浙江林学院学报 2007, **24**(6):752-757 Journal of Zheji ang Forestry College

文章编号: 1000-5692(2007)06-0752-06

# 林木昆虫演变为重大害虫的主要环境因子

王义平,于振尔,吴鸿

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 杭州市余杭区林业水利局, 浙江 余杭 311100)

摘要: 综述了有关林木害虫产生的环境机制,主要包括大气污染、干旱、全球气候变化、外来有害生物的入侵、害虫自身生物学特性与森林经营模式的影响等,以便为害虫的综合防治提供基础理论资料。同时提出今后研究方向: 树种、害虫、天敌和生存环境4 者关系开展研究,特别调控森林生态系统的主体—植被的时空结构;同时协调运用与环境和其他有益物种的生存和发展和谐的各类措施,将害虫控制在不成灾水平,并在时空上达到可持续控制的效果。表2 参33

关键词:森林保护学;林木害虫;综述;大气污染;干旱;全球气候变化;外来有害生物中图分类号:S763.3 文献标志码:A

害虫并不是天生就是害虫,害虫的产生是由于原始生态系统遭到破坏,进而造成有利于害虫而不利于它对立面——天敌生存的结果,也可以说害虫是生态系统中"自我调节"机制某些缺欠的产物。由一般昆虫或次要害虫演变为重大害虫的原因是多方面的,如土壤肥力低,土壤酸碱性pH 值不适合性,干旱、水灾、大气污染和非正常的气候温度的变化等,均可能使害虫大爆发,有时可能为多因子综合作用的结果。近年来,随着农林重大害虫的频繁发生,有关害虫产生的机制陆续被报道,但主要为农作物类,而专门关于林木类害虫产生机制的信息资料却极为贫乏,即使已有少量报道,也缺乏系统性和完整性。因此,有必要结合国内外研究的新进展加以总结和探讨,以便为防治林木重大害虫奠定基础。

# 1 大气污染

大气污染已经成为一个很广泛的现象,它影响森林和分布在森林里的昆虫,而这些昆虫曾被广泛研究<sup>1-11]</sup>。如大气污染被认为是中欧的"Waldsterben"森林衰落的主要原因。

个体水平的污染改变昆虫对食物的嗜好性,生活史持续的时间,蛹体的大小,营养和存活率等。种群水平的污染也许导致昆虫遗传结构、空间分布、性比和年龄结构等的改变,然而,最常见的影响是种群丰富度的变化<sup>[12]</sup>。影响昆虫种群数量的大气污染物主要有二氧化硫、氮氧化物、臭氧和某些重金属<sup>[1,3,13]</sup>。污染物对昆虫食性的影响主要分为以下3种类型:①污染物直接影响昆虫。有证据表明,在人工环境条件下,昆虫食性易受大气污染物的影响,这种直接影响建立在某些特定的条件上<sup>[14]</sup>。②污染物对害虫寄主林木具有直接影响。林木化学组成易受污染物的影响而改变,如受污染的林木内部组织或枝叶的可溶性氮化合物会更加丰富,特别氨基酸和可溶性糖,这些物质增加了它们

收稿日期: 2006-11-14; 修回日期: 2007-04-13

基金项目: 浙江省林业厅资助项目(05 A07)

作者简介: 王义平,副教授,博士,从事林木寄生蜂的分类与生物防治研究。E mail: wyp @zfc. edu. cn

的营养价值,刺激昆虫的取食和繁殖。污染物改变叶片内部的化学组成,如重金属改变叶片的化学组成,如欧洲水青冈 Fagus sylvatica 受蚜虫的危害程度与钙、铜和锌等重金属的积累有重要关系,并且这些污染物还会减少针叶林组织内萜(烃) 树脂防御物质的分泌<sup>[15]</sup>。③污染物改变植食性昆虫和它的捕食者或寄生者之间的平衡。后者对污染物比植食性昆虫更为敏感,寄生蜂昆虫比捕食性昆虫通常会受到强烈的影响,这种平衡的丧失会导致害虫大爆发<sup>[4,16,17]</sup>。

