

- 45 钱秀娟, 许艳丽, Wang Yi, 刘长仲, 李春杰, 等. 大豆科学, 2005, **24**(3): 224~228.
- 46 肖贵, 郭亨孝. 四川林业科技, 1999, **20**(3): 18~21.
- 47 高志华, 杨小龙, 刘敬泽, 简恒. 昆虫学报, 2004, **47**(1): 20~24.
- 48 Lewis E. E., Gaugler R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1994, **64**(3): 238~242.
- 49 Westerman P. R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1999, **73**(2): 206~213.
- 50 Boff M. I., Wiegiers C., Gemitsen G. L. M., Smits P. H. *Nematology*, 2000, **2**(3): 303~308.
- 51 Koppenhofer A. M., Kaya H. K. *J. Parasitol.*, 1995, **81**(4): 797~799.
- 52 Selvan S., Campbell J. F., Gaugler R. *J. Invertebr. Pathol.*, 1993, **62**(3): 278~284.
- 53 Wang X. D., Ishibashi N. *J. Nematol.*, 1999, **31**(2): 207~211.
- 54 Akitorre-Rosas R., Kaya H. K. *J. Invertebr. Pathol.*, 1990, **55**(2): 179~188.
- 55 Akitorre-Rosas R., Kaya H. K. *J. Invertebr. Pathol.*, 1991, **1**(1): 1~6.
- 56 Gaugler R. *Agric. Ecosys. Environ.*, 1988, **24**(1-3): 351~360.
- 57 Dowds B. C. A., Peters A. In: Gaugler R. (eds.), *Entomopathogenic Nematology*. CABI Publishing, Oxon, UK, 2002. 79~98.
- 58 徐洁莲, 刘秀玲. 昆虫天敌, 1997, **19**(3): 97~102.
- 59 Pye A. E., Buman M. *Parasitology*, 1978, **46**(1): 1~11.
- 60 Dillon A. B., Ward D., Downes M. J., Griffin C. T. *Biol. Control.*, 2006, **38**(2): 217~226.
- 61 Brixey J. PhD Thesis. University of Reading UK. 2000.
- 62 Yee W. L., Lacey L. A. *Biol. Control.*, 2003, **27**(3): 349~356.
- 63 Ishibashi N., Kondo E. In: Gaugler R., Kaya H. K. (eds.), *Entomopathogenic Nematodes in Biological Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1990. 139~150.
- 64 Fallon D. J., Solter L. F., Keena M., McManus M., Cate J. R., et al. *Biol. Control.*, 2004, **30**(2): 430~438.
- 65 Loya L. J., Hower A. A. Jr. *J. Invertebr. Pathol.*, 2003, **83**(1): 63~72.
- 66 李峰, 万玲, 林克剑, 吴德龙, 赵凤霞, 等. 江西农业大学学报, 2002, **22**(2): 243~245.
- 67 Gaugler R., Molloy D. *J. Nematol.*, 1981, **13**(1): 1~5.
- 68 李秋剑, 韩日晴. 昆虫天敌, 2001, **23**(4): 170~179.
- 69 Ansari M. A., Tirry L., Moens M. *Biol. Control.*, 2004, **31**(2): 172~180.

生境破碎化对植物—昆虫及昆虫之间相互关系的影响^{*}

杨 芳^{**} 贺达汉^{***}

(宁夏大学农学院 银川 750021)

Effects of habitat fragmentation on plant and insect-insect interactions. YANG Fang^{**}, HE Da-Han^{***}
(Agricultural School, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract As one of major factors affected the loss of biodiversity and the function of ecosystems, habitat fragmentation has become one of central issues in conservation biology and ecology. In order to better understand the profound effects of habitat fragmentation on the interaction of plant and insect community, we introduce the meaning and quantitative measures of habitat fragmentation and the effects of habitat fragmentation on plant-insect interactions including the plant-herbivore, plant-pollinator, seed-predator and plant-decomposer interactions. The effects of habitat fragmentation on insect-parasitoid and prey-predator interaction were also discussed. The issues should be paid attention to and hot spots of future study in this field were also given.

