

农业景观生物多样性与害虫生态控制

郑云开, 尤民生*

(福建农林大学 应用生态研究所, 福建 福州 350002)

摘要: 现代农业的一个重要特征就是人类对农田生态系统的干扰强度及频率不断增加, 严重影响农业景观的结构及其生物多样性。农业景观结构的变化及其生物多样性的丧失, 必然引起生态系统服务功能的弱化, 不利于实施以保护自然天敌为主的害虫生态控制。农业的集约化经营导致自然生境破碎化, 减少了农业景观的复杂性, 使得作物和非作物变成一种相对离散化的生境类型和镶嵌的景观格局; 破碎化的生境不仅会减少某些物种的丰度, 还会影响物种之间的相互关系及生物群落的多样性和稳定性。非作物生境类型如林地、灌木篱墙、田块边缘区、休耕地和草地等, 是一种比较稳定的异质化环境。非作物生境较少受到干扰, 可以为寄生性和捕食性节肢动物提供适宜的越冬或避难场所以及替代猎物、花粉和花蜜等资源, 因此, 非作物生境有利于自然天敌的栖息和繁衍, 也有利于它们迁入邻近的作物生境中对害虫起到调节和控制作用。景观的格局-过程-尺度影响农田生物群落物种丰富度、多度、多样性以及害虫与天敌之间的相互作用。从区域农业景观系统的角度出发, 运用景观生态学的理论和方法来研究作物、害虫、天敌等组分在不同斑块之间的转移过程和变化规律, 揭示害虫在较大尺度和具有异质性的空间范围内的灾变机理, 可为利用农业景观生物多样性来保护农田自然天敌, 实施害虫的区域性生态控制提供新的研究思路 and 手段。

关键词: 农业景观; 生物多样性; 生境破碎化; 溢出效应; 害虫生态控制

文章编号: 1000-0933(2009)03-1508-11 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Biological diversity in support of ecologically-based pest management at landscape level

ZHENG Yun-Kai, YOU Min-Sheng*

(Institute of Applied Ecology, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002, China)

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1508 ~ 1518.

Abstract: Agricultural intensification has resulted in simplification and fragmentation of natural landscape. Such expansion has been characterized by larger agricultural fields and the removal of natural habitats. These changes have had as consequences a rapid decline in biodiversity with most remaining species mostly located in ecotones and natural undisturbed habitats. This mosaic landscape also influences the ecosystem functions such as the presence and migration of natural enemies that can control pest in agricultural fields. Due to their stability and heterogeneity, natural habitats can provide shelters and alternative food for these species thus maintaining their critical roles in agroecosystems. Considering the need for such diversity in these ecosystems, sustainable pest management requires a landscape management approach. Sustainable pest management can only be achieved if conservation of biodiversity takes into account the mosaic pattern of this landscape, thus reducing distances between habitats for poorly-dispersed and specialized natural enemies. Structurally complex landscapes with high habitat connectivity may enhance the roles of beneficial species by efficiently regulating pest populations. Their heterogeneity allows for greater level of species diversity where natural habitats compensate the homogeneity and reduction in diversity in agricultural fields. Complex landscapes characterized by highly connected crop and non-crop mosaics may be best for the survival of natural enemies and long-term conservation of biodiversity. However, further studies are required to better design agricultural landscapes that optimally maintain biodiversity of natural enemies in

基金项目: 国家 973 资助项目(2006CB100204); 国家自然科学基金资助项目(30570309; 30871649)

收稿日期: 2008-06-08; 修订日期: 2008-12-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: msyou@fjau.edu.cn

support of regional ecologically pest management.

Key Words: agricultural landscape; biodiversity; habitat fragmentation; spillover effect; sustainable pest management

伴随着现代农业的集约化经营和管理,人类对农田生态系统的干扰强度及频率不断增加,严重影响农业景观的结构及其生物多样性^[1]。农业用地面积的增加和范围的扩展以及大面积种植单一作物,导致农业景观的结构趋向简单化(simplification),其中仅存少量的自然和半自然生境。越来越多的证据表明,现代农业极大地改变了土地利用的方式,向农田生态系统中投入了大量的化肥和农药,这些都是改变农业景观结构和生物多样性下降的主要原因^[2,3]。

农业景观的单一化及其生物多样性的丧失,必然引起生态系统功能和服务的退化,例如害虫自然控制或生态控制的失效^[4,5]。保护和利用农田生态系统中的自然天敌不仅有利于害虫的生态控制,而且有利于减少化学农药的使用量、提高作物的产量和品质,同时也有助于农田生态系统的健康管理^[6]。然而,生物多样性与害虫生态控制之间的相互关系,目前还存在着广泛的争议。例如,Rodriguez 和 Hawkins 以及 Finke 和 Denno 研究表明,简单的天敌群落与复杂的天敌群落相比,在控制害虫种群时能实现相同甚至更好的控制效果^[7,8];经典的害虫生物防治中仅通过引入一种或少数几种天敌就能实现对害虫的有效控制^[9]。越来越多的试验表明,多样化的天敌群落比单一化的天敌群落更能够有效地调控植食性害虫的种群^[10~14]。

运用景观生态学的原理和方法,研究和分析区域农业景观的格局-尺度-过程对农田生物群落多样性和害虫及其天敌种群动态的影响,有助于更好地理解 and 阐明生物多样性与害虫生态控制之间的相互关系。不同类型的景观斑块可以为不同的物种提供适合的生境,景观的组成影响天敌群落的多样性和多度,景观斑块的格局、尺度及过程影响种群动态和不营养级之间的相互作用^[15,16]。因此,一个多样化的农业景观镶嵌体能维持多样化的生物群落,农业景观中的非作物生境是有利于天敌的生境,为天敌提供替代食物和越冬/避难的场所,有利于天敌迁移到附近的作物生境定居并对害虫起控制作用。越来越多的研究着眼于景观背景如何影响初级生产者-植食性昆虫-天敌之间的相互作用,多功能景观如何改善生物多样性,以及景观生态学和保护性害虫生物防治的相互关系。这些研究对改善和优化农业景观的格局、尺度和过程,促进害虫生态控制和可持续农业生产的发展具有重要的意义。

