

# 昆嵛山腮扁叶蜂取食对赤松生长的影响\*

朱彦鹏<sup>1</sup>, 孙志强<sup>1,2</sup>, 张星耀<sup>1,3</sup>, 梁军<sup>1,3\*\*</sup>, 张英军<sup>3,4</sup>, 唐晓娟<sup>4</sup>

(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. 国家林业局泡桐研究开发中心, 河南 郑州 450003; 3. 国家林业局昆嵛山生态定位研究站, 山东 烟台 264100;

4. 山东省烟台市昆嵛山林场, 山东 烟台 264100)

**摘要:** 依托昆嵛山森林生态定位观察站 40 块永久性样地, 以昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度代表为害程度, 比较不同样地赤松 2006—2008 年的平均胸径生长量的差异, 并比较了赤松枝条受到连年连续取食或分年度取食后的生长差异, 从中评判昆嵛山腮扁叶蜂为害对赤松林分的局部与整体的影响。结果表明: 遭受连年取食和分年度取食后的赤松, 当年生枝条长度差异显著; 同时, 生长率差异也显著。根据赤松枝条在 3 a 受到的为害情况看, 赤松枝条当年的生长不受当年昆嵛山腮扁叶蜂取食的影响, 但受前一年取食影响: 即当前一年虫口密度较大时, 赤松当年生枝条的生长受到一定的抑制, 反之则影响不大。腮扁叶蜂连续在前年和去年为害 2 年, 会严重降低赤松当年生枝条生长量。通过比较 2006 年至 2008 年 37 块样地赤松胸径的增长量, 赤松胸径在不同虫口密度为害下, 增长量没有显著差异。这说明昆嵛山腮扁叶蜂为害对树木生长的影响是局部而非整体, 在短期内仅从赤松枝条的生长上难以评判其对林分生长的影响。

**关键词:** 昆嵛山腮扁叶蜂; 赤松; 抽枝生长; 胸径生长量

中图分类号: S763

文献标识码: A

## Impact of Kunyushan Web-spinning Sawfly Feeding on Growth of Japanese Red Pine

ZHU Yan-peng<sup>1</sup>, SUN Zhi-qiang<sup>1,2</sup>, ZHANG Xing-yao<sup>1,3</sup>, LIANG Jun<sup>1,3</sup>, ZHANG Ying-jun<sup>3,4</sup>, TANG Xiao-juan<sup>4</sup>

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Protection of State

Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. Paulownia Research and Development Center of China, Chinese Academy of Forestry,

Zhengzhou 450003, He'nan, China; 3. Kunyushan Ecosystem Station, Yantai 264100, Shandong, China; 4. Kunyushan

Forest Farm, Yantai 264100, Shandong, China)

**Abstract:** Forty permanent plots were selected at Kunyushan Forest Ecological Positioning Station, and taking the population density of Kunyushan web-spinning sawfly (*Cephalcia kunyushanica*) to represent the damage level of insect pest, the differences in mean DBH increment of Japanese red pine (*Pinus densiflora*) trees during the period of 2006—2008 on various plots and the growth difference of *P. densiflora* trees suffered from continuous feeding or intermittent feeding were analyzed and compared. Based on the results, the local and overall impact of *C. kunyushanica*'s attack on *P. densiflora* stands were evaluated. The results showed that after continuous or intermittent feeding, there were significant differences in shoot length, and the difference in growth rate was also very signif-

收稿日期: 2010-11-04

基金项目: 国家林业局公益性行业科研专项“食叶害虫监控及防火林带构建技术”(201004003-1); 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金“昆嵛山生态定位站标准地数据拓展采集与集成技术研究”(CAFRIFEEP200903); 林业科技创新平台“山东昆嵛山森林生态系统定位观测研究站”(2011-LYPT-DW-004)

作者简介: 朱彦鹏(1983—), 男, 在读博士, 从事森林有害生物生态控制研究。

\* 昆嵛山林场职工刘鲁军、王尚俊协助调查。

\*\* 通讯作者: 梁军, E-mail: liangjun@caf.ac.cn

icant. It was found that the growth of current year shoot was not affected by current year feeding while was affected by last year's feeding. Current year shoot suffered significant length reduction when it had previously experienced high intensities of two successive attacks last year and the year before last. However, the DBH increment in various stands suffered from different sawfly populations showed no significant difference. This indicated that infestations of sawfly may have obvious impact on shoot growth in a short term while it might have little affection on persistence of whole pine stands. Thus, it is difficult to judge the affection of sawfly infestation on pine stands only by pine shoot growth in a short time.

