

树种组成决定联合抗性或易感性:以昆嵛山腮扁叶蜂发生为例*

朱彦鹏¹ 梁 军^{1,2**} 孙志强³ 姜明媛⁴ 吴晓明⁴ 张星耀^{1,2}

(¹ 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林保护学重点实验室, 北京 100091; ² 昆嵛山森林生态系统定位研究站, 山东烟台 264100; ³ 国家林业局泡桐研究开发中心, 郑州 450003; ⁴ 山东省烟台市昆嵛山林场, 山东烟台 264100)

摘 要 以昆嵛山天然赤松 (*Pinus densiflora*) 林和寡食性食叶昆虫—昆嵛山腮扁叶蜂 (*Cephalcia kunyushanica*) 为研究对象, 对比树种组成类型、多样性、立地和林分因子对昆嵛山腮扁叶蜂种群密度的影响, 分析了 2009—2011 年昆嵛山腮扁叶蜂在不同林分类型中种群年度波动变异系数。结果表明: 林分类型是影响昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度最重要的解释变量, 随着赤松与混交亲缘关系越远, 虫口密度越小。不同林分类型中, Shannon 指数和赤松株虫口密度存在差异, 但两者变化趋势完全不同。赤松纯林中赤松株虫口密度均为最高, 与赤松—同属混交林没有显著差异, 显著高于赤松—同目和阔叶树种组成的混交林; 赤松纯林和赤松—同属混交林中昆嵛山腮扁叶蜂种群年度波动大于其他两种林分类型。表明相比树种多样性, 树种组成对昆嵛山腮扁叶蜂种群的影响更为重要, 赤松与其亲缘关系较近树种混交, 昆虫种群稳定性较差, 赤松与相邻树种形成对昆嵛山腮扁叶蜂联合易感作用, 而与其他亲缘关系较远的树种混交, 使害虫种群稳定性增强, 进而形成联合抗性作用。

关键词 昆嵛山腮扁叶蜂; 天然赤松林; 虫口密度; 树种组成; 随机森林; 联合抗性; 联合易感性

中图分类号 S763 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2013)4-0938-08

Tree species composition determines associational resistance or associational susceptibility: A case of *Cephalcia kunyushanica*. ZHU Yan-peng¹, LIANG Jun^{1,2**}, SUN Zhi-qiang³, JIANG Ming-yuan⁴, WU Xiao-ming⁴, ZHANG Xing-yao^{1,2} (¹ Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, The Key Laboratory of Forest Protection of China State Forestry Administration, Beijing 100091, China; ² Kunyushan Forest Ecosystem Research Station, Yantai 264100, Shandong, China; ³ Paulownia Research and Development Center of China, Chinese Academy of Forestry, Zhengzhou 450003, China; ⁴ Kunyushan Forest Farm, Yantai 264100, Shandong, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(4): 938–945.

Abstract: *Cephalcia kunyushanica* is a typical monophagous defoliating insect species. To determine the factors affecting *C. kunyushanica* population distribution in different Japanese red pine (*Pinus densiflora*) stands, an analysis was made on the relationships of *C. kunyushanica* larval density with the composition type and diversity of tree species and the site and stand factors. The annual fluctuation of *C. kunyushanica* population in pure Japanese red pine stand and in the mixed forests of Japanese red pine with the tree species from the same genus (*Pinus*) or the same order (Pinales, except for *Pinus*) or with broadleaf trees species in Kunyu Mountain from 2009 to 2011 was also compared. No significant correlations were observed between *C. kunyushanica* larval density and site and stand factors. There existed differences in the larval density and Shannon index among different stand types, and the variation trends of the two indices were totally different. Forest type was the most important predictor variable in random forests regression used for

* 国家林业局公益性行业科研专项(201004003-1)、国家自然科学基金项目(31270682)和林业科技创新平台项目(2011-LYPT-DW-004)资助。

** 通讯作者 E-mail: liangjun@caf.ac.cn

收稿日期: 2012-07-02 接受日期: 2012-08-16

predicting the larval density of *C. kunyushanica*. *C. kunyushanica* larval density was the highest in pure Japanese red pine stand and not significantly different from that in the Japanese red pine stand mixed with *Pinus* sp., but was significantly higher than that in the Japanese red pine stand mixed with broadleaf and *Pinales* sp. species in each of the three years. Furthermore, tree species composition was more important than tree species richness in mixed stands. From 2009 to 2010 and from 2010 to 2011, the coefficient of annual variation of *C. kunyushanica* population was lower in the Japanese red pine stand mixed with broadleaf trees and *Pinales* sp. than in the Japanese red pine stand mixed with *Pinus* sp. or in pure Japanese red pine stand, suggesting that *C. kunyushanica* population was more stable in the Japanese red pine stand mixed with broadleaf tree species than in Japanese red pine stand mixed with *Pinus* sp. or in pure Japanese red pine stand. Our results suggested that the association of Japanese red pine mixed with *Pinus* sp. could actually receive more damage by defoliating insect species than the association of Japanese red pine mixed with *Pinales* sp. and broadleaf trees. The taxonomic kinship of a focal tree and its neighbor trees played an important role in the likelihood of associational resistance or associational susceptibility, and the stands of mixed tree species of close genetic relationship to focal tree species had higher larval density and lower stability of *C. kunyushanica* than the stands composed of genetically distant trees species.