污染物对昆虫种群密度造成的影响被分为4 种类型:① 如杨树麦蛾 Exateleia dodecella 和叶蜂 Pristophora abietina 从污染中受益,它们常常发生于污染的中心区域<sup>[18]</sup>;②诸如 Phaenops cyanea,落叶松八齿小蠹 Ips sexdentatus 和益蝽Aradus ainnamomeus 在中等污染程度区域种群密度高,而在非污染程度区域其种群密度低<sup>[19]</sup>;③Pityokteins curvidens 在非污染区域为常见种类,而在污染区域缺失或很少见;④一些昆虫的种群密度无论在污染区域,还是非污染区域均没有发生变化。

氟和硫的污染对欧洲赤松 Anus sylvestris 球果期具有强烈的敏感性,它们促进昆虫进食<sup>[2]</sup>。刺吸式昆虫椿象 Aradus cinnamomeus 是危害松树的主要害虫之一,从污染区到非污染区,该种群密度表现出明显差异。益蝽卵被一种寄生蜂 Telenomus aradi 所寄生,在污染附近区域寄生率相当低,其寄生率为在约距离工厂500 m 的18 % 到距离工厂2 500 m 的30 % 之间变化。污染区域可以逃避寄生蜂的寄生是椿象 Aradus 种群数量增加的重要原因之一。

工业大气污染助长许多针叶林害虫。如 Phyacionia budiana, Petrova resinella, 小蠹虫 Tomicus piniperda, 吉丁虫 Phaenops cyanea 和危害云杉Rcea asperata 的叶蜂Pristophora abietina 等。大气污染物二氧化硫和氮氧化物增加松针的营养价值,是害虫种群大爆发的重要原因,如云杉叶片硫和氟化合物的含量与叶蜂种群数量呈现出正相关<sup>1]</sup>。

波兰的Nepolomice 松林受到当地工业的强烈污染。污染导致树体减少渗透压和改变树脂萜烯的组成。正因为如此,而引起树木高度死亡的蛀木次级害虫的大量危害。这些害虫种群从污染中受益,包括小蠹虫和天牛等<sup>[9]</sup>。污染物在林木组织中具有很高的浓度,这些污染物发现于昆虫体内,当昆虫死后又返回到土壤中,通过食物链转移到食虫的鸟类中。昆虫组织中的各种重金属污染物浓度高于林木组织(表1)。

俄罗斯北部,位于污染源不同距离其柳树上叶甲  $\mathit{Melasoma\ lapponica}}$  的种群密度也不同:位于中度污染区叶甲的种群密度为高度污染区或未污染区域的  $10 \sim 20$  倍。当空气污染物水平达到  $400 \sim 1000~\mu g \cdot m^{-3}$  时,昆虫集中在达弗利亚柳  $\mathit{Sdix\ boredis}}$  ,而在轻度污染区域其取食其他柳树(表2)。达弗利亚柳仅为高度污染区域中昆虫所寄生的树种之— [8~9]。生活在欧洲白蜡树  $\mathit{Fraxinus\ excelsior\ per}$  皮上昆虫丰富度依据其污染程度的不同而不同。藻类和附生青苔,如取食的原球藻  $\mathit{Heurococcus\ nalecanora\ conizaeai\ des\ }}$  的啮虫丰富度较低,在污染区域和未污染区域,其丰富度从  $400 \sim 0$ 

等。生活在树干上的一些蛾类倾向发育为黑色种群,在工业区域的淡色型已经消失,因为那里的树干表皮被煤尘所覆盖,这些工业黑色种群主要是危害桦木Baulasp. 和橡树 Quercus rubra的尺蠖等。

机动车排放的气体与污染物 诸如氮氧化物和铅一起排放到大

表1 不同重金属在林木组织和虫体的质量分数[20]

Table 1 Concentrations of different heavy metals deposited in plant tissues and insects' bodies

项目	各种重金属元素质量分数 (mg kg -1)							
坝目	锌	镉	镍	铁	锰	铜	铅	
林木韧皮部	69	3. 6	5. 3	137. 0	152	3.4	4. 8	
昆虫体	375	9.3	62. 5	281. 0	46	87. 5	_	
排泄物	312	2.6	_	2. 6	72	89. 3		

