

天然林生态系统稳定性与病虫害干扰 ——调控与被调控

梁 军¹, 孙志强^{1,2}, 乔 杰², 张星耀^{1,*}

(1. 国家林业局森林保护重点实验室, 中国林科院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2 国家林业局泡桐研究开发中心, 郑州 450003)

摘要:如何评价天然林中原生的昆虫、病原的生态功能是制定病虫害防治措施首先要明确的问题之一。依据天然林生态系统稳定性与病虫害干扰之间关系的最新研究进展,系统阐述了当前有关天然林调控病虫害爆发的多样性-稳定性假说和联合抗性假说,指出联合抗性假说的不确定性以及多样性-稳定性假说的局限性。昆虫、病原在天然林演替过程对系统整体结构、健康、稳定以及可持续性上不但发挥着重要的生态调控功能作用,在有些情况下甚至加速或改变系统的演替途径。这种生物干扰目前在林业发达国家的天然林管理策略中被视为有益的干扰元素,由此提出将模拟自然干扰作为今后天然林管理策略一项指导方针。同时指出我国对此的认识不仅较国外林业发达国家晚,而且在实践中也未能有效地整合在森林生态系统健康管理的实践中,因此这种对天然林生物干扰的新认识有助于未来我国天然林病虫害生态控制治理决策的制定。

关键词:天然林; 稳定性; 演替; 病虫害; 干扰

Relations between natural forest stability and pest disturbance: to control and to be controlled

LIANG Jun¹, SUN Zhiqiang^{1,2}, QIAO Jie², ZHANG Xingyao^{1,*}

1 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

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

Abstract: How to evaluate the ecological functions of indigenous insect and pathogen in natural forest is vital for strategy makings on pest control. In this paper, we reviewed the latest research progress on the relations between forest ecosystem stability and pest disturbance, and discussed two main mechanisms: diversity-stability, and associational resistance hypothesis that acted to control pest from outbreak in natural forests. Association with taxonomically diverse plant species can reduce herbivory damage. Two hypotheses are proposed for associational resistance: the enemy hypothesis and the resource concentration hypothesis. The resource concentration hypothesis predicts that herbivores are more likely to be found in patches where their host plants are abundant, The enemy hypothesis can explain why herbivores are fewer in forest ecosystems with a more abundant and diverse community of natural enemies. This is consistent with the diversity-stability hypothesis, which predicts that the greater the diversity of a community, the greater its stability. Therefore the populations of both forest herbivores and their enemies should exhibit a lower degree of temporal variation in more diverse stands. Nonetheless, evidence from published studies suggests that mixed stands are not always less susceptible to herbivory disturbance than single-species stands for many forest ecosystems, depending on both the identity of herbivores and host tree species. The diversity-stability hypothesis has been shown to be partly true on basis of herbivore guilds. On the other hand, herbivore insect/disease disturbances play an important role in determining the overall structure, health, and sustainability of forest ecosystems. As decomposers, food source, dispersal agents of seeds and pathogens, and pollinators, herbivores

基金项目:国家“十一五”科技支撑资助项目(2006BAD08A12)

收稿日期:2009-11-25; **修订日期:**2010-02-24

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

can all affect the dynamics of plant density and community composition by creating gaps and patches, and even the pathway of forest succession. Forest ecosystems and their pathogens can be considered to be at quasi-equilibrium. Pathogens in forest ecosystem can slow nutrient flow, reduce competitions, create gaps and patches and even kill dominant trees like top predators in the food chain. In this case, both insects and pathogens can be considered as beneficial disturbances in forest management in many developed countries. There is a need to shift the objectives from pest control to pest management, and to place greater emphasis on ecological research and system approach in forest management. Shifting to pest management leads to the paradigm of ‘ecologically based pest management’ (EBPM), or managing pest without creating adverse environmental impacts. This paradigm complies well with new guidelines for biodiversity-oriented and sustainable forest management. Further, an alternative view on natural disturbances and mimicking natural disturbance regimes is proposed as a key component of an ecosystem-oriented approach to forest management. We point out that this alternative view on the biotic disturbances has been used in forest management in many developed countries, but is yet to be used in forest management in China until now. This new understanding of biotic disturbance in natural forest offers some guidance for managing forests in an ecologically sustainable way in China in the future.

Key Words: natural forest; stability; succession; forest pest; disturbance

20 世纪 50 年代初先后由植物生态学家 MacArthur^[1] 和动物生态学家 Elton^[2] 提出生态系统稳定性理论。此后各国生态学家从不同的角度对其进行概念化,并就稳定性理论及稳定性与生物多样性的关系问题展开了激烈的争论,但由于该问题的复杂性,一直未能达成共识。Elton^[2] 和 Pimentel^[3] 首次描绘了在简单的生态系统中,病虫害的发生比在复杂生态系统中严重。随后有许多观察数据支持了生物多样性是抑制和降低病虫害暴发的重要因素^[3];因此,森林的生物多样性能够减少病虫害暴发和降低病虫害的为害损失常常作为森林可持续经营的一个经典的论据^[4-7]。作为森林自然演替的干扰因素,森林病理学家和昆虫学家对病虫害的评价和看法历来都是负面的^[8];但有些学者认为,在天然林动态发展的特定时期,植食性昆虫、病原及其他干扰因子在森林系统整体结构、健康和可持续性上发挥着重要的功能作用,因而在森林生态系统管理决策和实践中,这些干扰因素被视为是有益的^[9]。

如何认识天然林中原生的昆虫、病原的生态功能是制定病虫害防治措施首先要明确的问题之一。本文通过天然林生态系统稳定性与病虫害干扰的关系研究的最新进展,试图从天然林调控病虫害暴发维持系统稳定、以及天然林被病虫害害调控改变结构、组成甚至演替进程两方面的研究成果入手,阐述目前国际上对天然林演替与病虫害的关系的新的认识,为我国天然林保护中病虫害治理策略提供参考。