Key words: *Cephalcia kunyushanica*; natural *Pinus densiflora* forest; larval density; tree species composition; random forest; associational resistance; associational susceptibility.

许多研究证明,随着植物多样性增加,植食性昆虫数量减少和为害降低,不仅在农业和草地生态系统中被广泛证实,在森林生态系统中也存在同样的发现(Andow, 1991; Hambäck *et al.*, 2003; Unsicker *et al.*, 2006; Jactel *et al.*, 2007; Sobek *et al.*, 2009)。然而,也有研究结果显示,植物多样性能够促进植食性昆虫种类和为害程度的增加(Schuldt *et al.*, 2010)。虽然经验数据表明,生态系统中植物多样性增大能一定程度上降低植食性昆虫种群数量和为害,但对于不同取食范围和方式的植食性昆虫影响存在差异,尤其是不同植物组合可能产生不同的效果(侯茂林等, 1999)。许多研究认为,相比于几个树种组成的混交林,树种单一的纯林更易受植物性昆虫为害(Jactel *et al.*, 2005; Koricheva *et al.*, 2006; Vehviläinen *et al.*, 2007),但由于寄主特异性和取食方式差异,致使植食性昆虫对树种多样性响应过程也是不同的。取食方式上,纯林中潜叶昆虫种群数量比混交林多,卷叶昆虫、瘿虫和咀嚼取食的昆虫则根据其寄主不同而在纯林和混交林变化较大。白桦(*Betula platyphylla*)混交林内昆虫种群密度比纯林中明显偏低,而槲栎(*Quercus aliena*)和赤杨(*Alnus glutinosa*)混交林内植食性昆虫数量比单一树种纯林内更丰富。由此可知,树种多样性对昆虫数量及其为害的影响高度依赖于昆虫寄主特异性、取食方式和寄主树种(Vehviläinen *et al.*, 2007)。

在由几种植物组成的特定植物群落中,植物之

间的联合作用对植食性昆虫产生直接或间接影响。一种植物(关键植物)受到其他相邻植物的影响,从而增加或降低被植食性昆虫为害的可能性,即联合抗性(associational resistance, AR)或联合易感性(associational susceptibility, AS)(Barbosa *et al.*, 2009)。

联合抗性或联合易感性的形成有非生物和生物两方面促进机制。非生物促进机制包括土壤条件和小气候影响等。关键植物周围的其他植物能够影响土壤条件,进一步改变关键植物生长与产生抗性所需的土壤营养,因此决定着植物丰富度以及对植食性昆虫的抗性(van Ruijven *et al.*, 2005; Frost *et al.*, 2007)。由于邻近植物存在而形成的小气候会影响植食性昆虫及其天敌的习性,微小气候(如光强度、温度、湿度)的变化通过改变昆虫的产卵和寿命而影响其聚集及对寄主植物取食;同时微小气候通过影响天敌搜寻、化学通讯和交配等行为,间接地影响植食性昆虫数量和为害程度(Barbosa *et al.*, 2009)。以上一种或全部原因有可能决定联合抗性/易感性形成。生物因素促进联合抗性/易感性形成包括以下几种可能的机制:(1)相邻植物通过物理或化学等方式影响植食性昆虫对关键植物搜索和建群(Finch *et al.*, 2003);(2)相邻植物形成天敌聚集、栖息和生存场所(Kessler *et al.*, 2001);(3)诱导防御和通讯可以加强植物间联合作用(Karban *et al.*, 2002);(4)相邻植物对资源竞争影响关键植物生存、生长和发育过程(Agrawal *et al.*, 2006);(5)关

键植物及其邻居植物相对丰富度的差异直接或间接影响植食性动物聚集 (Marques *et al.* ,2000; Russell *et al.* ,2005; Barbosa *et al.* ,2009)。由于相邻植物直接或间接影响关键植物受昆虫为害水平,因此,相邻植物与关键植物之间亲缘关系远近直接影响两者的联合作用。

有研究发现,分类地位较远的植物间(界或纲)会形成联合抗性,而分类地位较近(同种、同属或同科)的邻近植物对关键植物影响却不明显。相关研究多集中于农业系统中,而在森林生态系统中的相关研究较少,Jactel 和 Brockerhoff (2007) 认为,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,如被子植物与裸子植物的混交(Jactel *et al.* , 2007),但是否组成混交的几种树种间亲缘关系影响林分的联合易感性或联合抗性未得到相关结论。