Key words habitat fragmentation, plant-insect interactions, landscape ecology, entomological population ecology

^{*} 国家自然科学基金资助项目(编号: 30760045)。

^{**} E-mail: yangfang-nx@126.com

^{***} 通讯作者, E-mail: hedahan@126.com

收稿日期: 2006-11-07, 修回日期: 2007-04-18

摘要 生境破碎化对生物多样性和生态系统功能影响是当前国内外生态学家研究的热点问题之一。文章针对生境破碎化的内涵、量度指标进行介绍,着重分析生境破碎化对植物—昆虫关系的影响,包括植物与植食性昆虫的关系、植物与传粉昆虫的关系、种子与种子捕食者的关系、植物及其分解者的关系,还分析生境破碎化对昆虫—昆虫关系的影响,包括昆虫及其拟寄生物的关系、捕食者与猎物的关系。通过对上述方面的阐述,旨在更好地理解生境破碎化对动植物群落相互关系产生的深刻影响,并提出今后研究中应注意的问题和研究热点。

关键词 生境破碎, 植物—昆虫关系, 景观生态学, 昆虫种群生态学

在景观生态中,生境破碎化是指在人为活动和自然干扰下,大块连续分布的自然生境被其它非适宜生境—基质分隔成许多面积较小的斑块(片断)的过程^[1]。生境破碎化导致原生境的总面积减小,产生集合种群,从而影响个体行为特性^[4,5]、种群间基因交换^[1,6]、物种间相互作用^[7~10]及生态过程^[3,11]。因此,生境破碎化的影响,从个体行为→种群动态→生态系统通量,作用于生态系统的各个环节^[1~3,8]。造成生境破碎化的原因是多方面并且复杂的,但不外乎人为因素、非人为因素以及两者的共同作用。人为因素即人类进行的各种各样的干扰活动,如农业耕作、森林砍伐、矿山开采、道路建设、废物储存和践踏等;非人为因素包括自然火、冰河作用、外来种入侵和气候变化等等。其中人为因素是近年来破碎化数量和频率上升的主要原因^[12]。随着社会发展步伐的加快,生境破碎化现象越来越普遍,其对生物乃至生态系统的影响逐渐受到人们的重视,而昆虫作为世界上数量最大的一个生物类群,研究其对生境破碎化的反应对于人类更好地认识自然、改造自然、与自然和谐相处是十分必要的。

1 生境破碎化的内涵

生境破碎化最初的概念既包括原生境面积的丧失也包括生境空间格局的改变^[2,11],近年来,生态学家主张将生境丧失与空间格局改变这2个概念分开,将生境破碎化概念用于特指生境空间格局的改变^[1,4]。破碎化对生境格局造成的影响有4种:(1)生境总数减少;(2)斑块数量增加;(3)斑块面积减少;(4)斑块间距离增加。这些影响构成了定量测定生境破碎化的基

本量度^[1,8]。

定量研究生境空间格局、破碎化程度及破碎过程是景观生态学的核心内容之一^[1,4,8]。常用的景观格局分析指标有:描述格局破碎化程度的斑块指数(平均斑块大小,斑块数量,最大斑块指数等),表征斑块形状复杂性的指数(如形状指数,分形指数等),度量内部面积的指数(如内核面积,平均内核面积指数等),表示边缘性状的指数(边缘长度,边缘指数),以及斑块连接度指数(连接度,平均邻近距离等)和格局多样性指数(Shannon 指数和 Simpson 指数)等。景观生态研究中常用的分析与模拟的软件很多,Fragstats 和 Apack 是格局分析专用软件^[13]。

2 破碎化对植物—昆虫相互关系的影响

每一个物种对生境破碎化都有其独特的反应。这种反应在很大程度上取决于物种自身的生物学特性。繁殖能力强、适应干扰的本地种或外来种能以更快的速度占据破碎化生境中的空地并迅速繁衍;而一些抗干扰能力弱的本地物种因不能适应变化了的生境而逐渐退化^[12]。