大气污染胁迫下,昆虫与林木关系的变化是一个极为复杂的生态学问题,它不仅涉及昆虫学和环

境学知识,而且涉及生理生化方面的内容。目前,国内在这方面的研究处于起步阶段,相信通过不同 学科间的交叉与合作后,其研究的深度和广度将有较大的飞跃。

#### 表2 大气污染对危害柳树的甲虫 Mel asoma lapponica 种群丰富度的影响[8]

Table 2 Effects of at mospheric pollution on abundance of the chrysomelid Melasoma lapponica

距离污染工厂 的距离 km	一気(ルな) (3)	Salix borealis 树叶金属	10 min 内发现的甲	
	二氧化硫 ( μg ·m <sup>-3</sup> ) —	镍	铜	虫个体数 头
1	167	273. 3	95. 4	5. 0
5	162	145. 7	58. 8	15.0
14	76	130. 5	71. 1	341.0
29	36	27.7	16. 9	7.3

### 2 干旱

由气候所引起害虫大爆发的理论是由 White 在1969 年提出的,这是他在解释澳大利亚螟蛾害虫 Cardi aspina densitext a 危害桉树 Eucolyptus fascicul osa 的实验中得出的结论。依据该理论,他认为许多植食性昆虫种群的大爆发,起因于寄主植物体内氮化合物的增高。干旱是引起寄主植物氮化合物增高的主要原因,氮化合物的增高而引起昆虫种群数量的增长。后来此理论在新西兰蛾类害虫 Seli dosoma suaris 取食辐射松 Hnus radi at a 的试验中得到进一步证实。

通过大量的观察,干旱能够促进植食性昆虫的进食。松树害虫叶蜂 Neodiprion sertifer 的大爆发先于气候的变化,炎热干燥的气候消弱树体的生长,提高了昆虫的生长和存活率<sup>12]</sup>。因同样原因而发生此类现象也发生于世界其他区域。如法国在1976 年的夏季,由于极为严重的干旱,引起针叶林中各种小蠹 Scolytus spp. 的发生。

非正常温度和降水也使树体更加适合昆虫取食,从而使树体更为脆弱,而易于受到害虫的攻击。 美国危害科罗拉多州白冷杉Abies grandis 的华山松小蠹Scdytus ventralis 和青杨虎天牛Tetropium abietis 年 死亡率、年平均降水和温度均呈现为负相关<sup>[12]</sup>。

干旱以不同的方式影响树体生长。干旱降低林木生长的同时,树叶变黄而引起叶绿素合成的变化;气孔的闭合引起蒸腾作用的降低,进而引起树温的升高,可溶性氮化合物的增加和针叶树挥发性化合物的释放等。因为上述变化导致林木营养结构的改变,如因干旱而引起蔗糖浓度的升高,进而引起更多鳞翅目幼虫取食<sup>[19]</sup>;针叶林由于干旱而引起萜烯含量的降低,由此滋生小蠹虫;以及松黄叶蜂 Neodiprion sertifer 雌虫在松树上产卵量是正常降水量的2倍。

干旱时期针叶树的葡萄糖和果糖水平高于正常树,有益于与植食性昆虫生活在一起的微生物的生存,这些有利于真菌的生长,也有利于与其外部共生的小蠹虫。

非正常的高低温也能产生协迫作用,使害虫的大量繁殖。在严厉寒冷的冬天,橡树树皮更具有可食性,这也许更容易受到蚀木害虫诸如吉丁虫 Agrilus spp. 以及黄绿蜜环病原菌 Armill aria spp. 和炭团菌 Hpoxylon spp. 等的危害。

#### 3 全球气候的变化

人类各种活动是全球气候改变的原因,因为它们影响整个生物圈。这种改变主要表现为大气中二氧化碳和臭氧的增加。目前,二氧化碳浓度每年平均增长速率为0.5%,这将导致全球气候变暖,降水和风速的模式改变,以及其他气候事件也对生物有机体的丰富度和分布产生深刻影响<sup>[21]</sup>。由于昆虫生活周期短和移动性,它们将很快做出反应。进而成为农林的重大害虫。这很可能为欧洲西北部蚜虫 Batobium abietinum 危害欧洲云杉Rcea abies 和西特喀杉的原因。由于寒冷的气候,这种蚜虫目前在英国得到控制,因气候寒冷而使这种蚜虫不能滞育而不能很好越冬。如果气候变得温和,冬天蚜虫的