1 害虫生态控制的景观生态学理论与方法

1.1 物种-面积关系与岛屿生物地理学

物种-面积关系已被广泛地应用于岛屿生物地理学、群落生态学以及正在迅速发展的景观生态学中。一般而言,缀块数量的增加常伴随着物种的增加^[17]。岛屿生物地理学理论将生境缀块的面积和隔离程度与物种多样性联系在一起,成为许多早期北美景观生态学研究的基础。它对缀块动态理论以及景观生态学的发展起了重要的推动作用。岛屿生物地理学理论的最大贡献之一,就是把缀块的空间特征与物种数量巧妙地用一个理论公式联系在一起,为许多生态学概念和理论奠定了基础。农业景观系统中由于作物的收获而出现的生物区系演化过程,类似于岛屿生物地理学的过程,因此,可以借鉴岛屿生物地理学的理论模式来研究农业景观中不同生物之间相互作用的时空动态^[18,19]。

1.2 复合种群理论

复合种群(metapopulation)定义为“由于经常性的种群局部绝灭和重新定居而形成的种群”,是由空间上相互隔离但又有功能联系(繁殖体或生物个体的交流)的2个或2个以上的亚种群(subpopulation)组成的种群缀块系统。亚种群生存在生境缀块中,而复合种群的生存环境则对应于景观镶嵌体。亚种群频繁地从生境缀块中消失;亚种群之间存在生物繁殖体或个体的交流,从而使复合种群在景观水平上表现出复合稳定性^[20,21]。因此,复合种群动态涉及到3个空间尺度:(1)亚种群尺度或缀块尺度;(2)复合种群和景观尺度;(3)地理区域尺度。复合种群理论,是关于种群在景观缀块复合体中运动和消长的理论,也是关于空间格局

和种群生态学过程相互作用的理论。目前,关于复合种群动态的野外实验研究取得了一些进展,这些研究对于检验、充实和完善复合种群理论是十分必要的。而这一理论对农业景观生态学和基于保护性生物防治为基础的害虫生态控制均都具有重要的实践意义^[22]。

1.3 缀块-廊道-基质模式

组成景观的结构单元主要有3种:缀块、廊道和基质。缀块泛指与周围环境在外貌或性质上不同,但又具有一定内部均质性(homogeneity)的空间部分。这种所谓的内部均质性,是相对于其周围环境而言的。廊道是指景观中与相邻两边环境不同的线性或带状结构。基质是指景观中分布最广、连续性也最大的背景结构。在许多景观中,其总体动态常常受基质所支配。近年来以缀块、廊道和基底为核心的一系列概念、理论和方法逐渐形成了现代景观生态学的一个重要方面。“缀块-廊道-基质模式”提供了一种描述生态学系统的“空间语言”,使得对景观结构、功能和动态的表述更为具体、形象,而且有利于探明景观结构与功能之间的相互关系,比较和分析它们在时、空上的动态变化过程^[23]。

1.4 景观连接度、渗透理论和中性模型

景观连接度是对景观空间结构单元相互之间连续性的量度,包括结构连接度和功能连接度。前者指景观在空间上直接表现出的连续性,后者是以所研究的生态学对象或过程的特征尺度来确定的景观连续性。因此,景观连接度密切地依赖于观察尺度和所研究对象的特征尺度。景观连接度对生态学过程(如种群动态、干扰蔓延、病虫害暴发等)的影响,具有临界阈限特征^[24-26]。

渗透理论已被广泛地应用于景观生态学研究,最突出的要点是当媒介的密度达到某一临界值时,渗透物突然能够从媒介的一端到达另一端。生态学中确实存在很多临界阈限现象。例如,流行病的爆发与感染率、潜在被传染者和传播媒介之间的关系;大火蔓延与森林中燃烧物质积累量及空间连续性之间的关系;生物多样性的衰减与生境破碎化之间的变化;害虫种群爆发和外来种侵入过程,都在不同程度上表现出临界阈限特征。因此,渗透理论对于研究景观结构(特别是连接度)和功能之间的关系,具有重要的指导意义^[27]。

中性模型是指不包含任何具体生态学过程或机理的,只产生数学上或统计学上所期望的时间或空间格局的模型。景观中性模型的最大作用就是为研究景观格局和过程的相互作用提供一个参照系统。通过比较真实景观和随机渗透系统的结构和行为特征,可以检验有关景观格局和过程关系的假设。它已经被用于研究景观连接度和干扰(如火)的蔓延,种群动态等生态学过程。动物个体在景观镶嵌体中的“渗透”不仅依赖于景观结构,而且还决定于动物的行为学特征^[28]。

1.5 缀块动态理论

生态系统是缀块镶嵌体,缀块的个体行为和镶嵌体综合特征决定生态系统的结构和功能。缀块动态概念被广泛地运用到种群和群落生态学的理论研究和应用研究,并逐渐发展成为生态学中的新理论。Wu和Loucks在总结前人研究工作的基础上,提出了等级缀块动态范式,包括:(1)生态系统是由缀块镶嵌体组成的等级系统;(2)生态系统的动态是缀块个体行为和相互作用的总体反映;(3)格局-过程-尺度的观点,即过程产生格局,格局作用于过程,而二者关系又依赖于尺度;(4)非平衡观点,即非平衡现象在生态系统中普遍存在,局部尺度上的非平衡和随机过程是系统稳定性的组成部分;(5)兼容机制和复合稳定性,兼容是指小尺度上、高频率、快速度的非平衡态过程,被整合到较大尺度上稳定过程的现象。等级缀块动态范式最突出的特点,就是空间缀块性和等级理论的有机结合,以及格局、过程和尺度的辩证统一。因此,这一理论的发展既有赖于也同时有利于复合种群动态以及景观生态学研究^[29]。