昆崙山拥有全世界保存最完好的天然次生赤松林,自 20 世纪 50 年代开始引种日本落叶松 (*Larix kaempferi*) 和杉木 (*Cunninghamia lanceolata*),80 年代初大量引入黑松 (*Pinus thunbergii*)、红松 (*P. koraiensis*) 和华山松 (*P. armandii*) 等针叶树种。由于人为干扰较少,昆崙山森林生态系统一直处于自然演替状态。经过 30 多年森林群落恢复,植被自然更新能力很强,针叶树和阔叶树更新比例很高,过去一些纯林形成了混交林,主要包括赤松 (*P. densiflora*) 与黑松、华山松等松属针叶树种形成的针叶混交林,赤松与松柏目 (Pinales, 不包括松属) 的日本落叶松和杉木形成的同目针叶混交林,加之该地区特有的赤松纯林、赤松-阔叶混交林和阔叶林,构成了该地区的主要林分类型。因此,昆崙山成为基于植物亲缘关系,研究树种联合作用对寡食性食叶害虫种群影响的极佳场所。

昆崙山腮扁叶蜂 (*Cephalcia kunyushanica*) 1983 年首次发现于昆崙山,属于膜翅目 (Hymenoptera)、广腰亚目 (Symphyta)、扁叶蜂科 (Pamphiliidae),昆崙山腮扁叶蜂在昆崙山 1 年 1 代,以老熟幼虫入土做土室越冬。翌年 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。幼虫 4~5 龄为害,约 50~60 d,8 月中旬幼虫开始下树。昆崙山腮扁叶蜂以赤松为主要寄主,并不同程度为害黑松、红松和华山松等,是典型的寡食性食叶害虫 (王传珍等, 2000; 萧刚柔, 2000; Jachym, 2007)。相关研究认为,海拔和坡位等非生物因子和林分因子对昆崙山腮扁叶蜂种群密度

存在着一定的影响 (王传珍等, 2000; 孙志强等, 2010), 但仅限于赤松纯林, 未见混交林中的相关研究, 尤其是重点考虑树种多样性及组成对昆崙山腮扁叶蜂种群为害影响的研究。

本研究以昆崙山赤松林生态系统和昆崙山腮扁叶蜂为研究对象, 分析立地因子和林分因子及树种组成和多样性对昆崙山腮扁叶蜂种群密度的影响, 为进一步揭示植物多样性对植食性昆虫种群影响机制, 尤其是不同亲缘关系树种组合对植食性昆虫联合影响作用的研究提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区域和样地设置

昆崙山 (121°41'34"E—121°48'04"E, 37°11'50"N—37°17'22"N) 处于山东半岛东端, 受暖温带季风气候的影响, 气候温和, 年均温 11.8℃, 年降水量 800~1000 mm, 无霜期 200~220 d。昆崙山土壤以棕壤为主, 局部有少量山顶草甸土, 质地多为砂壤质, 结构疏松, 层次明显, 腐殖质层厚度变化很大, 有机质及养分含量较高, pH 值在 4.5~5.5, 呈酸性或微酸性。地下水含偏硅酸。赤松在该地区从山麓一直到海拔 800 m 左右均有分布。经过前期调查, 根据林分树种组成并结合植物分类系统, 在昆崙山自然保护区选取赤松纯林、赤松-松属混交林、赤松-同目树种混交林和赤松-阔叶树种混交林 4 种林分类型, 共 21 块标准地, 每个标准地面积为 30 m×30 m, 各林分类型树种组成比例见图 1。应用手持 GPS 对每一样地进行定位, 同时记录海拔、坡度和坡向等立地因子。

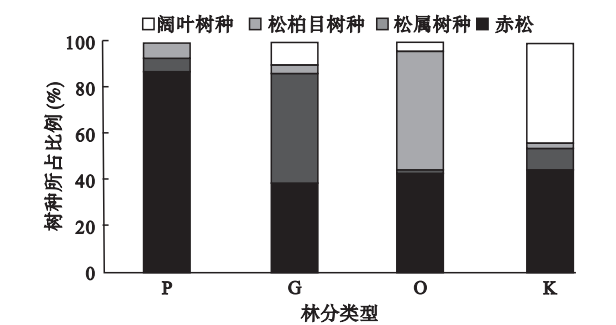


图 1 各林分类型树种组成比例
Fig. 1 Proportion of tree species composition in various stand types
P: 赤松纯林, *Pinus densiflora* pure stand; G: 赤松-同属混交林, *P. densiflora* mixed with same generic trees; O: 赤松-同目混交林, *P. densiflora* mixed with same order trees; K: 赤松-阔叶混交林, *P. densiflora* mixed with broadleaf trees; 下同。

1.2 树种组成调查

2008 年对上述样地中胸径≥5 cm 的树木进行每木调查,记录每株树木的种名,测量每株树木的树高、胸径和冠幅等指标。

1.3 虫口密度调查

2009—2011 年,依据孙志强等(2010)采用的方法,对 21 块标准地内每株赤松上昆崙山腮扁叶蜂虫口密度进行调查。

1.4 数据处理

立地因子中海拔和坡度采用实测值,坡向以正北为 0°,采用顺时针方向,将 0°~360°的方位角转换为 0~1 的坡向值表示,转换坡向值(Asp)由小到大表示生境越来越干热,计算公式为: $Asp = [1 - \cos(2\pi(Aspect - 30^\circ)/360^\circ)]/2$ (Roberts *et al.*, 1989)。样地类型依据混交树种与赤松亲缘关系进行划分等级:0,赤松纯林;1,赤松与松属混交林;2,赤松与松柏目混交林;3,赤松与阔叶混交林。