破碎化景观对植物—昆虫相互关系的研究可归纳为植物—植食性昆虫、植物—传粉昆虫、种子取食者、分解者等方面^[14~16]。大多数研究认为破碎景观对食物链中高营养位物种有着更为明显的影响^[8,9,13,14,17],其影响力的大小与物种身体大小^[18,19]、扩散能力^[16,19]和取食范围、营养级别^[1,4,8,19]等直接相关,又受生境质量^[1,20]、多度和空间排列^[8,19,21]、局部环境和景观大尺度^[19,22~24]等的影响。

2.1 植物—植食性昆虫

Zschokke 等调查了维管束植物(杂草和草

本植物)和4类无脊椎动物(蚂蚁、蝴蝶、蝗虫和软体动物)对石灰质草地人为破碎化试验的短期反应^[3],其中29%的常见种受破碎化的影响,破碎化对不同类群和不同物种的影响程度是不同的。蝴蝶对破碎化反应最敏感,其它类群受破碎化的影响很小,其中破碎化对稀有蝴蝶种群的发生具有极大的负面影响。

Zabel 和 Tschamke 在天然荨麻 (*Urtica dioica* L.) 生境斑块上进行生境破碎化对昆虫群落的影响试验^[26],结果表明生境破碎化减少了半翅目、同翅目、鞘翅目昆虫的物种丰富度和种群多度。生境隔离和面积减小对昆虫群落的影响并不是相等的。植食性昆虫丰富度与生境面积正相关,但不受生境隔离或植物特性的影响,而捕食性昆虫丰富度与生境隔离度呈负相关,捕食者出现的百分率随隔离增大而减小。专食性昆虫从生境斑块中消失的概率与生境面积有关,而捕食者消失的概率与生境隔离度有关。由于高营养级种群的不稳定性和扩散限制,捕食者比植食昆虫更易受生境隔离的影响,而在多度和变异性方面,捕食者与植食性昆虫没有差异。

Krauss 等研究了32片不同面积、不同隔离指数、不同景观多样性的石灰质草地上的蝴蝶群落,结果表明许多蝴蝶在破碎生境中呈现集合种群,生境面积是蝴蝶群落结构的最重要指示物^[27]。专食性昆虫受生境破碎的强烈影响,而广食性昆虫会更多地受周围景观多样性的影响。景观分析结果表明生境隔离度增加对物种丰富度具有负效应,广食性昆虫随景观多样性增长而稍有增长,专食性昆虫则不增长,而且在不同空间尺度下不同物种对破碎化的反应不同。

2.2 植物—授粉昆虫

破碎化引起的授粉者共位群结构的改变会对植物居群的基因流动和动、植物群落动态具有深远的影响^[9,14,28]。传粉作用受到破碎化的直接影响,传粉者的丰富度和多度减少了,同时传粉作用由于传粉者行为和飞翔格局的改变会受到间接影响^[29]。如:蜜蜂 *Euglossini* 的物种

丰富度和多度在小森林斑块中均有所下降,导致花朵授粉减少^[30]。蜂雀 *Costus pulverulentus* 为植物传粉的研究结果证明特异性植物比普通植物更易受传粉者多样性减少的影响^[31]。Powell 和 Powell 发现可能是由于小气候的改变,蜜蜂 *Euglossini* 的雄蜂很难飞越仅100 m 的狭窄空白地带^[30]。Chan 提出在隔离树上果实产量比不隔离的树产量要低^[32]。由于生境破碎引起的较少的授粉者拜访使异体授粉物种的授粉作用受到更大的限制,种子生产量和补充减少,更减少了后代对基因的继承以及有效的基因流动,引起近交衰退。

