

农业景观结构对麦蚜寄生蜂群落组成的影响*

赵紫华^{1,2 **} 关晓庆¹ 贺达汉^{1,2 ***}

(1. 宁夏大学农学院 银川 750021; 2. 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建国家重点实验室培育基地 银川 750021)

摘要 麦蚜是中国北方小麦上最重要的害虫之一,既能直接刺吸危害也可传播多种病毒,但麦蚜通常的危害期只有2~3个月。随着现代农业与设施农业的发展,农业景观结构发生了巨大的改变,整个麦蚜寄生蜂群落也随之发生了显著的变化。经典假说认为复杂的农业景观能够维持局部的物种多样性及种间关系,也能够维持更大的天敌资源。作者在4种不同的麦田景观类型下研究了麦蚜及寄生蜂的群落结构,发现简单农业景观与复杂农业景观中寄生蜂寄生率与多样性差异不显著,但初寄生蜂在800 m²左右的生境面积中寄生率与多样性最高,重寄生蜂却并没有表现出这种分布,而在更大的生境中重寄生率与多样性更高。研究结果表明:1)生境面积是影响麦蚜及寄生蜂群落的重要因子,2)简单农业景观与复杂农业景观下麦蚜及寄生蜂群落多样性差异不显著,3)一定程度的生境破碎化能够促进初寄生蜂的种群而抑制重寄生蜂的种群,但高度的生境破碎化会同时抑制2种寄生蜂的种群。

关键词 群落组成, 初寄生蜂, 重寄生蜂, 景观结构, 麦蚜, 生境管理

Community composition of parasitoids and hyperparasitoids of wheat aphids in different agricultural landscapes

ZHAO Zi-Hua^{1,2 **} GUAN Xiao-Qing¹ HE Da-Han^{1,2 ***}

(1. Agricultural School, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. State Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in North-western China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract Wheat aphids are the most serious pests of wheat crops in northwest China, causing damage either directly by feeding on wheat plants, or by transmitting viruses to wheat plants. These pests are present for 2—3 months each year in wheat fields. The community of aphids and their parasitoids and hyperparasitoids has experienced considerable change due to the modernization of agriculture. One hypothesis suggests that structurally complex landscapes may enhance local species richness and interactions, possibly because they support a higher species pool. This hypothesis was tested on wheat aphids, parasitoids and hyperparasitoids by comparing 4 different spring wheat landscape types. Surprisingly we found no difference in species richness between simple and complex landscapes. Although the diversity and numbers of parasitoids was highest in habitats of moderate size, there was no significant difference in the diversity of hyperparasitoids in the different landscape types. We conclude that habitat area was an important factor influencing parasitoids in wheat fields, with habitats of moderate size harboring abundant parasitoids and high species diversity. We also conclude that landscape complexity has no effect on the diversity of parasitoids and hyperparasitoids. Finally we conclude that habitat fragmentation can, to some extent, help parasitoids suppress hyperparasitoids.

Key words community composition, parasitoids, hyperparasitoids, landscape structure, wheat aphids, habitat management

昆虫的寄生性天敌在自然界中广泛分布,是多种害虫的重要天敌(Hassell, 1986; Lasalle,

1993)。然而,许多简单的农业景观中缺乏寄生蜂必须的资源而导致寄生蜂种群的下降,这些必要

* 资助项目:国家自然科学基金(30860164)。

** E-mail: zihuazhao@126.com

*** 通讯作者, E-mail: hedahan@163.com

收稿日期:2011-03-29, 接受日期:2011-08-29

资源只能在非作物生境中存在 (Landis and Menalled, 1998)。复杂农业景观以高比例的非作物生境为特征(半自然与自然生境),例如田埂、林地、草地、湿地与弃耕地等等。有文献报道景观复杂性的增加能够增加农田生态系统的生物多样性,而加强了生态系统服务价值,例如加强的生物防治的作用(Holt et al., 2002)。也有学者研究了几种昆虫在农田生态系统中景观组成与局部的生物多样性之间的关系(Menalled, 1999)。景观结构影响生物间的相互作用越来越成为生物学家的共识,包括寄生性天敌对猎物的寄生率(Roland and Taylor, 1997; Kruss, 2003; 赵紫华, 2010, 2011a, 2011b)。在农业景观中,非作物生境能够为寄生性天敌提供食物、避难所、适宜的微环境、转移寄主或这些资源的复合体(Landis et al., 2000; 赵紫华, 2010)。因此,复杂农业景观中多样的与丰富的资源能够极大促进寄生蜂与重寄生蜂的寄生率。

最近的研究已经证明非作物生境的丰富度与多样性能显著影响农业景观中寄生蜂种群的发生(Ray and Hasting 1996; 周海波, 2009),大多结果是通过特异性的寄主-寄生蜂系统研究得到的。然而,更多的研究集中在寄生蜂群落与变化的农业景观之间的关系上,重寄生蜂群落与景观结构之间的关系目前还没有报道,但有报道寄主密度也影响重寄生率的重要因素,但这些变量之间的关系也还是未知的,因为也还存在寄主与景观结构对寄生蜂寄生率影响的交互作用。近50多年来,中国北方温带地区农业景观发生了巨大的改变,原始生境开始转化为各种各样其他的生境。剧烈的景观改变能够影响天敌的丰富度和对猎物的捕食作用(Marino and Landis, 1996)。麦长管蚜 *Macrosiphum miscanthi* (F.)、麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rond) 和禾缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* (L.) 是中国北方小麦上危害最严重的3种蚜虫,这3种蚜虫被蚜茧蜂科(膜翅目 Hymenoptera: 蚜茧蜂科 Aphidiidae)的很多种类寄生,这些蚜茧蜂同时又被大量的重寄生蜂(膜翅目 Hymenoptera: 金小蜂科 Pteromalidae; 瘢蜂总科 Cynipoidea: 长背瘢蜂科 Cynipoidea)寄生。蚜茧蜂的影响形式都为内寄生或外寄生,在小麦田间对蚜虫种群的控制发挥着巨大的作用。不同农业景观结构中蚜茧蜂的丰富度与多样性变异非常大(French, 2001;