**Key words:** *Cephalcia kunyushanica*; *Pinus densiflora*; shoot growth; increment of diameter at breast height

年梢生长是林木生长最重要的性状之一, 平均年抽梢长度可以反映树木的高生长速度甚至立木蓄积。不同林木基因型的枝梢发育型式不同且相对稳定, 有些树种在1年中有2次或多次周期性生长, 反映了对不同气候环境自然选择的一种适应特性<sup>[1]</sup>; 然而, 年抽梢长度易受环境和生物干扰影响, 如扭叶松(*Pinus contorta* var. *latifolia* Engelm. ex S. Wats.) 家系苗在适宜营养环境中的多次抽梢率比胁迫条件下高<sup>[2]</sup>, 欧洲赤松(*P. sylvestris* Linn.) 年抽梢长度的茎单元数和茎单元平均长度对苗木年抽梢长度的贡献因氮营养环境不同而异<sup>[3]</sup>; 同时, 害虫为害, 尤其是食叶害虫的为害会影响抽梢长度: 一方面, 长期的害虫取食会降低树木的光合能力及因光合产物减低导致枝条生长受到影响<sup>[4-5]</sup>; 另一方面, 害虫在单一枝条上取食后, 尤其是害虫将枝条的生长点破坏后, 极有可能影响枝条下一年的生长。Kulman<sup>[6]</sup>证实, 多脂松(*P. resinosa*) 的早期失叶显著影响来年的枝条生长。更进一步, 由于枝条生长的差异使得树冠结构改变, 进而影响合轴分枝系统(Sympodial Branch Systems)<sup>[7]</sup>。Carroll等<sup>[8]</sup>通过研究云杉线小卷蛾(*Zeiraphera Canadensis* Mutuura et Freeman) 取食冷杉枝条, 评估为害量与枝条损失间的关系, 指出这种短期为害能够显著降低冷杉苗期的高生长和材积生长量, 进而影响树冠结构的发展。

腮扁叶蜂是一类寡食性食叶害虫, 主要寄主是松属、杉属, 广泛分布在亚洲、欧洲, 常常不定期暴发成灾<sup>[9-12]</sup>。在我国, 相继有如马尾松腮扁叶蜂(*Cephalcia pinivora* Xiao et Zeng)<sup>[13]</sup>和昆嵛山腮扁叶蜂(*C. kunyushanica* Xiao) 为害<sup>[14]</sup>的报道。昆嵛山腮扁叶蜂主要分布于昆嵛山, 其主要寄主是赤松(*P. densiflora* Sieb. et Zucc.), 在昆嵛山1 a 发生1代。每年6—8月为害, 持续50~60 d, 蛹期15~25 d。昆嵛山腮扁叶蜂自1999年开始在昆嵛山相继暴发成灾<sup>[14-18]</sup>, 被害树轻者树冠枯黄, 重者濒于死亡。本文以昆嵛山腮扁叶蜂与寄主赤松构成的食

叶害虫-寄主系统作为食叶害虫为害植物生长关系的模板, 研究腮扁叶蜂取食为害后对赤松枝条生长的影响, 比较2006年后腮扁叶蜂为害后赤松林分整体胸径生长的差异, 勾画腮扁叶蜂为害赤松生长的关系模式, 为进一步开展腮扁叶蜂——赤松系统相互调控的机制和制定短中期的控制策略打下基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地概况

