图1)。同时,种群密度从1996年的超过13000株/ hm^2 降到了2008年的2377株/ hm^2 。目前约占67%的赤松个体高度在2 m到10 m之间。表明赤松种群已经从林分萌生阶段进入茎干互斥阶段。

万慧霖等^[27]通过对庐山地带性植被常绿阔叶林群落演替50a的研究证实,在群落发展演替这个过程中,自疏过程一直在群落中进行。自疏现象是伴随着群落的演替和发展而出现的,随着群落的发展,初生植物越来越大,植株越来越少,整个群落形成大植株少,而小植株多的倒J形格局。在庐山常绿阔叶林中,胸径级为5—10cm的植株死亡株数最多,死亡率也最高,其次是10—15cm的植株的死亡率,即植株处于小乔木阶段更容易死亡。本文的研究显示出了同样的现象。

本文研究结果还显示,经过13a自然演替,赤松林下的灌木和草本种类已经发生根本性的变化。2008年

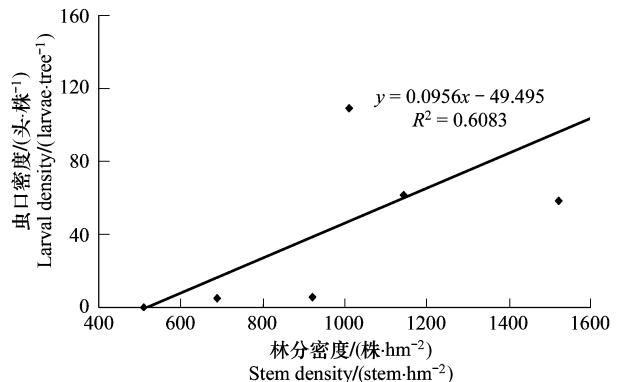


图5 昆嵛山鳃扁叶蜂虫口密度与赤松林分密度的关系

Fig.5 Correlations between *C. kunyushanica* larval density and *P. densiflora* stand density

调查赤松林内灌草共计23种,其中草本只有7种;1996年时出现的18种草本植物在2008年调查时均未发现。物种Shannon多样性指数(H)和均匀度指数(JS)分别为2.5009和0.7869,分别小于1996年的Shannon多样性指数(H)2.6875和均匀度指数(JS)0.8465,暗示赤松纯林的物种多样性有降低的趋势。随着赤松林内物种的改变和物种多样性的降低,特别是随着平均树高的不断增加,林分上层对光利用的竞争加强,林内自疏过程的作用会逐渐降低,同时,随着赤松纯林的物种多样性降低的趋势,系统的稳定性有可能随之降低^[28-29]。当种群自发调节密度的能力降低时,来自种群外部的干扰作用会逐渐加强。昆嵛山天然林人为干扰因素小,因此,随着群落演替的进一步发展,昆虫和病原有可能成为种群结构调整的重要因子^[30]。研究显示,病原及昆虫的干扰强度虽然小,但频率高,其主要效果是创造小的林冠空隙(林窗),时间间隔20—200a、大小在0.0004—0.1135 hm²^[31]。许多研究已经证实林分密度是影响病虫害暴发的很重要的因子^[32-35];本文的研究结果不但证实了昆嵛山鳃扁叶蜂的发生与林分密度有关,而且与林分的郁闭度关系更加紧密。有研究表明,食叶害虫是控制林分拥挤、减轻压力并起到“间伐”效果的重要因素^[36]。对昆嵛山赤松种群而言,高密度、高郁闭度的林分内鳃扁叶蜂种群数量高究竟是巧合还是赤松种群密度需要调整的信号?进一步的,昆嵛山鳃扁叶蜂如何控制、调整高密度赤松林分的拥挤,如何起到“间伐”效果是需要更多的证据的。

昆嵛山鳃扁叶蜂的虫口密度与赤松林分的郁闭度、密度、林木胸径以及赤松分布的海拔高度等呈显著相关关系。其中,虫口密度与海拔和林分郁闭度均呈极显著相关关系,说明虫口密度在昆嵛山随着赤松分布海拔高度的增高呈线形增加,同时随着林分郁闭度的升高,林内虫口密度随之增高。这一结论与杨隽等^[21]的以观察为依据的结论在有些方面有较大的出入,杨隽等认为“昆嵛山腮扁叶蜂在昆嵛山一般发生在海拔150—500m的松林,山坡下比山坡上受害严重;林缘、林中空地周围及郁闭度较低的林分发生较轻...”^[21]。造成这种不同结论的主要原因可能在于前期的调查范围过于狭窄(仅限于三分场红松纯林),不能真正反映整个昆嵛山上腮扁叶蜂的实际发生情况;而我们的调查样地遍布昆嵛山林场的各个分场,并分布于不同海拔、位于不同的立地条件和林分组成中,因而能较真实地反映昆嵛山腮扁叶蜂发生的整体状况。