1 天然林生态系统的静态稳定与动态演化

1.1 天然林的稳定性

天然林按其退化程度可以分为原始林、次生林和疏林^[10]。原始林是森林演化的顶级群落,有丰富的物种,良好的森林结构和防护功能,有较强的自我恢复能力。这种恢复能力是系统稳定性的外在表现。天然林系统所具有的保持或恢复自身结构和功能的相对稳定的能力称为天然林系统的稳定性^[1-2, 11],是一个基于热力学原理的概念^[12]。Orians^[13] 对系统稳定性的概念和定义作了归纳,将稳定性的概念归纳在六个基本概念框架内,即:恒常性、恢复力、持久性、抵抗力、弹性与振幅以及循环能力。他摒弃“恒常性”的概念是因为此概念未能说明系统动态对干扰反应之间的关系,同时他指出诸如资源收获、竞争、捕食者-被捕食者的关系影响稳定性类型的原理,如表 1 所示。

概括起来,稳定性内涵目前主要有两种界定:其一把抵抗力和恢复力定义为生态系统对外界干扰的响应,持久性和变异性(弹性)是两个描述性概念,没有涉及生态系统应付外界干扰的能力^[14];其二把抵抗力、恢复力、持久性和变异性均描述为扰动后系统的响应^[15]。基于此,稳定性的 4 个内涵可以理解为:对于受非正常外力干扰(如受火烧、异常干旱、水灾、病虫害以及人类活动等)的系统而言,抵抗力和恢复力是测度其稳定性

的主要指标;对于受环境因子正常波动干扰的系统而言,持久性和变异性是衡量系统稳定性的指标^[16]。在描述天然林稳定性特征方面研究最多的是种类组成及种群密度,即根据研究对象的某一方面的特征来进行^[17]。在稳定性指标体系方面,虽然目前尚无一个具体的可操作框架,但可以用物种组成和结构作为群落稳定性的指标^[18-19]。

表 1 稳定性概念的分类与定义
Table 1 Stability-concept categories and their definitions

稳定性的分类及其定义 Categories and definition of stabilities	影响稳定性主要指标及其性质 Main index and its characters affecting stability
(1) 恒常性 Constancy: 系统指标少有变化	—暗示(指标间)没有因果关系
(2) 恢复力 Trajectory stability (resilience): 系统受扰动后回到某一状态或区域的能力	—由生物诱导的物理环境发生变化 —所有因素均会增加系统弹性 —环境异质性造成时空差异
(3) 持久性 Persistence: 一个系统或其中的成分存在所持续的时间	—较大的斑块面积 —一致性的物理环境 —捕食者可利用的资源阈值
(4) 抵抗力 Inertia (resistance): 系统抵抗外界干扰的能力	—环境异质性的时空特征 —被捕食者的表型多样性 —多重能流通道 —被捕者的种内变异性 —物种组成个体有较长的平均寿命
(5.1) 弹性 Elasticity: 系统受扰动后回到初始状态的时间	—高密度制约的出生率 —组成物种有较短的生活史 —较强的扩散能力 —迁移趋势 —普遍的觅食习性
(5.2) 振幅 Amplitude (domain of attraction): 指在一定面积范围内系统围绕初始状态的摆动幅度	—密度制约出生率较弱 —物种组成种间差异较大 —长距离扩散能力强 —较宽的承受力 —广义的产出力
(6) 循环能力 Cyclic stability: 围绕一些中心或区域循环或往复摆动的能力	—抵御捕食者的能力不依赖于空间的大小 —较高的资源利用阈值 —物种改变可利用资源的较长的滞后反应时间 —环境异质性的时空特点

本文重点探讨天然林中的病虫害干扰,因此,本文所涉及的稳定性概念主要是指天然林遭受生物干扰后系统的抵抗力和恢复力。

1.2 天然林动态

天然林在时间及空间上内在且固有地表现出一系列的动态变化,其组成、结构和分布的变化不仅通过持续和缓慢的森林自身发展,还通过不连续的、偶然的或突发的自然干扰而实现^[20-21]。这种变化的生物过程(如演替、出生、死亡和传播)自始至终受到自然干扰(如火、病虫害,等)和人为干扰(采伐、放牧)以及环境条件(如土壤条件、气候、地形)的影响^[22]。这些干扰会导致系统中树木个体的死亡,而树木的死亡为林分更新提供了生长空间,因而这些干扰被认为是系统延续的重要基础^[21]。Oliver 等^[20]将天然林演替的动态变化分为 4 个阶段,分别是:林分萌生阶段(Stand initiation stage)、茎干互斥阶段(Stem exclusion stage)、林下再萌生阶段(Understory reinitiation stage)和老熟生长阶段(Old growth stage)。从干扰的性质出发,将森林演替类型划分为自发演替(Autogenic)和异发演替(Allogenic)^[21]。自发演替是由生态系统内因引发的树木个体的死亡与更新过程。而异发演替是由系统外部干扰引起的,如火、风暴、冰冻灾害、病虫害和采伐等自然与人为干扰等^[21]。

通常对森林病害、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。在森林发展的不同时期,林分会受到不同病虫害的干扰。在林分萌生阶段,以杂食性的根部害虫(特别是金龟子类

Scarabaeidae)、广谱寄生的病原和嫩枝蛀干害虫为主。随着林地郁闭,昆虫种类开始发生改变,以为害林木枝叶昆虫种类为主,如松毛虫 *Dendrolimus* spp.、松毒蛾 *Dasychira axutha* 等。而成熟林中根部病害、蛀干害虫逐渐形成林分中的主要病原及昆虫种群,这时的森林会在病害、食叶和蛀干害虫的共同为害下大片死亡^[23]。而指导北美洲天然林治理的一个朴素的哲学理念认为,作为天然林生态系统固有的组成部分,原生的植食性昆虫、森林病原与寄主处于平衡状态,因而对天然林系统来说就是良性和有益的元素^[8]。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。

2 天然林调控病虫害发生的多样性-稳定性假说与联合抗性假说

具有代表性的关于天然林调控病虫害发生的假说是多样性-稳定性假说。其原理是群体内多样性越丰富,其稳定性越高,亦即害虫及其天敌种群数量在时间序列上表现较低的变化幅度,从而避免了害虫或病害的大规模暴发^[24-25]。最近通过数学方法证明,生物多样性和害虫间的相互作用能够影响系统稳定性^[26]。但从目前的文献来看,对林分多样性和树种组成抑制病虫害爆发是存在很大争议的^[27]。