昆嵛山国家级自然保护区位于山东半岛东端(121°37'00"~121°51'00"E, 37°12'20"~37°18'50"N), 总面积15 416 hm<sup>2</sup>。该保护区以烟台市昆嵛山林场为主体, 以赤松为主要保护对象, 属暖温带落叶阔叶林区, 气候温和, 年降水量800~1 000 mm, 年均气温11.18℃, 无霜期200~220 d。在保护区内, 赤松分布在海拔800 m以下并与麻栎(*Quercus acutissima* Carruth.) 林共同组成地带性天然次生森林植被。2006年, 国家林业局昆嵛山森林生态定位研究站根据昆嵛山的森林生态系统结构、功能及其环境特点, 设置40块900 m<sup>2</sup>永久性样地(30 m×30 m)。

### 1.2 样地林分特征和昆嵛山腮扁叶蜂虫口密度调查

2006年8月和2008年8月, 在上述样地中对胸径≥5 cm的树木记录树种, 并测量树高、胸径、基径、枝下高等指标; 同时, 在2008年8月清查样地内林下所有胸径<5 cm、干高≥0.5 m的更新苗种名及其数量。

利用昆嵛山腮扁叶蜂幼虫在叶簇基部吐丝结网形成虫巢的特性<sup>[14, 16]</sup>, 经前期研究可知, 虫巢是由2~4头幼虫分别筑巢汇集一处形成一个明显较大的虫巢。分别于2006、2008和2009年8月利用目测和望远镜结合的方法, 采用对角线法对样地内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<sup>[18]</sup>。

### 1.3 赤松胸径和枝条生长指标调查

根据37块样地调查数据(昆崙山生态定位研究站共设永久样地40块,其中3块样地的树种组成为阔叶树,没有赤松分布,未列入本次研究),按样地中2006年(平均虫口密度为82.06头·株<sup>-1</sup>)和2008年(平均虫口密度为51.16头·株<sup>-1</sup>)虫口密度的发生情况,分为高密度(>100头·株<sup>-1</sup>)、中等密度(10~100头·株<sup>-1</sup>)、低密度(<10头·株<sup>-1</sup>),并以此代表为害程度,分别计算每个样地中赤松的胸径增长量(2008年胸径与2006年胸径的差,cm)。

赤松枝条的生长特点明显,即每年抽枝1次,顶芽和侧芽抽枝长度不等。根据上述昆崙山腮扁叶蜂发生状况的分类,于2010年8月下旬,分别在昆崙山腮扁叶蜂发生高密度(3块样地)、中等密度(3块样地)、低密度(2块样地)的样地中共选择8块样地开展调查。在上述样地中,随机选取20~40枝不等的赤松枝条开展枝条长度测量。前期研究证实,昆崙山腮扁叶蜂幼虫在林间的分布具有一定的空间自相关性,且没有形成特定的空间分布格局,也没有局部空间聚集现象<sup>[19]</sup>,因此,在选取样枝过程中,未特别针对不同的部位和方向。

昆崙山腮扁叶蜂一般先取食去年的松针,当虫口密度高时,去年的松针被消耗完后,开始取食当年生松针。枝条上松针被取食后,松针基部留存在枝条上,与自然脱落的松针区别明显。由此可以判断,被测量枝条在去年、前年是否被取食过。根据上述调查,将被昆崙山腮扁叶蜂取食的赤松枝条分为8类(表1),分别测量每个枝条2008年、2009年和2010年的长度。

表1 被昆崙山腮扁叶蜂取食的赤松枝条类型

取食类型	2010年	2009年	2008年
1	-	-	-
2	+	-	-
3	-	+	-
4	-	-	+
5	+	+	-
6	+	-	+
7	-	+	+
8	+	+	+

注:表中“-”表示未被取食,“+”为被取食。

### 1.4 数据分析

采用方差分析比较林分平均胸径生长量、2010年枝条长度在连年为害和分年度为害类型下的差异,对差异显著的进行多重比较;同时,比较2010年

枝条生长比率的差异,生长比率参照普雷斯勒公式<sup>[8]</sup>并进行适当改进,公式如下:

2010年枝条生长比率 = 2010年枝条长度 / (2008年枝条总长 - 2010年枝条总长) × 100%

方差分析时将枝条生长率作 $\sqrt{i+1}$ 转换,其中, $i$ 表示第 $i$ 个样枝的生长比率。所有数据分析均在SPSS17.0版上运行。

## 2 结果与分析

### 2.1 2010年枝条实际长度的差异

对2010年赤松枝条当年实际抽枝长度的方差分析表明:连年被取食和分年度被取食类型下的枝条长度差异显著( $F_{1,7} = 2.422, p = 0.02$ ),生长率差异也显著( $F_{1,7} = 2.439, p = 0.019$ )。类型4、6、7、8在2008年均受过腮扁叶蜂的取食,多重比较(图1)发现:类型4、6、8间差异不显著,且均显著低于类型1的抽枝长度;类型7与其它类型间差异均不显著;连续3年被取食(类型8)枝条的生长显著低于其他类型枝条的生长。

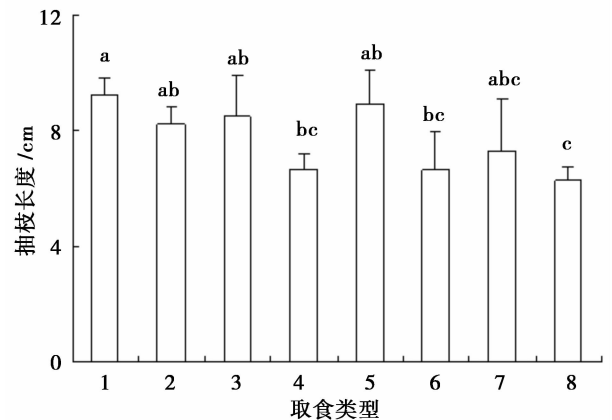


图1 腮扁叶蜂不同取食类型下赤松枝条的实际抽枝长度

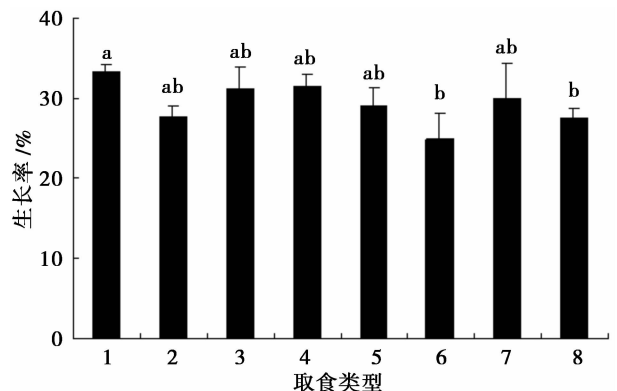


图2 腮扁叶蜂不同取食类型下赤松枝条的生长率

从枝条生长率(图2)看:取食类型6、8与1间差异显著,与其他取食类型间差异均不显著;除类型6、8外,取食类型1与其他取食类型间差异也不显著。

以上结果说明:2008年的为害对2010年枝条的生长有较大的负面影响。

## 2.2 腮扁叶蜂取食对枝条生长的影响

2.2.1 当年取食对枝条生长的影响 由表2可知:

表2 腮扁叶蜂当年和前一年取食对2009年和2010年赤松枝条生长的影响

项目	当年取食		前一年取食	
	2009年	2010年	2009年	2010年
健康枝/cm	9.66 ± 0.42 (n = 158)	8.30 ± 0.43 (n = 131)	10.11 ± 0.42 (n = 163)	8.24 ± 0.36 (n = 158)
被取食枝/cm	8.48 ± 0.43 (n = 112)	7.54 ± 0.40 (n = 139)	7.76 ± 0.39 (n = 107)	7.44 ± 0.49 (n = 112)
F. 830	3.659	1.716		15.006
p. 177	0.057	0.191		0.000