Thies et al., 2005)。但是重寄生蜂通常对蚜茧蜂的生物控制抑制作用很强,我们对景观结构与寄生蜂多样性之间的关系了解很少,尤其是与重寄生蜂群落之间的关系。本文中作者主要研究了不同农业景观结构中蚜茧蜂与重寄生蜂的群落组成与多样性。根据最新的生境管理理论,作者提出了以下假说:(1)复杂景观中较高的植物多样性与资源可能导致寄生蜂与重寄生蜂的多样性也较高。(2)大面积的生境能够维持更稳定的微环境与更丰富的食物资源,因此大的生境中高营养级寄生蜂的丰富度与多样性也较高。(3)寄生蜂不仅与寄主密度有关,而且也受生境面积与景观结构的影响,生境面积与景观结构还存在交互作用。

1 材料与方法

1.1 研究区域

在银川平原掌政乡,作者于2008与2009年共选取了70块不同面积的小麦田块作为样地,并全部定位。银川平原年降雨量212.7 mm,年平均最高气温37℃,最低气温-16℃。研究区域共包括2块高度异质化的区域(复杂景观)与2块同质化的区域(简单景观)。

2个高度异质化的农业景观同样都在设施农业区内。第1块农业景观在军马场(38°26'05N, 106°22'04E),面积为2.8 km×10.4 km,包括大量的复杂景观结构,例如塑料大棚、居民区、林地、公路与裸地,这块区域被严重的破碎化,作者设计了27块小麦生境,面积从1 m²到300 m²之间,并且定义为面积为300 m²以下为小生境。另一块高度破碎化的景观位于掌政五度桥(38°24'38N, 106°26'37E),面积为12.5 km×17.4 km,是设施农业示范区,大量的塑料大棚把农田分割为破碎化的农田,在这些破碎化的农田中主要种植小麦、玉米、水稻、枸杞、蔬菜与杂粮等,作者选择了31块麦田作为取样点,面积从350 m²到800 m²之间,并且定义300 m²到1000 m²之间的麦田为中等生境。2块高度异质化的景观都含有大量的非作物生境与很高的作物多样性。2个同质化的景观都位于银川市掌政乡,其中一个为9.6 km×11.8 km(38°23'57N, 106°25'35E),景观中只有作物生境,作者挑选了17块从400 m²到1000 m²的样地。另一个简单的景观为16.9 km×17.3 km(38°23'57N, 106°25'35E),作者选择了15块从1 000 m²

到40 000 m²的样地。并且定义超过1 000 m²的样地作为大生境。不同的样地被农业基质所分离,也包括玉米与水稻等作物。这2块简单的景观较低比例的非作物生境与较低的作物多样性,所有的样地连续2年取样,小麦的种植密度为(400~450)±(80~90)株/m²。军马场复杂景观中作物比例为56.9%±5.3%,掌政复杂景观中作物比例为39.6%±4.8%,掌政的2个简单景观中的作物比例分别为89.3%±6.9%与86.7%±9.3%。复杂的景观包括更多的农田边界、田埂、湿地与草地。在作者的试验研究区域,小麦上5—7月没有任何杀虫剂使用。

1.2 调查方法

1.2.1 景观中植被调查 在每块样地中,随机选择3条100 m长,20 m宽的平行样带调查农田的边界(Costanagna et al., 2004),每条样带距离20 m以上,主要调查植物的种类、数量与高度。乔木与灌木在每隔5 m的距离记录1次。详细记录林地植被的数据,因为林地可能是为寄生蜂提供适宜微环境的重要因子(Landis et al., 2000; Costanagna et al., 2004)。

1.2.2 田间取样 田间取样主要是调查不同景观类型下麦田中寄生蜂的多样性。2008与2009年每年4月30日到5月30日每隔10 d进行调查1次,共取样3次,调查的时间一般在晴朗的天气,不是雨后。具体调查采用棋盘式五点取样法,根据田块特点分为东、南、西、北、中5个方位,共5个人参与调查,每个方位随机选择100株小麦,每人负责一个方位,5个取样点共调查500株小麦,采取目测和计数相结合的方法,每个取样点观察15 min,目测每个取样点的麦蚜数量,并采集僵蚜,僵蚜全部采集带回实验室饲养并鉴定到种(赵紫华,2010, 2011a)。

1.3 分析方法

分别比较不同景观类型下麦田面积、周长、到边缘的最大距离与寄生蜂与重寄生蜂的多样性,并进行ANOVA分析。生境大小与景观复杂性作为取样点的固定变量。并对不同景观类型中寄生蜂与重寄生蜂的寄生率进行逻辑斯蒂回归分析。

