

农田景观格局变化对昆虫的生态学效应^{*}

欧阳芳 戈 峰^{**}

(中国科学院动物研究所 农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室 北京 100101)

摘 要 景观格局变化是全球变化的一个重要内容。农田是由人类赖以生存所种植的人工栽培作物组成的生态系统。在该景观系统中,多种植物-害虫-天敌相互作用、相互制约,形成有机整体。研究农田景观格局对害虫和天敌种群动态影响,不仅在害虫生物防治的实践中有重要意义,而且对于揭示人类活动对生物多样性结构与功能的影响,阐明农田景观中生物多样性整合、维持机理有重大的理论意义。本文从农田景观格局的“质、量、形、度”4个方面,系统地论述了农田景观格局变化对害虫和天敌的作用,分析了农田景观的生物控制服务功能,指出了未来研究发展的方向。

关键词 农田景观格局,景观组成,景观破碎化,尺度效应,生物控制服务功能

Effects of agricultural landscape patterns on insects

OUYANG Fang GE Feng^{**}

(State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract In modern agroecosystems, natural plant communities are usually modified to meet the special needs of humans with a specific species of cultivated crops grown over a vast area. Relationships between crop plants, and pest insects and their natural enemies, are an important part of the agricultural landscape system. Understanding the effects of agricultural landscape patterns on the population dynamics of insects can play an important role in sustainable pest management. In this paper, we first define some conceptions about agricultural landscape patterns then discuss the effects of agricultural landscape patterns on pest insects and their natural enemies. Finally, we summarize the current status of research in this field and provide suggestions for future research.

Key words agricultural landscape pattern, landscape composition, landscape fragmentation, scale effect, biocontrol service

1 前言

农田生态系统是人类赖以生存的种植人工栽培作物的生态系统。当前,随着我国农村土地自由流转制度和农村城镇化进一步发展,“一家一户”的生产模式发生改变,大面积的农田将形成前所未有的生产经营集约化。而农业集约化,如农业耕地的扩张、农田面积的扩大和非作物栖息地的消除,将会导致农田景观格局的单一化(Robinson and Sutherland, 2002; Bianchi *et al.*, 2006),引起农田景观中生物多样性迅速下降(Benton *et al.*, 2003),改变农田景观格局中害虫

的发生与危害。

众所周知,在农田景观中,作物-害虫-天敌三者之间的相互作用,相互制约,形成一个有机整体。在这个整体中,作物种类和数量的变化,势必影响作物生产力、害虫及天敌的群落结构与功能。目前越来越多的研究通过引入整合景观生态学和生物控制概念到农田景观,关注农田景观格局如何影响天敌、害虫与初级生产力的关系。至今,Landis等(2000)已从保护自然天敌角度分析了农田景观系统的生物控制服务功能;Kleijn和Sutherland(2003),Van Buskirk和Willi(2004),Bengtsson等(2005)分别从农业环境计划(agri-

^{*} 资助项目:国家自然科学基金委项目(31030012,30921063)、中国科学院知识创新工程重要方向项目(2010-BIOL-CAS-0102)。

^{**} 通讯作者, E-mail: gef@ioz.ac.cn

收稿日期:2011-08-10,接受日期:2011-08-30

environmental schemes)、退耕措施和有机农业 3 个方面分析了它们对生物多样性的影响; Bianchi 等 (2006) 从农业景观组成影响生物多样性和害虫自然控制角度, 重点阐述了非作物栖息地对生物多样性保护具有重要作用, 以及不同比例非作物栖息地的景观中定量化的天敌行为和害虫危害; 尤民生等 (2004) 评述了农田非作物生境调控与害虫综合治理的关系; 郑云开和尤民生 (2009) 进一步论述了害虫生态控制的景观生态学理论与方法; 贺达汉等 (2009) 研究了景观结构对寄主-寄生物、猎物-捕食者、植物-害虫-天敌的相互关系的作用; 最近, Batory 等 (2011) 利用宏分析 (meta-analysis) 方法定量评价了农业环境管理 (agri-environmental management) 对农田系统中植物和动物的多度和丰富度影响作用。但是以上综述分别只反映农田景观格局某类特征对昆虫等动物的影响作用, 而从农田景观的控害功能和生物控制服务功能方面分析较少。本文着重于从农田景观格局的“质、量、形、度”4 个方面, 系统地论述了农田景观格局变化对害虫和天敌的作用, 分析了农田景观的生物控制服务功能, 指出了未来研究发展的方向。