Jactel 和 Brockerhoff^[28]首次对世界范围内有关纯林和天然林两种森林系统 119 个研究包含 47 种昆虫-树种相互关系进行了 Meta 分析。结果表明,森林生物多样性的增加能有效地减少林间昆虫的数量。在不同树种所组成的森林中,寡食性昆虫的数量明显较少,而杂食性昆虫数量存在一定的变化。作者认为天然林树种的组成比寄主树种丰富度更为重要。这个研究得出了一些重要结论,如(1)树种多样性抑制害虫爆发的积极效果随着相关树木比例增加而增加,(2)系统发生越远的树种组合越能表现对食叶害虫的抑制和调控的能力,如种子植物与裸子植物的混交,(3)系统发生相近的树种混交增加了杂食性害虫为害的可能。在天然林中,特定树种上寡食性昆虫数量的减少会导致相应的杂食性昆虫总体数量的增加^[29]。因此,在一个特定的森林生态系统中,生产者的物种多样性可以减少消费者对生产者的巨大依赖。

Vehviläinen^[27]对芬兰 6 个寒带针叶林样地和 1 个温带针叶林样地开展了长期监测。监测的林分类型包括天然林、混交林及人工纯林,监测的主要内容是不同生物多样性条件下昆虫的发生情况,同时比较不同树龄、采样季节、以及不同试验设计(样地大小、密度)条件下昆虫种类、昆虫取食方式的差异及其对系统稳定性的影响。结果显示昆虫在取食方式和寄主的选择方面变化显著。取食方式上,不考虑寄主种类时,混交林和纯林中只有潜叶蛾(*Phyllocnistis* spp.)种群数量保持低密度且在时间序列上变化不大,但潜叶蛾在纯林中表现出更强的年度波动,验证了多样性-稳定性假说,即多样性丰富系统内的波动比简单系统小^[1]。桦树(*Betula platyphylla*)混交林内的昆虫种群密度比纯林中的明显偏低,而栎树(*Quercus aliena*)和赤杨(*Alnus glutinosa*)混交林内的植食性昆虫数量比单一品种林(如栎树纯林)内更丰富。研究揭示生物多样性对昆虫数量及其为害的影响高度依赖于昆虫取食方式和树种。

Karlman^[30]通过对挪威 100 个林地调查,比较了不同多样性条件下森林病害的发生情况,指出针叶树某些真菌病害与阔叶树丰富度呈负相关,特别是桦木。移除阔叶树对美国黑松(*Pinus contorta*)溃疡无影响^[31]。云杉(*Picea asperata*)根腐病原(*Heterobasidion annosum*)通过根部接触和嫁接传播。Peri 等^[32]通过比较挪威、芬兰南部和瑞典南部 34 个云杉纯林和天然林中云杉根腐病的发生和为害程度,发现瑞典南部的云杉混交林根腐比纯林中的少^[33]。在另一项研究中发现,清除阔叶树后增加赤松雪疫病(*Phacidium infestans*)发病率^[34],但似乎降低黑松(*Pinus thunbergii*)苗木因感染雪疫病的死亡率^[31]。

天然林调控病虫害发生的另一个假说是联合抗性假说^[35]。Tahvanainen 等提出^[35],在特定森林系统中除寄主树木本身的抗性外,寄主树木与临近的其它物种整体上会表现出“联合抗性”。支持联合抗性的主要假说,一是天敌假说,二是资源集中假说^[36]。天敌假说认为天然林内丰富的、多样性的或有效的天敌群体控制昆虫密度从而抑制其暴发;而资源集中假说试图预测植食性昆虫搜寻寄主的模式,即发现和定居在寄主丰富的斑块的能力和趋向性^[36]。资源集中假说似乎更适合于解释寡食性昆虫(如小蠹虫、天牛等)搜寻寄主的行模式^[37-38]。

总体来看,天然林自主调控病虫害暴发机制研究的结论有不确定性。早期的一些结论以试验观察为依

据,如在不同地理尺度上比较(如比较寒带、温带和热带森林),发现物种、结构越复杂的天然林中病虫害暴发的频率越低,因而被视为是生物多样性产生的效果^[3]。由于寒带、温带和热带森林生态系统在许多方面差异显著,因此这类相互比较存在一个明显的缺点、即无法将暴发频率的差异仅仅归因于树种的多样性。

多样性-稳定性假说得到部分验证,该假说成立的前提条件是以昆虫取食方式而决定的^[28];有关树木多样性对害虫影响的定量分析总体上支持混交林比纯林遭受损失小并且虫口密度低,尤其是对寡食性昆虫的影响是显著的,农业和林业的研究均证实了这一点^[39-40];但生物多样性对杂食性昆虫的影响不明显。另一方面,正如 Vehviläinen^[27]所言,天然林比纯林更耐受昆虫为害的联合抗性假说的实验证据是模糊的^[41];但同时指出,树种组成,特别是寄主树种在林间的比例,比树种多样性在本质上对害虫发生的影响更加持久和深远^[27, 41]。并且,样地大小直接影响试验数据的说服力,如农业试验证实农作物多样性对植食性和捕食天敌的影响严重依赖于试验地大小,小范围试验生物多样性对植食昆虫的影响是显著的,而当样地面积扩大到一定水平时,这种影响是可以被忽略的^[42]。

最近有研究表明,某些地区的天然林受到的损失特别是受杂食性昆虫为害实际上比纯林内更为严重,这种现象被称为群体“联合易感性”^[43]。特别是当系统中主要害虫和病原是杂食性或具有广谱寄主,并且在高感病寄主与次级感病寄主混交时较易发生^[44]。其原因是高感病寄主会因资源很快减少,导致害虫或病原“溢出”到次级寄主上。“联合易感性”普遍存在于森林中次级寄主上,尤其是当森林昆虫的食物来源具有等级性时(如同是阔叶树或同是针叶树),昆虫往往会呈现周期性的高密度的暴发^[43, 45]。

总体上天然林抑制病害发生的作用是有限的,物种多样性不能决定林分感病性,而树种及环境条件决定特定树木病害的出现和为害程度。Peri 等^[32]虽然发现瑞典南部的云杉(*Picea asperata*)混交林中的云杉根腐病比纯林的少,但作者同时指出有几个因素可能导致寄主抗性降低并可能引发根腐病的发生,如纯林过熟、种群密度过高、立地的土壤贫瘠等,因而难以将根腐病发生的差异仅仅归因于是物种多样性的效果。类似的,生物多样性对由 *Phacidium infestans* 引起的针叶树雪疫病的影响结果也是不明确的^[31]。