寄生蜂与重寄生蜂的物种丰富度通过Jackknife技术用寄生蜂的个体数计算(赵紫华等,2010, 2011a),这种技术受取样效应的影响较小。

初寄生蜂与重寄生蜂多样性采用Shannon-Wienner指数(Simpson's index; $H' = - \sum P_i L_n P_i$),并计算不同景观类型中寄生蜂的多样性指数,并通过ANOVA分析。初寄生蜂与重寄生蜂寄生率用逻辑斯蒂回归分析。为避免取样造成的误差,首先对数据进行最大似然性检验。结果全部用平均值±标准差表示(Costanagna, 2004)。我们比较了不同景观类型中小麦的面积比例、作物的面积比例、植物物种多样性、总昆虫多样性、丰富度与寄生蜂的丰富度,并进行ANOVA分析。如果ANOVA分析有显著性,然后考虑分析生境大小等其他景观因子,并用最小显著差数法(LSD)检验($P = 0.05$)。乔木的种类(NT)、乔木与灌木数量的比例(PT)、小麦生境的比例(PW)、作物的比例(PA)、平均面积(AA)、平均周长(AP)、每个田块的边界数量(EF)与到边缘的最大距离(ME)在调查中全部记录,共调查70块取样点,每个取样点均以麦田为中心,以200 m为半径的景观尺度,调查半径200 m尺度内的各种景观变量的值。逐步回归分析来分析这些景观因子对初寄生蜂与重寄生蜂多样性的影响,为符合逐步回归的数据要求,原始数据全部用正态化处理(Costanagna et al., 2004)。

两因素三水平的方差分析(ANOVA):将简单农业景观与复杂农业景观作为2个处理因素,生境面积有3个水平(大生境、中等生境以及小生境),分别计算简单农业景观和复杂农业景观对寄生蜂群落及不同类群多样性指数的影响以及二者间的交互作用。本文采用的显著性没有注明的情况下均为 $P = 0.05$ 。

以上数据处理分析及作图采用Microsoft Office Excel, CANOCO 4.5, SAS 8.2 (Statistics Analysis System 8.2, SAS Institute Inc.)与DPS 7.05数据处理系统进行。

2 结果与分析

2.1 不同景观类型中麦蚜、寄生蜂与重寄生蜂的分布

不同农业景观下共设计选取了4种生境类型(表1),包括复杂农业景观与简单农业景观下各2种(以非作物生境的比例区分,非作物生境≥40%时为复杂农业景观,反之为简单农业景观)。其中复杂农业景观58块样地,包括27块小生境与31块中等生境,平均面积分别为(85.2±25.1)m²与

$(653.6 \pm 63.3) m^2$; 简单农业景观共 32 块样地, 包括 17 块中等生境与 15 块大生境, 平均面积分别为 $(716.2 \pm 86.6) m^2$ 与 $(3526.3 \pm 965.2) m^2$ 。复

杂农业景观中的非作物生境的比例更大, 乔木与灌木的比例也更大, 面积周长比相对较小, 而复杂农业景观的恰好相反(表 1)。

表 1 不同农业景观下 4 种生境类型的景观结构特点

Table 1 Structural variable of four habitat types in different agricultural landscapes (mean \pm SD)

结构变量 Structural variable	复杂农业景观 Complex landscapes		简单农业景观 Simple landscapes	
	I 小生境 Small habitats	II 中等生境 Mediate habitats	III 中等生境 Mediate habitats	IV 大生境 Large habitats
斑块数量 Patches	27.0	31.0	17.0	15.0
非作数生境的比例 Percentage of non-crop habitat	43.1 ± 6.92	60.4 ± 8.69	10.7 ± 2.64	13.3 ± 3.81
宽度 Width	5.5 ± 1.1	5.9 ± 1.6	2.3 ± 0.4	2.7 ± 0.5
高度 Height	8.1 ± 0.8	7.3 ± 1.2	4.5 ± 1.2	5.6 ± 1.6
树种 Number of tree species	5.0 ± 0.8	6.0 ± 1.1	3.0 ± 0.4	4.0 ± 0.8
乔木与灌木的比例 Proportion of trees and shrubs	0.52 ± 0.3	0.35 ± 0.1	0.15 ± 0.1	0.19 ± 0.1
平均面积 Average area (m^2)	85.2 ± 25.1	653.6 ± 63.3	716.2 ± 86.6	3526.3 ± 965.2
平均周长 Average perimeter	41.3 ± 9.2	125.3 ± 13.6	141.2 ± 15.2	249.6 ± 36.3
面积周长比 Average area to perimeter	2.1 ± 1.33	5.2 ± 1.6	5.1 ± 1.7	14.1 ± 4.6
到边缘的最大距离 Average max distance to edge	6.4 ± 1.2	32.3 ± 2.3	40.6 ± 2.6	73.3 ± 3.6
每块田块的边界数 No. of edge type per field	1.3 ± 0.2	1.9 ± 0.3	3.8 ± 0.4	2.4 ± 0.3
作物用地比例 Percent arable land(%)	56.9 ± 5.3	39.6 ± 4.8	89.3 ± 6.9	86.7 ± 9.3
小麦比例 Percent wheat fields(%)	12.3 ± 4.9	24.6 ± 3.8	28.6 ± 7.3	35.8 ± 6.5

注:I - 复杂景观的小生境; II - 复杂景观的中等生境; III - 简单景观的中等生境; IV - 简单景观的大生境。下同。

I-small habitats in complex landscapes; II-mediate habitats in complex landscapes; III-mediate habitats in simple landscapes; IV-large habitats in simple landscapes. The same below.