2 农田景观格局的特征

所谓景观格局 (landscape pattern) 一般指景观的空间格局 (spatial pattern), 是景观大小、形状、属性等不同的景观空间单元 (斑块) 在空间上的分布与组合规律 (邬建国, 2000)。而农田景观格局是耕地、草地、林地、树篱等不同斑块的镶嵌体, 表现为生物物种生存于其中的各类缀化栖地的空间网络 (Turner, 1990)。

农田景观格局的特征可以归纳为“质、量、形、度”4 个方面。“质”表示农田景观中不同的景观组成, 即斑块性质或类型, 包括种植的作物类型, 非作物种类等。“量”反映不同类型斑块的大小, 面积比例等。“形”表示不同斑块类型的形状, 排列方式等。“度”表示尺度, 包括时间尺度和空间尺度, 反映农田景观格局变化在时间和空间上所涉及到的范围和发生的频率。目前有各种景观指数反映景观结构和空间配置某些方面特征的简单指标。然而在农田景观中, 作物-害虫-天敌三者之间, 有些植物与害虫、害虫与天敌之间存在专化性关系。因此, 农田景观中不同的植物类型会

影响害虫和天敌的群落多度和丰富度。“质”的特征是农田景观格局影响昆虫群落的重要因素。表 1 资料列出了用来反映农田景观格局 4 个方面特征的景观指数。

3 农田景观格局对害虫和天敌多样性的影响

在广大的农业区域, 耕地是主要景观组成要素。不同的耕地包含不同的作物和非作物种类, 从而形成了由不同植物缀块组成的农田景观 (包括农田缀块中不同类型作物的组合种植和农田缀块周围或者之间的不同类型非作物的种植), 反映了农田景观格局“质”的特征。

作物和非作物生境的农田景观组合对生物多样性保护具有重要的生态意义 (Bianchi *et al.*, 2006)。农田景观中的非作物栖息地通常由木本植物 (如丛林和灌木篱墙) 和草本植物 (田埂、路旁草坪、休耕地和草地) 组成。非作物栖息地如农田边缘、休耕地 (免耕地)、灌木篱墙和小块林地是相对少受干扰的和短期内稳定的区域, 在农业景观中具有一定部分的生物多样性。这些栖息地是植物、昆虫、鸟类和哺乳类等生物多样性的储备库 (Bianchi *et al.*, 2006)。作物栖息地对于很多物种来说是不利环境, 更多物种集中在较稳定的非作物栖息地和农田边缘 (Meek *et al.*, 2002)。对很多昆虫尤其植食性害虫的天敌更是如此 (Duelli *et al.*, 1999; Schmidt and Tschardt, 2005)。因此, 在集约化管理的作物系统中很多昆虫在特定时期能够在非作物和农田间来回转移扩散, 通过生长季节前期将天敌从非作物生境助迁到农田是一项有效控制农田害虫的方式 (Wissinger, 1997)。

很多农业害虫, 如蚜虫、鳞翅目昆虫和甲虫类与这些栖息地密切相关 (Tschardt and Denys, 2002)。这些非作物栖息地也维持了天敌的多样性, 如越橘 *Vaccinium* spp., 山茱萸 *Cornus* spp., 冬青 *Ilex* spp. (Maier 1981), 白蜡树 *Fraxinus* spp. (Simon *et al.*, 1999), 山楂 *Crataegus* spp. 和荨麻 *Urtica* spp. (Perrin, 1975) 等木本和草本栖息地可为寄生性和捕食性天敌提供备选寄主和猎物。此外, 木本和草本植物还为多种昆虫提供花粉和花蜜, 作为它们必要的食物来源 (Bugg *et al.*, 1998)。如草蛉、瓢虫、食蚜蝇和寄生性天敌能够

表 1 反映农田景观格局 4 类特征的景观指数(据邬建国,2000 改制)
Table 1 Landscape indices describing characters of agricultural landscape pattern (refer to Wu, 2000)