许多学者指出,相较于目前的病虫害治理方法、如杀虫剂的使用,通过森林生物多样性开展病虫害治理能起到预防和长效的效果,不产生对环境有害的影响,同时符合生物多样性保护和森林可持续管理的目标^[26, 46-47]。1990 年,以芬兰为首的一些北欧国家率先提出以提高生物多样性为导向的营林措施进行森林病虫害灾害的自主调控^[48-50]。然而至今国内外尚未报道能自然调控病虫害发生的森林栽培模式^[7, 51-52];主要原因是生物多样性、林分多样性和树种组成抑制病虫害的机制是复杂和多变的^[27]。

3 天然林演替过程中病虫害的调控作用

“调控”应当成为一个相对的术语,因为病虫害会影响森林的组成、分布并引发森林系统的异发演替^[20]。树木因病虫害为害而死亡减少了木材产量,但是死树有助于丰富林分结构,残根和倒伏树木成为野生动物栖息场所。森林病菌有助于改变次生更新苗木的生长,进而影响物种多样性。无论一种病虫害有正效应还是负效应,或者完全没有影响,这都取决于森林的管理目标^[7]。在天然林管理中,随着相关因素数量的增加,除木材价值以外的诸多因素变得越来越重要了,如当前森林文化娱乐性的提升以及珍惜动植物资源及其栖息地保护的需要,等等^[53]。因此,作为天然林生态治理的准则之一,重新认识天然林中原生的昆虫、病原甚至入侵生物在生态系统中的作用,将是未来森林保护学研究需要界定的一个重要问题。

3.1 昆虫对天然林演替过程的影响

对北美寒带针叶天然林异发演替过程的研究发现,火是主要干扰因子,其时间间隔 806—9 000 a,影响范围 2—80 000 hm²;病原及昆虫的干扰强度小,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—200 a、大小在 0.0004—0.1135 hm²,但有些昆虫对天然林的演替起到关键作用^[54]。虽然在种群水平的研究上仍然需要更进一步的证据,但有关植食性动物对植物数量、分布及种群消长影响的研究表明,这种作用是显著的,尤其对草地物种的影响更加显著^[55]。天然林中,植食性昆虫不但分解和促进有机物降解、增强土壤肥力和树势,也是构成食物链的重要元素,同时植食性昆虫还是植物花粉、种子以及各种病原的传播媒介。除

此之外,植食性昆虫在维持天然林系统稳定性上还发挥着一些重要的功能,例如:

(1)“疏伐”及“抚育”功能 天然林演替过程中,自疏是植物种群自发调整种群密度的内部驱动力;当林分过密,昆虫会淘汰群落内的弱势树木个体并降低竞争、控制拥挤、减少压力、减轻寄主对水分和营养的竞争^[56];在许多情况下,昆虫的取食加速了种群的“自疏”,并通过取食致死寄主从而达到“间伐”的效果^[56-58]。对巴厘岛红树林(*Kandelia* spp.)系统的研究证实,枝干害虫通过取食、修剪、雕刻调节红树林的林分结构,如天牛为害能够致死 50% 树冠、创造许多小的林窗。在这些地方,由于减轻了拥挤和竞争,红树枝条生长和开花量增加 50%^[59]。有作者提出,从改变森林生态系统结构和功能^[56, 60]、调节植物种群数量和群体动态的角度来看^[57-58],食叶害虫甚至被称之为“超级营林专家”^[61]。

(2)直接改变群落的演替进程 在美国纽约州埃塔卡的废弃农地上开展的一项为期 10a 的研究中发现,一种寡食性叶甲(*Microthorax vittata*)种群会突然暴发并取食一枝黄花(*Solidago* spp.),这种爆发会持续数年。其结果是显著降低了寄主种群的生物量、密度、高度、存活率和再生。同时,昆虫为害间接导致入侵树种数量的增加,因此加快了当地群落的演替步法,使样地从草本为主迅速向树木为主发展^[62]。加拿大新伯伦瑞克省的云杉卷蛾(*Choristoneura fumiferana*)暴发周期为 30 a,造成当地主要存在两个林龄的云杉(*Picea asperata*)天然林,即 30 年生和 60 年生。30 年生的林分诞生于 30a 前云杉卷蛾的一次暴发,而 60 年生的是上次暴发留下的。当云杉卷蛾再次暴发,会使 60 年生林分大面积死亡,使林分重回到萌生阶段。而 30 年生的林分死亡主要发生在疏林,因而使云杉和桦树数量增加、香脂冷杉(*Abies balsamea*)比例下降^[20]。因此可以认为,当地云杉天然林的静态稳定期为 30a。20 世纪 70 年代中期,我国山东昆嵛山赤松(*Pinus desiflora*)天然林受到松毛虫(*Dendrolimus spectabilis*)、松干蚧(*Matsucoccus matsumurae*)的严重危害而大量死亡,这种大面积致死的结果直接影响到了整个昆嵛山天然林的演替进程。80 年代初,随着虫害减轻,赤松林又逐渐得以恢复^[63-64]。截至目前,昆嵛山赤松天然林已有近 30a 未暴发严重的病虫害。

3.2 病原对天然林演替过程的影响

与昆虫相比,树木病原对天然林的调控似乎更像是一个潜移默化的过程。如针叶林根部病害病原真菌,特别是根腐担子菌,是针叶林生态系统的关键驱动因子。在早期森林系统中,这些有机物对生态系统的稳定起到至关重要的功能作用。一项重要的功能是引起过熟树木死亡从而形成林窗,进而影响林分结构和组成。Hansen 和 Goheen 用针层孔菌 *Phellinus weirii* 作为植病系统的一个模型^[65],分析了根腐病原真菌对针叶林生态系统稳定性的影响。从森林病害发生过程的观点出发,他们认为树木个体、生态系统与各种病原之间存在一种准平衡模式,但不包括入侵昆虫和外来病原,因为外来生物常常引起本地种的快速死亡并造成毁灭性的灾难。与寄主长期协同进化并似乎与寄主处于平衡状态的根部病原常常会引发大量寄主死亡,并因此对林分长期治理目标形成干扰^[65]。