本调查发现寄主赤松越是集中的林分,昆嵛山腮扁叶蜂的虫口密度越高,暗示了腮扁叶蜂成虫搜寻寄主的倾向性,即雌虫多选择在林分密度高、郁闭度高的赤松林内产卵。观察发现,腮扁叶蜂(*Cephalcia* spp.)幼虫的自然扩散能力很弱^[37],幼虫从孵化到成熟仅在雌虫为其选择的松枝上完成整个发育过程,因此,昆嵛山腮扁叶蜂的自然扩散主要依靠成虫对寄主的选择;从这一点看,昆嵛山腮扁叶蜂的习性与小蠹虫的行为习性有些相似^[38],因而,解释影响小蠹虫暴发的“资源集中”假说对解释昆嵛山腮扁叶蜂的虫口密度与赤松的关系是合适的^[26]。

研究还观察到,真正因昆嵛山腮扁叶蜂为害致死的赤松数量在林间所占的比例不高、尤其是胸径≥5cm的大树;许多因该虫为害导致树势衰弱的树木受小蠹虫和天牛为害严重,而且寄主树木多因此而死亡,但树势强的健康树木上未发现小蠹虫和天牛。研究显示,小蠹虫的出现在某些情况下是林分危机的指示物^[39-40]。因此,昆嵛山腮扁叶蜂持续为害后赤松林内病虫种类的变化以及由此引发的林分结构的变化、进而影响整个群落演替方向的功能作用值得深入研究,这对未来昆嵛山天然林的保护和管理具有指导意义。

致谢:致谢:昆嵛山林场王尚俊、刘鲁军等协助中国林科院与西南林学院联合培养的研究生吴志芳收集样地数据和调查虫口密度,中国林科院研究生朱彦鹏对部分数据进行处理。

References:

- [1] Kimmins J P H. Emulating natural forest disturbance: what does this mean? // Perera A H, Buse L J, Weber M G, eds. Emulating Natural Forest landscape Disturbances: Concepts and Applications. New York: Columbia University Press, 2004: 315.
- [2] Wang Y T, Guo W H, Liu J, Wang S J, Wang Q, Wang R Q. Value of ecosystem services of Kunyu Mountain Natural Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 523-531.
- [3] Hunter M L. Wildlife, Forests, and Forestry: Principles of managing Forests for Biological diversity. New Jersey: Englewood Cliffs, Prentice Hall Career & Technology, 1990, 370.