不同景观类型中麦蚜、初寄生蜂与重寄生蜂的组成结构见表 2。共采集 10 433 头标本, 并分别制作玻片标本鉴定。麦长管蚜 *Macrosiphum avenae* (F.) 与麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* (Rond) 是西北小麦产区麦蚜的优势种, 分别占总数的 50.07% 与 37.64%。初寄生蜂中, 共鉴定出 11 种, 燕麦蚜茧蜂 *Aphidius avenae* Haliday 是优势种, 同时寄生麦长管蚜与麦二叉蚜, 共占初寄生蜂总数的 61.33%, 其次烟蚜茧蜂 *A. gifuensis* Ashmead 也是初寄生蜂的优势种, 占总数的 29.21%。蚜茧蜂属的种类是麦蚜最重要的初寄生蜂, 共有 3 个物种, 占初寄生蜂的 90.54%, 并在所有的景观类型中广泛分布。重寄生蜂中, 共鉴定出 8 种, 但重寄生蜂的群落较为复杂, 优势种不明显, 蚜虫宽缘金小蜂 *Pachyneuron aphidis* Walker 与蚜茧蜂金小蜂 *Asaphes vulgaris* Walker 食性较为单一, 只寄生蚜茧蜂科的物种, 蚜虫宽肩金小蜂 *Asaphes suspensus* (Nees) 与蚜茧蜂长

背瘤蜂 *Alloxysta* sp. 食性较为复杂, 寄生多种初寄生蜂。蚜虫宽缘金小蜂是重寄生蜂中种群数量最大的种, 其次为蚜茧蜂长背瘤蜂, 受农业景观格局的影响稍小, 其余种类受景观结构的影响较大。

2.2 不同景观类型中寄生蜂的多样性

麦蚜寄生蜂与重寄生蜂的多样性指数见图 1。不同景观类型中初寄生蜂的多样性指数差异都不显著 ($df = 4, F = 1.13, 1.39, P = 0.1269$), 但是寄主密度影响初级寄生蜂种群的程度较大。虽然初寄生蜂在复杂景观的中等生境中多样性指数比其他生境中稍高, 但差异不显著 ($df = 4, F = 1.38, P = 0.0951$)。重寄生蜂的多样性在 4 种景观类型中差异都不显著 ($df = 4, F = 1.13, P = 0.1034$)。4 种不同景观类型中初寄生蜂的 Shannon-Wiener 多样性指数从 0.886 到 1.294, 寄生蜂多样性指数在复杂景观的中等生境中最高, 其次为简单景观的中等生境, 但差异不显著。

表 2 春麦中麦蚜、寄生蜂与重寄生蜂的物种组成

Table 2 Species composition (%) of wheat aphids, parasitoids and hyperparasitoids in spring wheat fields collected by rearing in laboratory

昆虫 Insects	物种 Species	I	II	III	IV
害虫 Pests	麦长管蚜 <i>Macrosiphum avenae</i> (F.)	823	934	1 028	1 348
	麦二叉蚜 <i>Schizaphis graminum</i> (Rond)	569	749	943	847
	禾缢管蚜 <i>Rhopalosiphum padii</i> (L.)	148	268	336	262
	燕麦蚜茧蜂 <i>Aphidius avenae</i> Haliday	141	170	243	204
	烟蚜茧蜂 <i>A. gifuensis</i> Ashmead	68	79	112	102
	四川蚜茧蜂 <i>A. sichuanensis</i> Chen & Shi	3	5	8	7
初寄生蜂 Parasitoids	亚洲三叉蚜茧蜂 <i>Trioxys asiaticus</i> Telenga	—	7	5	2
	三叉蚜茧蜂 <i>Trioxys</i> sp.	—	1	—	—
混合柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus confuses</i> (Tremblay & Eady)	混合柄瘤蚜茧蜂 <i>Lysiphlebus confuses</i> (Tremblay & Eady)	—	9	3	1
	翼蚜外茧蜂 <i>Praon volucre</i> (Haliday)	3	6	4	2
	缢管蚜外茧蜂 <i>P. rhopalosiphum</i> Takada	—	6	3	2 —
	弓蚜茧蜂 <i>Toxares</i> sp.	1	—	—	—
	嗜小蜂 <i>Tetrastichus</i> sp.	—	8	—	2
	蚜茧蜂金小蜂 <i>Asaphes vulgaris</i> Walker	15	20	22	27
	宽肩阿莎金小蜂 <i>A. suspensus</i> (Nees)	29	39	32	46
	蚜虫宽缘金小蜂 <i>Pachyneuron aphidis</i> Walker	52	67	78	92
	蚜虫跳小蜂 <i>Aphidencyrtus aphidivorus</i> (Mayr)	2	5	2	4
	合沟细蜂 <i>Dendroccerus carpenter</i> (Curtis)	2	6	4	5
重寄生蜂 Hyperparasitoids	蚜茧蜂长背瘿蜂 1 <i>Alloxysta</i> sp. 1	39	56	53	65
	蚜茧蜂长背瘿蜂 2 <i>Alloxysta</i> sp. 2	16	20	25	32
	其他 Others	12	25	19	31