病原经常表现出与其他干扰因子不同的规律和周期^[66]。病害能够与不同的干扰因子以及不同环境特征交互,从而在时空变化中造成镶嵌型林隙和斑块的产生。以根部病原为例,它们通常可在很长周期内以寄主根部系统存活,最初呈斑块状缓慢生长,之后逐步扩大范围,并最终致死寄主。许多干部溃疡真菌、部分根腐病菌和大多数溃疡、烂皮及其它腐朽菌主要侵染群落中的衰弱木或受伤树木,同时它们通常能够选择性地淘汰侵染能力差的和与转主寄主侵染不匹配的个体。锈菌能够侵染并致死生长旺盛的健康优势寄主,其作用方式如同顶级捕食性天敌一样^[66]。树木病原通过淘汰衰弱个体,减轻了寄主种群对资源的竞争;通过改变树木间的空间关系,能够减缓资源流动、改变林分动态并维持种群的整体适应性和稳定性。这种病原与寄主的相互作用发挥着调整或定向整个群落演替途径的功能,而这种作用过程有可能降低或反过来提高生态系统稳定性^[67-69]。

4 天然林与病虫害:调控与被调控

长期以来,森林保护学强调的重点一直是“病虫害控制”。例如,病害管理就意味着降低病原体的发病程度并限制其流行扩散,而很少注意或研究有关病害对生态系统的结构、功能和演替的影响过程;如病原体作为

影响生物多样性的主要因素,能够创造出大量可供动植物生存的栖息地。如果景观中的大部分都被所谓的“健康”林分所覆盖,使动植物失去上述栖息地,会导致这些栖息地中生物数量的大幅减少,甚至会导致一些生物无法生存^[7]。人们对天然林中病原体的积极影响的认识程度越来越高,认为病原体的适量存在反而可以创造健康稳定的森林景观。中度干扰假说认为:适量干扰能够促进多样性^[70];而多样性在很多情况下是维持系统稳定性的基础^[11-12, 71-73]。因此,树木病原体不仅是需要加以控制的“破坏”因子,它们还是影响栖息地增加的因子、影响生物多样性的因子、以及在几乎不需要成本投入的条件下创造和保持森林处于稳定和健康状态,并具有生态学和影响可持续生产的影响因子。

生态系统状态的变化可以被定义为当系统营养水平或物质循环的突然变化导致的系统组成及结构在不同状态间的巨变^[74-75]。按照天然林动态变化阶段的划分^[20],可以认为在其中的任何一个阶段,如林分萌生阶段、茎干互斥阶段、林下再萌生阶段和老熟生长阶段,天然林系统是分别处于相对静态稳定状态。因而可以认为在天然林系统静态稳定状态下暴发性的病虫害干扰对天然林的影响是负面的、有害的(而非暴发性的病虫害亦起到重要的生态功能作用^[56-58, 67-69]);而在由一个稳定态向另一个稳定态转变的关键时期,病虫害的干扰是有促进意义的(如加拿大新伯伦瑞克省的云杉(*Picea asperata*)天然林的演替^[20]和我国山东昆嵛山赤松(*Pinus desiflora*)天然林的演替^[63-64])。这样的认识有助于在制定天然林长期管理决策时,能够有分别地区分对待病虫害的暴发。当明确了系统演化进程时,对促进系统状态巨变的干扰就不应该人为阻止;相反,此时应对林分组成和结构通过人为措施加速其改变,如通过间伐或皆伐受害的目标寄主树种来促进林分的更新。

与昆虫(病原)种群动态相比,森林演替的过程是缓慢的。害虫在较长时期内造成的为害和损失(如引起树木死亡),显然比短暂时间段内昆虫种群的变动在演替过程上显得重要。因此,在开展天然林稳定性与病虫害关系的研究时,有必要遵从奥克姆剃刀法则(Occam's Razor)所倡导的节俭原则^[76-77],即命题“如无必要,勿增实体”、意即用尽量少的几个原理或原则来说明事物的规律。例如,已经证实无论在寒带、温带或热带地区,天然林演替过程中的一个主要特征是种群自疏过程一直在群落中进行,随着演替的发展,初生植物越来越大,植株数量越来越少,整个群落形成大植株少,而小植株多的倒J形格局;群落中植物种群通过自疏自发控制种群密度,在演替不同阶段,群落对种群密度有着强烈的、内在的要求,这也是群落稳定性的需求^[57-58, 78]。而大量的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^[29, 79-82];反过来,食叶害虫及病原又是控制林分拥挤、减轻压力并起到“抚育间伐”效果的重要因子^[7, 56]。因此,在制定天然林病虫害治理的研究与决策时,应当重点以这些证据为依据,既要考察当地天然林的演替规律,也要了解主要病虫害种类、以及这些病虫害种类在维持系统稳定性方面所发挥的生态功能作用。正如 Orians 所言^[12]:“生物干扰会降低系统稳定性;但反过来,它们又是提高稳定性的决定性因素。”

5 结语

近年来,许多生态学家提出天然林生态管理要努力做到在不改变生态系统根本变化的前提下,充分发挥生态系统本身吸收消化自然干扰的能力,以保持生态系统恢复力^[71, 83]。在这种情况下,森林管理模式从可持续木材生产向更广阔的可持续森林管理目标转移,其中包括可持续病虫害治理。随着对生态系统过程的进一步了解,促进了对有关自然干扰的新认识,由此有学者提出将模拟自然干扰作为生态系统管理的关键指导方针^[83-86]。

纵观森林管理与实践中有病虫害的生态功能研究方面,尤其是有关天然林中生物干扰对维持系统稳定性的功能方面,我国对此的认识不仅较国外林业发达国家晚,而且在实践中也未能有效地整合在生态系统健康管理的实践中^[87-88]。我国森林病虫害的防控技术体系尽管经过了 50a 的不断完善,提出了适合中国国情的防治策略和方法^[88-89]。但是,可持续控制病虫害的核心技术问题仍未取得突破性进展,根本原因在于森林病虫害种群暴发的机制研究一直未能取得突破^[26, 90]。随着生态调控渐渐成为可持续控制森林病虫害的共识^[91-94],加快森林病虫害生态调控理论和可操作技术体系的系统研究显得尤为迫切。