2.3 种子—种子捕食者

研究表明以种子为食的昆虫限制了寄主植物的补充和多度^[8,9,14,27]。由于生境干扰,取食种子昆虫种群数量的下降会导致寄主植物的优势度增加。Sork 发现山胡桃树 (*Carya glabra*) 的分布在很大程度上受沿着森林边缘—中心这个梯度的种子取食者和树苗补充情况的影响^[33]。Burkey 在破碎森林中进行的种子捕食试验中发现,在森林边缘地区种子捕食率非常低,而这个边际仅是一条林间小道^[34]。种子捕食者对边际状况的不同反应会引起空间异质性的变化和寄主植物在森林碎片中存活率的变化。

2.4 植物—分解者

动物排泄物和腐肉可以使土质肥沃,与粪便和腐肉分解有关的分解生物对养分循环、种子扩散和节肢动物寄生物控制都很重要,而且有些分解生物被认为是生境破坏的较好指示物^[35]。Klein 发现蜣螂 *Scarabaeinae* 丰富度在森林碎片中比在连续森林中要低得多,随破碎化程度的增加,蜣螂丰富度下降,由此引起粪便分解率的急剧下降,其下降速率要比人们所预料的由物种丰富度减少所引起的分解率的下降要大得多^[36]。Springett 发现随着物种丰富度降低枯枝落叶的分解率明显降低^[37]。Naeem 等也发现随着物种丰富度的减少分解率下降^[38]。

3 破碎化对昆虫—昆虫相互关系的影响

破碎化景观对昆虫—昆虫相互关系的影响

涉及捕食者—猎物、寄主昆虫—拟寄生物之间的相互关系,破碎景观干扰了捕食者和寄生者的觅食行为,降低了捕食率和寄生率,造成寄主昆虫的大发生^[23, 39],这些在森林、农田、草地等生态系统都有佐证。这种营养关系的改变在探讨景观格局对生态系统功能和流通量的影响中更为重要^[1, 23, 25],也是今后景观生态研究的重点领域之一。

3.1 寄主昆虫—拟寄生物

生境破碎化通过改变生境斑块中寄主和宿主数量,使稳定的寄生关系发生改变,一些物种可能因寄生率升高而影响其生存,一些寄主因生境破碎而在斑块中消失^[3, 8~10, 27]。Thamtkesc等发现,食豆科植物的昆虫,其拟寄生物得益于生境破碎化使得种群数量大增,也发现油菜花粉叶甲 *Meligethes aeneus* 的寄生物显示出明显的边缘效应,在作物边缘地带密度升高^[14]。Kruess 利用匍匐蓟 (*Cirsium arvense* (L.) Scop.) 茎干中的昆虫群落研究了景观结构和生境类型对植物—植食性昆虫—拟寄生物群落的影响^[8],得出的结论是植食性昆虫丰富度与寄主植物的多度正相关,拟寄生物丰富度受生境类型影响,并与植食昆虫丰富度正相关。植食性昆虫和拟寄生物多度受局部因素影响,如生境类型和寄主多度,而且也受景观因素影响,如非耕作面积百分率和生境隔离度。Kruess 认为在植物—昆虫群落中,生物多样性和生态系统功能不仅受局部生境因素影响,而且受大尺度景观特征影响。拟寄生物多样性、植物—植食昆虫和植食昆虫—拟寄生物相互作用都依赖于多年生植物生境的质量、多度和空间排列,因此都受局部和大尺度景观因素影响。一般来说,景观的结构多样性与植食昆虫的寄生率成正比。

3.2 捕食者—猎物

由于生境破碎化、斑块面积减小和斑块距离增加使捕食者—猎物关系也发生相应变化,小斑块由于提供的庇护场所较小和边缘面积相对增加,猎物被捕获的机率增加,动物种群生存受到更大的威胁^[19, 25, 18]。然而,有些猎物却并

未因生境破碎而受到负面影响。Karevia 以人为造成的斑块化程度不同的金葵花油菜地中的瓢虫和蚜虫相互作用来研究斑块化对捕食者—猎物关系的影响,发现由于斑块化干扰了瓢虫 *Coccinella septempunctata* 的随机搜索和聚集行为,导致蚜虫 *Uroleucon nigrotuberculatum* 局部暴发,使得瓢虫与蚜虫相互作用的动态稳定性降低^[19]。