特征 Character	景观指数 Landscape index	简称 Abbreviation	描述 Explanation
质 Composition	缀块类型	PT	即景观组成,定性指标,包括植物类型。如按照根茎特征分为草本、木本、禾本、乔木和灌木等类型; 按照光合作用反应途径,分为 C3、C4 和 CAM 植物。
	缀块丰富度	PR	农田景观系统中不同植物构成缀块类型数量。
	缀块丰富度密度	PRD	农田景观系统中不同植物构成缀块类型总数比农田景观总面积。
量 Quantity	缀块数	NP	农田景观系统中植物构成的缀块类型总数量,与缀块丰富度不一样。
	缀块密度	PD	农田景观系统中植物构成的缀块类型总数比农田景观总面积,与缀块丰富度密度不一样。
	种植密度	GD	农田景观系统中某类斑块中单位面积植物的株数。
	边界总长度	TE	农田景观系统中所有植物构成的缀块边界总长度。
	边界密度	TD	农田景观系统中所有植物构成的缀块边界总长度比农田景观总面积。
	缀块面积	PA	农田景观系统中某类植物构成的缀块面积。
	缀块面积比	PAR	农田景观系统中相邻两类缀块的面积比例。
	平均缀块面积	MPA	农田景观中所有缀块的总面积比缀块总数。
	最大景观指数	LPI	农田景观中最大缀块的面积比农田景观总面积。
	Shannon 多样性指数	SHDI	农田景观中,每一类缀块类型所占总面积的比例乘以其对数,再求和,最后取负数。
	平均最近 邻体距离	MNN	农田景观中每个缀块与其最近相邻缀块的距离总和比上具有邻体的缀块总数。
形 Configuration	景观形状指数	LSI	农田景观中所有缀块边界总长度比农田景观总面积的平方根,再乘以正方形校正常数。
	平均缀块 形状指数	MSI	农田景观景观中每一缀块的周长比面积的平方根,再乘以正方形校正常数,然后对所有缀块加和,最后除以缀块总数。
	缀块长宽比	LWR	用来描述缀块外观形状,细长程度 $R = L/W$ (L 和 W 分别是缀块的长和宽) 。
	缀块相邻长度	ND	农田景观中两个缀块交界的边界长度。
度 Scale	空间幅度	SE	研究对象中农田景观区域的总面积。
	空间粒度	SG	研究对象中农田景观中最小可辨识单元所代表的特征长度、面积或体积,如单株作物面积、样方大小、像元或栅格细胞。
	时间幅度	TE	研究对象中农田景观格局变化的时间长度。
	时间粒度	TG	研究对象中某一现象或事件发生的(或取样的) 频率或时间间隔,如野外测量生物量的取样时间间隔。

扩散到周围的作物上,利用田间作物上的蜜源生长发育(Hickman and Wratten, 1996; Freeman *et al.* , 1998; Nicholls *et al.* , 2001) ,同时转移到作物上控制害虫(White *et al.* , 1995; Tylanakis *et al.* , 2004) 。而且,非作物栖息地也为天敌和害虫的安全越冬提供了条件。如蔷薇,卫矛(*Euonymus* spp.) 和稠李(*Prunus padus* (L.)) 等木本植物可以作为麦无网长管蚜 *Metopolophium dirhodum* (Walker) ,黑豆蚜 *Aphis fabae* (L.) ,禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* (L.) 等蚜虫的越冬寄

主,有利于它们的越冬(Bianchi *et al.* , 2006) 。显然,作物和非作物生境组成的农田景观中形成了复杂多样的植物 – 害虫 – 天敌的食物网,非作物栖息地能够增加农田景观中天敌的数量和物种多样性,但也促进了某些多食性害虫的潜在危害。

在农田景观格局中不同类型作物的组合种植也是调节天敌生物控制方式之一。如棉花和小麦邻作,可以将小麦成熟期的瓢虫等天敌转移到相邻的棉田中,控制棉田边缘早期发生的苗蚜(Men *et al.* , 2004) 。又如,欧阳芳和戈峰通过以棉花 –

玉米农田景观生态系统为研究系统,利用稳定同位素碳标记技术,发现龟纹瓢虫成虫在大尺度以蚜虫为导向产卵方式,选择玉米作为栖息地,而转向棉花上取食害虫。这意味着通过合理的配置 C_3 和 C_4 作物的组合可以达到提高生物控制服务功能以应对转基因 Bt 棉花非靶标害虫种群增加的挑战,为华北农田景观系统中提供了一种转基因作物和自然天敌协同作用的控害方式(结果待发表)。