因此,要实现模拟自然干扰的天然林管理和森林有害生物生态控制,亟待从以下两方面入手开展相关的

理论研究探索:

(1)从典型天然林演替梯度和生物多样性梯度两方面,探索天然林树种多样性、功能群多样和树木遗传多样性与草食昆虫(尤其是有害昆虫)和食虫天敌种群动态和数量的联系,揭示天然林树木、有害昆虫和食虫天敌间的上行下行效应,阐明天然林生态系统对病虫害灾害的防、调和控等生态过程,由此构建天然林病虫害自我调控范式,可突破以往单纯依赖人工措施调控森林病虫害的防治技术,完善森林病虫害防治理论和生态学理论。

(2)森林保护学通过与生态学以及景观生态学紧密结合,运用生态学与景观生态学理论与方法^[95-96],可以从全新的视角解析森林有害生物与森林组成、结构的相互影响过程,以及森林有害生物在系统演替过程中发挥的功能作用,而这种功能作用有时是需要在一个较长的时间周期内表现出来的。例如,对美国黄石公园黑山松大小蠹(*Dendroctonus ponderosae*)爆发后黑山松(*Pinus contorta* var. *lambertiana*)生长的调查表明,受为害后黑山松单位面积立木生长量(m^3/hm^2)在10—15 a内达到或超过为害前水平;而通过分析过去70—80 a的立木总体生长量显示,小蠹虫为害并未减少立木总体生长量;相反地,小蠹虫-松树系统具有更强的恢复力,而相关的生态结构、组成以及功能则表现出良性的甚至是有益的变化^[97]。

致谢:感谢澳大利亚联邦科工组织(CSIRO)大气研究所王应平博士对本文写作的帮助。

References:

- [1] MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 1955, 36(3): 533-536.
- [2] Elton C S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Chicago: University of Chicago Press, 1958: 186.
- [3] Pimentel D. Species diversity and insect population outbreaks. *Annals of the Entomological Society of America*, 1961, 54(1): 76-86.
- [4] Larsen J B. Ecological stability of forests and sustainable silviculture. *Forest Ecology and Management*, 1995, 73(1/3): 85-96.
- [5] Bengtsson J, Nilsson S G, Franc A, Menozzi P. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 2000, 132(1): 39-50.
- [6] Hartley M J. Rationale and methods for conserving biodiversity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 2002, 155(1/3): 81-95.
- [7] Koricheva J, Vehvilinen H, Riihimäki J, Ruohomäki K, Kaitaniemi P, Ranta H. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: myth or reality?. *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(2): 324-336.
- [8] Lundquist J E, Hamelin R C. *Forest Pathology: From Genes to Landscapes*. Minnesota, St. Paul: APS Press, American Phytopathological Society, 2005.
- [9] Attiwill P M. The Disturbance of forest ecosystems-the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* (Paises Bajos), 1994, 63(2/3): 247-300.
- [10] Li J W. *Forest Ecology*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1994: 399.
- [11] Tang S Z, Liu S R. Conservation and sustainability of natural forests in China. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2000, 2(1): 42-46.
- [12] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307: 321-326.
- [13] Orians G H. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems//van Dobben W H, Lowe-McConnell R H eds. *Unifying Concepts in Ecology: Report of the Plenary Sessions of the First International Congress of Ecology*, The Hague, the Netherlands: Dr. W. Junk BV Publishers, 1975: 8-14.
- [14] Ma S J. *Perspective of Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 1990: 322.
- [15] Qian Y Q, Ma K P. *Principles and Methodologies of Biodiversity Studies*. Beijing: China Science and Technology Press, 1994: 237.
- [16] Wang G H. Further thoughts on biodiversity and stability in ecosystems. *Biodiversity Science*, 2002, 10(1): 126-134.
- [17] Zheng Y R. Comparison of methods for studying stability of forest communities. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(5): 28-32.
- [18] Liu Z W, Li Y S. History and status of research of ecosystem stability. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(2): 58-61.
- [19] Liu X W, Zhou H C, Li P, Peng S L. A conceptual analysis on ecosystem stability. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2635-2640.
- [20] Botkin D B. *Discordant Harmonies: A New Ecology for the Twenty-First Century*. USA: Oxford University Press, 1992.
- [21] Oliver C D, Larson B C. *Forest Stand Dynamics*. New York: John Wiley & Sons, 1996.
- [22] Levin S A. Pattern formation in ecological communities. *Spatial Pattern in Plankton Communities*, 1987, 3: 434-465.
- [23] Zheng H Y, Xia N B. *Forest Entomological Ecology*. Beijing: Chinese Forestry Press, 1995: 443.
- [24] Goodman D. The theory of diversity-stability relationships in ecology. *Quarterly Review of Biology*, 1975, 50(3): 237-266.
- [25] McCann K S. The diversity stability debate. *Nature*, 2000, 405(6783): 228-233.

