

植物病原菌在森林动态中的作用*

付先惠** 曹 敏 唐 勇

(中国科学院西双版纳热带植物园, 勐腊 666303)

摘 要 植物病原菌作为森林生态系统的重要组成成分及调控因子之一, 在森林动态中扮演着重要的角色。植物病原菌通过侵染过程导致寄主植物的幼苗及成熟个体死亡、成熟个体的种子量降低或不实, 或造成植物个体或群落中不同物种不同程度的病害, 影响它们之间的营养竞争, 从而导致群落结构、物种及个体数量的变化。感染散布前、后的种子和土壤种子库中的种子, 以及由种子萌发产生的幼苗, 它们的存活率降低, 进而影响森林中的种子散布、幼苗更新与增补格局。在天然林中, 先锋树种比顶极树种对病原菌更敏感, 群落演替的早期阶段对病原菌比较敏感。植物病原菌主要通过密度依赖机制造成森林树种不同的死亡格局, 从而参与森林的动态过程。

关键词 植物病原菌, 森林动态, 密度依赖

中图分类号 S718.5 文献标识码 A 文章编号 1000- 4890(2003)03- 0059- 06

Effects of plant pathogens on forest dynamics. FU Xianhui, CAO Min, TANG Yong (Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22(3): 59~ 64.

As a component and regulator in forest ecosystem, plant pathogens play an important role in forest dynamics. Infection by plant pathogens often results in increased mortality of seedlings and adult plants, and in lower fecundity or sterility, and influences the competition for nutrients, which can induce changes in community structure and number of species and individuals. Plant pathogens can infect the seeds of pre dispersal and post dispersal, and those in soil seed banks and seedlings germinated from seed bank, thus decrease their survival rate, contributing to pattern of the seeds dispersal, regeneration and recruitment of the seedlings in forest. In natural forest, pioneer tree species are more susceptible to plant pathogens than climax species. Plant community in early succession stage is susceptible to plant pathogens compared to climax community. Plant pathogens have been found to operate mainly in a host density-dependent manner in forest dynamics. So it is important to study the effects of the pathogens in forest dynamics for the purpose of sustainable forest management.

Key words pathogen, forest dynamics, density dependent.

1 引 言

植物病原菌在自然界中是广泛存在的, 包括真菌、细菌、病毒等。其中真菌是最主要的植物病原菌, 如自然界中约有 1.0×10^5 多种真菌, 其中约有 8 000 种能引起植物病害^[13]。人们对植物病原菌的认识最早是从农业生态系统开始的。19 世纪中叶, 爱尔兰马铃薯晚疫病流行, 这一灾难推动了人们对农作物病害的研究。然而, 人们对森林生态系统中植物病原菌的认识则较晚^[12, 40]。越来越多的研究表明, 植物病原真菌在调节热带雨林的植物种群数量、维持天然林中植物的物种多样性等方面扮演着重要的角色^[9, 38, 46]。但总体上来说, 关于植物病原菌在森林群落中作用的研究仍然很少^[4]。本文综述了植物病原菌对森林的群落结构、种子散布、幼苗

增补、土壤种子库等方面的影响, 并讨论了植物病原菌在森林动态中的作用及有关研究动态。

2 植物病原菌对森林群落结构的影响

植物病原菌一般通过密度依赖机制^[6, 19]和距离依赖机制^[31, 46]造成森林树种不同的死亡格局, 从而参与森林的动态过程。密度依赖机制是指当群落中寄主植物密度较高时, 病害传播蔓延速度加快, 使得寄主植物容易感病, 死亡率提高。距离依赖(distance dependent) 机制是指在感病的母树或同种植物的成熟个体附近, 植物病原菌密度较高, 因此初侵

* 国家自然科学基金 (30070618)、云南省自然科学基金 (1999 C 0089 M)、中国科学院知识创新工程项目 (KZCX 2 406)。

** 通讯作者

收稿日期: 2001- 11- 05 改回日期: 2002- 01- 21

染菌量较大;随着与母树距离的增加,植物病原菌的密度降低,初侵染菌量就减少,寄主植物的感病程度和发病率也会降低。因而,随着与母树距离的增加,植物发病率明显降低^[11]。密度依赖机制和距离依赖机制是相互作用,相互联系的,距离依赖机制通过密度依赖机制而起作用。除此之外,植物病原菌还通过影响森林生态系统的种间关系,如动物的取食活动、昆虫的传粉活动,对森林动态产生影响^[24, 49]。

与农业生态系统相比,森林生态系统中寄主与病原菌的关系更加复杂。因为后者的植物种类多,相应的病原微生物的种类也多^[54]。在农业生态系统中,寄主植物一般只存活一个生长季,因而植物病原菌的生活史比较简单。因此,根据病害的特点,采取不同的栽培措施来控制病害,如对某种寄主植物的专性寄生菌,可以通过轮作、丢荒等措施防止土传病原真菌在土壤中累积^[68]。而在森林生态系统中,寄主植物一般都是多年生的,再侵染可以反复发生,植物病原菌的生活史也要复杂得多。