对所设置 21 个标准地内赤松株虫口密度进行统计,并统计每个样地内树种丰富度(R)和树种 Shannon 多样性指数(H');分析昆崙山腮扁叶蜂虫口密度与赤松平均胸径(DBH)、平均树高(H)、树种丰富度、树种 Shannon 多样性指数、林分密度(Den)、林龄(Age)、坡度(Gra)、坡向(Asp)和海拔(Ele)等因素相关关系(Pearson 相关)并进行行双尾显著性检验。

本研究采用赤松昆崙山腮扁叶蜂株虫口密度作为因变量,以立地、林分、树种多样性和组成类型作为解释变量,以 R 2.14.0 软件 randomForest 包完成回归分析(Breiman,2001;Cutler *et al.*,2007;Liaw *et al.*,2002)。

采用方差分析和 Fisher's *f*-test 检验不同林分类型每个标准地内赤松株虫口密度、树种丰富度和 Shannon 多样性指数之间差异性,并通过多重比较(LSD)比较 2009—2011 年各林分类型中每株赤松

上昆崙山腮扁叶蜂数量差异。
本研究评价不同森林类型间昆崙山腮扁叶蜂虫口密度的时间变异(即从 *t* 年到 *t*+1 年的种群变动),变异系数(coefficient of variation,CV)为 *t* 年和 *t*+1 年各样地赤松株虫口密度标准差与平均值的比率。通过方差分析和 Fisher's *f*-test 检验比较所有标准地内昆崙山腮扁叶蜂虫口密度的年度变异系数,并进行多重比较(LSD)检验,进而评判其种群密度年度变化的差异(Koricheva *et al.*,2006;Vehviläinen *et al.*,2007)。

2 结果与分析

相关分析结果表明,2009—2011 年,每株赤松上昆崙山腮扁叶蜂虫口密度与赤松平均胸径和树高、树种丰富度、Shannon 多样性指数、林分密度和林龄之间相关关系不显著,与坡度、坡向和海拔等立地因子之间的相关性也不显著(表 1)。

采用 RF 对赤松株虫口密度与环境因子进行回归分析,环境因子对赤松株虫口密度的重要值如图 2 所示,在林分类型在 2009—2011 年均是最重要的解释变量,其他因子,如海拔、林龄等起到较为重要的解释作用。偏依赖性分析(partial dependence)结果显示,虫口密度随林分类型数值增大(即赤松与亲缘关系较远的树种混交)而降低,且变化幅度最大,因此,林分类型是最重要的解释变量,对虫口密度变化解释能力最大。虫口密度林龄、海拔和树高因子变化而产生波动,而对其他因子变化反应不明显,说明林龄、海拔和树高对虫口密度变化有一定的影响,而其他因子对虫口密度解释能力很小(图 3)。

对比分析昆崙山森林生态系统不同林分类型中树种丰富度和 Shannon 多样性指数之间差异,结果显示,各林分类型中树种丰富度没有显著性差异,而树种 Shannon 指数存在着区别。在赤松-同属混交林中树种多样性最高,与阔叶林没有显著区别,但明

表 1 昆崙山腮扁叶蜂虫口密度与样地各因素的相关关系显著性检验
Table 1 Significance test of relationship between *Cephalcia kunyushanica* larval density and plots factors

年度	赤松平均 胸径 (cm)	赤松平均 树高 (m)	树种 丰富度	树种 Shannon 指数	林分密度 (tree · hm ⁻²)	林龄 (a)	郁闭度 (%)	坡度 (°)	坡向	海拔 (m)
2009	0.06 (0.805)	-0.15 (0.517)	-0.03 (0.913)	-0.04 (0.860)	-0.20 (0.393)	0.04 (0.859)	-0.24 (0.297)	0.41 (0.063)	0.14 (0.531)	-0.40 (0.075)
2010	0.03 (0.887)	-0.12 (0.602)	-0.19 (0.402)	-0.08 (0.717)	0.01 (0.973)	-0.22 (0.339)	-0.09 (0.711)	-0.13 (0.565)	-0.16 (0.496)	-0.08 (0.726)
2011	0.03 (0.889)	-0.03 (0.912)	-0.06 (0.801)	-0.08 (0.716)	-0.11 (0.637)	-0.10 (0.679)	0.08 (0.735)	-0.04 (0.864)	-0.27 (0.244)	0.01 (0.975)