注:n为采样枝数。

2.2.3 2008年和2009年腮扁叶蜂取食对2010年枝条生长的影响 将腮扁叶蜂取食类型分为4组:1和2为2008年和2009年全无为害;3和5为仅2009年有害;4和6为仅2008年有害;7和8为2008年和2009年都有为害。表3表明:2008年和2009年连续2年为害对2010年赤松枝条生长有显著的影响( $F_{1,3} = 5.051, p = 0.002$ ),抽枝长度明显降低,但对枝条生长率没有显著影响( $F_{1,3} = 1.300, p = 0.275$ )。

表3 2008年和2009年腮扁叶蜂取食对2010年赤松枝条生长的影响

取食类型	取样数/ 枝	(抽枝长度 ± 标准差)/ cm	生长率/ %
2年均无为害	116	8.82 ± 0.44 a	30.93 ± 0.88 a
2008年为害	42	6.64 ± 0.49 b	29.79 ± 1.63 a
2009年为害	47	8.79 ± 0.90 a	30.28 ± 1.31 a
2年均有害	65	6.46 ± 0.52 b	27.86 ± 0.62 a

注:同列不同小写字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。

## 2.3 昆崙山腮扁叶蜂持续为害后赤松胸径的生长

通过调查和对比2006年到2008年赤松胸径情况(表4)可知:赤松胸径在不同虫口密度为害下,生长率没有显著差异( $F_{1,2} = 0.793, p = 0.461$ )。

表4 不同为害强度对赤松胸径生长的影响

为害强度	样方数 /个	2006年平均 胸径/cm	2008年平均 胸径/cm	平均增长率 /%
低密度	17	11.44 ± 0.49	13.50 ± 0.62	14.59 ± 2.01
中等密度	7	10.57 ± 0.89	12.89 ± 0.93	19.25 ± 4.33
高密度	13	10.99 ± 0.32	12.55 ± 0.63	14.68 ± 7.65

2009年与2010年腮扁叶蜂取食对当年生赤松枝条抽枝长度的影响均不显著。

2.2.2 前一年取食对枝条生长的影响 由表2可知:2009年腮扁叶蜂取食对2010年抽枝长度影响不大,而2008年腮扁叶蜂取食对2009年抽枝长度有显著影响,被取食的枝条生长长度明显降低。

## 3 结论与讨论

昆崙山赤松的年抽梢完全由固定生长构成,1年抽梢1次,这种生长特点有利于开展食叶害虫取食后对短期内枝条生长情况的评估。

从分析结果看,2010年赤松枝条实际抽枝长度差异显著( $F_{1,7} = 2.422, p = 0.020$ ),生长率差异也显著( $F_{1,7} = 2.439, p = 0.019$ )。2008年和2009年连续2年腮扁叶蜂取食(类型7),并未对枝条生长产生明显地影响,这可能是由于树木自身补偿生长所导致;只有腮扁叶蜂连续3年为害时,才对赤松枝条的生长产生显著影响,降低了枝条的生长量(图1);同样,从枝条生长率看,枝条前年受到取食后显著降低当年的生长(图2)。从腮扁叶蜂取食年度来看,2009年与2010年连续2年腮扁叶蜂取食对当年生枝条抽枝长度不产生负面影响,2009年腮扁叶蜂取食后对2010年抽枝长度影响不大,而2008年腮扁叶蜂取食对2009年和2010年的抽枝长度均有显著影响,被取食的枝条生长长度明显降低。2008年和2009年连续2年为害后对2010年赤松枝条生长有显著影响( $F_{1,3} = 5.051, p = 0.002$ ),抽枝长度明显降低,但对枝条生长率没有显著影响( $F_{1,3} = 1.300, p = 0.275$ )。

通过对比2006年到2008年赤松胸径增长量,赤松胸径在不同虫口密度为害下,增长量没有显著差异( $F_{1,2} = 0.793, p = 0.461$ ),这说明单从腮扁叶蜂为害对赤松枝条的生长上难以评判其对林分生长的