2.1 植物病原菌的种类、生活习性、侵染机制

病原菌都有一定的寄主范围,不同的病原菌寄主范围不一样。如印度柑桔褐腐疫霉(*Phytophthora citrophthora*)能引起全叶榆(*Holoptelea integrifolia*)、粉花羊蹄甲(*Bauhinia variegata*)叶疫病;棕榈疫霉(*P. palmivora*)能引起毗黎勒(*Terminalia bellirica*)叶疫病;烟草疫霉(*P. nicotianae*)能引起阔叶合欢(*Albizia lebeck*)、麻楝(*Chukrasia tabularis*)、红椿(*Toona ciliata*)等植物的叶疫病^[60]。在森林群落中,物种组成多种多样,不同的物种对病原菌的敏感性不一样,病害状况也不一样,因而它们的生长发育、养分和空间竞争能力不同,最终影响森林群落的物种组成、物种在群落中的分布及空间结构。

病原菌的生活习性不一样,对寄主植物造成的危害也不一样。病原真菌主要有寄生和腐生两种生活习性。寄生性真菌一般致病力强,寄主范围较窄,常常是专性寄生的(如白粉菌、锈菌),多引发局部病害,病原菌的种群数量常随寄主植物的消长而消长。腐生性真菌的致病力相对较弱,多为土壤习居菌,寄主范围广,能诱发多种植物病害,它们通过引发系统性病害,造成寄主死亡。它们常常在缺乏活寄主时能在死的有机物残体上营腐生生活,或产生不同的休眠体(如卵孢子、菌核、根状菌束、厚垣孢子),使病原菌种群在几年甚至几十年没有寄主的情况下,仍

然存活在土壤中^[16],因而它们的种群消长与寄主植物的关系并不密切。这类病原菌的种类较多,主要有:轮枝菌属(*Verticillium*)、疫霉属(*Phytophthora*)、核盘菌属(*Sclerotinia*)、镰孢菌属(*Fusarium*)和丝核菌属(*Rhizoctonia*)的一些种。许多著名的森林病害都是由土壤真菌引起的,如樟疫霉(*P. cinnamomi*)引起澳大利亚Jarrah林枯顶病^[71];桤长喙霉(*Ceratocystis fagacearum*)引起桫欏树萎蔫病^[7]。最新研究表明,土壤真菌对森林中植物种群大小和群落组成有很重要的调节作用^[15, 70],而以往的许多研究都忽略了土壤真菌这一类群。

植物病原菌侵染的部位不一样,对植物个体的影响也不一样。如昆虫传播的花药黑粉菌(*Ustilago violacea*)能侵染寄主植物(*Silen alba*)的花药,使寄主植物的种子产量下降或不结实,因而由种子萌发产生的幼苗数量减少,植物种群的繁殖更新能力降低。所以它对成熟个体影响不大,对植物种群的年龄结构影响较大^[5]。

2.2 寄主植物的种类、抗病性、年龄、群落的演替

植物对病原菌都有一定的抗性,通常表现为质量抗性(qualitative resistance)和数量抗性(quantitative resistance)。质量抗性具有寄主专化性,是由一种(多数是几种)抗性基因或病原菌的致病基因控制的^[42]。具有质量抗性的植物,病害在抗病的寄主植物上不表现明显的症状,但在感病的寄主植物上,病原菌能重复侵染,产生或释放孢子,形成再侵染源^[17]。数量抗性不具有寄主专化性,是由许多基因的累加作用(additive action)产生的^[69],表现为不同的寄主植物个体对病原菌的敏感性不一样。如在易感病的寄主植物上,病原菌潜伏期相当短,单位面积上病原菌数量多、病原菌产孢量非常大,病害发展较为迅速,则寄主植物发病的病程也就短。而在抗病性较强的寄主中,病原菌个体数量少、分生孢子器小、产孢量少,病害的发生、发展直到产孢期都要比易感病的寄主晚,则寄主植物发病的病程就长。植物种类不同,对病原菌的抗性不同,因而对资源的竞争能力不同,如豆薯多层锈菌(*Phakopsora pachyrhizi*)引起澳大利亚土著物种大豆(*Glycine*)的叶锈病,在种群内或种群间的病害发生程度就明显不同^[17],因此种群中植物个体或群落中不同物种的竞争能力不一样,从而对种群密度及群落中的物种组成和分布起到调节作用。

寄主植物的年龄不同对病原菌的敏感性也不同, 植物在幼龄阶段易感病^[23]。如在印度南部的阿萨姆湿润热带雨林中, 疫霉菌能引起麻楝落叶, 当幼苗高度在20 cm以下时植物落叶最严重, 落叶率在20%~100%, 而幼苗高度在40 cm以上时落叶率仅为2%~10%^[59]。