- [4] Attiwill P M. The disturbance of forest ecosystem: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management (Países Bajos)*, 1994, 63(2/3) : 247-300.
- [5] Editorial Committee of *Forest in Shandong*. *Forest in Shandong*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1986 : 266.
- [6] Bergeron Y, Harvey B, Leduc A, Joyal C. Forest management guidelines based on natural disturbance dynamic: stand and forest-level considerations. *Forestry Chronicle*, 1990, 75(2) : 49-54.
- [7] Hunter M L. *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystem*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999 : 698.
- [8] Lundquist J E, Ward J P. Impacts of diseases and other disturbance on non-timber forest resources: A case study involving small mammals // Lundquist J E, Hamelin R C, eds. *Forest Pathology: from gene to landscape*. St. Paul, Minnesota: APS Press, 2009 : 105-112.
- [9] Hansen S E, Goheen E M. *Phellinus weiri* and other native root pathogens as determinants of forest structure and process in western North America 1. *Annual Review of Phytopathology*, 2000, 38 : 515-539.
- [10] Wargo P. Disturbance in forest ecosystems caused by pathogens and insects // Eskew L G. (comp.), *Proceedings of the 1995 Silviculture Workshop, Forest health through silviculture*. New Mexico: USDA Forest Service General Technological Report RM-GTR-267, 1995, 246.
- [11] Hagle S K, Schwandt J W, Johnson T L, Kegley S, Randall C B, Taylor J, Lockman I B, Sturdevant N, Marsden M. Successional functions of pathogens and insects. *Eco-region sections M332a and M333d in northern Idaho and western Montana*, 2000, 1(1) : 1-10.
- [12] Simberloff D. Management of boreal forest biodiversity: A view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research Supplies*, 2001, 3 : 105-118.
- [13] Averill R D. Disturbance processes and ecosystem management. www.fs.fed.us/research/publications/disturb.htm, 1997.
- [14] Wang R Q, Zhang S P, Zhang Z G, Zhu J G, Lu Y P. The natural *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. population in the Mountain Kunyu: Quantitative characteristics and regenerative dynamics. *Chinese Journal of Ecology*, 2000, 19(3) : 61-65.
- [15] Wang R Q, Zhou G Y. Natural regeneration and developing prospects of Japanese red pine forest in Mountain Kunyu. *Chinese Journal of Ecology*, 1989, 8 (2) : 18-22.
- [16] Wang X C, Li C S. An investigation on regeneration of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. on fell site. *Shandong Forestry Science and Technology*, 1992, (1) : 71-73.
- [17] Du N, Wang Q, Guo W H, Wang R Q. Ecological characteristics of typical plant communities in Kunyu Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(2) : 151-158.
- [18] Xiao G R. Four new species of sawflies from China (Hymenoptera, Symphyta, Pamphiliidae, Tenthredinidae). *Forest Research*, 1990, 3(6) : 548-552.
- [19] Xiao G R. Sawflies from China (Hymenoptera, Tenthredinidae). Beijing: Chinese Forestry Press, 2002 : 216.
- [20] Wang C Z, Wang J G, Yang J, Liu D L, Shao L S, Yu P H, Li Y X, Feng H C. Biological characteristics of *Cephalcia kunyushanica* Xiao. *Forest Pest and Disease*, 2000, 19(4) : 20-22.
- [21] Yang J, Shao L S, Liu D L, Yu P H, Li K Y, Xie B Z, Li M Q, Yu C F. Biological habit and prevention practice of *Cephalcia kunyushanica* in Kunyu Mountain. *Shandong Forest Science and Technology*, 2001, (3) : 41-44.
- [22] Liang J, Zhang X Y. Biological control of forest pest. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(4) : 168-176.
- [23] Wu D Q, Du N, Wang W, Zhai W, Wang Y F, Wang R Q, Zhang Z G. Quantitative analysis of structure and biodiversity of shrub layer and herbage layer under forest community at Kunyu Mountain. *Journal of Shandong University*, 2007, 42(1) : 83-88.
- [24] Mueller D, Ellenberg H. Principle and Method of Vegetation Ecology. Translated by Bao X C. Beijing: Science Press, 1986 : 26-139.
- [25] Oliver C D, Larson B C. Forest Stand Dynamics. New York: John Wiley & Sons, 1996 : 520.
- [26] Root R B. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 1973, 43(1) : 95-124.
- [27] Wan H L, Feng Z W. Species composition and succession trend of evergreen broad-leaved forest in Lushan Mounta in Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (3) : 1147-1157.
- [28] McNaughton S J. Diversity and Stability. *Nature*, 1988, 333(6170) : 204-205.
- [29] Glowka L, Burhenne-Guilmin F, Syngle H, McNeely J A, Gundling L. A Guide to the Convention on Biological Diversity. Cambridge: The Burlington Press, 1994: xii + 161.
- [30] Zheng H Y, Xia N B. Forest Entomological Ecology. Beijing: Chinese Forestry Press, 1995 : 443.
- [31] Seymour R S, White A S, DeMaynadier P G. Natural disturbance regimes in northeastern North America- evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management*, 2002, 155(1/3) : 357-367.
- [32] Jakkila J, Pohtila E. Perkauksen vaikutus taimiston kehitykseen Lapissa. Effect of cleaning on development of sapling stands in Lapland (summary). *Folia Forestalia*, 1978, (360) : 27.