2 生境破碎化对昆虫种群和群落的影响

现代农业的集约化经营和管理导致自然生境破碎化,减少了农业景观的复杂性,使得作物和非作物变成一种相对离散化的生境类型和镶嵌的景观格局^[30-32]。生境破碎化不仅会影响某些物种的个体密度,而且可能加快局部地区物种灭绝的速率,最终导致物种多样性的减少;即使破碎化的生境在短时间内可以支持某些特定的物种,但由于空间上的隔离使这些物种在局部环境中面临着灭绝的可能性^[33, 34]。在农业景观中,生境

的破碎化对专性寄生物的影响大于广食性的捕食者,因为广食性捕食者可以利用很多不同生境类型中的猎物资源^[32,35,36]。

越来越多的生态学家认识到,局部生境的破碎化或改变以及区域景观复杂性的变化对物种的多样性和种间相互作用有较大的影响^[16,31,37]。Connor 关于物种-面积关系和个体-面积关系的研究以及 Steffan-Dewenter 关于破碎化生境中蝴蝶结构的研究结果表明,生境破碎化的面积与物种丰富度(richness)及多度(abundance)呈正相关关系^[38~40]。景观格局会影响昆虫群落的结构和不同营养级之间的相互作用^[41,42]。然而,景观多样性影响昆虫群落结构和三级营养关系的田间实验研究还比较少,可以说还没有得到很好的例证和理解^[16,43]。在区域农业景观中,物种丰富度与适宜生境的比例^[44,45]有关,不同生境类型的多样性与破碎化生境的空间格局有关^[46,47]。景观多样性与物种丰富度的相互关系,在脊椎动物和植物方面进行了一些试验研究,但昆虫方面的试验研究还比较少^[45,48]。此外,还需要通过大量的研究工作来解决景观结构的改变是如何影响天敌的种类、数量及种间相互作用,如寄生^[1,49]、捕食或传粉^[50]等问题。已有的一些理论研究(如空间模型)提供了洞察景观多样性和复杂性影响害虫及天敌迁移和溢出效应的可能性^[51~53]。

预测破碎化景观中物种的存在与否及其丰度,保护物种之间的相互作用及营养结构,这对理解昆虫对景观结构的行为和动态响应是非常重要的^[54]。近年来,生态学家把景观结构的时间变化^[55]、昆虫种群的遗传变化^[56,57]与捕食者和猎物的不同反应^[58,59]联系起来,作为昆虫空间生态学的内容进行研究。反映景观结构的特征指标包括内缘比^[60,61]、破碎生境的隔离度^[62]、斑块面积^[63]、斑块质量^[64~66]、斑块多样性^[67,68]和微气候^[69]等,这些特征指标会影响昆虫的种群和群落属性,同时也会影响昆虫的生理和行为^[70]及其在不同生境斑块之间的迁移活动^[71]。

尽管人们已经认识到景观结构对昆虫种群和群落动态的影响,但在理解景观结构变化与昆虫种群和群落动态之间的关系时仍然存在差异。景观结构影响局部群落的多样性和生态系统过程,包括影响不同生境生物有机体的动态变化及其跨生境的迁移和溢出。生物跨越系统边界的迁移和溢出可能发生在各种不同的自然生境中,包括作物与非作物生境界面。油菜花粉甲控制的景观背景研究表明,田块周围的边缘区有助于捕食者种群迁入田内和控制害虫种群的发生及为害。然而,广食性节肢动物同样有可能从田内向自然生境(主要是草地、林地和休耕地)迁出,从而改变它们之间的相互作用。从景观管理的角度来看,强化生物在作物生境与非作物生境之间的迁移和交流,可能同时发生有利或不利的相互作用^[32]。通过研究捕食者和猎物在复杂景观中不同斑块之间的迁移,可以更好地理解景观破碎化对昆虫种群和群落的影响^[59,72,73]。因为迁移会影响昆虫的空间格局,所以景观中生境斑块的大小、排列方式以及斑块之间的廊道隔离情况对决定昆虫的区系、分布和丰富度起了很大的作用^[43,58,74]。

3 作物和非作物生境对天敌的作用

不同的生物有不同的生存对策。有的生物对农业景观中的作物生境有极强的喜好性,在一般情况下不依赖于半自然的非作物生境而生存^[75],如三化螟是单食性的昆虫,只能取食水稻;有的生物只能存活在非作物生境中^[76],如步甲只限分布于林地生境,在作物生境中很少发现;而大部分在农业上有重要作用的节肢动物天敌则存在于这两个界面之间,它们对非作物生境的依赖程度不同,为了生存它们必须在不同生境之间移动^[77]。

非作物生境中贮存着丰富的天敌资源,对作物生境中天敌节肢动物群落的建立与发展具有明显的促进和调节作用^[78]。大面积的非作物生境是天敌的重要资源斑块,对这类资源斑块的利用效率则取决于不同节肢动物进入周围作物生境的迁移扩散能力;相反,当非作物生境资源以破碎化的小生境斑块散布于作物景观中时,天敌就比较容易进入作物生境,迁移扩散的限制作用将被弱化,但可利用的天敌个体数和物种数将会减少。因此,当非作物生境斑块土地数量有限时,就存在着非作物生境斑块连通性与天敌多样性和种群大小之间的权衡(trade-off)。非作物生境斑块的合理布局还必须取决于作物和害虫的属性。短周期的1年生作物,广泛分布的小斑块非作物生境有助于天敌向作物生境斑块快速移动。多年生作物,则更需要大面积的避难生