影响。因为,一方面,腮扁叶蜂严重取食后降低甚至致死了树木的部分枝条;另一方面,由于这些枝条的生长受到影响,进而可能改变树体的营养再分配,甚至改变了树体结构,如改变树冠结构<sup>[6-8]</sup>,因而对树木个体,特别是大树的影响是局部而非整体;加之树木本身的补偿生长效应<sup>[20-21]</sup>,总体上,树木生长在不同为害程度下差异不大。笔者前期研究发现,腮扁叶蜂为害导致高密度赤松林分树木死亡率显著高于低密度林分,从一个侧面反映了这种为害加速了赤松林分密度的调整<sup>[22]</sup>。

近年来,人们对植食性昆虫在天然林中的作用有了许多新认识,特别是在植食性昆虫的生态功能方面开展了一系列的研究。植食性昆虫是构成森林生态系统食物链的重要组成部分,起到分解和促进有机物降解、增强土壤肥力和树势的作用,同时还对植物花粉、种子及各种病原的传播起到媒介作用。此外,植食性昆虫在维持天然林系统稳定性上具有“疏伐”及“抚育”等重要功能。昆虫是天然林演替过程中生态系统自发调整种群密度的内部驱动力之一,能够淘汰过密林分中的弱势树并降低竞争,控制拥挤,减少压力,减轻寄主对水分和营养的竞争<sup>[23]</sup>;同时,植食昆虫通过取食致死寄主,加速了种群的“自疏”,并从而达到“间伐”的效果<sup>[23-25]</sup>。有研究认为,食叶害虫是“超级营林专家”,能起到改变森林生态系统结构和功能<sup>[23, 26]</sup>、调节植物种群数量和群体动态的作用<sup>[24-25, 27]</sup>;因此,有关腮扁叶蜂在昆崙山天然林中的功能作用仍有待进一步深入研究。近年来,许多生态学家提出,天然林生态管理要在不改变生态系统根本变化的前提下,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<sup>[28-29]</sup>,并提出将模拟自然干扰作为森林生态系统管理的关键指导方针<sup>[29-32]</sup>;因此,明晰植食性昆虫为害与植物生长之间的关系是制定和实施模拟自然干扰、开展森林生态系统短期和长期管理的关键。