- [26] Thébault E, Loreau M. Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *The American Naturalist*, 2005, 166(4): 95-114.
- [27] Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage; meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia*, 2007, 152(2): 287-298.
- [28] Jactel H, Brockerhoff E G. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 2007, 10(9): 835-848.
- [29] Barone J A. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 1998, 67(3): 400-409.
- [30] Karlman M, Hansson P, Witzell J. Scleroderris canker on lodgepole pine introduced in northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, 24(9): 1948-1959.
- [31] Hansson P. Gremmeniella abietina in Northern Sweden//Silvicultural aspects of disease development in the introduced *Pinus contorta* and in *Pinus sylvestris*. *Silvestria* (Sweden): Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, 1996.
- [32] Peri T, Korhonen K, Sairanen A. Occurrence of Heterobasidion annosum in pure and mixed spruce stands in southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1990, 5(1): 113-125.
- [33] Lindén M, Vollbrecht G. Sensitivity of Picea abies to butt rot in pure stands and in mixed stands with *Pinus sylvestris* in southern Sweden. *Silva Fennica*, 2002, 36(4): 767-778.
- [34] Jakkila J, Pohtila E. Perkauksen vaikutus taimiston kehitykseen Lapissa. [Effect of cleaning on development of sapling stands in Lapland (summary)]. *Folia For*, 1978, 360: 27.
- [35] Tahvanainen J O, Root R B. The influence of vegetational diversity on the population ecology of a specialized herbivore, *Phyllotreta cruciferae* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia*, 1972, 10(4): 321-346.
- [36] 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.
- [37] Zhang Q H. Olfactory Recognition and Behavioural Avoidance of Angiosperm Non-host Volatiles by Conifer Bark Beetles. Alnarp, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences, 2001.
- [38] Zhang Q H, Schlyter F. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm nonhost volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology*, 2004, 6(1): 1-20.
- [39] Andow D A. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, 1991, 36(1): 561-586.
- [40] Tonhasca A, Byrne D N. The effects of crop diversification on herbivorous insects: a meta-analysis approach. *Ecological Entomology*, 1994, 19(3): 239-244.
- [41] Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K, Johansson T, Valkonen S. Effects of tree stand species composition on insect herbivory of silver birch in boreal forests. *Basic and Applied Ecology*, 2006, 7(1): 1-11.
- [42] Bommarco R, Banks J E. Scale as modifier in vegetation diversity experiments: effects on herbivores and predators. *Oikos*, 2003, 102(2): 440-451.
- [43] White J A, Whitham T G. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology*, 2000, 81(7): 1795-1803.
- [44] Brown B J, Ewel J J. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. *Ecology*, 1987, 67(1): 108-116.
- [45] Futuyma D J, Wasserman S S. Resource concentration and herbivory in oak forests. *Science*, 1980, 210(4472): 920-922.
- [46] Graham S A. Control of insects through silvicultural practices. *Journal of Forestry*, 1959, 57: 281-283.
- [47] Vasechko G I. An ecological approach to forest protection. *Forest Ecology and Management* (Netherlands), 1983, 22(5): 133-168.
- [48] Lähde E, Laiho O, Norokorpi Y. Diversity-oriented silviculture in the boreal zone of Europe. *Forest Ecology and Management*, 1999, 118(1/3): 223-243.
- [49] Johansson T. Mixed stands in Nordic countries-a challenge for the future. *Biomass and Bioenergy*, 2003, 24(4/5): 365-372.
- [50] Mielikäinen K, Hynynen J. Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe boreal zone: case Finland. *Journal of Environmental Management*, 2003, 67(1): 47-54.
- [51] Miller A, Rusnock P. The rise and fall of the silvicultural hypothesis in spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) management in eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 1993, 61(1): 171-189.
- [52] Muzika R M, Liebhold A M. A critique of silvicultural approaches to managing defoliating insects in North America. *Agricultural and Forest Entomology*, 2000, 2(2): 97-105.
- [53] Kimmins J P. 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: 8-28.
- [54] 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.
- [55] Maron J L, Crone E. Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society B*, 2006, 273(1601): 2575.
- [56] Schowalter T D, Withgott J. Rethinking insects: What would an ecosystem approach look like?. *Conservation in Practice*, 2001, 2(4): 10-15.

- [57] McCarthy J W, Weetman G. Self-thinning dynamics in a balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) insect-mediated boreal forest chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 2007, 241(1/3): 295-309.
- [58] McCarthy J W, Weetman G. Stand structure and development of an insect-mediated boreal forest landscape. *Forest Ecology and Management*, 2007, 241(1/3): 101-114.
- [59] Feller I C. The role of herbivory by wood-boring insects in mangrove ecosystems in Belize. *Oikos*, 2002, 97(2): 167-176.
- [60] Hummel S, Agee J K. Western spruce budworm defoliation effects on forest structure and potential fire behavior. *Northwest Science*, 2003, 77(2): 159-169.
- [61] Baskerville G L. Spruce budworm: the answer is forest management. Or is it. *Forestry Chronicle*, 1975, 51: 157-160.
- [62] Carson W P, Root R B. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect. *Ecological Monographs*, 2000, 70(1): 73-99.
- [63] 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.
- [64] 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.
- [65] Hansen E M, Goheen E M. *Phellinus weirii* and other native root pathogens as determinants of forest structure and process in western North America 1. *Annual Review of Phytopathology*, 2000, 38(1): 515-539.
- [66] Schowalter T. Integrating the ecological roles of phytophagous insects, plant pathogens, and mycorrhizae in managed forests // *Creating a Forestry for the 21st Century; the Science of Ecosystem Management*, Washington, D. C.: Island Press, 1997: 171-189.
- [67] Wargo P M. Disturbance in forest ecosystems caused by pathogens and insects // Eskew L G, comp. *Forest Health Through Silviculture: Proceedings of the 1995 National Silviculture Workshop*, Mescalero, New Mexico, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: Fort Collins, 1995: 20-25.
- [68] Hagle S, Schwandt J, Johnson T, Kegley S, Randall C B, Taylor J, Lockman I B, Sturdevant N, Marsden M. Successional functions of pathogens and insects. *Ecoregion Sections M332a and M333d in Northern Idaho and Western Montana*, 2000, 1(1): 1-10.
- [69] Simberloff D. Management of boreal forest biodiversity-A view from the outside. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2001, 16 (Suppl. 3): 105-118.
- [70] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [71] Peterson G, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1998, 1(1): 6-18.
- [72] McNaughton S J. Diversity and stability. *Nature*, 1988, 333: 204-205.
- [73] McNaughton S J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *American Naturalist*, 1977, 111(2): 515-525.
- [74] Lees K, Pitois S, Scott C, Frid C, Mackinson S. Characterizing regime shifts in the marine environment. *Fish and Fisheries*, 2006, 7(2): 104-127.
- [75] Andersen T, Carstensen J, Hernández-García E, Duarte C M. Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(1): 49-57.
- [76] Blumer A, Ehrenfeucht A, Haussler D, Warmuth M K. Occam's razor. *Information Processing Letters*, 1987, 24(6): 377-380.
- [77] Kimmins J P, Blanco J A, Seely B, Welham C, Scoullar K. Complexity in modeling forest ecosystems: How much is enough? *Forest Ecology and Management*, 2008, 256(10): 1646-1658.
- [78] Wan H L, Feng Z W. Species composition and succession trend of evergreen broad-leaved forest in Lushan Mountain in Jiangxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 1147-1157.
- [79] Jakkila J, Pohtila E. Effect of cleaning on development of sapling stands in Lapland. *Folia Forestalia*, 1978, 360: 27.
- [80] Kareiva P. Influence of Vegetation Texture on Herbivore Populations: Resource Concentration and Herbivore Movement. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. New York: Academic Press, 1983: 259-289.
- [81] 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(3): 534-541.
- [82] Sun Z Q, Zhang X Y, Lin L, Liang J, Zhang Y J, Yu S D, Yang X Y. Impact of the stand characteristics of *Pinus densiflora* pure forests on the infestations of *Cephalcia kunyushanica* in Kunyushan region. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(4): 857-866.
- [83] Drever C R, Peterson G, Messier C, Bergeron Y, Flannigan M. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, 36(9): 2285-2299.
- [84] Franklin J F, Lindenmayer D, MacMahon JA, McKee A, Magnuson J, Perry D A, Waide R, Foster D. Threads of continuity. *Conservation Biology in Practice*, 2000, 1(1): 8-16.
- [85] Mayer A L, Kauppi P E, Angelstam P K, Zhang Y, Tikka P M. Ecology: enhanced: importing timber, exporting ecological impact. *Science*, 2005, 308(5720): 359.