植物群落所处的演替阶段不同, 对病原菌侵染的反应也不同。由于病原菌只在种群发展的某一阶段起重要作用, 而森林群落中植物种群结构较复杂, 因此从总体上来看, 群落的感病指数一般较低^[12]。新定居群落的个体密度相对较高, 物种组成较简单, 比成熟期群落对病原菌更敏感, 病害更容易爆发流行。在群落演替发展的早期, 种群密度和大小具有增长的趋势。对不同的病原菌来说, 当植物种群的数量达到某一特定阈值时, 病害就可能开始爆发流行^[50], 使得某一单优种群很快分解成若干小的种群片段, 原来的物种与其它物种呈镶嵌分布的空间格局, 病原菌的传播受到抑制, 感病指数下降^[23]。在种群定居初期, 其遗传异质性(即: 对明显相似的形状来说, 在不同的个体中, 可由不同的基因或遗传机理所决定)也较低, 感病指数高^[34], 随着病害的流行, 寄主种群逐渐产生选择抗性、遗传异质性增加, 感病指数下降。

2.3 环境差异

环境因子通过影响植物或病原菌的生长发育而影响森林病害, 进而对森林群落结构造成影响。如植物病原菌喜弱光、高湿、低温的条件, 强光能抑制病原菌孢子的萌发^[64], 因此许多真菌的孢子只能在荫蔽条件下萌发^[57]。此外, 演替过程中群落环境的变化也会对病害产生影响(如光照强度、水分及养分供应、种间竞争关系的变化)^[37, 58]。在热带森林的林窗中, 许多病原菌的孢子不能萌发^[14], 因而在林窗中幼苗的发病率要低于荫蔽条件下^[9, 10]。如爪哇木棉(*Ceiba pentandra*)、钟花树(*Tabebuia rosea*)、卵叶榄仁(*Terminalia oblonga*) 2个月左右的幼苗在荫蔽条件下, 因病害引起的幼苗死亡率分别为74%、29%和26%, 而在光照条件下则分别为7%、1%和4%^[11]。可以看出, 在不同光照条件下, 3种植物因病害引起的幼苗死亡率有明显的差异。环境因子在时间和空间上的变化造成植物个体的增补和成熟个体死亡率的变化, 能够改变植物种群的年龄结构及病害的再侵染速率。

2.4 植物病害的发生和发展

病原菌的传播是植物病害发生和发展过程中不可缺少的重要环节, 其传播方式、速率、距离都能影响植物病害发生的过程。病原菌的传播受许多因子的影响, 如森林群落中寄主植物的组成、密度、传播媒介等。在许多物种中, 病原菌传播速率与寄主植物的密度呈正相关^[18], 在这种情况下, 病原菌的侵染将影响寄主植物的健康, 甚至造成寄主植物个体的死亡, 从而调节寄主植物的种群大小。如果病原菌的传播速率与寄主植物密度之间不存在相关关系, 并不表明植物病原菌没有调节寄主种群大小的能力。在病原菌侵染频度高的寄主与病原菌体系中, 病原菌的传播可能与寄主植物的种群大小完全没有关系, 但是病原菌仍然能够把种群大小控制在环境资源可承受的范围内。在对植物病害进行研究时, 不仅需要考虑寄主和病原菌的动态, 而且要考虑病害的季节动态过程、寄主植物的死亡率、染病寄主的恢复情况及寄主植物在森林中的增补。

总之, 植物病原菌通过侵染过程导致寄主植物幼苗及成熟个体死亡^[9, 11, 61]、成熟个体的种子量降低或不实^[28, 62], 种群中植物个体或群落中不同物种的不同程度发病, 进而影响它们之间的营养竞争, 从而导致种群结构、个体数量、甚至整个植物群落的变化^[50, 55]。然而, 尽管病原菌具有调节种群的潜能, 但是由于人们通常认为在天然林中物种组成复杂, 许多植物种群都有地方性病害, 这种类型的病害对寄主植物的侵染危害较轻, 而且能够在当地持久存在^[34, 65], 病害一般不容易爆发流行造成危害, 因而忽略了对其在天然林种群中作用的研究, 很少有研究论证病原菌对天然林种群的调控作用^[23]。最近的研究表明, 在天然林中植物的发病率和病害严重程度是非常高的, 至少局部地区是这样的^[47], 如壳蕉孢(*Cytospora rhizophorae*)能够引起波多黎各西南部红树(*Rhizophora mangle*)林的枝枯和死亡, 死亡率可以达到33%^[73]。传统的研究一般都集中在对病原菌的描述上, 如板栗疫病、荷兰榆病^[4, 40]。其原因可能主要是病害都是由微生物引起的, 难以观测或直接研究。在天然林群落中, 病害的作用容易被忽视, 因为其它物种在相邻物种被破坏后对其有补充作用, 所以在某些群落中, 现在植物的分布可能是对以前的病原菌的反应(过去病害的结果), 它们比现有的病害还要重要^[41]。许多关于森林生态系统病害的研究都集中在造成植物地上部分明显损害的真菌上^[5, 20], 而对在森林生态系统中占重要地