4 总结与展望

生境破碎化对昆虫群落的影响因类群的不同而变化,受影响最大的主要为食性专一的寡食性类群^[14, 15, 25]。近年来,有关景观格局对昆虫多样性及种间关系影响的研究较多^[14],内容包括稀有种保护^[10, 25, 28]、种类丧失^[28]、最小生存面积^[3, 28, 40]、生境入侵^[17, 28]、扩散特性^[28, 40]、种间关系^[9, 14]等,生境包括自然保护区^[9, 10, 28]、草地^[18, 26, 28]、林地^[15, 16, 29]、农田^[21, 22, 27, 40]等的多种景观。对此国外研究较多,国内多为大型动物鸟类或植物^[17, 18, 41~43],对昆虫多样性的研究刚刚起步^[44]。因此,生境破碎化对昆虫群落的影响将会成为景观生态学和昆虫种群生态学研究的新热点。

大多数研究结果表明生境破碎化对动、植物种群均有不同程度的影响,但也有报道认为生境破碎化对生态系统和动、植物群落组成没有明显影响,斑块大小并不影响植物—昆虫—寄生物的相互关系^[5, 11, 29]。如 Davies 研究澳大利亚东南部森林中步甲科昆虫发现,这些昆虫丰富度并不受生境破碎化、斑块大小和边际效应的影响^[5]。Robinson 等调查了刈割造成的生境斑块对叶部节肢动物的影响,发现斑块面积大小并不影响物种多样性、均匀度^[11]。因此,对生境破碎化所造成的结果也不能一概而论。

破碎化是一种与尺度极其相关的过程,不同的尺度下所描述的生境破碎化不尽相同^[36]。诸如在大尺度下研究农业景观时,不同作物类型仅能作为一种景观要素出现,一些水渠、田间小路之类将融合在作物中,可辨识度降低,农业景观的破碎化程度降低;而在小尺度下,把不同

作物分别看成不同的景观要素,水渠和田间小路将作为廊道出现在景观中,可辨识性提高,相应的破碎化程度提高。在研究破碎化对植物—昆虫、昆虫—昆虫关系的影响时,除要考虑尺度问题外,还要着重研究类群的特征,如动物的可运动性和植物的固着性及其个体的大小、行为等方面的特征^[45]。破碎生境中物种的种—面积关系、最小可存活面积、异质种群动态、种间关系等将成为今后研究的热点。