括号中为显著性检验 Sig. (2-tailed)。

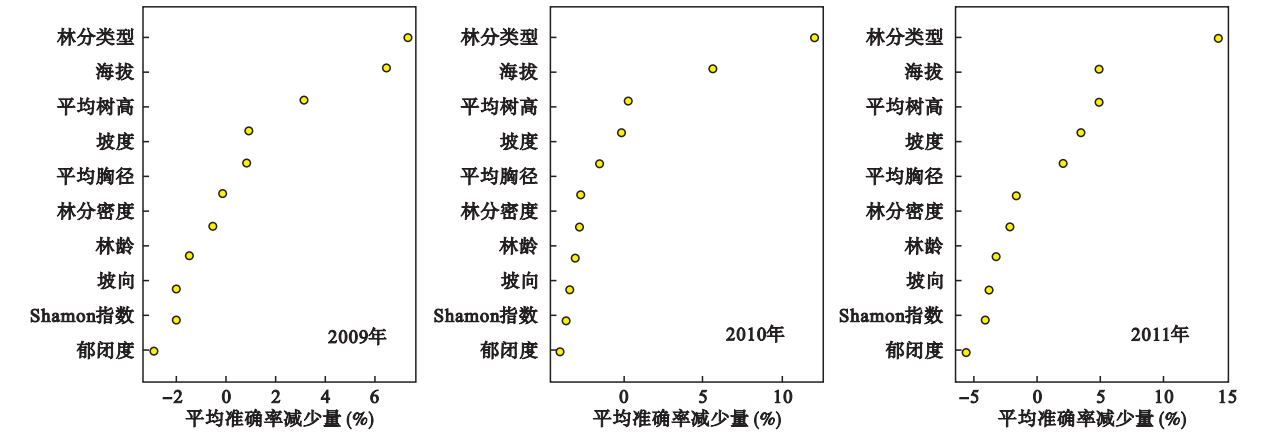


图 2 2009—2011 年昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度解释变量重要值排序
Fig. 2 Variable importance for predictor variables from random forests (RF) regression used for predicting larval density of *Cephalcia kunyushanica* in Kunyu Mountain

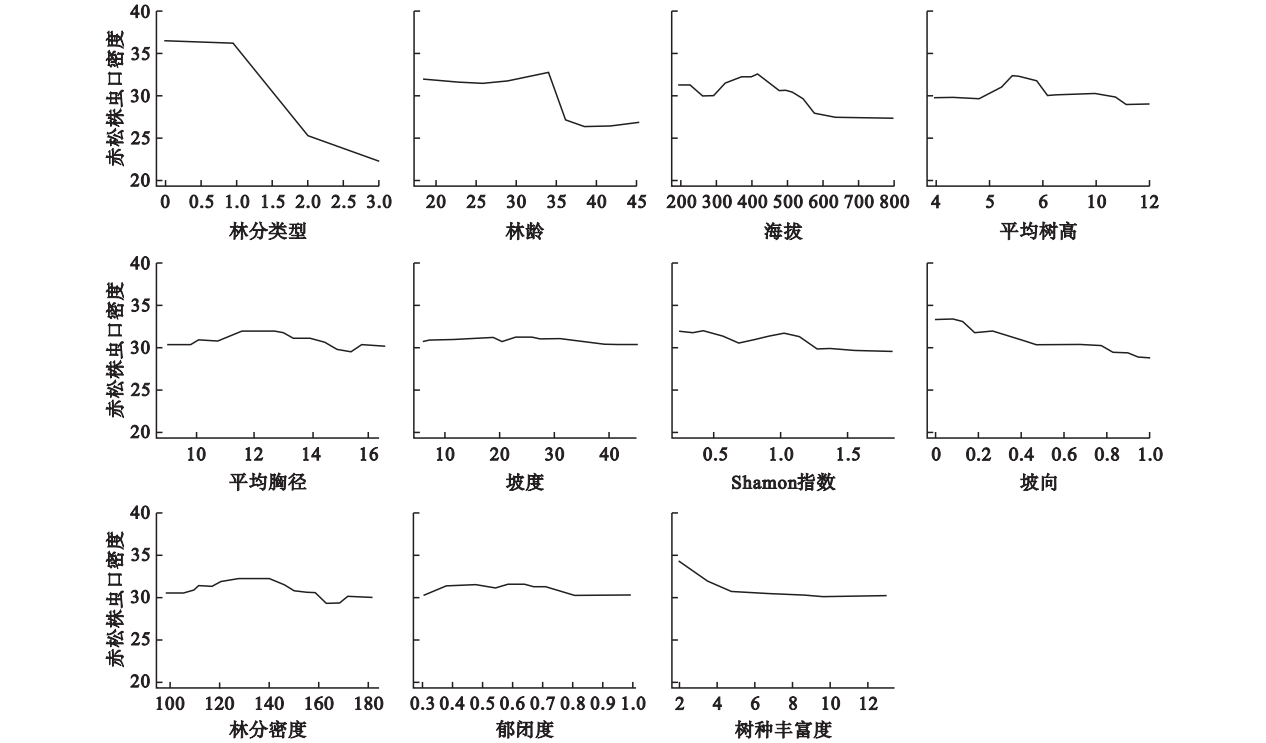


图 3 昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度解释变量依赖性分析
Fig. 3 Partial dependence for selected predictor variables for random forest predictions larval density of *Cephalcia kunyushanica* in Kunyu Mountain