死亡率将下降,在春天和秋天昆虫种群密度将急剧增加。

二氧化碳水平的增加影响树体的生理和繁殖,碳和氮相对水平的增加使树叶积累更多的淀粉,这种变化将影响植食性昆虫的生物学特性<sup>[21]</sup>。蛾类幼虫取食二氧化碳较为丰富的白杨和枫树后,其增长率、虫体大小、体质量和它们进食量均发生改变,其改变程度的大小因不同的树种而不同,因此,大气二氧化碳的增加对它们的具体影响很难做出明确的预言<sup>[14,17]</sup>。

# 4 外来入侵物种的影响

随着全球经济一体化以及国际贸易的发展和人员交往的增加,并伴随着全球环境的变化,害虫种类在全球扩散的机会也大大增加,使许多物种有机会进入其他生态系统,而形成外来物种。生物入侵是全球范围的生态学现象,世界上许多国家都遭受过或正在遭受外来入侵害虫的严重危害。外来入侵种有别于普通外来种的最大的特征是它对本地生态系统带来"侵人"的后果,入侵种往往对生态系统的结构和功能产生不良影响,危及本地物种特别是珍稀濒危物种的生存,造成生物多样性的丧失。有的入侵种还对本地经济、社会构成了巨大危害。外来害虫取食危害本地林木,造成林木种类和数量下降,同时与本地植食性昆虫竞争食物与生存空间,又致使本地昆虫多样性降低(尤其是对濒危珍稀昆虫的威胁更大),并由此带来捕食性动物和寄生性动物种类和数量的变化,从而改变了生态系统的结构和功能。

入侵种自身具有强大的繁殖特性、生态适应性和竞争力。湿地松粉蚧 Oracella acuta 是我国检疫性林业有害生物,主要危害湿地松 Pollow elliottii ,火炬松 Pollow elliottii ,以炬松 Pollow elliottii ,以下 ellio

红火蚁 Solenopsis imicta 被称为世界上100 种危害最为严重的入侵生物之一。红火蚁只要有泥土环境就可以生存,它们经常出没于花卉植物栽培区、休耕田、农舍和竹林,它们取食植物的种子、果实、幼芽、嫩茎与根系,对于作物的成长与收成造成经济上极大的损失。作为我国新近的外来物种,目前红火蚁已经扩散蔓延到广东、福建和湖南等区域,已经对我国百姓生命与健康、农林作物的生长、环境保护、国际贸易造成了重大影响与危害<sup>22]</sup>。

# 5 害虫自身生物学特性与森林经营模式的影响

某些害虫如北方杨树害虫天牛类,南方的松材线虫病的传媒昆虫松墨天牛 Monochamus alternatus 等,它们生活隐蔽,除成虫期外,均深藏在树体内,防治困难;天敌种类少且种群密度低,自然控制作用力弱;个体生存适应性强,恶劣的自然地理气候环境均不易对树体内的幼虫、蛹和卵等的生存构成威胁,而成虫的羽化出孔飞翔活动期,都在各地适宜气候条件下出现<sup>23 24]</sup>。虽然成虫主动飞翔能力较弱,但幼虫和蛹等可随苗木、虫害木或木制品等的运输而进行远距离扩散;在低虫口密度阶段很难及时发现其危害,一旦在新传入区域发现,往往己达较高密度,控制极为困难,更难将其彻底扑灭;生活周期长,生活史复杂;生殖力强,种群存活率高,种群增殖迅速而稳定。因此此类害虫一旦侵入一个地区,就很容易辗转蔓延,形成重大灾害<sup>25 26]</sup>。

可选的适生树种较少。营造了很多的单一种林网和片林,导致树种过于单—<sup>[27]</sup>。另从景观格局看,交通干道沿线、农田林网、丰产片林、村镇园林等的杨树林木,形成了遍布城乡,相互联接的害虫寄主树网络,为主动扩散能力差的害虫创造了极好的扩散条件<sup>[28 29]</sup>。