- [33] Miller F D, Stephen F M. Effects of competing vegetation on Nantucket pine tip moth (Lepidoptera: Tortricidae) infestation pine plantations in east Texas. *Environmental Entomology*, 1983, 21: 534-541.
- [34] Kareiva P. Influence of vegetation texture on herbivore populations: resource concentration and herbivore movement. In: Denno R F, McClure M S. Eds., *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. New York: Academic Press, 1983: 259-289.
- [35] Burdon J J, Wennström A, Ericson L, Müller W J, Morton R. Density-dependent mortality in *Pinus sylvestris* caused by the snow blight pathogen *Phacidium infestans*. *Oecologia*, 1992, 90(1): 74-79.
- [36] Schowalter T D. Rethinking insects: What would an ecosystem approach look like? *Conservation Biology in Practice*, 2001, 2(4): 10-16.
- [37] Luo Z J, Zhang L, Yang D M, Chen S, You L, Shen F F. Study on larval bio-ecology and control of *Cephalcia pinivora* (Hymenoptera: Pamphiliidae), *Forest Research*, 2008, 21(5): 686-692.
- [38] Baier P, Führer E, Kirisits T, Rosner S. Defence reaction of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratostoma polonica* in secondary pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management*, 2002, 159(1/2): 73-86.
- [39] Otrosina W J, White L W, Walkinshaw C H. *Heterobasidion annosum* and blue stain fungi in roots of longleaf pine are associated with increased mortality following prescribed burning. *Phytopathology*, 1995, 85: 1197 (Abstract).
- [40] Otrosina W J, Bannwart D, Roncadori R W. Root-infecting fungi associated with a decline of longleaf pine in the southeastern United States. *Plant and Soil*, 1999, 217(1/2): 145-150.

参考文献:

- [2] 王玉涛, 郭卫华, 刘建, 王淑军, 王琦, 王仁卿. 昆嵛山自然保护区生态系统服务功能价值评估. *生态学报*, 2009, 29(1): 523-531.
- [5] 《山东森林》编委会. 山东森林. 北京: 中国林业出版社, 1986: 266.
- [14] 王仁卿, 张淑萍, 张治国, 朱建中, 吕以璞. 昆嵛山天然赤松种群的数量特征及更新动态. *生态学杂志*, 2000, 19(3): 61-65.
- [15] 王仁卿, 周光裕. 山东半岛赤松林的天然更新及其发展前途的研究. *生态学杂志*, 1989, 8(2): 18-22.
- [16] 王希才, 李承水. 赤松林采伐迹地更新效果调查报告. *山东林业科技*, 1992, (1): 71-73.
- [17] 杜宁, 王琦, 郭卫华, 王仁卿. 昆嵛山典型植物群落生态学特性. *生态学杂志*, 2007, 26(2): 151-158.
- [18] 萧刚柔. 中国叶蜂四新种(膜翅目, 广腰亚目: 扁叶蜂科, 叶蜂科). *林业科学研究*, 1990, 3(6): 548-552.
- [19] 萧刚柔. 中国扁叶蜂: 膜翅目: 扁叶蜂科. 北京: 中国林业出版社, 2002: 216.
- [20] 王传珍, 王金刚, 杨隽, 刘德玲, 邵凌松, 于培湖, 刘艳雪, 逄焕臣. 昆嵛山腮扁叶蜂生物学特性研究. *森林病虫通讯*, 2000, 19(4): 20-22.
- [21] 杨隽, 邵凌松, 刘德玲, 于培湖, 李凯运, 解宝珍, 李梅芹, 于翠芳. 昆嵛山腮扁叶蜂生物学特性及防治技术研究. *山东林业科技*, 2001, (3): 41-44.
- [22] 梁军, 张星耀. 森林有害生物生态控制. *林业科学*, 2005, 41(4): 168-176.
- [23] 吴大千, 杜宁, 王炜, 翟雯, 王玉芳, 王仁卿, 张治国. 昆嵛山森林群落下灌草层结构与多样性研究. *山东大学学报(理学版)*, 2007, 42(1): 83-88.
- [24] Mueller D, H. Ellenberg. 鲍显诚等译. 植被生态学的目的和方法. 北京: 科学出版社, 1986: 328.
- [27] 万慧霖, 冯宗炜. 庐山常绿阔叶林物种组成及其演替趋势. *生态学报*, 2008, 28(3): 1147-1157.
- [30] 郑汉业, 夏乃斌. 森林昆虫生态学. 北京: 中国林业出版社, 1995: 443.
- [37] 罗正均, 张力, 杨德敏, 陈松, 游林, 申菲菲. 马尾松鳃扁叶蜂幼虫的生物学习性及防治技术研究. *林业科学研究*, 2008, 21(5): 686-692.