综上所述农田景观组成的多样化(包括农田缀块中不同类型作物的组合种植和农田缀块周围或者之间的不同类型非作物的种植),对生物多样性的保护和害虫控制作用的维持具有很大的潜能。在农田生态系统中存在的植物-昆虫的专性关系,农田景观格局“质”的特征即植物缀块类型,很大程度上决定了系统中害虫和天敌的潜在物种种类。因此农田景观格局“质”的特征是首先需要明确的内容。

4 农田景观破碎化对昆虫的影响

景观破碎化指由于自然或人为因素的干扰,使原本连续的景观要素在外力作用下变为许多彼此隔离的、不连续的斑块镶嵌体或缀块。主要表现为缀块数量增加而面积缩小、缀块形状趋于不规则、内部生境面积缩小、廊道被截断以及斑块彼此隔离等特征(李哈滨和伍业钢,1992)。它是农田景观格局中“量”和“形”特征变化的体现,一般景观破碎度和非作物生境面积比例呈正相关(Basedow 1990; Menalled *et al.*, 1999)。

Bianchi 等(2006)通过以高比例非作物生境的景观,如森林、灌木篱墙、林木线、农田边缘、草地、休耕地、道路和塘地,视为“复杂”景观,而包括少量此类生境的景观,视为“简单”景观,定量评价了非作物生境面积比例对天敌数量和害虫危害的正向、负向和中性3个方面的作用,发现复杂景观加重害虫危害的正向作用占1/3,中性作用(无显著影响)占2/3;复杂景观增加天敌种群数量的比例占74.0%,对天敌中性作用(无显著影响)占20.8%,复杂景观天敌活动低于简单景观的比例占5.1%;相对于简单景观,复杂景观的害虫胁迫作用下降比例占研究案例中45.0%,不影响害虫胁迫的比例占40.0%。15%的研究案例中,随着景观复杂性的增加,害虫胁迫也增加。

田间观测(Elton, 1949; Hanski and Ranta, 1983)、室内研究以及数学模拟(Hastings, 1977)也证实生境破碎化(habitat patchiness or fragmentation)极大地影响物种之间的关系。如Kareiva(1987)研究了景观破碎度对秋麒麟草属(goldenrod)植物上瓢虫和蚜虫的相互作用的影响,发现景观破碎度的增加导致蚜虫种群局部的频繁暴发,种群动态稳定性下降,这主要是因为生境破碎化影响天敌瓢虫的搜寻行为和聚集行为,从而影响天敌瓢虫对害虫蚜虫的捕获能力和控制作用。景观破碎化对昆虫的影响作用,还与昆虫物种的扩散迁飞能力密切相关。作物和非作物栖息地的缀块相邻长度影响着天敌种群的扩散行为。2种类型的缀块相邻长度或者交界面越长,聚集在非作物栖息地的天敌有利于更多更早在农田作物上繁殖(Bianchi and Van der Werf, 2003)。此外,作物和非作物栖息地的缀块空间分布还影响农田区域的天敌对害虫的自然控制作用(Coombes and Sotherton, 1986; Dennis and Fry, 1992; Petersen, 1999)。如赵紫华等(2011)分析了设施农业景观破碎化下麦田麦蚜及寄生蜂种群与生境缀块面积的关系,结果表明:密度-面积、增长速度-面积关系模型间存在反比例函数关系。作物与非作物缀块之间的距离也影响天敌的控害作用。距离非作物栖息地缀块越远,寄生性天敌群落的数量和多样性逐渐降低,从而减少了害虫的寄生率(Tscharntke *et al.*, 1998; Kruess and Tscharntke, 2000)。

由此可见,农田景观中非作物生境面积比例、生境面积大小、不同缀块之间的距离以及不同生境缀块的交界面长度等都会影响害虫发生量和天敌种群动态。这充分说明农田景观格局“量”和“形”的特征影响农田生态系统中昆虫扩散转移行为、空间分布和种群动态。

5 农田景观尺度大小对害虫和天敌的生态效应

尺度反映了农田景观格局变化在时间和空间上所涉及到的范围和发生的频率。在农田景观系统中,害虫和天敌种群在不同的空间尺度和时间尺度下具有不同的响应过程。如不同的天敌种类具有不同的转移扩散能力,这就影响了它们对农田景观中非作物栖息地空间分布的响应