参 考 文 献

- Fahrig L. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2003, **34**: 487 ~ 515.
- Debinski D. M., Holt R. D. *Conserv. Biol.*, 2000, **14**(2): 342 ~ 355.
- Zschokke S., Dolt C., Rusterholz H. P., Oggier P. *Oecologia*, 2000, **125**(4): 559 ~ 572.
- Saunders D. A., Hobbs R. J., Margules C. R. *Conserv. Biol.*, 1991, **5**(1): 18 ~ 32.
- Davies K. F., Margules C. R. *J. Anim. Ecol.*, 1998, **67**(3): 460 ~ 471.
- Gaines M. S., Diffendorfer J. E., Tamarin R. H., Whittan T. S. *J. Hered.*, 1997, **88**(4): 294 ~ 304.
- Knuess A., Tschamtk T. *Science*, 1994, **264**(5 165): 1 581 ~ 1 584.
- Knuess A. *Ecography*, 2003, **26**(3): 283 ~ 290.
- Knuess A., Tschamtk T. *Oecologia*, 2000, **122**(1): 129 ~ 137.
- Lei G. C., Hanski I. *Oikos*, 1997, **78**(1): 91 ~ 100.
- Robinson G. R., Holt R. D., Gaines M. S., Hamburg S. P., Johnson M. L. *Science*, 1992, **257**(5 069): 524 ~ 526.
- 覃凤飞 安树青, 卓元午, 项华均, 郑建伟, 等. 生态学报, 2003, **22**(3): 43 ~ 48.
- 汪永华. 长江大学学报(自然科学版), 2005, **2**(8): 79 ~ 83.
- Tschamtk T., Brandl R. *Annu. Rev. Entomol.*, 2004, **49**: 405 ~ 430.
- 尤民生, 庞雄飞. 应用生态学报, 1993, **4**(3): 278 ~ 282.
- Didham R. K., Ghazoul J., Stork N. E., Davis A. J. *Trends. Ecol. Evol.*, 1996, **11**(6): 255 ~ 260.
- 杨萍, 邓合黎, 漆波, 刘琼. 生态学报, 2005, **25**(3): 543 ~ 554.
- Arango U. N., Kattan G. H. *Conserv. Biol.*, 1997, **81**(2): 137 ~ 143.
- Karevia P. *Nature*, 1987, **326**(26): 388 ~ 390.
- Meralled F. D., Gage S. H., Landis D. A., Marino P. C. *Ecol. Appl.*, 1999, **9**(2): 634 ~ 641.
- Tschamtk T., Steffan D. L., Knuess A., Thies C. *Ecol. Appl.*, 2002, **12**(2): 354 ~ 363.
- Roland J., Taylor P. D. *Nature*, 1997, **386**(6 626): 711 ~ 713.
- Maron J. L., Harrison S. *Science*, 1997, **278**(5 343): 1 619 ~ 1 621.
- Thies C., Steffans D. L., Tschamtk T. *Oikos*, 2003, **101**(1): 18 ~ 25.
- Kéry M., Fischer M., Matthies D. *J. Ecol.*, 2001, **89**(3): 418 ~ 427.
- Zabel J., Tschamtk T. *Oecologia*, 1998, **116**(3): 419 ~ 425.
- Krauss J., Steffan D. L., Tschamtk T. *J. Biogeogr.*, 2003, **30**(6): 889 ~ 900.
- Golden D. M., Crist T. O. *Oecologia*, 1999, **118**(3): 371 ~ 380.
- Collinge S. K. *Ecology*, 2000, **81**(8): 2 211 ~ 2 226.
- Powell A. H., Powell G. V. N. *Biotropica*, 1987, **19**(1): 176 ~ 179.
- Linhart Y. B., Feinsinger P. *J. Ecol.*, 1980, **68**(6): 745 ~ 760.
- Chan H. T. *Malay. Forest.*, 1980, **43**(3): 438 ~ 451.
- Sork V. L. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1983, **110**(3): 494 ~ 506.
- Burkey T. V. *Biol. Conserv.*, 1993, **6**(1): 139 ~ 143.
- Janzen D. H. *Oikos*, 1982, **41**(2): 274 ~ 283.
- Klein B. C. *Ecology*, 1989, **70**(3): 1 715 ~ 1 725.
- Springett J. A. *Aust. J. Ecol.*, 1976, **1**(1): 83 ~ 87.
- Naeem S. *Nature*, 1994, **368**(6454): 734 ~ 737.
- Thies C., Tschamtk T. *Science*, 1999, **285**(5 429): 893 ~ 895.
- Marino P. C., Landis D. A. *Ecol. Appl.*, 1996, **6**(1): 276 ~ 284.
- 牛少凤, 韩刚, 李爱贞. 山东师大学报(自然科学版), 2002, **17**(1): 65 ~ 67.
- 刘建锋, 肖文发, 江泽平, 冯磊, 李秀英. 林业科学研究, 2005, **18**(2): 222 ~ 226.
- 姜广顺, 张明海, 马建章. 生态学报, 2005, **25**(7): 1 691 ~ 1 698.
- 卢剑波, 丁立仲, 徐高福. 应用生态学报, 2005, **16**(9): 1 672 ~ 1 676.
- 邬建国. 景观生态学: 格局、过程、尺度与等级. 北京: 高等教育出版社, 2000. 11 ~ 13.