位的土传病原菌研究得较少^[15, 70], 这是由于土传病原真菌和其寄主植物体系的地下组成研究起来比较困难。关于植物与病原菌体系的理论都集中在当年的寄主和病原菌动态的研究上^[22, 39, 48], 而关于土传病原真菌和它们的寄主植物的长期动态的研究则较缺乏^[68]。

3 植物病原菌对森林种子散布和幼苗增补的影响

种子散布是植物种子通过风媒、水流、动物活动等作用被传送到远离母树的地方的过程。热带树种通过种子散布增加了种子遇到适合其萌发或幼苗定居的小生境的机会(定居假说 colonization hypothesis)^[43], 种子和幼苗可以避免母树附近由于密度依赖或距离依赖机制引起的高死亡率(包括病原菌引起的高死亡率), 提高幼苗存活率(逃避假说 escape hypothesis 或称 Janzen-Connell 假说)^[45, 46, 51]。对于典型的先锋树种来说, 它们的种子只能在开阔地上萌发, 幼苗只有在林窗形成之后才出现^[72], 而散布能提高某些种子和幼苗找到林窗并在其中定居和存活的可能性, 因此随着散布距离的增加, 幼苗在林窗中出现的可能性也增加。在林窗中, 光照、湿度等条件都适宜种子萌发和幼苗生长, 而病原菌的生长、繁殖均受到抑制, 因而幼苗的发病率降低^[9, 10]。有些物种的种子和幼苗在母树附近密度最高, 但死亡率也是最高, 随着距离的增加, 死亡率下降。因为种子和幼苗的高密度可能会导致昆虫或病原菌的集中侵染, 从而造成种子和幼苗的高死亡率或者全部死亡^[31, 46]。

长期以来, 逃避假说和定居假说引起了许多学者的关注。Augspurger^[11]在巴拿马的 Barro Colorado 岛选择了爪哇木棉(*Ceiba pentandra*)、树蓼(*Triplaris cumingiana*)、卵叶榄仁(*Terminalia oblonga*)、蒜叶破布木(*Cordia alliodora*)、钟花树(*Tabebuia rosea*)等9种风播植物来检验种子扩散增加幼苗避开植物病原菌、提高存活率的机制。研究表现, 扩散有利于这9种植物降低因病原菌引起的死亡率。9种植物都支持了定居假说, 迁移到林窗中的幼苗, 在萌发之后的一年中都比树荫下的幼苗存活率高。其中有8种植物支持逃避假说, 在第一年的某些时间段中, 除了爪哇木棉外其它所有树种的幼苗在离母树一定距离处存活率都很高。在荫蔽条件下, 扩散也降低了幼苗的死亡率。Clark等^[27]对24项关于逃避假说的研究进行了评述, 发

现大部分研究都提供了支持这一假说的依据, 但这些研究都只是针对一个物种的少数成熟个体的某一较短的发育阶段进行的, 很少包括整个生命周期或同时研究不同因子引起的死亡率的空间格局^[10]。

Janzen^[46]的模型预测了成熟个体在距母树一定距离处增补的密度最大。Hubbell^[45]则认为除非母树附近的死亡率为100%, 否则后代的最大增补仍然发生在母树附近。原因是母树附近种子的密度比远处要高得多, 即使高死亡率发生在母树附近, 但由于种子密度很高, 存活的幼苗数也较高。在远离母树处的种子密度非常低, 即使具有较高的存活率, 最后能够存活的幼苗也很少。从物种和个体水平来说, 植物病原菌能影响种子散布及种子萌发形成的幼苗的存活格局^[11, 51]。主要表现在几个方面: ①感染散布前的种子, 使种子提前脱落, 降低种子的品质, 影响散布种子的数量和质量, 从而影响种子的散布格局。森林树种的种子经常被病原菌尤其是真菌感染, 导致种子变色、皱缩和腐烂, 降低种子活力。如青霉菌(*Penicillium* sp.)、茎点菌属(*Phoma*)的3个种、镰孢菌(*Fusarium* sp.)均能感染菲律宾合欢(*Albizia procera*)、紫花羊蹄甲(*Bauhinia purpurea*)的种子^[66]; ②通过侵染种子, 影响动物对种子的选择, 进而影响种子的二次散布。种子被病原菌侵染后, 种子品质发生变化, 影响动物对它的兴趣, 如许多动物不喜欢取食被子囊菌(*Ascomycete*)侵染的植物^[29]; ③侵染散布后的种子, 导致种子死亡或降低种子的活力, 影响种子的萌发率, 从而影响植物种群的增补格局。种子散布的密度和它们在距母树不同距离处的存活力是影响植物种群分布格局的两个相互作用的因素^[46]。如果种子散布密度高, 存活率也高的话, 那么植物呈群集分布, 否则, 不呈群集分布^[35]。Janzen^[46]和 Connell^[31]认为捕食者及病原菌对密度效应的不同反应是影响这两个因素的主要原因。研究表明, 在种子散布、幼苗生长及死亡的过程中, 真菌起了很重要的作用, 它可以在种子上营腐生生活、或者造成种子死亡或降低萌发后幼苗的生存力^[26]。Augspurger^[9]20世纪80年代在Barro Colorado岛的研究表明, 散布距离的增加、幼苗密度的降低都可以降低 *Platydictyon elegans* (一种豆科植物) 湿腐病(damping-off)的发病率, 这就是密度依赖机制和距离依赖机制协同作用的结果; ④侵染幼苗, 造成幼苗死亡或降低幼苗的竞争能力, 影响森林中增补的幼苗的种类、数量和分布格局。