境和其中的多样化天敌群落^[77]。在具有高连通性的非作物生境中,利用自然天敌来控制那些活动性强或繁殖率高的害虫可能是更有效的方法。

在农业景观镶嵌格局中,天敌经常在不同的生境斑块之间移动,形成了独特的源-汇动态(source-sink dynamic)。例如,一些天敌可以捕食农田中的猎物资源,但是却不能在生境中维持有效的种群增长^[77],在这种情形下,天敌种群在作物生境中的持续存在必须依赖于从周围非作物生境中源源不断地迁入。天敌的源-汇动态和双向移动形成时间或空间上的“溢出效应(spillover effects)”,这种行为与资源的需求性和可利用性有关,有的时候可以在作物生境中利用其中的资源,如作物害虫,而有的时候则需要迁移或溢出到非作物生境中去寻找替代猎物或越冬场所^[79]。

Mouquet 等通过模型研究发现,广食性天敌从源生境的“溢出”或“跨边界的移动”可以在很大程度上加强对相邻汇生境中猎物的下行(top-down)控制作用^[80]。邻近自然生境斑块与作物生境斑块之间的空间格局及相邻性质会影响天敌的多度、多样性、捕食者/猎物比率和捕食害虫的风险^[49,81]。同时,许多天敌物种可以从作物生境与非作物生境之间的频繁移动中获益。例如,寄生蜂和食蚜蝇需要植食性昆虫作为它们幼虫的寄主,而成虫则需要取食植物的花粉或花蜜以增加它们的寿命和生殖潜力。田间研究表明,非作物生境的资源花蜜可以极大地增强寄生性天敌对作物害虫的控制作用^[82]。对于生境普适性物种而言,非作物生境及其资源分布的时空格局,不仅会影响它们的迁移和扩散,而且会影响它们在作物生境中的分布、活动及所起的作用;同时,天敌向作物生境“溢出”量的大小在很大程度上取决于景观中非作物生境的质量、数量和可接近性^[77,83]。例如,农业生态系统中的蜘蛛多样性,是通过周围非作物生境中的物种库迁入而形成的^[76,84]。

农业景观尺度上作物和非作物生境的斑块分布情况,决定了天敌的溢出移动以及它们在作物生境中物种组成所起的重要作用。高活动性的天敌物种有助于它们在作物生境中的定居过程^[85]。在田间,物种迁移能力的重要性有时表现为边缘效应。例如,已有研究工作表明,田块边缘地带的寄生率和天敌多度高于田块中间,这意味着从非作物生境到作物生境之间的距离限制了天敌的扩散^[31,86]。扩散力强的物种在从非作物生境向作物生境移动的过程中通常没有边缘效应,但是仍然受到大尺度景观背景的影响^[32,35,81,82]。许多拟寄生生物的寄主范围比较小,而迁移扩散能力又有限,在周围的非作物生境中又没有替代寄主,对于这样的物种,非作物生境虽然能为其提供花蜜和避难所,但却可能阻碍了它们的迁移扩散^[87,88]。

生境专一化和扩散对天敌起着重要的决定作用,进而影响作物与非作物镶嵌格局中的植食者。然而,我们还需要更多的研究去理解长期的动态过程和景观尺度的作用。很多的研究都是侧重于天敌向作物生境的迁入研究,而很少研究和检测天敌从作物生境向非作物生境的迁出,以及这种迁出对非作物生境中潜在猎物的影响^[79]。虽然在理论上已有一些关于复杂景观中捕食者-猎物动态的研究和预测方法,但是很少有实验的例证能够检验或支持这些研究和预测的结果。因此,即便能够了解作物生境和非作物生境中的天敌分布及其多样性格局,却仍然缺乏如何利用这些格局来影响作物害虫的控制等方面的信息^[89]。

4 景观格局-过程-尺度与害虫生态控制

最近的研究发现景观结构对害虫与天敌之间的动态相互作用有强烈的影响。实例研究表明,农业景观中非作物生境比例会影响捕食者和拟寄生生物对主要害虫的作用^[90]。在大尺度上研究景观结构与捕食者丰度的关系方面,Elliot 等调查了南达科塔(South Dakota)景观特征对小麦田里蚜虫的捕食者丰富度的影响,结果表明小麦田周围的非耕地斑块有利于增加麦田捕食者群落的丰富度。生境破碎化则通过降低天敌的作用与增加害虫大爆发的可能性联系起来,因为,生境破碎化和隔离会影响捕食者-猎物的相互作用,景观结构会影响生物防治的有效性。近年来,关于景观特征与害虫管理相互关系的研究,已经从斑块面积和隔离度转移到了景观的多样性(异质性)上^[91]。Marino 和 Landsis 研究表明,在高度异质化的景观中粘虫 *Mythimna separata* 幼虫的寄生率比简单景观来得高^[92]。Tscharncke 在研究油菜花粉甲 *Meligethes* spp. 时也发现,油菜花粉甲的寄生率从田块边缘向田块中间迅速下降。多样化农业景观可以为捕食者种群提供多样化的、充足的资源^[93]。Settle 等在印度稻田中的研究表明,如果稻田中有碎屑食物作为食物网的补充食料,就能够维持较高的广食性