(Tscharnkte *et al.*, 2005)。迁移性昆虫在不同尺度范围内能够对非作物栖息地组分作出不一样的响应。例如, 迁移性蜘蛛的种群数量在数千米范围作出变化反应 (Schmidt and Tscharnkte, 2005), 寄生性天敌能够在 200 到 2 000 m 的范围作出反应 (Thies *et al.*, 2005)。已有研究表明, 景观复杂性对害虫的抑制作用在大尺度范围内作用更为明显。如 Van Alebeek 等 (2003) 报道了在 10 hm² 包含网状农田边缘的作物种植系统中, 小麦和马铃薯上蚜虫密度比没有网状农田边缘的对照作物种植系统中的分别减少 2 倍和 3 倍。小尺度分析显示, 多种非作物生境能够增加生态系统害虫控制功能, 这是由于在草本生境和木本生境与天敌种群的增加有关。数学模型研究进一步表明, 非作物生境的空间布局和形状能够显著地影响天敌对害虫的抑制作用 (Bianchi and Van der Werf, 2003)。栖息地利用和天敌转移扩散能力的不同可能会影响景观尺度水平上物种的组成、物种之间的相互作用以及害虫的控制作用 (Bianchi *et al.*, 2006)。但目前在国内在连续多年的大尺度农田景观格局对害虫和天敌的影响作用的研究案例比较少见。

6 展望

利用农田景观多样性开展害虫的生态调控是当前害虫控制的重要手段。基于生态学原则, 促进生物多样性和为农业提供有利条件的多功能农田景观将有助于可持续农业生态系统的发展 (Bianchi *et al.*, 2006)。其中, 研究农田景观中自然天敌对害虫控制的生态系统服务功能是目前的一个研究热点 (Ives *et al.*, 2000; Wilby and Thomas, 2002)。如上所述, 农田景观格局的“质、量、形、度”4 个方面的特征共同影响了作物和非作物缀块上害虫、天敌的种类与数量, 害虫和天敌迁入作物上的时间和数量, 害虫对作物的危害程度以及天敌对害虫的控制作用等。因此, 将这 4 个特征看成农田景观格局中生物控制服务功能的景观驱动因子, 调节农田景观系统中的景观驱动因子可达到减少化学农药, 增强害虫控制力以及提高作物产量是未来研究的目标。虽然生物多样性恢复计划, 如农业环境计划, 为恢复农田景观中害虫控制功能提供契机。但是目前很少知道这些该如何去做。例如, 什么样的景观是最有效地生境管

理? 什么样的植物类型和非作物空间布局能够增加害虫自然控制。这些问题值得进一步关注。

由于农田景观的复杂性, 过去的研究主要是通过通过对农田景观中不同类型作物、非作物生境害虫、天敌种类与数量的调查, 以分析它们之间的关系。但这种方法比较简单, 缺少重复, 无法区分农田多因素的作用, 因此不能够深入分析农田景观对害虫、天敌作用的机制。目前的研究方法是通过设置不同处理的农田景观, 通过因素的控制和重复开展研究, 可以比较分析不同景观内害虫、天敌的发生动态, 但这需要长期的调查积累; 未来的研究将整合田间景观设置、定量方法 (如稳定同位素、生态能学、分子标记等方法) 与模型, 定量分析农田景观上害虫、天敌的时空动态及其害虫控制的生态系统服务功能。

未来研究重点将集中在以下 4 个方面: 1) 农田景观的演变规律。随着农业集约化如农业耕地的扩张、农田面积的扩大和非作物栖息地的消除, 农业土地利用的改变如农村居住地以及基础设施的大量建设, 这些变化会导致耕地面积大小和空间分布产生影响。需要利用 3S 技术从大尺度范围内把握农田空间分布规律和未来的变化趋势。2) 景观组成驱动天敌与害虫之间相互作用的机制。在小尺度范围里作物与非作物组合或多种作物套作等种植方式下, 植物-害虫-天敌三者之间形成了复杂的食物网, 需要明确作物-害虫和害虫与天敌的专性关系, 害虫和天敌在作物上定殖时间; 追溯害虫和天敌在不同时间的取食来源; 了解多样化农田景观格局中害虫和天敌在不同植物缀块上的扩散转移规律。3) 景观驱动因子对害虫自然控制的作用力。景观因子对害虫的控制作用体现在天敌数量的增加和害虫数量的减少, 需要定量估计农田景观格局中景观因子对天敌和害虫数量变化的影响, 及其三者之间函数关系; 识别能够提高害虫自然控制的景观因子。4) 农田景观格局中生物控制服务功能的评价。通过设计和规划农田景观格局来达到提高农田生态系统生态效益和经济效益的目标, 需要评价因景观因子的作用作物产量的增加量和化学农药使用的减少量, 及估算景观因子的货币价值量。上述 4 个方面的内容构成一个有机整体。第一个方面是了解在人类活动如城镇化建设和生态村建设等的影响作用下, 农业生态系统的载体即农业耕种地在大尺度