植物病原菌在热带森林树种的幼苗死亡中扮演着重要的角色^[11]。在天然林中, 感病幼苗的数量呈指数下降的趋势^[9, 10]。热带森林中幼苗的死亡率随散布距离和林窗中光照强度的增加、幼苗密度的降低而降低。在自然条件下, 散布距离和幼苗密度呈负相关关系^[8]。如光叶嘉赐树 (*Casearia nitida*) 的幼苗在两棵母树下的死亡率要比两棵母树间高^[44]。同一群落中, 幼苗对病害的敏感性随发育进程而降低, 如生长迅速的先锋树种比生长缓慢且耐荫的顶极树种易感病^[11]。

4 病原菌对森林土壤种子库的影响

土壤种子库是存在于土壤表面和土壤中全部存活种子的总称^[63]。土壤种子库内的种子作为潜在的植物种群, 是群落过去状况的记录, 也是反映群落现在和将来特征的一个重要因素^[30], 它是联系植被系统和土壤系统的重要环节。种子在森林土壤中的储存状况强烈地影响先锋树种幼苗在林窗中的增补^[33]。当然, 森林土壤种子库中种子的生活力丧失直接影响森林中植物的总死亡率^[25]、干扰过后整个植物群落的重建以及植被演替过程^[67, 74], 森林土壤种子库中的种子动态也可以影响种子对森林斑块的利用。研究发现, 病原真菌是导致土壤种子库中种子死亡的重要原因^[32, 52], 病原真菌对种子的影响主要表现为: ①感染种子直接造成种子坏死(如破坏种子的组织结构或生理生化过程); ②产生有毒代谢产物(如游离脂肪酸等)影响种子活力; ③加快种子的代谢过程, 缩短其存活时间^[21]。

植物病原菌尤其是病原真菌对森林土壤中种子活力的影响已经引起了一些学者的广泛关注。徐化成等^[2]研究大兴安岭北部兴安落叶松种子在土壤中的分布及其种子库的持续性时发现, 病害是种子致死的重要原因, 土传病害的存在加速了种子死亡的进程。刘济明^[1]研究茂兰喀斯特森林中华蚊母树 (*Distylium chiensis*) 群落土壤种子库动态时发现, 病原菌危害引起的土壤种子库中种子的死亡数为 $3.2 \text{ 粒} \cdot \text{m}^{-2}$, 约占土壤种子库中种子储量的 2%。由此可见, 植物病原菌对土壤种子库的影响较大。造成种子病害的病原微生物主要有青霉菌属 (*Penicillium*)、镰孢霉菌属 (*Fusarium*)、毛霉菌属 (*Mucor*)、茎点菌属的真菌。可能因为大种子的种皮较厚、体积较大, 能够储存较多的次生物质和营养物质, 增强其抵抗病原真菌侵染的能力^[53], 所以一

般认为大种子对病原菌的抗性要强一些, 但是尚缺乏这方面的直接证据^[36]。在我国(尤其是在热带地区), 关于病原菌对森林土壤种子库的影响的研究仍然缺乏。关于研究方法, 目前主要是采用杀菌剂处理种子, 调查种子的死亡率^[33, 56]。但这种方法有一定的弊端, 首先采用的杀菌剂大多是广谱性的, 在杀死病原菌的同时, 也能杀死种子表面或内部可能促进其萌发的有益真菌, 降低种子的萌发力; 其次土壤种子库中的种子多为先锋植物的种子, 种子小, 休眠期长^[3], 实验周期较长。

综上所述, 植物病原菌是森林生态系统的重要组成部分, 它主要是通过密度依赖机制造成森林树种的不同死亡格局, 从而参与森林的动态过程。植物病原菌通过侵染过程导致寄主植物的幼苗及成熟个体死亡, 或使成熟个体的种子产量降低或不实, 或造成植物个体及群落中不同物种不同程度的病害, 影响它们之间的营养竞争, 从而导致植物群落的变化。同时, 植物病原菌还能够感染散布前后的种子和土壤种子库中的种子以及由种子萌发产生的幼苗, 从而影响森林中的种子散布、幼苗更新与增补格局。在天然林中, 先锋树种比顶极树种对病原菌更敏感, 群落演替的早期阶段对病原菌比较敏感。因此开展植物病原菌对森林动态影响的研究, 对森林的可持续利用与管理有重要的理论和实践意义。