捕食者种群数量,也就有利于控制相应的水稻害虫种群数量^[94]。

经典的空间理论(如岛屿生物地理)或复合种群理论对于1年生作物的适用性是有限的^[95]。由少数几种1年生作物为主组成的简单农业景观,其典型特征就是生物多样性非常贫乏^[96,3]。在这样的农业景观中,作物斑块之间不是相互隔离的,但却可能远离受干扰比较少的生境,这些生境通常是潜在的种库。许多生物有机体在其生活的某些阶段需要一些食物或空间资源(如避难和越冬的场所),而这些资源正好是1年生的作物斑块中所缺乏的,如果它们的迁移能力小于到达可利用资源的距离,那么将导致这些物种在以1年生作物为主的农业景观中变得稀少或缺失^[95]。许多拟寄生生物的迁移能力有限,影响它们在作物田中建立有效的种群,它们的寄主或猎物就会失去(天敌的)控制,从而对作物造成危害。植物的花粉和花蜜是许多拟寄生生物(主要是膜翅目和双翅目)成虫的食物,多年生植物地面上的草丛和未干扰的表土是大量昆虫和蜘蛛种群越冬和幼虫发育的场所,而这些资源在1年生的作物斑块中通常是难以获得的^[5,93,97]。大量的研究表明,景观背景对局部群落结构和种间相互作用有强烈的影响^[1,45,49,70,91,96]。例如,油菜和冬小麦田周围的非作物生境对主要害虫及其天敌种类和数量有明显的影响^[90]。

景观的格局-过程-尺度对农田生物群落多样性、物种丰富度与害虫发生及天敌保护影响的理论研究有了较大的进展,在实践上也取得了一些成果。尤民生等认为,就害虫综合治理而言,以景观为单元要比以同类作物的田块为单元更加合适。把农田生态系统理解为一个较大的景观区域,包括各种不同的作物生境和非作物生境,运用景观生态学的理论和方法来研究景观区域内不同斑块之间各种组份(如作物、害虫、天敌等)及其功能(如物质、能量和信息)的转移过程和变化规律,揭示害虫在较大尺度和具有异质性的空间范围内的灾变机理,可为害虫的区域性生态调控提供新的研究思路 and 重要手段,避免以保护某一种作物为目的而开展害虫防治的局限性^[96]。作物、植食性害虫与天敌之间相互作用的景观背景及其重要性已经逐渐被人们所认识^[46,47,97]。因为许多生物活体的高活动性,所以多数研究的尺度需要扩展到包括活动过程的整个景观。当前理论上的研究已经开始从景观尺度上去思考种群动态和植物-害虫-天敌的相互作用^[16,32,99~101]。但是,在景观尺度上进行单一景观的重复实验比较困难,可操作性差,而从局部斑块往景观水平的尺度上推(up-scaling)也许可以提供新的认知^[58,59,88,102~104]。

为了更好地认识和理解景观组成、尺度和过程对作物-植食者-天敌之间相互作用的影响,需要应用综合的方法去深入研究景观结构的优化是否有利于:(1)天敌种群的建立;(2)天敌在田间的定居;(3)降低害虫密度;(4)降低为害水平;(5)增加作物产量;(6)提高生产效益。另外,关于景观组成对植食者-天敌之间相互作用的影响机制,为什么在复杂景观和简单景观中会出现截然不同的寄生格局?为什么在特定的景观中会出现年复一年的寄生率差异?这些问题不但至今没有得到很好的解释,而且只受到极少数人的注意,有些方面甚至还没有引起人们足够的关注。在景观尺度上,识别害虫持续控制的关键因子将有助于合理解释害虫和天敌密度在时空上的变异机制。但是,目前还没有足够的知识来回答下面的问题:(1)在农业景观中如何进行生境管理是最有效的?(2)非作物生境中植被类型、空间排列是否更有利于强化害虫的持续控制?目前的一些假说,还都有待于通过对不同景观类型中害虫和天敌组成、结构及动态等方面的研究来检验,而这些研究结果将为优化生境管理策略和恢复农业生态系统中的害虫控制功能提供科学依据^[77]。

5 结语

生物群落是农田生态系统中的活性成分,只有保持系统中活性成分的良好循环和健康发展,才能实现系统功能的稳定性和持久性,从而保证农业生产的高效和可持续发展^[105]。农田生态系统是一个开放的、不稳定的人工生态系统,就其生境而言,包括作物生境和非作物生境两部分。现代农业的集约化,导致自然生境破碎化,使得作物和非作物生境变成一种相对离散化的生境类型和镶嵌的景观背景。这种景观的格局、尺度、过程对农田生态系统的服务功能、自然天敌的保护和利用、农业害虫的生态控制具有重要的影响。

农业景观可以从以作物为主的简单结构到以大量非作物区域的复杂结构的梯度变化。一般而言,作物生境的异质化程度较低,特别是1年生的作物生境由于收获和耕作等农事活动,受到干扰的频率和强度比邻近

的非作物生境高,也缺乏天敌所需要的花粉、花蜜等食物资源,这种生境不适合于自然天敌的越冬和避难^[106]。因此,在单一化的农业景观中,利用自然天敌控制害虫的实践受到了挑战^[91,107,108]。相反,非作物生境类型如林地、灌木篱墙、田块边缘区、休耕地和草地等,它们在时间上与1年生的作物生境相比是一种更稳定的异质化环境。非作物生境较少受到干扰,植被覆盖时间较长,可以为寄生性和捕食性节肢动物提供适宜的越冬或避难场所以及替代猎物、花粉和花蜜等资源^[77,83]。因此,非作物生境有利于自然天敌的栖息和繁衍,也有利于它们迁入邻近的作物生境中对害虫起到调节和控制的作用。

区域农业景观系统由多个农田生态系统构成,包含多种土地利用类型,人类活动干扰频繁。景观斑块的格局-尺度-过程不仅会影响农田生物群落的组成、结构、多度和动态,而且会影响害虫及其天敌的种群动态和不同营养级之间的相互作用。因此,景观的格局优化和动态管理对于改善生物群落的结构、功能、多样性和稳定性,调控害虫和天敌的种群动态及它们之间相互作用的空间、时间、营养和数量关系具有重要的意义。通过研究区域农业景观系统的格局、尺度和过程,有利于充分利用农业景观系统的多样性来保护农田自然天敌对害虫的持续控制作用,避免或减少使用化学农药,降低农业生产成本,提高农田生态系统的健康水平和农产品质量。