范围的空间分布规律;第二个方面是查明农业生态系统中植物与昆虫之间的相互关系的自然规律;第三个方面是明确改变农田景观格局的人类农事操作活动对农田系统中植物与昆虫相互关系的影响;第四个方面是评价这种人类农事活动对提高农田生态系统中生物控制服务功能的货币价值。它们之间相辅相成,尚需要长期连续的、大尺度范围内开展研究。

参考文献(References)

- Basedow T, 1990. On the impact of boundary strips and of hedges on aphid predators, aphid attack and the necessity of insecticide applications in sugar beets. *Gesunde Pflanzen*, 42(7): 241—245.
- Batary P, Andras B, Kleijn D, Tschamtker T, 2011. Landscape-moderated biodiversity effects of agri-environmental management: a meta-analysis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278 (1713): 1894—1902.
- Bengtsson J, Ahnstrom J, Weibull AC, 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.*, 42(2): 261—269.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD, 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4): 182—188.
- Bianchi FJJA, Booij CJH, Tschamtker T, 2006. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1595): 1715—1727.
- Bianchi FJJA, Van der Werf W, 2003. The effect of the area and configuration of hibernation sites on the control of aphids by *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) in agricultural landscapes: a simulation study. *Environ. Entomol.*, 32(6): 1290—1304.
- Bugg RL, Anderson J M, Thomsen CD, Chandler J, 1998. Enhancing biological control: habitat management to promote natural enemies of agricultural pests // Pickett CH, Bugg RL (eds.). Berkeley CA: University of California Press. 339—374.
- Coombes DS, Sotherton NW, 1986. The dispersal and distribution of polyphagous predatory Coleoptera in cereals. *Ann. Appl. Biol.*, 108(3): 461—474.
- Dennis P, Fry GLA, 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agric. Ecosyst. Environ.*, 40(1-4): 95—115.
- Duelli P, Obrist MK, Schmatz DR, 1999. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 74(32): 33—64.
- Elton C, 1949. Population interspersal: an essay on animal community patterns. *J. Ecol.*, 37(1): 1—23.
- Freeman LR, Corbett A, Lamb C, Reberg-Horton C, Chandler J, Stimmann M, 1998. Beneficial insects move from flowering plants to nearby crops. *Calif. Agric.*, 52(5): 23—26.
- Hanski I, Ranta E, 1983. Coexistence in a patchy environment: three species of *Daphnia* in rock pools. *J. Anim. Ecol.*, 52(1): 263—279.
- Hastings A, 1977. Spatial heterogeneity and the stability of predator-prey systems. *Theoretical Population Biology*, 12(1): 37—48.
- 贺达汉, 2009. 农业景观与害虫种群控制. 植物保护, 35(3): 12—15.
- Hickman JM, Wratten SD, 1996. Use of *Phacelia tanacetifolia* strips to enhance biological control of aphids by hoverfly larvae in cereal fields. *J. Econ. Entomol.*, 89(4): 832—840.
- Ives AR, Klug JL, Gross K, 2000. Stability and species richness in complex communities. *Ecology Letters*, 3(5): 399—411.
- Kareiva P, 1987. Habitat fragmentation and the stability of predator-prey interactions. *Nature*, 326(6111): 388—390.
- Kleijn D, Sutherland WJ, 2003. How effective are European agri-environment schemes in conserving and promoting biodiversity? *J. Appl. Ecol.*, 40(6): 947—969.
- Kruess A, Tschamtker T, 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia*, 122(1): 129—137.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45: 175—201.
- 李哈滨, 伍业钢, 1992. 景观生态学的定量方法. 见: 刘建国主编. 当代生态学博论. 北京: 中国科技出版社. 209—223.
- Maier CT, 1981. Parasitoids emerging from puparia of *rhagoletis-pomonella* (Diptera, Tephritidae) infesting hawthorn and apple in Connecticut. *Canadian Entomologist*, 113(9): 867—870.
- Meek B, Loxton D, Sparks TH, Pywell RF, Pickett H, Nowakowski M, 2002. The effect of arable field margin