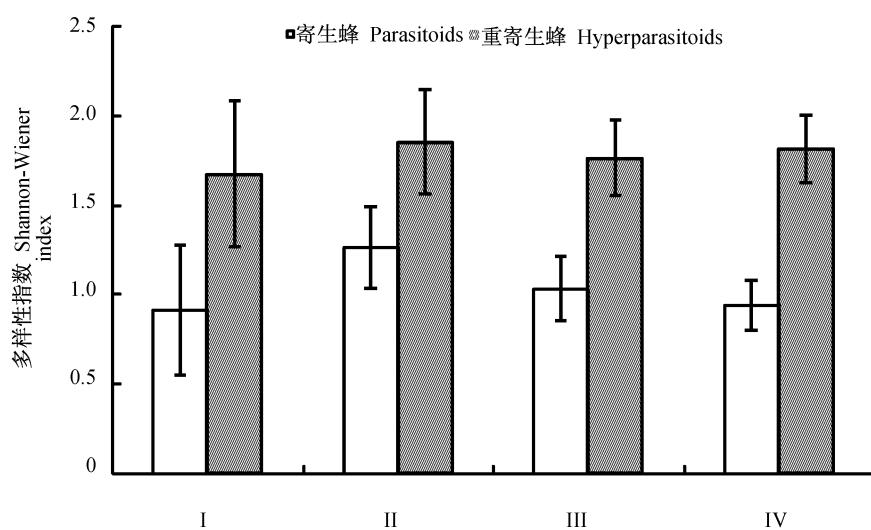


图 1 不同景观类型下初寄生蜂与重寄生蜂的多样性

Fig. 1 Parasitoids and hyperparasitoids species diversity obtained from wheat aphids in different landscape types (mean \pm SE)

2.3 不同景观类型中寄生蜂寄生率与景观变量

根据分析结果(表3),初寄生蜂在简单景观的中等生境中寄生率最高,而在小生境与大生境中寄生率都相对较低,表明生境面积是影响寄生蜂多样性与丰富度的重要因子(表1,图2)。每块小麦生境的边界数量、作物的比例与小麦的比例几乎不影响寄生蜂的种群。不同景观类型中重寄生蜂种群数量差异不显著。在逐步回归分析中,寄生率与麦田比例($df=1, F =$

$4.20, P = 0.1302$),每块小麦生境的边界数量($df=1, F = 2.35, P = 0.2653$),灌木与乔木PT($df=1, F = 1.62, P = 0.4619$)成弱的正相关关系。重寄生蜂率与平均面积AA($df=1, F = 4.60, P = 0.1003$),边界数量灌木NE($df=1, F = 2.68, P = 0.2293$),乔木与灌木数量的比例PT($df=1, F = 1.35, P = 0.4726$)呈弱正相关关系。景观因子对寄生率与重寄生率的影响非常微弱。

表3 银川平原不同景观类型中寄生蜂与重寄生蜂寄生率与景观变量

Table 3 Structural variable and percentage parasitoids and hyperparasitoids of different landscape types in Plateau Yinchuan, northwest China (mean \pm SD)

变量 Variable	I	II	III	IV
寄生率(%) Percent parasitism	14.6 ± 11.5	21.3 ± 6.5	23.3 ± 7.2	19.9 ± 5.9
重寄生率(%) Percent hyperparasitism	56.3 ± 34.6	58.5 ± 12.7	43.2 ± 10.8	68.7 ± 7.6

根据分析结果(表4),麦蚜种群数量与景观结构中的乔木或灌木的种类与比例呈正相关关系,相关系数分别为0.09与0.16,与小麦生境的比例也呈正相关关系,相关系数为0.23,与小麦田块的面积周长比呈负相关关系,相关系数为-0.11;寄生蜂与重寄生蜂受不同景观变量的影响基本一致,与景观结构中乔木或灌木的种类和比例呈正相关关系,相关系数分别为0.11、0.2、0.17与0.29,与景观结构中小麦生境的比例与面积周长比呈负相关关系,相关系数分别为-0.13、-0.06、0.21与-0.09,与小麦田块的边界数呈正相关关系,与边缘到内部的最大距离呈正相关关系。

表4 蚜虫、寄生率与重寄生率的回归方程

Table 4 Regression equation of aphids, parasitoids and hyperparasitoids

变量 Variable	回归方程 Regression
蚜虫 Aphids	$0.09NT + 0.16PT + 0.23PW - 0.11AA + 0.05EF$
寄生率 Parasitoids	$0.11NT + 0.26PT - 0.13PW - 0.06AA + 0.11EF - 0.16ME$
重寄生率 Hyperparasitoids	$0.17NT + 0.29PT - 0.21PW - 0.09AA + 0.09EF - 0.18ME$

2.4 不同景观类型中寄生蜂与景观格局的关系

不同景观类型中蚜虫的种类相同,包括麦长管蚜、麦二叉蚜、禾缢管蚜。寄生蜂在中度生境中种群数量最大,可能由于适合的营养与环境条件,而且丰富度要比大生境或小生境中要高。而重寄生蜂物种数量与个体数量在不同景观类型的生境中都没有显著性差异。不同景观类型中寄生蜂的寄生率有较大的不同,通过分析初寄生蜂,得出明显的生境面积×景观的交互作用($df = 2, F = 7.59, P = 0.0035$)。生境面积×景观效应,随着生境面积的增大,寄生率最高出现在中等的生境中($df = 1, F = 9.36, P = 0.0012$),简单景观与复杂景观的寄生率无明显差异($df = 1, F = 1.06, P = 0.5632$; $df = 1, F = 0.62, P = 0.6016$)。当随景观结构的变化时,复杂景观中的寄生率稍微高于简单景观中的寄生率,但差异不显著($df = 2, F = 0.46, P = 0.6521$)(图3)。