## 参考文献:

- [1] Lanner R M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relation to growth potential [M]//Cannell M G R, Last F T. Tree physiology and yield improvement. New York: Academic Press. 1976, 223-243
- [2] Jiang I B J, Jonsson A, Eriksson G. Within-and between-population variation in growth of *Pinus contorta* var. *latifolia*: A combined study of growth-chamber and field-trial experiments[J]. *Silvae Genetica*, 1989, 38:5-6
- [3] Lascoux M, Lundkvist K. Growth of 24 full-sib families of *Pinus syl-*
- vestris* at six relative nutrient addition rates[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1992, 7(1):473-484
- [4] Piene H, Little C H A. Spruce budworm defoliation and growth loss in young balsam fir; artificial defoliation of potted trees[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, 20(7):902-909
- [5] Little C H A, Lavigne M B, Ostaff D P. Impact of old foliage removal, simulating defoliation by the balsam fir sawfly, on balsam fir tree growth and photosynthesis of current-year shoots[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 186(1-3):261-269
- [6] Kulman H M. Effects of artificial defoliation of pine on subsequent shoot and needle growth[J]. *Forest Science*, 1965, 11(1):90-98
- [7] Thomas L P, Watson M A. Leaf removal and the apparent effects of architectural constraints on development in *Capsicum annum* [J]. *American Journal of Botany*, 1988, 75(6):840-843
- [8] Carroll A L, Quiring D T. Influence of feeding by *Zeiraphera canadensis* (Lepidoptera: Tortricidae) on growth of white spruce; larval density-damage and damage-shoot production relationships[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1993, 30(4):629-639
- [9] Battisti A, Boato A. *Cephalcia masuttii* sp. n. (Hymenoptera: Pamphiliidae), a new web-spinning sawfly living on spruce[J]. *European Journal of Entomology*, 1998, 95:251-262
- [10] Battisti A, Rodeghiero M. Monitoring spruce web-spinning sawflies *Cephalcia* spp.: the correlation between trap catches and soil sampling [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1998, 88(3):211-217
- [11] De Somviele B, Lytyk S P, Niemel P. Sawfly (Hym., Diprionidae) outbreaks on Scots pine; effect of stand structure, site quality and relative tree position on defoliation intensity[J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 194(1-3):305-317
- [12] 张同心,孙绪良,崔为正,等. 松阿扁叶蜂对不同树种的选择行为[J]. *林业科学*, 2006, 42(6):66-70
- [13] 罗正均,张力,杨德敏,等. 马尾松腮扁叶蜂幼虫的生物学习性及防治技术研究[J]. *林业科学研究*, 2008, 21(5):686-692
- [14] 杨隽,邵凌松,刘德玲,等. 昆崙山腮扁叶蜂生物学特性及防治技术研究[J]. *山东林业科技*, 2001(3):41-44
- [15] 王传珍,王京刚. 昆崙山腮扁叶蜂生物学特性研究[J]. *森林病虫害通讯*, 2000, 19(4):20-22
- [16] 萧刚柔. 中国扁叶蜂:膜翅目:扁叶蜂科 [M]. 北京:中国林业出版社,2002
- [17] 萧刚柔. 中国叶蜂四新种(膜翅目,广腰亚目:扁叶蜂科,叶蜂科)[J]. *林业科学研究*, 1990, 3(6):548-552
- [18] 孙志强,张星耀,林琳,等. 赤松纯林林分特征对昆崙山腮扁叶蜂发生量的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(4):857-866
- [19] 林琳,于善栋,张英军,等. 昆崙山腮扁叶蜂幼虫空间自相关研究[J]. *南京林业大学学报:自然科学版*, 2009, 33(6):63-68
- [20] Trumble J T, Kolodny-Hirsch D M, Ting I P. Plant compensation for arthropod herbivory[J]. *Annual Review of Entomology*, 1993, 38(1):93-119
- [21] Jremo J, Tuomi J, Nilsson P, et al. Plant adaptations to herbivory: mutualistic versus antagonistic coevolution[J]. *Oikos*, 1999, 84:

313-320

- [22] 梁 军,孙志强,朱彦鹏,等. 昆崙山天然林13年演替动态—生物多样性变化、物种周转及生物干扰[J]. 中南林业科技大学学报, 2011, 31(1): 9-17
- [23] Schowalter T D, Withgott J. Rethinking Insects What would an ecosystem approach look like[J]. Conservation in Practice, 2001, 2(4):10-15
- [24] McCarthy J W, Weetman G. Self-thinning dynamics in a balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) insect-mediated boreal forest chronosequence[J]. Forest Ecology and Management, 2007, 241(1-3):295-309
- [25] McCarthy J W, Weetman G. Stand structure and development of an insect-mediated boreal forest landscape [J]. Forest Ecology and Management, 2007, 241(1-3):101-114
- [26] Hummel S, Agee J K. Western spruce budworm defoliation effects on forest structure and potential fire behavior[J]. Northwest Science, 2003, 77(2):159-169
- [27] Baskerville G L. Spruce budworm: the answer is forest management. Or is it[J]. Forestry Chronicle, 1975, 51:157-160
- [28] Peterson G, Allen C R, Holling C S. Ecological resilience, biodiversity, and scale[J]. Ecosystems, 1998, 1(1):6-18
- [29] Drever C R, Peterson G, Messier C, et al. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2006, 36(9):2285-2299
- [30] Franklin J F, Lindenmayer D, MacMahon J A, et al. Threads of continuity[J]. Conservation in Practice, 2000, 1(1):8-17
- [31] Mayer A L, Kauppi P E, Angelstam P K, et al. Ecology: Enhanced: Importing Timber, Exporting Ecological Impact[J]. Science, 2005, 308(5720):359
- [32] 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[M]. New York: Springer-Verlag Inc, 2008:341-372