References:

- [1] Menalled F D, Marino P C, Gage S H, *et al.* Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications*, 1999, 9: 634 – 641.
- [2] Robinson R A, Sutherland W J. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 2002, 39:157 – 176.
- [3] Benton T G, Vickery J A, Wilson J D. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, 18: 182 – 188.
- [4] Wilby A, Thomas M B. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*, 2002, 5: 353 – 360.
- [5] Gurr G M, Wratten S D, Luna J M. Multi-function agricultural biodiversity: pest management and other benefits. *Basic and Applied Ecology*, 2003, 4: 107 – 116.
- [6] Weibull A C, Östman Ö, Granqvist Å. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. *Biodiversity and Conservation*, 2003, 12(7): 1335 – 1355.
- [7] Rodriguez M A, Hawkins B A. Diversity, function and stability in parasitoid communities. *Ecology Letters*, 2000, 3:35 – 40.
- [8] Finke D L, Denno R F. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature*, 2004, 429: 407 – 410.
- [9] Myers N A. major extinction spasm predictable and inevitable? in *Conservation for the Twenty-First Century*, Western D, Pearl M, eds. New York Oxford: Oxford University Press, 1989. 42 – 49.
- [10] Losey J E, Denno R F. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: Factors affecting dropping behavior. *Ecological Entomology*, 1998, 23:53 – 61.
- [11] Losey J E, Denno R F. Positive predator-predator interactions: Enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, 1998, 79:2143 – 2152.
- [12] Cardinale B J, Harvey C T, Gross K, *et al.* Biodiversity and biocontrol: Emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 2003, 6:857 – 865.
- [13] Schmidt M H, Lauer A, Purtauf T, Thies C, Schaefer M, Tscharntke T. Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society London B*, 2003, 270: 1905 – 1909.
- [14] Snyder W E, Ives A R. Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators, and pea aphid biological control. *Ecology*, 2003, 84: 91 – 107.
- [15] Ricklefs R E, Schluter D. *Species Diversity in Ecological Communities*. Chicago: The University of Chicago Press, 1993.
- [16] Kareiva P, et Wennergren U. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 1995, 373: 299 – 302.
- [17] Michael D C, Diego P V, Nathan J S. Species area curves, homogenization and the loss of global diversity. *Evolutionary Ecology Research*, 2002, 4: 457 – 464.
- [18] Hartmut S W. The mismeasure of islands: implications for biogeographical theory and the conservation of nature. *Journal of Biogeography*, 2004, 31: 177 – 197.

- [19] Karen D H, Elizabeth E C. Applicability of landscape and island biogeography theory to restoration of riparian understory plants. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41: 922 – 933.
- [20] Ilkka Hanski. Metapopulation theory, its use and misuse. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5: 225 – 229.
- [21] Michel B. The classical metapopulation theory and the real, natural world; a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology*, 2004, 5: 213 – 224.
- [22] Chen L D, Fu B J, Zhao W W. Source-sink landscape theory and its ecological significance. *Frontiers of Biology in China*, 2008, 3(2): 131 – 136.
- [23] Jan T, Ulrike S, Annette O. Cultural landscapes of Germany are patch-corridor-matrix mosaics for an invasive megaforb. *Landscape Ecology*, 2008, 23(4): 453 – 465.
- [24] Taylor P D, Fahrig L, Henein K, Merriam G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 1993, 68: 571 – 573.
- [25] Pither J, Taylor P D. An experimental assessment of landscape connectivity. *Oikos*, 1998, 83: 66 – 174.
- [26] Taylor P D. Landscape connectivity: linking fine-scale movements and large-scale distributions of damselflies. In: Ekblom, BI, M. E. Irwin, Y. Robert. *Interchanges of insects between agricultural and surrounding landscapes*. Kluwer, Dordrecht, 2000.
- [27] Taylor P, Fahrig L, With K A. Landscape connectivity: back to the basics in *Connectivity Conservation*. In: Crooks K, Sanjayan M A, eds. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2006.
- [28] Pearson S M, Gardner R H. Neutral models; useful tools for understanding landscape patterns. In: Bissonette J A, eds. *Wildlife and landscape ecology: effects of pattern and scale*. New York: Springer, 1997. 215 – 230.
- [29] Wu J G. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology*, 1995, 70, 4: 123 – 139.
- [30] Gretchen C D, Paul R E, Sanchez-Azofeifa G A. Countryside biogeography: use of human-dominated habitats by the avifauna of southern Costa Rica. *Ecological Application*, 2001, 11(1): 1 – 13.
- [31] Tschamtké T, Steffan-Dewenter I, Krüess A, *et al.* Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland cropland landscapes. *Ecological Applications*, 2002, 12: 354 – 363.
- [32] Tschamtké T, Tatyana A R, Felix J, Bianchi J A. The landscape context of trophic interaction; insect spillover across the crop-noncrop interface. *Animals of Zoology(Fennici)*, 2005, 42: 421 – 432.
- [33] Hanski I. Population biological consequences of body size in *Sorex*. In: Merritt J F, Kirkland G L, Rose R K, eds. *Advances in the biology of shrews*. Special Publication of Carnegie Museum of Natural History no. 18. Pittsburgh, Pennsylvania: Carnegie Museum of Natural History, 1994. 15 – 26.
- [34] Hanski I, Ovaskainen O. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. *Nature*, 2000, 404: 755 – 758.
- [35] Tschamtké T, Klein A M, Krüess A, *et al.* Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity-ecosystem service management. *Ecology Letters*, 2005, 8: 857 – 874.
- [36] Rand T A, Tschamtké T. Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 2007, 116: 1353 – 1362.
- [37] Huston M A. Local processes and regional patterns; appropriate scale for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 1999, 86: 393 – 401.
- [38] Connor E F, McCoy E D. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 1979, 113: 791 – 833.
- [39] Connor E F, Courtney A C, Yoder J M. Individuals-area relationships; the relationship between animal population density and area. *Ecology*, 2000, 81: 734 – 748.
- [40] Steffan-Dewenter I, Tschamtké T. Butterfly community structure in fragmented habitats. *Ecology Letters*, 2000, 3: 449 – 456.
- [41] Holt R D, Hochberg M E, Barfield M. Population dynamics and the evolutionary stability of biological control. In: Hawkins B, Cornell H, eds. *Theoretical Approaches to Biological Control*. New York: Academic Press, 1999. 219 – 230.
- [42] Cane J H. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? *Conservation Ecology*, 2001, 5: 149 – 161.
- [43] Steffan-Dewenter I, Tschamtké T. Insect communities and biotic interactions on fragmented calcareous grasslands—a mini review. *Biological Conservation*, 2002, 104: 275 – 284.
- [44] Andren H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscape with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*, 1994, 71: 355 – 366.
- [45] Steffan-Dewenter I, Munzenberg U, Burger C, *et al.* Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, 2002, 83: 1421 – 1432.
- [46] Kareiva P. Population dynamics in spatially complex environments; theory and data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 1990, 330: 175 – 190.