作者对重寄生蜂的分析,同样得到了生境面积×景观的交互作用($df = 14, F = 5.26, P = 0.0326$)。景观结构不影响重寄生蜂的种类分布($df = 14, F = 1.09, P = 0.2613$),但复杂景观中重寄生蜂的种类稍微高于简单景观,大生境下重寄生蜂的种类分布稍多($df = 14, F = 4.52, P = 0.0106$),重寄生蜂多样性受生境面积的影响较大($df = 14, F = 4.62, P = 0.0026$),受景观结构的影响较弱($df = 14, F = 0.82, P = 0.6321$),2种景观

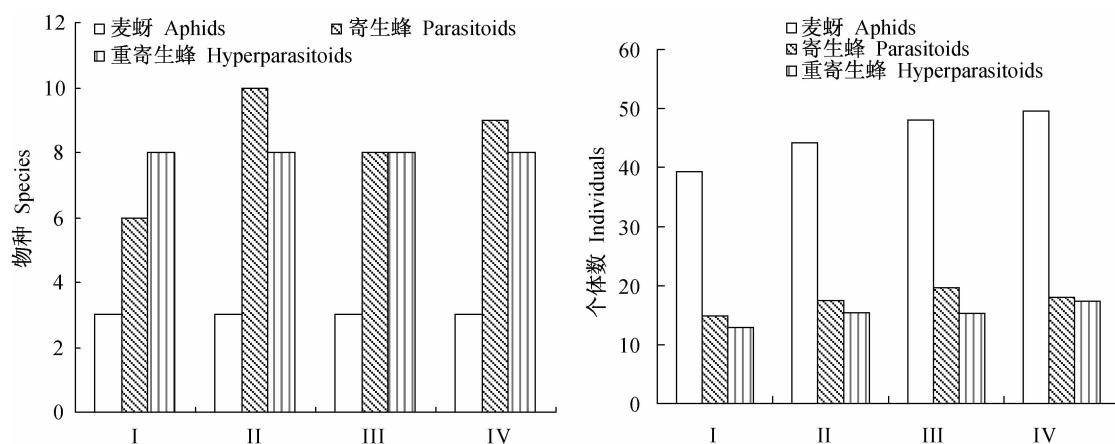


Fig. 2 Species and numbers of aphids, parasitoids and hyperparasitoids collected in this study obtained from wheat fields in different landscape types

结构下大生境中重寄生蜂的多样性较高 ($df = 14$, $F = 2.36$, $P = 0.0126$)。

3 讨论

本文的研究结果表明:不同农业景观结构下寄生蜂群落的多样性及组成无显著性差异,景观结构对麦蚜寄生蜂的影响不显著,但生境面积对寄生蜂的影响显著,而且景观结构与生境面积之间存在一定的交互作用。可以通过两方面解释:第一,研究区域害虫的优势种为麦蚜,初寄生蜂在时空上与寄主紧密相关,可能不需要转移寄主或替代猎物。寄生蜂甚至不需要非作物生境的避难所来作为转移生境越冬,而是通过僵蚜的形式在寄主体内越冬,并在第2年春天从僵蚜内体羽化(Stary, 1999)。而且无论麦田周围的景观如何,每年5—6月寄生麦蚜的寄生蜂总能维持较高的多样性。第二,在复杂与简单的农业景观中,麦蚜的种群数量相似,因此麦蚜的蜜露与麦蚜本身为寄生蜂提供了同样的食物资源。虽然比起蜜露,花粉与花蜜对寄生蜂是更好的食物资源(Wackers, 2000),寄生蜂已经对寄主蚜虫产生的蜜露形成了进化,并可以从这种食物中产生了很强的适应性(Wackers et al., 2008)。因此比起较小的生境与较大的生境,寄生蜂在适中的生境表现出更大的多样性。

本文中,复杂农业景观中寄生蜂的寄生率与简单农业景观中的寄生率差异不显著。在作者研究区域中简单景观与复杂景观中这种差异不显著

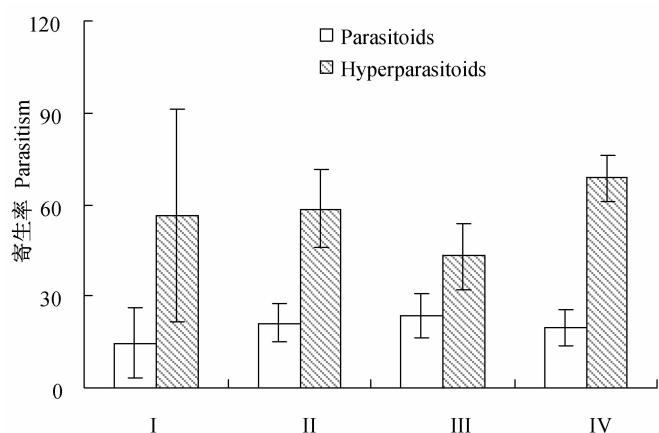


图 3 不同景观类型中初寄生蜂与重寄生蜂的寄生率(由高峰期最高种群密度计算)