- [86] North M, Keeton W. Emulating Natural Disturbance Regimes: An Emerging Approach for Sustainable Forest Management. *Patterns and Processes in Forest Landscape: Multiple Use and Sustainable Management*. New York: Springer-Verlag Inc, 2008: 341-372.
- [87] Pan H Y. Problems and countermeasures in forest pest prevention in China. *Forest Pest and Disease*, 2002, 21(1): 42-47.
- [88] Zhang X Y, Luo Y Q, Ye J R, Sun J H, Liang J. Forest biological disasters in China in the new forestry times. *Forest Pest and Disease*, 2004, 23(6): 8-12.
- [89] Ye J R. Current status and perspective on forest pests control in China. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2000, 24(6): 1-5.
- [90] Zhang X Y, Luo Y Q. Major Forest Pest and Disease in China. Beijing: Forestry Press of China, 2003.
- [91] Gruys P. Hits and misses. The ecological approach to pest control in orchards. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1982, 31(1): 70-87.
- [92] Sun Z Q, Wen R J, Fu J M. Feasibility of population ecological management of forest foliage insect pest in China. *Chinese Journal of Ecology*, 2001, 20(2): 77-80.
- [93] Vacher C, Bourguet D, Rousset F, Chevillon C, Hochberg M E. Modelling the spatial configuration of refuges for a sustainable control of pests: a case study of Bt cotton. *Journal of Evolutionary Biology*, 2003, 16(3): 378.
- [94] Liang J, Zhang X Y. Biological control of forest pest. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(4): 168-176.
- [95] Holdenrieder O, Pautasso M, Weisberg P J, Lonsdale D. Tree diseases and landscape processes: the challenge of landscape pathology. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(8): 446-452.
- [96] Sun Z Q, Zhang X Y, Xiao W F, Liang J, Zhang Z X. Landscape pathology: a new perspective in forest protection field, *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(3): 139-145.
- [97] Romme W H, Knight D H, Yavitt J B. Mountain pine beetle outbreaks in the Rocky Mountains: regulators of primary productivity? *American Naturalist*, 1986, 127(4): 484-494.

参考文献:

- [9] 李景文. 森林生态学. 北京: 中国林业出版社, 1994: 399.
- [10] 唐守正, 刘世荣. 我国天然林保护与可持续经营. *中国农业科技导报*, 2000, 2(1): 42-46.
- [13] 马世骏. 现代生态学透视. 北京: 科学出版社, 1990: 322.
- [14] 钱迎倩, 马克平. 生物多样性研究的原理与方法. 北京: 中国科学技术出版社, 1994: 237.
- [15] 王国宏. 再论生物多样性与生态系统的稳定性. *生物多样性*, 2002, 10(1): 126-134.
- [16] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探. *林业科学*, 2000, 36(5): 28-32.
- [17] 刘增文, 李雅素. 生态系统稳定性研究的历史与现状. *生态学杂志*, 1997, 16(2): 58-61.
- [18] 柳新伟, 周厚诚, 李萍, 彭少麟. 生态系统稳定性定义剖析. *生态学报*, 2004, 24(11): 2635-2640.
- [26] 郑汉业, 夏乃斌. 森林昆虫生态学. 北京: 中国林业出版社, 1995: 443.
- [63] 王仁卿, 张淑萍, 张治国, 朱建中, 吕以璞. 崑崙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.
- [64] 杜宁, 王琦, 郭卫华, 王仁卿. 崑崙山典型植物群落生态学特性. *生态学杂志*, 2007, 26(2): 151-158.
- [78] 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.
- [82] 孙志强, 张星耀, 林琳, 梁军, 张英军, 于善栋, 杨晓燕. 赤松纯林林分特征对崑崙山鳃扁叶蜂发生量的影响. *生态学报*, 2010, 30(4): 857-866.
- [87] 潘宏阳. 我国森林病虫害预防工作存在的问题与对策. *中国森林病虫*, 2002, 21(1): 42-47.
- [88] 张星耀, 骆有庆, 叶建仁, 孙江华, 梁军. 国家林业新时期的森林生物灾害研究. *中国森林病虫*, 2004, 23(6): 8-12.
- [89] 叶建仁. 中国森林病虫害防治现状与展望. *南京林业大学学报*, 2000, 24(6): 1-5.
- [90] 张星耀, 骆有庆. 中国森林重大生物灾害. 北京: 中国林业出版社, 2003.
- [92] 孙志强, 文瑞君, 傅建敏. 我国森林食叶害虫种群生态控制可行性分析. *生态学杂志*, 2001, 20(2): 77-80.
- [94] 梁军, 张星耀. 森林有害生物生态控制. *林业科学*, 2005, 41(4): 168-176.
- [96] 孙志强, 张星耀, 肖文发, 梁军, 张兆欣. 景观病理学: 森林保护学领域的新视角. *林业科学*, 2010, 46(3): 139-145.