参考文献

- [1] 刘济明. 2000. 茂兰喀斯特森林中华蚊母树群落土壤种子库动态初探[J]. 植物生态学报, 24(3): 366~374.
- [2] 徐化成, 班勇. 1996. 大兴安岭北部兴安落叶松种子在土壤中的分布及其种子库的持续性[J]. 植物生态学报, 20(1): 28~34.
- [3] 曹敏, 付先惠, 杨光. 等. 2000. 热带森林中的斑块动态与物种多样性维持[J]. 生物多样性, 8(2): 172~179.
- [4] Alexander HM. 1992. Fungal Pathogens and the Structure of Plant Populations and Communities [M]. In: Carroll G. (eds). The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem (2nd Edition) [M]. New York: Marcel Dekker, 481~497.
- [5] Alexander HM, et al. 1996. Population dynamics and genetics of plant disease: a case study of anther smut disease of *Silene alba* caused by the fungus *Ustilago violacea* [J]. Ecology, 77: 990~996.
- [6] Antonovics J, Levin DA. 1980. The ecological and genetic consequences of density dependent regulation in plants [J]. Annu. Rev. Ecol. Syst., 11: 411~452.
- [7] Appel DN, Billings RF. 1995. Oak Wilt Perspectives: the Proceedings of the National Oak Wilt Symposium [M]. Texas Agricultural Experiment Station, Texas Forest Service.
- [8] Augspurger CK, Kelly CK. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: Experimental studies of the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions [J]. Oecologia, 61: 211~217.