Fig. 3 The parasitism of parasitoids and hyperparasitoids in different landscape types (calculated using peak population densities)

现象的原因还不是很清楚。对于这种不显著性可能包括下面三点原因:(1)景观结构影响寄生蜂的丰富度与多样性的差异,但并不在作者研究的尺度上。(2)非作物的生境在寄生蜂丰富度与转移寄主上产生了限制。(3)这些景观类型中寄生蜂与转移寄主的种群动态不同。

寄生蜂能够改变寄主行为,例如趋光性、聚集性、取食行为、交配行为、繁殖后代与大量的社会性行为活动。寄生率在不同的景观类型中差异不显著,但寄主密度通常是影响寄生蜂寄生率的主要因素之一(Costamagna et al., 2004)。寄生蜂的

丰富度与多样性随着寄主密度的增加而增加,但在简单农业景观中却也表现出更高的多样性,与理论的预测相矛盾。

有学者证明农业景观中景观结构的复杂性影响寄生蜂种群的发生,因为高比例的非作物生境为寄生蜂提供了食物、避难所、适宜的微环境、转移寄主或这些资源的复合体(Kruss, 2003; Thies, 2003; Tscharntke *et al.*, 2005)。但也有学者证明不同景观类型中寄生率的差异不显著(Costamagna *et al.*, 2004; Vollhardt *et al.*, 2008),因此我们认为有些功能植物可以为寄生蜂提供必要的食物与资源,但并不一定只在非作物生境中。如果这些功能植物在复杂农业景观中较多,那么寄生率就相对高一些(Frehch, 2001)。如果这些功能植物不存在,那么复杂景观与简单景观中寄生率差异不显著。在农业景观中,除了这些功能植物以外,并不是所有的非作物生境都能为自然天敌提供有用的资源与食物。因此进行大量功能植物的筛选工作后,并对农业景观中进行功能植物的布局对害虫种群控制非常关键。据作者所知,这是第一次讨论不同景观类型中重寄生蜂的种群分布,而且在作者的研究中并没有显著性差异。

寄主物种与生境偏好性的影响,如前面所论述,并不是影响麦田寄生蜂种群最主要的因素。这些区域春末夏初寄生蜂较高的多样性与丰富度是影响蚜虫种群最重要的因素,因此本地寄生蜂应该是麦蚜生物防治中最先考虑的手段和物种。总体来看,作者的研究并没有支持景观结构的复杂性能够维持寄生蜂的多样性与寄生率较高的假说。对于复杂景观与简单景观中寄生蜂多样性与寄生率的差异不显著,作者提出了上面3点可能的解释,当然这些解释还没有进一步的实验验证,还需要从生物学特性、真正的寄主范围、越冬需求、需要的微环境与转移寄主等研究寄生蜂的特性。麦蚜已经成为世界范围内危害小麦生产最严重的害虫之一。寄生蜂是麦蚜种群控制最有前景的天敌,复杂景观与简单景观下麦蚜寄生蜂的多样性与密度都没有显著差异。捕食性天敌中有些类群被证明在复杂的农业景观中物种丰富度要高于简单的农业景观,例如蜘蛛(Schnidt *et al.*, 2005)。复杂的景观中因为存在较高的植物多样性,因此有可能为自然天敌提供更多的资源与避难所等(Kavalieratos *et al.*, 2004)。

随着设施农业与现代农业的发展,生境丧失与破碎化已经是农业生态系统中生物多样性丧失最重要的因素(Tilman *et al.*, 2002; Henle *et al.*, 2004),不同的寄生蜂与寄主在一定的时空范围内对景观结构的反应不同,导致不同农业景观中寄生率的不同。通过保护性生物防治进行景观镶嵌体的设计来合理的分配资源,这些在生物防治上还没有得到足够的关注。这种景观镶嵌体的发展能够使资源更合理的分配,促进天敌的捕食效率,切断害虫的迁移路线,最大程度的提高生物防治效果。镶嵌体景观包括农业中草地、林地、湿地、建筑、田埂与道路等,我们应该充分的利用这些资源来加强生物防治,而最大程度的获取生态服务价值。大多数天敌受景观结构的影响都超过了农田尺度与农场尺度,因此用景观尺度的观点来进行害虫综合防治的研究还是非常有必要的(Tscharntke, 2007; 赵紫华, 2011b)。

景观规划手段可能是生物防治中加强天敌的控制作用更为有效地手段,尤其是在农业景观的布局与设计中。我们还需要进一步研究以生物防治为中心的农业景观格局优化与设计,作者只得到了在 $800 \sim 1000 \text{ m}^2$ 生境中寄生蜂有较高的多样性与寄生率。我们的结果仍然表明景观结构中生境面积对寄生蜂的影响,这种物种特异性的反应为我们景观结构中生境面积的设计提供了非常有价值的信息。这种对生境面积的不同反应可能是寄生蜂在分享共同资源时的另一种重要的机制。重寄生蜂的种群密度也随着生境面积的增大而增加,但与生境类型的关系不大,这表明重寄生蜂种群与景观结构的复杂性也关系不大。到目前为止,这是第一次实验证明了寄生率受生境面积与景观结构的交互作用影响。今后我们还应该设计更多的景观类型、生境面积在更大的时空尺度上研究农业景观结构的复杂性与生境的破碎化程度对寄生率、重寄生率与寄生蜂的多样性的影响,揭示景观格局对害虫种群控制的影响。