显高于赤松纯林和赤松-同科混交林。赤松纯林中树种多样性指数最低,与赤松-同科混交林和阔叶林没有显著差异(表 2)。

从表 2 可知,2009 年,不同林分类型中在 $\alpha = 0.10$ 检验水平上,赤松株虫口密度之间存在差异 ($F=2.604, P=0.086$)。经多重比较分析,赤松纯林中赤松株虫口密度最高,达到 21 头·株⁻¹,与赤松-同属混交林没有显著差异,但明显高于赤松-同

科和阔叶混交林。

2010 年 4 种不同林分类型间赤松株虫口密度差异明显 ($F=3.452, P=0.040$) (表 2)。赤松纯林株虫口密度最高 ($d=55$ 头·株⁻¹),与赤松-同属混交林中株虫口密度没有明显差异 ($d=53$ 头, $P=0.861$),但明显地高于赤松-阔叶混交林 ($P=0.030$)。赤松纯林株虫口密度高于赤松-同目混交林 ($P=0.053$)。赤松-阔叶树种所组成的林分中,

表 2 不同林分类型中昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度、树种多样性之间的差异
Table 2 Comparison of *Cephalcia kunyushanica* larval density per *Pinus densiflora*, tree richness and Shannon index among four stand types in 2009–2011

林分类型	样地数	2009	2010	2011	R	H
P	4	21.3±9.4 Aa	55.5±17.0 Aa	65.5±11.8 Aa	5.0±1.1	0.54±0.13 B
G	8	18.5±3.6 Aa	52.6±9.8 Aa	51.9±10.4 Aa	6.4±1.2	1.19±0.14 A
O	5	6.6±2.8 Ab	21.7±9.5 ABb	21.4±9.8 Bb	5.6±1.0	0.74±0.13 B
K	4	5.0±3.4 Ab	11.7±6.7 Bb	10.5±7.4 Bb	4.8±0.9	0.90±0.12 AB
<i>F</i>		2.604	3.452	4.926	0.411	4.071
<i>P</i>		0.086	0.040	0.012	0.747	0.024

不同上标字母表示差异显著性,大写字母($P<0.05$),小写字母($P<0.10$);平均值±标准误差。

赤松株虫口密度最低($d=13$ 头),与赤松-同目混交林之间没有差异($P=0.574$)。

2011 年调查结果与 2009 和 2010 年具有相似趋势,4 种林分类型整体对赤松株虫口密度存在显著性差异($F=4.926,P=0.012$)(表 2)。赤松纯林中赤松株虫口密度仍是最高($d=65$ 头·株⁻¹),与赤松-同属树种组成的林分差异不显著($d=52$ 头·株⁻¹, $P=0.379$),均明显地高于赤松-同目和阔叶混交林内赤松虫口密度。赤松-阔叶混交林赤松株虫口密度最低($d=11$ 头·株⁻¹),与赤松-同目混交林内虫口密度差异不明显($P=0.519$)。

变异系数(CV)分析结果显示在 $\alpha=0.05$ 检验水平,各林分类型间昆嵛山腮扁叶蜂种群年度变异系数 CV_{2009–2010} 和 CV_{2010–2011} 没有显著的差异性,但在 $\alpha=0.10$ 检验水平存在明显差异。赤松纯林和赤松-同属混交林中昆嵛山腮扁叶蜂种群年度变异系数

均高于赤松与同目和阔叶混交林(图 4)。说明昆嵛山腮扁叶蜂种群在赤松纯林和赤松-同属混交林中种群波动相对较大,而在赤松-同目或阔叶混交林中种群年度波动较小。

3 结论与讨论

通过对 2009—2011 年昆嵛山森林生态系统中每株赤松昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度与立地和林分因子的分析,结果表明,赤松株虫口密度与平均胸径和树高、林分密度和林龄均无明显相关关系,赤松个体及林分特征对昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度影响不显著;同时,赤松株虫口密度与海拔、坡度和坡向也没有明显相关关系,说明海拔和地形等立地因子也不是决定昆嵛山腮扁叶蜂种群分布的关键因素。RF 分析结果表明,林分类型是影响虫口密度最重要的解释变量,赤松与混交树种亲缘关系越远,受昆嵛山腮扁叶蜂为害越轻。

林分树种多样性增加,提高了林分结构复杂性,导致林分植物多样性及昆虫群落多样性增加,使林分抵抗植食性昆虫能力增强,相比于多个树种组成的混交林,单一树种组成的纯林更易遭受植食性昆虫为害,这一结论被人们广泛接受(李孟楼等, 2005; Jactel *et al.*, 2006)。但本研究表明,树种丰富度和 Shannon 指数与赤松株虫口密度无明显相关关系。对比不同林分中树种多样性特征发现,各林分类型中树种丰富度没有明显差异,树种数均介于 3~13 种之间。虽然树种 Shannon 多样性指数在不同林分类型中存在明显差异,但与赤松株虫口密度趋势完全不同。例如,赤松-同属混交林中树种 Shannon 指数最高,明显高于赤松纯林,但赤松株虫口密度在 2009—2011 年均未存在明显差异;同时,赤松纯林中树种 Shannon 指数与赤松-阔叶混交林中差异不显著,但虫口密度相差却非常明显。因此,树种多样性不是决定昆嵛山腮扁叶蜂种群分布的主