- [9] Augspurger CK. 1983a. Seed dispersal of the tropical tree *Platy-podium elegans*, and the escape of its seedlings from fungal pathogens [J]. *J. Ecol.*, **71**: 759~ 771.
- [10] Augspurger CK. 1983b. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time [J]. *Oikos*, **4**: 189~ 196.
- [11] Augspurger CK. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal, distance, light gaps, and pathogens [J]. *Ecology*, **65**: 1705~ 1712.
- [12] Augspurger CK. 1989. Impact of Pathogens on Natural Plant Populations [A]. In: Davy A J. (eds). Plant Population Ecology [C]. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 413~ 433.
- [13] Barbara WE, Fern MB. 1992. The Organic Gardener's Handbook of Natural Insect and Disease Control [M]. Emmaus, Pennsylvania: Rodale Press.
- [14] Bazzaz FA, Pickett STA. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 287~ 310.
- [15] Bever JD. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old-field community [J]. *Ecology*, **75**: 1965~ 1977.
- [16] Bruhl GW. 1987. Soil-borne Plant Population Pathogens [M]. New York: Macmillan Publishing Company.
- [17] Burdon JJ, Marshall DR. 1981. Inter- and intraspecific diversity in the disease response of *Glycine* species to the leaf rust fungus *Phakopsora pachyrhizi* [J]. *J. Ecol.*, **69**: 381~ 390.
- [18] Burdon JJ, Chilvers GA. 1975. Epidemiology of damping off disease (*Pythium irregulare*) in relation to density of *Lepidium sativum* seedlings [J]. *Annu. Appl. Biol.*, 135~ 143.
- [19] Burdon JJ, Chilvers GA. 1982. Host density as a factor in plant disease ecology [J]. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **20**: 143~ 166.
- [20] Burdon JJ, Silk J. 1997. Sources and patterns of diversity in plant pathogenic fungi [J]. *Phytopathology*, **87**: 664~ 669.
- [21] Burdon JJ. 1987. Diseases and Plant Population Biology [M]. Cambridge: Cambridge University Press.
- [22] Campbell CL, Madden LV. 1990. Introduction to Plant Disease Epidemiology [M]. New York: John Wiley and Sons.
- [23] Carlsson U, et al. 1990. Infection by pathogens and population age of host plants [J]. *J. Ecol.*, **78**: 1094~ 1105.
- [24] Carroll G. 1988. Fungal endophytes in stems and leaves: from latent pathogen to mutualistic symbiont [J]. *Ecology*, **69**: 2~ 9.
- [25] Cavers PB. 1983. Seed demography [J]. *Can. J. Bot.*, **61**: 3578~ 3590.
- [26] Christensen M. 1989. A view of fungal ecology [J]. *Mycologia*, **81**: 1~ 19.
- [27] Clark DA, Clark DB. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model [J]. *Amer. Natur.*, **124**: 769~ 788.
- [28] Clay K. 1984. The effect of the fungus *Athinsonella hypoxylon* (Clavicipitaceae) on the reproductive system and demography of the grass *Danthonia spicata* [J]. *New Phytologist*, **98**: 165~ 175.
- [29] Clay K. 1988. Fungal endophytes of grasses: a defensive mutualism between plants and fungi [J]. *Ecology*, **69**: 10~ 16.
- [30] Coffin DP, Lauenroth WK. 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland [J]. *Amer. J. Bot.*, **76** (1): 53~ 58.
- [31] Connell JH. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees [A]. In: den Boer PJ. (eds). Dynamics of Populations [C]. Wageningen: Center for Agricultural Publishing and Documentation, 298~ 312.
- [32] Crist TO, Friese CF. 1993. The impact of fungi on soil seeds: implications for plants and granivores in a semiarid shrub steppe [J]. *Ecology*, **74**: 2231~ 2239.
- [33] Dalling JW, et al. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest [J]. *Ecology*, **79**(2): 564~ 578.
- [34] Dinor A, Eshed N. 1984. The role and importance of pathogens in natural plant communities [J]. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **22**: 443~ 466.
- [35] Fleming TH, Heithaus ER. 1981. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests [J]. *Biotropica*, **13** (suppl.): 45~ 53.
- [36] Foster SA. 1986. On the adaptive value of large seeds for tropical moist forest trees: a review and synthesis [J]. *Bot. Rev.*, **52** (3): 261~ 299.
- [37] Gates DJ, et al. Competition and stability in plant mixtures in the presence of disease [J]. *Oecologia*, **68**: 559~ 565.
- [38] Gilbert GS, Hubbell SP, Foster RB. 1994. Density and distance to adult effects of a canker disease of trees in a moist tropical forest [J]. *Oecologia*, **98**: 100~ 108.
- [39] Gilligan CA. 1983. Modeling of soil-borne pathogens [J]. *Annu. Rev. Phytopathology*, **21**: 45~ 64.
- [40] Harper JL. 1990. Pests, pathogens, and plant communities: An Introduction [A]. In: Burdon J. (eds). Pests, Pathogens, and Plant Communities [C]. Oxford: Blackwell, 25~ 41.
- [41] Holah JC, Alexander HM. 1999. Soil pathogenic fungi have the potential to affect the coexistence of two tallgrass prairie species [J]. *J. Ecol.*, **87**: 598~ 608.
- [42] Hooker AL. 1967. The genetics and expression of resistance in plants to rust of the genus *Puccinia* [J]. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **5**: 163~ 182.
- [43] Howe HF, Smallwood J. 1982. Ecology of seed dispersal [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **13**: 201~ 228.
- [44] Howe HF, Primack RB. 1975. Differential seed dispersal by birds of the tree *Casaria nitida* (Flacourtiaceae) [J]. *Biotropica*, **7**: 278~ 283.
- [45] Hubbell SP. 1980. Seed predation and the coexistence of tree species in tropical forests [J]. *Oikos*, **35**: 214~ 229.
- [46] Janzen DH. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests [J]. *Amer. Natur.*, **104**: 501~ 528.
- [47] Jarosz AM, Burdon JJ. 1992. Host pathogen interactions in natural populations of *Linum marginale* and *Meliampora lini* III. Influence of pathogen epidemics on host survivorship and flower production [J]. *Oecologia*, **89**: 53~ 61.
- [48] Jeger MJ. 1987. The influence of root growth and inoculum density on the dynamics of root disease epidemics: theoretical analysis [J]. *New Phytologist*, **107**: 459~ 478.
- [49] Jennersten O. 1988. Insect dispersal of fungal disease: effects of *Ustilago* infection on pollinator attraction in *Viscaria vulgaris* [J]. *Oikos*, **51**: 163~ 170.
- [50] Jennersten O, et al. 1983. Local plant populations as ecological islands: the infection of *Viscaria vulgaris* by the fungus *Ustilago violacea* [J]. *Oikos*, **41**: 391~ 395.
- [51] Jones RH, et al. 1994. Woody plant regeneration in four flood plain forests [J]. *Ecol. Monographs*, **64**: 345~ 367.
- [52] Kirkpatrick BL, Bazzaz FA. 1979. Influence of certain fungi on seed germination and seedling survival of four colonizing annuals [J]. *J. Appl. Ecol.*, **16**: 515~ 527.
- [53] Kozlowski TT. 1971. Growth and Development of Trees (Vol. I.) [M]. New York: Academic Press.
- [54] Kranz J. 1990. Fungal diseases in multispecies plant communities [J]. *New Phytologist*, **116**: 383~ 405.
- [55] Lee JA. 1981. Variation in the infection of *Silene dioica* by *Ustilago violacea* [J]. *Oikos*, **41**: 391~ 395.
- [56] Leishman MR, et al. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change [J]. *Funct. Ecol.*, **14**: 293~ 299.

7.6% 外, 其余均小于 0.53%。二级流域分区误差最大为 5.27%, 最小为 0.07%。

6 结 语

利用先进的遥感技术进行水资源调查速度快, 准确率高, 可节省大量人力、物力、财力。所有解译均在计算机上完成, 对 TM 数字图像进行了多比例尺、多波段、多时相的解译。同时还进行了直方图均衡化处理、滤波处理、线性变换等多种图像处理技术, 使解译精度提高, 避免了人为转绘、测量造成的误差。

参考文献

[1] 辽宁省计划委员会. 1992. 辽宁国土规划(专题卷)[M]. 沈阳:

辽宁科学技术出版社, 93.