- composition on invertebrate biodiversity. *Biol. Conserv.*, 106(2): 259—271.
- Men XY, Ge F, Yardim EN, Parajulee MN, 2004. Evaluation of winter wheat of as a potential crop enhancing biological control cotton aphids. *Biocontrol*, 49(6): 701—714.
- Menalled FD, Marino PC, Gage SH, Landis DA, 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecol. Appl.*, 9(2): 634—641.
- Nicholls CI, Parrella M, Altieri MA, 2001. The effects of a vegetational corridor on the abundance and dispersal of insect biodiversity within a northern California organic vineyard. *Landscape Ecol.*, 16(2): 133—146.
- Perrin RM, 1975. The role of the perennial stinging nettle *Urtica dioica* as a reservoir of beneficial natural enemies. *Ann. Appl. Biol.*, 81(3): 289—297.
- Petersen MK, 1999. The timing of dispersal of the predatory beetles *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum* from hibernating sites into arable fields. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 90(2): 221—224.
- Robinson RA, Sutherland WJ, 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology*, 39(1): 157—176.
- Schmidt MH, Tscharnkte T, 2005. Landscape context of sheetweb spider(Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *J. Biogeogr.*, 32(3): 467—473.
- Simon S, Rieux R, Defrance H, 1999. Role of hedgerows and ground cover management on arthropod populations in pear orchards. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 73(2): 119—127.
- Thies C, Roschewitz I, Tscharnkte T, 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1559): 203—210.
- Tscharnkte T, Gathmann A, Steffan-Dewenter I, 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *J. Appl. Ecol.*, 35(5): 708—719.
- Tscharnkte T, Denys C, 2002. Plant-insect communities and predator-prey ratios in field margin strips, adjacent crop fields, and fallows. *Oecologia*, 130(2): 315—324.
- Tscharnkte T, Rand TA, Bianchi FJJA, 2005. The landscape context of trophic interactions: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.*, 42(2005): 421—432.
- Turner MG, 1990. Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landscape Ecology*, 4(1): 21—30.
- Tylianakis JM, Didham RK, Wratten SD, 2004. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology*, 85(3): 658—666.
- Van Alebeek FAN, Kamstra JH, Venhorst B, Visser AJ, 2003. Manipulating biodiversity in arable farming for better pest suppression: which species and what scale? *Proc. Exp. Appl. Entomol.*, 26(4): 185—190.
- Van Buskirk J, Willi Y, 2004. Enhancement of farmland biodiversity within set-aside land. *Conserv. Biol.*, 18(4): 987—994.
- White AJ, Wratten SD, Berry NA, Weigmann U, 1995. Habitat manipulation to enhance biological control of Brassica pests by hover flies (Diptera: Syrphidae) . *J. Econ. Entomol.*, 88(5): 1171—1176.
- Wilby A, Thomas MB, 2002. Natural enemy diversity and pest control: patterns of pest emergence with agricultural intensification. *Ecology Letters*, 5(30): 353—360.
- Wissinger SA, 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biol. Control.*, 10(1): 4—15.
- 邬建国, 2000. 景观生态学—格局、过程、尺度与等级. 北京: 高等教育出版社. 95—109.
- 尤民生, 侯有明, 刘雨芳, 杨广, 李志胜, 蔡鸿娇, 2004. 农田非作物生境调控与害虫综合治理. *昆虫学报*, 47(2): 260—268.
- 赵紫华, 贺达汉, 杭佳, 石云, 赵映书, 王颖, 2011. 设施农业景观下破碎化麦田麦蚜及寄生蜂种群的最小适生面积. *应用生态学报*, 22(1): 206—214.
- 郑云开, 尤民生, 2009. 农业景观生物多样性与害虫生态控制. *生态学报*, 29(3): 1508—1018.