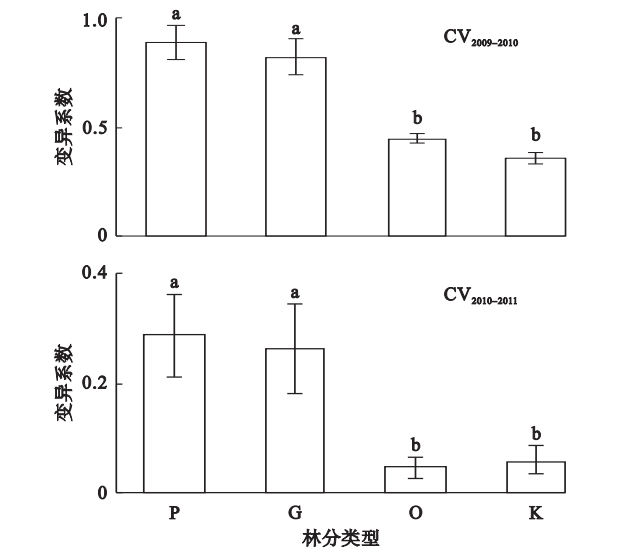


图 4 2009—2011 年各林分类型中昆嵛山腮扁叶蜂种群年度变异系数
Fig. 4 Variation coefficient of *Cephalcia kunyushanica* pop-

ulation between years in various stand types
上标不同字母表示差异显著($P<0.10$);平均值±标准误差。

要因素。

本研究同时发现,纯林中赤松株虫口密度明显高于赤松-同目和阔叶混交林,但与赤松-同属混交林中赤松株虫口密度没有差异。因此,不能简单地认为混交林中昆嵛山腮扁叶蜂种群密度低于纯林。进一步研究证实,混交树种与赤松之间亲缘关系影响林分受昆嵛山腮扁叶蜂为害水平,即赤松与亲缘关系较远的树种混交,株虫口密度较低,而与亲缘关系较近树种组成的混交林中,赤松株虫口密度则相对较高。可能原因是赤松与亲缘关系较远树种混交,相邻阔叶树种可能通过物理或化学干扰,间接地增加了寄主个体之间距离,影响昆嵛山腮扁叶蜂对寄主搜索过程和扩散行为,进而降低昆嵛山腮扁叶蜂种群密度(Sholes, 2008),因此,在林分水平上形成对昆嵛山腮扁叶蜂种群联合抗性作用。而赤松与亲缘关系较近树种混交成林,相邻松属树种,具有与赤松相似营养和挥发性物质,且松属几个树种都有昆嵛山腮扁叶蜂为害记录(数据未显示),间接地减小了寄主个体之间距离,使昆嵛山腮扁叶蜂从赤松上溢出,形成扩散并造成整个林分受到为害(Kaitaniemi *et al.*, 2007; Barbosa *et al.*, 2009),整个林分对昆嵛山腮扁叶蜂联合易感。

昆虫种群年度变异系数在一定程度上可以体现种群波动性及稳定性(Koricheva *et al.*, 2006; Vehviläinen *et al.*, 2007)。赤松与同目或阔叶混交林中种群年度变异处于较低水平时,种群波动较小,可能是在这种2种混交模式下,为天敌群落提供了较多的生存和繁殖场所,使天敌能够对昆嵛山腮扁叶蜂种群长期控制作用,昆虫种群稳定性较强,说明受到林分联合抗性,昆虫种群受到抑制作用。在赤松纯林和赤松同属树种混交林中,变异系数大,说明昆虫种群波动大,种群稳定性较差,一旦受到外界干扰,很容易导致种群数量剧增,暴发成灾(Kaitaniemi *et al.*, 2007),进一步说明林分联合易感性的效果。

许多直接和间接相互作用影响混交树种间相互适应性,对经历着联合抗性和联合易感性的关键树种长期益处或损害,将依赖于其他直接或间接的植物间的相互作用与相互影响所产生的结果来评判。联合抗性和联合易感性的强度、稳定性以及对植物适应性的影响也可能随着时间变化、环境条件改变而变化。因此,开展天然林森林生态系统中植物群落水平上联合抗性和联合易感性效应的长期研究,揭示森林植物多样性对害虫种群联合作用机制,探