致谢:中国科学院动物研究所黄大卫研究员、朱朝东博士、肖晖博士,福建农林大学黄建教授、陈家骅教授在寄生蜂的鉴定方面给予了巨大的帮助,宁夏农林科学院张蓉研究员为本文初稿提供了宝贵的意见,宁夏大学硕士研究生杭佳、王颖、赵映书、张婷婷,2007级本科生李小虎、马少华、张南

南、南阳等同学在试验取样与寄生蜂的室内饲养中付出的辛勤劳动,在此一并表示感谢。

参考文献(References)

- Costamagna AC, Menalled FD, Landis DA, 2004. Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia* in agricultural landscapes. *Basic Appl. Ecol.*, 5:347—355.
- French BW, 2001. Seasonal occurrence of aphids and natural enemies in wheat and associated crops. *Southwestern Entomol.*, 26(1):49—57.
- Hassell MP, 1986. Parasitoid and Population Regulation. Insect Parasitoids. Academic Press, Orlando, Florida USA. 201—204.
- Henle K, Lindenmayer DB, Margules CR, Saunders DA, Wissel C, 2004. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? *Biodivers. Conserv.*, 13: 1—8.
- Holt AR, Caston KJ, He F, 2002. Occupancy-abundance relationship and spatial distribution: a review. *Basic Appl. Ecol.*, 3:1—13.
- Kavalieratos NG, Tomanovic Z, Stary P, Athanassiou CG, Sarlis GP, Petronic O, Niketic M, Veroniki MA, 2004. A survey of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiidae) of Southeastern Europe and their aphid-plant association. *Appl. Entomol. Zool.*, 39:527—563.
- Kruss A, 2003. Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26: 283—290.
- Landis D, Menalled F, 1998. Ecological considerations in conservation of parasitoids in agricultural landscapes. Conservation Biological Control. Academic Press, San Diego California, USA. 76—83.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM, 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annu. Rev. Entomol.*, 45:175—201.
- Lasalle J, 1993. Parasitic Hymenoptera, Biological Control and Biodiversity. Hymenoptera and Biodiversity, C. A. B., International, Oxon UK. 197—216.
- Marino PC, Landis DA, 1996. Effect of landscape structure on parasitoid diversity in agroecosystems. *Ecol. Appl.*, 6: 276—284.
- Menalled FD, Marino PC, Gage SH, Landis DA, 1999. Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity. *Ecol. Appl.*, 9:634—641.
- Roland J, Tayler PD, 1997. Insect parasitoid species respond to forest structure at different spatial scales. *Nature*, 386: 531—538.
- Schnidt MH, Roschewitz Z, Thies C, Tscharntke T, 2005. Different effects of landscape and management on diversity of ground-dwelling farmland spiders. *J. Appl. Ecol.*, 42: 281—287.
- Stary P, 1999. Parasitoids and biocontrol of Russian wheat aphids *Diaraphis noxia* expanding in central Europe. *J. Appl. Entomol.*, 123:273—279.
- Thies C, Roschewitz I, Tscharntke T, 2005. The landscape context of cereal aphid-parasitoid interaction. *P. Roy. Soc. B-Biol Sci.*, 272:203—210.
- Thies C, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T, 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101:18—25.
- Tilman D, Cassman KG, Matson PA, Naylor R, Polasky S, 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418:671—677.
- Tscharntke T, Bommarco R, Clough Y, Crist T, Kleijn D, Rond T, Tylianakis J, Vidal S, 2007. Conservation biological control and enemy diversity on a landscape scale. *Biol. Contr.*, 43(3):294—309.
- Tscharntke T, Rand TA, Bianchi FJJA, 2005. The landscape context of tritrophic interaction: insect spillover across the crop-noncrop interface. *Ann. Zool. Fenn.*, 42:421—432.
- Vollhardt MG, Tscharntke T, Wackers FC, Bianchi FJ, Thies C, 2008. Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 26: 289—292.
- Wackers F, 2000. Do oligosaccharides reduce the suitability of honeydew for predators and parasitoids? A further facet to the function of insect-synthesized honeydew sugars. *Oikos*, 90(1):197—201.
- Wackers F, Van Rijn P, Heimpel G, 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: Making the best of a bad meal? *Biol. Contr.*, 45(2):176—184.
- 赵紫华, 杭佳, 石云, 贺达汉, 赵映书, 王颖, 2011a. 设施农业景观下破碎化麦田麦蚜及寄生蜂种群的最小适宜面积. 应用生态学报, 22(1):206—214.
- 赵紫华, 石云, 贺达汉, 杭佳, 赵映书, 王颖, 2010. 不同农业景观结构对麦蚜种群动态的影响. 生态学报, 30(23):6380—6388.
- 赵紫华, 王颖, 贺达汉, 张蓉, 朱猛蒙, 董凤林, 2011b. 苜蓿草地生境丧失与破碎化对昆虫物种丧失与群落重建的影响. 生物多样性, 19(3):453—462.
- 周海波, 陈林, 陈巨莲, 刘勇, 程登发, 孙京瑞, 2009. 基于 GIS 的小麦—豌豆间作对麦长管蚜种群空间格局的影响. 中国农业科学, 42(11):3904—3913.