- [47] Kareiva P. The spatial dimension in pest enemy interactions. In: Machauer M, Ehler L E, Roland J, eds. *Critical Issues in Biological Control*. Andover, UK: Intercept Press, 1990, 213 — 226.
- [48] Weibull A C, Bengtsson J, Nohlgren E. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: The role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, 2000, 23: 743 — 750.
- [49] Thies C, Tschamtk T. Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 1999, 285: 893 — 895.
- [50] Steffan-Dewenter I, M nzenberg U, Tschamtk T. Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. *Proceedings of the Royal Society London Series B*, 2001, 268: 1685 — 1690.
- [51] Wiegand T, Molony K A, Naves J, *et al.* Finding the missing link between landscape structure and population dynamics: a spatially explicit perspective. *American Naturalist*, 1999, 154: 605 — 627.
- [52] With K A, Cadaret S J, Davis C. Movement response to patch structure in experimental fractal landscapes. *Ecology*, 1999, 80: 1340 — 1353.
- [53] Jonsen I D, Taylor P D. Calopteryx damselfly dispersions arising from multiscale response to landscape structure. *Conservation Ecology*, 2000, 4: 57 — 76.
- [54] Fisher B L. Insect behavior and ecology in conservation: preserving functional species interactions. *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, 91: 155 — 158.
- [55] Solbreck C. Variable fortunes in a patchy landscape—the habitat template of an insect migrant. *Researches on Population Ecology*, 1995, 37(1): 129 — 134.
- [56] Singer M C, Thomas C D. Evolutionary responses of a butterfly metapopulation to human- and climate-caused environmental variation. *American Naturalist*, 1996, 148: 9 — 39.
- [57] Ronce O, Kirkpatrick M. When sources become sinks: migrational meltdown in heterogeneous habitats. *Evolution*, 2001, 55: 1520 — 1521.
- [58] Kruess A, Tschamtk T. Habitat fragmentation, species loss, and biological control. *Science*, 1994, 264: 1581 — 1584.
- [59] With K A, Pavuk D M, Worchuck J L, *et al.* Threshold effects of landscape structure on biological control in agroecosystems. *Ecological Applications*, 2002, 12: 52 — 65.
- [60] Chen J, Franklin J F, Spies T A. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications*, 1995, 5: 74 — 86.
- [61] Radeloff V C, Mladenoff D J, Boyce M S. The changing relation of landscape patterns and jack pine budworm populations during an outbreak. *Oikos*, 2000, 90: 417 — 430.
- [62] Collinge S K. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*, 2000, 81: 2211 — 2226.
- [63] Kruess A, Tschamtk T. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 2000, 122: 129 — 137.
- [64] Hunter M D, Malcolm S B, Hartley S E. Population level variation in plant secondary chemistry and the population biology of herbivores. *Journal of Chemical Ecology*, 1996, 7: 45 — 56.
- [65] Kuussaari M, Hanski I, Singer M. Local speciation and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology*, 2000, 81: 2177 — 2187.
- [66] Hanski I, Singer M C. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *American Naturalist*, 2001, 158: 341 — 353.
- [67] Gathmann A, Greiler H J, Tschamtk T. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia*, 1994, 98: 8 — 14.
- [68] Varchola J M, Dunn J P. Influence of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2001, 83: 153 — 163.
- [69] Braman S K, Latimer J G, Oetting R D, *et al.* Management strategy, shade, and landscape composition effects on urban landscape plant quality and arthropod abundance. *Journal of Economic Entomology*, 2000, 93: 1464 — 1472.
- [70] Ostman O, Ekbohm B, Bengtsson J. Farming practice and landscape heterogeneity influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2001, 2: 365 — 371.
- [71] Jonsen I D, Bouchier R S, Roland J. The influence of matrix habitat on *Aphanta* flea beetle immigration to leafy spruce patches. *Oecologia*, 2001, 127: 287 — 294.
- [72] Holland J M, Luff M L. The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrated Pest Management Review*, 2000, 5: 163 — 170.
- [73] Martin M, Bastardie F, Richard D, *et al.* Studying boundary effects on animal movement in heterogeneous landscapes: the case of *Abax ater* (Coleoptera: Carabidae) in hedgerow network landscapes. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*, 2001, 324: 1029 — 1035.