- [2] 王 斐, 王杰生, 胡德永. 1998. 三个商用遥感数字图像处理软件比较[J]. 遥感技术与应用, 13(2): 49~ 56.
- [3] 许素芹, 王同合, 徐 青, 等. 2001. 利用 Landsat TM 图像更新地形图[J]. 测绘学院学报, 18(增刊): 23~ 25.
- [4] 陈述彭. 1990. 遥感大辞典[M]. 北京: 科学出版社, 281~ 290.
- [5] 周成虎, 骆剑承, 杨晓梅, 等. 1999. 遥感影像地学理解与分析[M]. 北京: 科学出版社, 68~ 78.
- [6] 皋 军. 2001. 图象的灰度直方图均衡化的实现[J]. 盐城工学院学报, 14(4): 35~ 36, 65.
- [7] 章孝灿, 黄智才, 赵元洪. 1997. 遥感数字图像处理[M]. 杭州: 浙江大学出版社, 136~ 150.
- [8] 谭宽祥. 1995. 卫星遥感图像[J]. 中南林业调查规划, (2): 61~ 64.

作者简介 张玉书, 女, 1963 年生, 理学学士, 副研究员, 主要从事应用气象及卫星遥感应用研究。发表论文 20 余篇。
责任编辑 李凤芹

(上接第 64 页)

- [57] Lucas J, Knights I. 1987. Spores on Leaves: Endogenous and Exogenous Control and Development[A]. In: Pegg GF. (eds). Fungal Infection of Plants[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 45~ 59.
- [58] Maston PA, Warring RH. 1984. Effects of nutrient and light limitation on mountain hemlock susceptibility to laminated root rot[J]. *Ecology*, **65**: 1517~ 1524.
- [59] Mehrotra A, Mehrotra MD. 2000a. *Phytophthora* leaf blight, a new disease of *Chukrasia tabularis* from India[J]. *Indian J. For.*, **23**(2): 174~ 177.
- [60] Mehrotra A, Mehrotra MD. 2000b. *Phytophthora* leaf blight of some forest trees[J]. *Indian J. For.*, **23**(2): 142~ 148.
- [61] Newbould FJ, Podger FD. 1972. The role of *phytophthora cinnamomi* in Australian and New Zealand forests[J]. *Annu. Rev. Phytopathol.*, **10**: 299~ 326.
- [62] Parker MA. 1986. Individual variation in pathogen attack and differential reproductive success in the annual legume *Amphicarpaea bracteata*[J]. *Oecologia*, **69**: 253~ 259.
- [63] Roberts HA. 1981. Seed banks in soils[J]. *Adv. Appl. Biol.*, **6**: 1~ 55.
- [64] Rotem J. 1978. Climatic and weather influence on epidemics[A]. In: Horsfall JG. (eds). Plant Disease. Vol. II. How Disease Develops in Populations[C]. New York: Academic Press, 317~ 337.
- [65] Schmidt RA. 1978. Diseases in forest ecosystems: the importance of functional diversity[A]. In: Horsfall JG. (eds). Plant Disease: An Advanced Treatise[C]. New York: Academic Press, 287~ 315.

- [66] Singh P, Mehrotra MD. Seed borne fungi of some forest trees and their control[J]. *Indian J. For.*, **22**(4): 320~ 324.
- [67] Thompson K. 1987. Seeds and seed banks[J]. *New Phytologist*, **106**(supp.): 23~ 24.
- [68] Thrall PH, et al. 1997. The population dynamics of annual plants and soil borne fungal pathogens[J]. *J. Ecol.*, **85**: 313~ 328.
- [69] Van der Plank JE. 1963. Plant Diseases: Epidemics and Control[M]. New York: Academic Press.
- [70] van der Putten W H, van Dijk C, Peters BAM. 1993. Plant specific soil borne diseases contribute to succession in foredune vegetation[J]. *Nature*, **362**: 53~ 56.
- [71] Weste G. 1974. *Phytophthora cinnamomi* the cause of severe disease in certain native communities in Victoria[J]. *Aust. J. Bot.*, **22**: 1~ 8.
- [72] Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees[J]. *Ecology*, **70**(3): 536~ 538.
- [73] Wier AM, Tattar TA. 2000. Disease of red mangrove (*Rhizophora mangle*) in Southeast Puerto Rico caused by *Cytospora rhizophorae*[J]. *Biotropica*, **32**(2): 299~ 306.
- [74] Wood DM, del Moral R. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens[J]. *Ecology*, **68**: 780~ 790.

作者简介 付先惠, 女, 1968 年生, 助理研究员, 主要从事热带退化植被恢复潜力的研究, 发表论文 3 篇。E-mail: fuxianhui@xtbg.org.cn
责任编辑 王 伟