索以经营技术为主的调控病虫害模式,指导森林经营管理,实现我国森林可持续发展,将是未来研究的重点方向。

致谢 感谢澳大利亚联邦科工组织(SCIRO)大气研究所王应平博士对本文写作的帮助;感谢昆嵛山林场王尚俊、田成文等协助调查虫口密度。

参考文献

- 侯茂林, 盛承发. 1999. 农田生态系统植物多样性对害虫种群数量的影响. *应用生态学报*, **10**(2): 245-250.
- 李孟楼, 郭新荣, 庄世宏, 等. 2005. 混交林的多样性及其光肩星天牛的抗性研究. *林业科学*, **41**(1): 157-164.
- 孙志强, 张星耀, 林琳, 等. 2010. 赤松纯林林分特征对昆嵛山腮扁叶蜂发生量的影响. *生态学报*, **30**(4): 857-866.
- 王传珍, 王京刚, 杨隽, 等. 2000. 昆嵛山腮扁叶蜂生物学特性研究. *森林病虫通讯*, **19**(4): 20-22.
- 萧刚柔. 2000. 中国扁叶蜂订正名录(膜翅目:扁叶蜂科). *森林病虫通讯*, **19**(6): 3-5.
- Agrawal AA, Lau JA, Hambäck PA. 2006. Community heterogeneity and the evolution of interactions between plants and insect herbivores. *The Quarterly Review of Biology*, **81**: 349-376.
- Andow DA. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. *Annual Review of Entomology*, **36**: 561-586.
- Barbosa P, Hines J, Kaplan I, *et al.* 2009. Associational resistance and associational susceptibility: Having right or wrong neighbors. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **40**: 1-20.
- Breiman L. 2001. Random forests. *Machine Learning*, **45**: 5-32.
- Cutler DR, Edwards JTC, Beard KH, *et al.* 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology*, **88**: 2783-2792.
- Finch S, Billiard H, Collier RH. 2003. Companion planting: Do aromatic plants disrupt host-plant finding by the cabbage root fly and the onion fly more effectively than non-aromatic plants? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **109**: 183-195.
- Frost CJ, Hunter MD. 2007. Recycling of nitrogen in herbivore feces: Plant recovery, herbivore assimilation, soil retention, and leaching losses. *Oecologia*, **151**: 42-53.
- Hambäck PA, Beckerman AP. 2003. Herbivory and plant resource competition: A review of two interacting interactions. *Oikos*, **101**: 26-37.
- Jachym M. 2007. Web-spinning sawflies of the genus *Cephalcia* Panzer (Hymenoptera, Pamphiliidae) in the *Picea abies* forests of the Beskid Mountains (Poland). *Journal of Forest Science*, **53**: 63-68.
- Jactel H, Brockerhoff E, Duelli P. 2005. A test of the biodiver-

- sity-stability theory: Meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors// Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze E, eds. *Forest Diversity and Function*. Berlin: Springer: **176**: 235–262.
- Jactel H, Brockerhoff EG. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, **10**: 835–848.
- Jactel H, Menassieu P, Vetillard F, *et al.* 2006. Tree species diversity reduces the invasibility of maritime pine stands by the bark scale, *Matsucoccus feytaudi* (Homoptera: Margarodidae). *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 314–323.
- Kaitaniemi P, Riihimäki J, Koricheva J, *et al.* 2007. Experimental evidence for associational resistance against the European pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fennica*, **41**: 259–268.
- Karban R, Maron J. 2002. The fitness consequences of interspecific eavesdropping between plants. *Ecology*, **83**: 1209–1213.
- Kessler A, Baldwin IT. 2001. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. *Science*, **291**: 2141–2144.
- Koricheva J, Vehviläinen H, Riihimäki J, *et al.* 2006. Diversification of tree stands as a means to manage pests and diseases in boreal forests: Myth or reality? *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 324–336.
- Liaw A, Wiener M. 2002. Classification and regression by randomForest. *R News*, **2**: 18–22.
- Marques ESA, Price PW, Cobb NS. 2000. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. *Environmental Entomology*, **29**: 696–703.
- Russell FE, Louda SM. 2005. Indirect interaction between two native thistles mediated by an invasive exotic floral herbivore. *Oecologia*, **146**: 373–384.
- Schuldt A, Baruffol M, Böhnke M, *et al.* 2010. Tree diversity promotes insect herbivory in subtropical forests of south-east China. *Journal of Ecology*, **98**: 917–926.
- Sholes ODV. 2008. Effects of associational resistance and host density on woodland insect herbivores. *Journal of Animal Ecology*, **77**: 16–23.
- Sobek S, Scherber C, Steffan-Dewenter I, *et al.* 2009. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia*, **160**: 279–288.
- Unsicker S, Baer N, Kahmen A, *et al.* 2006. Invertebrate herbivory along a gradient of plant species diversity in extensively managed grasslands. *Oecologia*, **150**: 233–246.
- van Ruijven J, Berendse F. 2005. Diversity-productivity relationships: initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**: 695–700.
- Vehviläinen H, Koricheva J, Ruohomäki K. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: Meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia*, **152**: 287–298.
-
- 作者简介** 朱彦鹏,男,1983年生,博士,主要从事森林有害生物生态控制研究。E-mail: yanpengzhu@126.com
- 责任编辑** 王 伟
-