- [74] MacArthur R H, Wilson E O. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1967.
- [75] Duelli P, Obrist M K. Search for best biodiversity correlates in agricultural landscapes. 2003 In: Matouch S, Sauberer N, eds, *International Conference on Predicting Biodiversity in European Landscapes: Mapping, Patterns, Indicators, Monitoring*. Vienna, 18th –20th November 2001. 27 –33.
- [76] Schmidt M H, Carsten T C, Wolfgang N W, Tschamtk T. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 2008, 35: 157 –166.
- [77] Bianchi J J, Booij C H, Tschamtk T. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B*, 2006, 273: 1715 –1727.
- [78] Liu Y F. *The communities of arthropods in rice ecosystems*. Dissertation of Sun Yat-Sen University, 2000.
- [79] Rand T A, Tylanakis J M, Tschamtk T. Spillover edge effects: the dispersal of agriculturally subsidized insect natural enemies into adjacent natural habitats. *Ecology Letters*, 2006, 9: 603 –614.
- [80] Mouquet N, Hoopes M F, Amarasekare P. The world is patchy and heterogeneous! Trade-off and source sink dynamics in competitive metacommunities. In: Holyoak M, Leibold M A, Holt R, eds. *Metacommunities: Spatial dynamics and ecological communities*. Chicago: Chicago University Press, 2005.
- [81] Clough Y, Kruess A, Kleijn D, Tschamtk T. Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, 2005, 32: 2007 –2014.
- [82] Tylanakis J M, Veddeler D, Lozada T, *et al.* Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Lyonia*, 2004, 6: 8 –15.
- [83] Cronin J T, Reeve J D. Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2005, 272: 2225 –2235.
- [84] Schmidt M H, Roschewitz I, Thies C, *et al.* Spiders in space: how landscape-wide movement of generalist predators influences local density, species richness, and biocontrol. *Proceedings of the Second International Symposium on the Biological Control of Arthropods, Davos*, 2005: 448 –452.
- [85] Martin H, Thies S C, Tschamtk T. Landscape context of arthropod biological control. In: *Ecological engineering for pest management*. Collingwood, Australia: CSIRO Publishing, 2004. 55 –63.
- [86] Mouquet N, Mulder G S E E, Jansen V A A, *et al.* The properties of competitive communities with coupled local and regional dynamics. In: Clobert J, Danchin E, Dhondt A, *et al.* eds. *Dispersal: individual, population, community*. Oxford: Oxford University Press, 2001.
- [87] Tschamtk T, Bommarco R, Clough Y, *et al.* Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biological Control*, 2007, 43: 294 –309.
- [88] van Nouhuys S, Hanski I. Multitrophic interactions in space: metacommunity dynamics in fragmented landscapes. In: Tschamtk T, Hawkins B A, eds. *Multitrophic Level Interactions*. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 127 –147.
- [89] Holt R D, Barfield M. Impacts of temporal variation on apparent competition and coexistence in open ecosystems. *Oikos*, 2003, 101: 49 –58.
- [90] Schmidt M H, Thewes U, Thies C, *et al.* Aphid suppression by natural enemies in mulched cereals. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2004, 113: 87 –93.
- [91] Elliott N C, Kieckhefer R W, Michels G J, *et al.* Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 2002, 31: 253 –260.
- [92] Marino P C, Landis D A. Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications*, 1996, 6: 276 –284.
- [93] Tschamtk T. Parasitoid populations in the agricultural landscape. In: Hochberg M E, Ives A R, eds. *Parasitoid Population Biology*. Princeton: Princeton University Press, 2000. 235 –253.
- [94] Settle W H, Ariawan H, Astuti E T, *et al.* Pajarningsih & Sartanto. Managing tropical pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology*, 1996, 77: 1975 –1988.
- [95] Tschamtk T, Brandl R. Plant insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, 2004, 49: 405 –430.
- [96] With K A, Christ T O. Critical thresholds in species' response to landscape structure. *Ecology*, 1995, 76: 2446 –2459.
- [97] Roland J, Taylor P D. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 1997, 386: 710 –713.
- [98] Cappuccino N, Lavertu D, Bergeron Y, *et al.* Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. *Oecologia*, 1998, 114: 236 –242.
- [99] Stoate C, Boatman N D, Borralho R J, *et al.* Ecological effects of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental management*, 2001, 63: 337 –365.

- [100] Landis D A, Wratten S D, Gurr G M. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 2000, 45: 175 – 201.
- [101] You M S, Hou Y M, Liu Y M, Yang G, Li Z S, Cai H J. Non-crop habitat manipulation and integrated pest management in agroecosystems. *Acta Entomologica Sinica*, 2004, 47(2): 260 – 268.
- [102] Richlefs R E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 1987, 235: 167 – 171.
- [103] Holt R D, Hochberg M E. Indirect interactions, community modules and biological control: a theoretical perspective. In: Wajnberg E, Scott J K, Quimby P C, eds. *Evaluating Indirect Ecological Effects of Biological Control*. Wallingford, UK: CAB International, 2001. 13 – 37.
- [104] Holt R D. Food webs in space: on the interplay of dynamic instability and spatial processes. *Ecological Research*, 2002, 17: 261 – 273.
- [105] Ding Y Q. Ecologically-based insect pest population management. *Acta Ecologica Sinica*, 1993, 13(2): 99 – 105.
- [106] Thorbek P, Bilde T. Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 2004, 41(3): 526 – 538.
- [107] Wissinger S A. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biological Control*, 1997, 10: 4 – 15.
- [108] Tschantke T, Knues A. Habitat fragmentation and biological control. In: Hawkins B A, Cornell H V, eds. *Theoretical Approaches to Biological Control*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1999. 190 – 205.

参考文献:

- [78] 刘雨芳. 稻田生态系统节肢动物群落结构研究. 中山大学博士学位论文, 2000.
- [101] 尤民生, 侯有明, 刘雨芳, 等. 农田非作物生境调控与害虫综合治理. *昆虫学报*, 2004, 47(2): 260 ~ 268.
- [105] 丁岩钦. 论害虫种群的生态控制. *生态学报*, 1993, 13(2): 99 ~ 105.