#### 6 结论与讨论

生态系统中的生物多样性与对灾害的自我调控能力密切相关,生物多样性越丰富,调控能力越强,反之亦然,这是普遍认知和接受的基本规律<sup>[30,31]</sup>。因此,要提高森林生态系统抵御害虫的能力,必须对其生态系统进行调控,增加其生物多样性<sup>[32,33]</sup>。建立多树种、灌木和草本植物等种类的合理配置的空间结构,尽量营造多树种的混交林,以增加害虫天敌类群的生存条件和空间,如鸟类、爬行

类、两栖类、蜘蛛和昆虫类。围绕树种、害虫、天敌和生存环境4 者关系开展研究,特别调控森林生态系统的主体——植被的时空结构;同时协调运用与环境和其他有益物种的生存和发展和谐的各类措施,将害虫控制在不成灾水平,并在时空上达到可持续控制的效果。

#### 参考文献:

- [1] HUGHES PR, CHIMENT JJ, DICKIE AI, et d. Effect of pollutant dose on the response of Mexican bean beetle to SO<sub>2</sub>-induced changes in soybean [J]. Env. Ent., 1985, 14 (6): 718 721.
- [2] RIEMER J, WHITTAKER J B. Air pollution and insect herbivores : observed interactions and possible mechanisms [M] //Insect-Hant Interactions . Boca Raton : CRC , 1989 : 73 105 .
- [3] 薛皎亮,谢映平,刘红霞.城市空气污染物 $SO_2$ 和Pb 在大球蚧及其寄主国槐体内积累的研究J]. 林业科学,1998, **34**(1):45-49.
- [4] 张云, 叶万辉, 李跃林. 大气污染对植食昆虫的影响及作用机制 J]. 农村生态环境, 2002, 18(3):49-55.
- [5] ZVEREVA E L, KOZLOV M V. Effects of air pollution on natural enemies of the leaf beetle Metasoma Lapponica [J]. J Appl Ecd, 2000, 37 (2): 298 308.
- [6] ZVEREVA E L, RANK N E. Host plant effects on parasitoid attack on the leaf beetle *Chrysomela lapponica* [J]. *Occdogia*, 2003, 135; 258 267.
- [7] ZVEREVA E L, KOZLOV M V, HAUKI QJA E. Population dynamics of a herbivore in an industrially modified landscape: case study with Melasoma lapponica (Coleoptera; Chrysomelidae) [J]. Act a Phytopathal Entomal Hung, 1997, 32: 251-258.
- [8] ZVEREVA E L, KOZLOV M V, NEUVONEN S. Decrease of feeding niche breadth of *Melasoma lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) with increase of pollution [J]. *Oecdogia*, 1995, **104**: 323 329.
- [9] ZVEREVA E L, KOZLOV M V, NEUVONEN S. Population density and performance of *Melasoma lapponica* (Coleoptera: Chrysomelidae) in surroundings of a smelter complex [J]. *Emiron Entomol*, 1995, 24:707-715.
- [10] ZVEREVA E L, KOZLOV M V, NEMELA P. Effects of leaf pubescence in *Sdix boredis* on host-plant choice and feeding behaviour of the leaf beetle *Melasoma lapponica* [J]. *Ent Exper Appl*, 1998, **89**: 297 303.
- [11] ZVEREVA E L, KOZLOV MV, NIEMELA P, et d. Delayed induced resistance and increase in leaf fluctuating asymmetry as responses of Sdix boredis to insect herbivory [J]. Occdogia, 1997, 109:368-373.
- [12] PIMENTEL D. Insect population response to environmental stress and pollutants [J]. Env Review, 1994, 2(1):1-5.
- [13] KOZLOV M V, NIEMELA P. Difference in needle length a new and objective indicator of pollution impact on Scots pine (*Rmus sylvestris*) [J]. Water Air Sail Pall, 1999, **116**: 365 370.
- [14] KOZLOV M V, ZVEREVA E L, NIEMELA P. Shoot fluctuating asymmetry-a new and objective stress index in the Norway spruce (*Ricea abies*) [J]. *Can J For Res*, 2001, **31**: 1 289 1 291.
- [15] KOZLOV M V, WILSEY B J, KORI CHEVA J. Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact [J]. J Appl Ecd., 1996, 33: 1489 – 1495.
- [16] PORT G R, THOMPSON J R. Outbreaks of insect herbivores on plants along motorways in the United Kingdom [J]. *J Appl Eco*, 1980, 17:649-656.
- [17] NEILSON RP, MARKS D. A global perspective of regional vegetation and hydrologic sensitivities from dimatic change [J]. Veget Sci., 1994, 5:715-730.
- [18] SALKKONEN K. Nuclear polyhedrosis virus of the European pine sawfly ( *Neodiprion sertifer*) retains infectivity in soil treated with simulated acid rain [J]. *J Appl Ent.*, 1995, 119 (3):495-500.
- [19] NIELSEN J K, HANSEN M L, AGERBIRK N, et d. Responses of the flea beetles *Phyllotreta nemorum* and *P. cruciferae* to metabolically engineered *Arabidopsis thdiana* with an altered glucosinolate profile [J]. *Che moecd ogy*, 2001, 11:75 83.
- [20] MCINTOSH R L, ALLISON J D, et d. Comparative efficacy of five type of trap for woodborers in the Cerambycidae, Buprestidae and Snicidae [J]. Agric For Entonal, 2001, 3 (2): 113-120.
- [21] EAMUS D, JARVIS PG. The direct effects of increase in the global atmospheric CO<sub>2</sub> concentration on natural and commercial temperate trees and forests [J]. Adv Ecol. Res., 1989, 19:1-55.
- [22] 杨伟东,余道坚,陈志硿. 红火蚁对农业生态环境和社会、经济的影响[J]. 植物保护,2005,31(5):75-78.
- [23] 骆有庆, 沈瑞祥. 试论森林有害生物可持续控制(SPMF) 策略J]. 北京林业大学学报, 1998, 20(1):96-98.
- [24] 骆有庆,李建光. 控制杨树天牛灾害的有效措施 多树种合理配置J]. 森林病虫通讯, 1999 (3): 45-48.

- [25] 骆有庆,李建光. 杨树大牛灾害控制的应用技术和基础研究策略J]. 北京林业大学学报,1999,21(4):6-12.
- [26] 骆有庆, 李建光. 光肩星天牛的生物学特性及发生现状 J]. 植物检疫, 1999, 13(1):5-7.
- [27] 骆有庆, 沈瑞祥. 西北地区森林生物灾害的控制策略J]. 林业科学, 2000, 36(6):8-10.
- [28] 骆有庆,李建光,许志春,等. 松树虫害木存放及剖板处理防止松墨天牛传播J]. 森林病虫通讯,2000(4):4-7.
- [29] 骆有庆,刘荣光,许志春,等. 防护林杨树天牛灾害的生态调控理论与技术[J]. 北京林业大学学报,2002,24 (5/6):160-164.
- [30] SOLTER L F, KEENA M. Infectivity of four species of nematodes (Rhabditoidea : Steine mematidae, Heterorhanditidae) to the Asian longhorned beetle, Anoplophora glabri pennis (Coleoptera: Cerambycidae) [J]. *Biocontral Sci Technol*, 2001, 11:547 552.
- [31] 方志刚, 王义平, 杨彤. 中国竹类鳞翅目害虫研究J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(2): 162-165.
- [32] 郭予元. 我国农作物病虫害生态调控实例分析J]. 植物保护, 2006, 32(2):1-4.
- [33] 吴鸿,朱志建,徐华潮. 浙江龙王山昆虫物种多样性研究J]. 浙江林学院学报,2000,17(3):235-240.

# Main environmental factors for forestry insects that become important pests

WANG Yi-ping<sup>1</sup>, YU Zhen-dong<sup>2</sup>, WU Hong<sup>1</sup>

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. Yuhang Mnistry of Forest and Water Conservancy, Hangzhou 311100, Zhejiang, China)

Abstract: This paper discussed why some insects become pests with primary reasons being clarified in order to control pest of forest in the future. These reasons included drought, at mospheric pollution, consequences of global change, and exotic invasive species. Moreover, three key points for rationally allocating different tree species to forests, so as to prevent pest disasters, were put forward, namely; biodiversity to enhance ecosystem stability, a risk dispersing mechanism, and a relative resistance principle. Based on regulation of tree species distribution and time-space structure in forest ecological systems must either promote pest control or at least not increase forest pest damage. [Ch., 2 tab. 33 ref.]

Key words: forest protection; forest pest; review; at mospheric pollution; drought; consequences of global change; exotic invasive species